

2328
16

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ А.А.ЖДАНОВА

На правах рукописи

АНДРИЯШЕВА
Марина Анатольевна

УДК 575:597.115.1:639.3.032

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ ПЕЛЯДИ (COREGONUS PELED Gm.)

Специальность 03.00.15 - Генетика

АВТОРЕЗЮМЕ
ДИССЕРТАЦИИ НА СОискание ученой степени
доктора биологических наук

КВШТАНЦИЈА N 0311
17 19.07.88

Ленинград
1988

Работа выполнена в лаборатории рыбоводства Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ).

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук Л.А. Животовский

Доктор биологических наук Л.З. Кайданов

Доктор биологических наук Р.М. Цой.

Ведущее учреждение - Институт Биологии моря ДВО АН СССР.

Защита состоялась " " 1988 г. в 15.30 час.
на заседании специализированного совета Д-063.57.21 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности "Генетика" при Ленинградском государственном университете имени А.А. Жданова (Ленинград, Университетская наб., 7/9).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ЛГУ.

Автореферат разослан " " _____ 1988 г.

Ученый секретарь
специализированного совета

Н.М. Иркаева
канд. биол. наук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В условиях сокращения природных рыбных запасов и ограничения океанического промысла все большее значение приобретает рациональное рыбное хозяйство на внутренних водоемах, при этом в решении наиболее актуальных проблем рыбоборозведения важнейшая роль отводится селекционным мероприятиям (Кирпичников, 1979, 1983, 1987; Моав , 1979; Gall , 1983; Gjedrem , 1983).

Специфика популяционно-генетической структуры рыб во многих случаях требует корректировки традиционных методов селекции, применимых при разведении других животных, а также разработки специальных приемов и методов, учитывающих биологические особенности рыб. При рыбоборозведении, в отличие от животноводства, селекционные программы часто основываются на использовании природных генетических ресурсов, представляющих наибольшую ценность для селекции (Allendorf , Utter , 1979; Кирпичников, 1979, 1987). Это вызывает необходимость поиска способов, позволяющих сохранить при длительном разведении уровень гетерогенности, свойственный природным популяциям.

Для решения этой, а также ряда других актуальных селекционных проблем необходимо детальное изучение уровня генетической изменчивости как по экономически ценным количественным признакам, так и по качественным – широко представленным в популяциях рыб полиморфным белковым локусам. О такой возможности свидетельствуют результаты популяционно-генетических исследований природных и экспериментальных популяций животных и растений (Левонтин, 1978; Алтухов, 1983; Глотов, 1983; Бивотовский, 1984). Не менее эффективным может быть использование в селекции популяционного подхода, сочетающего методы биохимической и количественной гене-

тики как наиболее действенного способа анализа гетерогенности популяций по комплексу признаков (Животовский, 1984). Однако до сих пор подобные исследования не получили в рыбоводстве должного развития. Вместе с тем, прогресс селекционного направления требует совершенствования методов селекции рыб на основе современных достижений генетики.

Особенно актуальна и перспективна такая задача при работе с новыми объектами, к числу которых принадлежат ценные виды сиговых рыб Сибири, в 50-х годах акклиматизированные на Северо-Западе, среди которых наибольшее распространение получила пелядь (*Coregonus peled* Gm.). Однако уже через 15 лет искусственного воспроизводства пеляди вне ареала возникли проблемы, лимитирующие дальнейшее увеличение количества посадочного материала и товарной продукции. Их разрешение требовало разработки генетически обоснованных селекционных мероприятий, направленных на повышение качества маточных стад.

Цель и задачи исследования. Цель настоящего исследования заключалась в изучении генетических основ селекции нового рыбного объекта, корректировке традиционных селекционных приемов, разработке новых методических подходов и их апробации в процессе селекции пеляди на повышение продуктивных качеств маточных стад.

При выполнении работы были поставлены и решены частные задачи, из которых основными были следующие:

1. Охарактеризовать уровень фенотипической изменчивости пеляди по различным рыбоводно-биологическим признакам и изучить его динамику в онтогенезе.

2. Определить уровень генетической изменчивости по основным количественным признакам, характеризующим продуктивные ка-

чества самок и самцов.

3. Изучить эколого-генетическую структуру маточных стад по некоторым основным признакам продуктивности самок на основании количественной оценки различных компонент изменчивости с использованием контрастных экологических фонов.

4. Изучить величину и характер связей между основными репродуктивно-биологическими признаками, установить совместное влияние на сопряженную изменчивость этих признаков генотипа и среды.

5. Выбрать наиболее перспективные направления селекции пеляди, разработать режим отбора по селекционным критериям и оценить его эффективность в ряду поколений селекции.

6. Оценить генетические последствия отбора по нескольким селекционным критериям на основании исследования количественных признаков и биохимических маркеров.

7. Изучить связи ряда количественных признаков с некоторыми полиморфными белковыми локусами.

8. Определить последствия близкородственного разведения пеляди на основании изучения инбредных линий трех поколений тесного инбридинга и разработать способ снижения инбредной депрессии.

9. Обосновать применение в селекции популяционно-генетического подхода и разработать конкретные методические приемы для повышения гетерогенности популяций по белковым локусам с целью стабилизации уровня продуктивности маточных стад пеляди в условиях искусственного воспроизводства вне ареала.

Научная новизна и значимость работы. Впервые выполнено комплексное селекционно-генетическое исследование пеляди, нового перспективного объекта рыборазведения, и получено 3-е поколение селекции, существенно превосходящее исходное по нескольким репродуктивно-биологическим показателям.

В связи с отсутствием в отечественной и зарубежной практике примеров селекции сиговых рыб критерий "новизны" может быть отнесен к результатам всего исследования. Вместе с тем, основные итоги работы являются новыми и в области генетики и селекции рыб в целом. Так, впервые: разработана система индивидуального мечения рыб проционовыми красителями; предложены простые методы сравнительной оценки уровня генотипического разнообразия и определены показатели наследуемости и повторяемости по нескольким репродуктивным признакам самок и самцов, изучена эколого-генетическая структура маточного стада по репродуктивным признакам и выявлена роль взаимодействия генотип-среда; установлена зависимость сопряженной изменчивости основных признаков продуктивности самок от условий среды и генотипа; проведена оценка генетических последствий отбора с использованием показателей гетерогенности по биохимическим и количественным признакам; разработан способ снижения инбредной депрессии при линейном разведении, действующий независимо от специализации селекционируемых линий; обоснован и использован в селекционной практике рыбоводства популяционно-генетический подход, включающий метод создания высокопродуктивных маточных стад с оптимальной для вида генетической структурой.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты проведенных исследований и сделанные в работе обобщения представляют интерес для развития теории селекции рыб и могут быть использованы для интенсификации селекционных работ с видами, имеющими сходную с пелядью популяционно-генетическую структуру. Ряд разработанных методов может найти применение в селекционной практике любых объектов рыбоводства (способ индивидуального мечения рыб, расчет коэффициентов повторяемости для контро-

ля за последствиями отбора, метод снижения инбредной депрессии при близкородственном разведении, способ эколого-генетической оценки состояния популяций). Теоретически обоснованный и апробированный в селекции пеляди популяционно-генетический подход является новым направлением селекции рыб, способствующим сохранению генетических ресурсов одомашненных популяций и повышению стабильности уровня продуктивности стад при искусственном воспроизводстве.

Внедрение результатов работы. В ядре применения разработанных селекционных мероприятий на ЦЭС ГосНИОРХ "Роща" впервые создано селекционное стадо пеляди повышенной продуктивности и за период 1981-1986 гг. промышленным предприятиям МРХ РСФСР передано свыше 400 млн.шт икры от племенных производителей. Повышению эффективности разведения пеляди способствовало использование нового способа создания высокопродуктивных маточных стад пеляди (а.с.№ 1056971), который в 1986-1987 гг. внедрен на предприятиях НПО Промрибвод и в соответствии с "Методическими указаниями по созданию племенных маточных стад пеляди в прудовых и озерных хозяйствах" применяется в рыбхозах различных регионов.

Апробация работ. Материалы диссертации были доложены или представлены на I и II Всесоюзных совещаниях по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Тюмень, 1976; Петрозаводск, 1981), III, IV и V съездах ВОГиС им.Н.И.Вавилова (Ленинград, 1977; Кишинев, 1982; Москва, 1987), III и IV Всесоюзных совещаниях по генетике, селекции и гибридизации рыб (Ростов-на-Дону, 1981; Тарту, 1986), Совете по генетике и селекции рыб при Ихтиологической комиссии Минрыбхоза СССР (Москва, 1981), IV Европейском конгрессе ихтиологов (Гамбург, 1982), заседаниях Ленинградского отделения ВОГиС (1982, 1986), V Всесоюзном симпозиуме "Молеку-

лярные механизмы генетических процессов" (Москва, 1983), междо-
бораторном семинаре по генетике количественных признаков в Ин-
ституте цитологии АН СССР (Ленинград, 1983), У Всесоюзном совеща-
нии "Пути реализации продовольственной программы на Крайнем
Севере" (Петропавловск-Камчатский, 1984), III Международном сим-
позиуме по биологии и разведению сиговых рыб в Финляндии (Джо-
енсуу, 1987).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения; шести глав, из которых одна представляет обзор литературы, а пять - результаты экспериментов и их обсуждение; заключения; основных выводов, списка использованной литературы (78 стр.) и приложения (33 стр.). Общий объем работы - 529 стр. машинописи, из которых текст составляет 312 с. Диссертация содержит 106 таблиц и 52 рисунка.

ГЛАВА I. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

В разделе "Генетическая гетерогенность популяций рыб по белковым локусам" обобщены результаты многочисленных исследований генетического полиморфизма белков в популяциях рыб, свидетельствующие о больших различиях уровня гетерогенности природных популяций разных видов, их сложной и своеобразной внутривидовой структуре, о необходимости, в связи с этим, дифференцированного подхода к ним как к объектам хозяйственной деятельности. Показано, что к решению актуальной проблемы сохранения генетического разнообразия при разведении рыб непосредственное отношение имеет вопрос о главных эволюционных факторах и механизмах поддержания специфического уровня генетической изменчивости по белковым локусам. В разделе "Генетическая изменчивость количественных признаков у рыб" отмечено, что несмотря на имеющиеся у рыб большие возможности для корректного определения

уровня генетической изменчивости по количественным признакам, это направление селекционных исследований долгое время сдерживалось отсутствием необходимых технических условий, которые появились лишь в последние 10-15 лет в результате индустриализации рыбоводства. Приводятся основные результаты исследования наследуемости многих хозяйственно важных признаков у рыб (Кирпичников, 1979, 1987; Gjedrem , 1983; Gjerde , 1986), обсуждаются возможности и перспективы использования этих данных в селекции рыб. В разделе "Методы селекции" рассмотрены основные методы селекционной работы с рыбами, при этом отмечено, что в рыбоводстве не только недостаточно используются генетически обоснованные, адекватные для разных селекционных признаков методы отбора, но и слабо разрабатываются системы разведения рыб, практически не применяется направленный инбридинг, позволяющий получать эффект гетерозиса при промышленных скрещиваниях.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала для селекции была выбрана озерная форма пеляди - быстрорастущий и раносозревающий зоопланктофаг, интродуцированный на Северо-Запад Г.А.Головковым (1955) и быстро получивший широкое распространение как перспективный объект рыбоводства (Головков и др., 1970, 1978). Непосредственным материалом для работы послужили две представительные выборки ендырской пеляди - завезенные из маточного водоема (оз.Ендырь) икрой в 1970 и 1973 гг., а затем выращенные в рыбхозе "Рошша" до половозрелого состояния.

При проведении рыбоводно-биологических исследований в основном использовали известные ихтиологические методики (Правдин, 1966), модифицируя их в соответствии с селекционными задачами, требующими многолетнего сохранения живого материала. Для выпол-

нежи селекционно-генетических исследований была разработана система индивидуального мечения рыб проционовыми красителями (Андряшева, 1973), позволявшая ежегодно метить 1,5-2 тысячи производителей и, кроме того, с помощью серийных меток различать среди них 30-40 групп рыб, представляющих разные стада, генерации, линии, семьи. Для проведения полиаллельных скрещиваний была сконструирована специальная система аппаратов (МВ-250), предназначенная для инкубации в идентичных условиях малых количеств икры (Андряшева, 1976).

При разработке методов селекции и осуществления контроля за генетическими последствиями отбора использовали электрофоретический анализ нескольких полиморфных белковых систем - альбуминов и эстераз сыворотки крови, малькэнзима мышц и печени, тетразолиум оксидазы и α -глицерофосфатдегидрогеназы мышц. Электрофорез проводили в полиакриламидном геле, применяя известные буферные системы (Davis, 1964; Peacock et al., 1965) и стандартные методики гистохимического окрашивания (Корочкин и др., 1977; Гааль и др., 1982). В работе использовали 9 локусов - Alb-1, Alb-2, Est-1, Est-2, Me-1,2, Me-3, TC-2, α -Gpdh определенной ранее генетической природы (Локшина, 1980а,б; Локшина, Андряшева, 1981, 1986).

При биометрической обработке данных в соответствии с задачами исследования применяли различные статистические критерии: t - Стьюдента, ψ - Фишера, χ^2 (Рокицкий, 1973; Урбах, 1975; Гло-тов и др., 1982), а также оценивали неравновесие по сцеплению белковых локусов (Hill, 1974). Показатели флуктуирующей асимметрии (ФА) в разных выборках при исследовании билатеральных метрических признаков сравнивали с помощью критерия Вилкоксона-Манна-Уитни (Гло-тов и др., 1982). При изучении генетической из-

менчивости рыбоводно-биологических признаков использовали ряд методик количественной генетики, предусматривающих планирование селекционно-генетических экспериментов с применением корреляционного, регрессионного, компонентного, дисперсионного и ковариационного анализов (Снедекор, 1961; Уэффе, 1963; Рокицкий, 1974; Кендалл, Стъякерт 1976; Глотов и др., 1982). В процессе работы проведена всесторонняя оценка двух исходных маточных стад эндирской пеляди, стада ранее акклиматизированной, "местной" формы пеляди, а также семи племенных маточных стад, созданных путем отбора и представляющих три поколения селекции по сроку нереста и плодовитости. На первых этапах работы заложено и последовательно исследовано 8-12 инбредных линий трех поколений тесного инбридинга.

При изучении природы количественных признаков, характеризующих ранние этапы онтогенеза, проведено около 200 диаллельных скрещиваний. Для исследования генетического разнообразия репродуктивных показателей самок и самцов в идентичных условиях выращены 33 семьи полных同胞ов. При проведении электрофоретического анализа использовано более 10 тыс. рыб разного возраста. Общее количество исследованных неполовозрелых рыб составило более 25 тыс., индивидуально помеченных самок и самцов разного возраста - около 10 тыс. особей, число измеренных овулировавших икринок достигло 200 тыс. шт.

ГЛАВА 3. ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИСХОДНЫХ СТАД

В главе представлены результаты фенотипического исследования исходных стад эндирской пеляди, которые дали возможность оценить биологические особенности нового рыбоводного объекта в селекционно-генетическом аспекте. Изучение изменчивости морфологических, меристических, репродуктивных признаков у рыб раз-

ного возраста показало, что в целом уровень фенотипической изменчивости и его динамика в онтогенезе подчиняются общим закономерностям, свойственным другим видам рыб. Наряду с этим, выявлена своеобразная видоспецифичность величины изменчивости у пеляди - более низкий, по сравнению с другими объектами разведения, уровень фенотипического разнообразия по большинству исследованных признаков, очевидно, связанный с особенностями питания и экологии этого вида. Изучение величины фенотипической изменчивости некоторых признаков при оптимальных условиях содержания и при отклонении их от нормы позволило установить важнейшие для селекции пределы изменчивости различных признаков, установить "норму" их вариабельности на разном экологическом фоне.

Исследование изменчивости количественных признаков в исходных стадах было дополнено основополагающим для селекции анализом фенотипических корреляций между большинством изученных показателей, в частности тех, которые характеризуют продуктивные качества половозрелых рыб. Принимая во внимание сложную генетическую, а также паратипическую обусловленность коэффициентов корреляции (Рокицкий, 1974; Гинзбург, Никоро, 1982; Животовский, 1984), использовали этот популяционный параметр для решения ряда прикладных проблем количественной генетики с целью: 1) сравнительной оценки групп различного происхождения (стад, линий, семей), 2) анализа структуры сопряженной изменчивости коррелирующих признаков, 3) изучения влияния среды на величину и направление связей. При этом показано (табл. I), что корреляции между некоторыми признаками могут меняться в результате бесконтрольного разведения (местное стадо), селекции (племенные стада), тесного инбридинга, а также изменения условий содержания рыб (при избытке и недостатке корма).

Таблица I

Коэффициенты корреляции (r) в различных стадах и линиях пеляди

Пары признаков	Исходное стадо n=280	Местное стадо n=256	Племенные стада n= 348	Семьи сибсов n=216	Инбредные линии n = 156
Вес - рабочая плодовитость	0,60	0,56	0,42 ^x	$\frac{0,59}{0,63}$	$\frac{0,54}{0,67}$
Вес - относительная плодовитость	0,16	0 ^x	-0,35 ^{xx}	$\frac{-0,18^x}{-0,32^+}$	$\frac{0^x}{0}$
Вес - диаметр икринок	0,21	0 ^{xx}	0,25	$\frac{0,13}{0,24}$	-
Длина - рабочая плодовитость	0,61	0,61	0,54	$\frac{0,56}{0,58}$	$\frac{0,55}{0,49}$
Длина - относительная плодовитость	0,26	0 ^{xx}	-0,21 ^x	$\frac{0^x}{-0,19^+}$	$\frac{0^x}{0}$
Длина - диаметр икринок	0,31	0 ^{xx}	0,26	$\frac{0,12}{0,22}$	-
Рабочая плодовитость - относительная плодовитость	0,82	0,74 ^x	0,71 ^{xx}	$\frac{0,67^{xx}}{0,52}$	$\frac{0,76^x}{0,62}$

Примечание: указаны достоверные корреляции ($p < 0,01-0,001$), уровень значимости различий при сравнении разных групп с исходным стадом отмечен знаком ^x, при сравнении r на разных средах - знаком + (над чертой - при избытке корма, под чертой - при недостатке корма).

ГЛАВА 4. ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

I. Уровень генотипического разнообразия по рибоводно-биологическим признакам

В качестве меры генотипического разнообразия количественных признаков у пеляди использовали известные селекционно-генетические параметры (повторяемость и наследуемость), получившие широкое распространение при оценке относительной доли генотипа

в общей изменчивости хозяйственно полезных признаков у других домашних животных. Разработав надежную систему индивидуального мечения большого количества рыб, мы получили возможность использовать для этой цели в качестве предварительной оценки коэффициент повторяемости, характеризующий верхний предел наследуемости и применяемый до сих пор только в животноводстве. Определение повторяемости в маточных стадах пеляди неограниченного объема по данным измерений I0-I2 признаков у одних и тех же самок и самцов в смежных нерестовых сезонах показало, что проигрыш в точности оценки компенсируется в данном случае важными для селекции преимуществами: 1) оценкой всего стада в целом, а не малой выборки производителей, 2) возможностью контролировать уровень повторяемости в разных генерациях, стадах, линиях, 3) возможностью получать данные индивидуальной оценки производителей, необходимые при проведении отбора.

Как свидетельствуют результаты многолетних исследований повторяемости (r_v) по основным репродуктивным показателям самок и самцов, эта группа признаков отличалась существенным уровнем генотипического разнообразия (табл.2). Он оказался наиболее высоким (0,8) по сроку нереста самок и диаметру овулировавших икринок, но был средним (0,5-0,6) и менее стабильным (варьировал в разные годы и в разных стадах от 0,4 до 0,7) по плодовитости самок и различным репродуктивным показателям самцов (0,3-0,6).

Уровень генотипического разнообразия (r_{ic}) по нескольким признакам, характеризующим качество потомства в раннем онтогенезе - оплодотворяемости икры, выживаемости эмбрионов, длине личинок при вылуплении был определен по данным 15 серий диаллельных скрещиваний (2x2, 3x3, 4x4, 3x6). При этом были обнаружены су-

Таблица 2

Уровень генотипического разнообразия репродуктивных признаков у пеллиды

Признаки	повторяемость		наследуемость	
	между сезонами, r_w	внутригид- видовая, r_{ic}	реализо- ванная, h_R^2	сбросов, h_{fs}^2
Срок нереста	0,84±0,03	-	0,80	-
Рабочая плодотворность	0,60±0,11	-	-	0,37±0,10
Относительная плодотворность	0,56±0,13	-	0,44	0,20±0,06
Диаметр икринок	0,78±0,06	0,62±0,04	-	0,45±0,11
Количество спермы	0,47±0,14	-	-	0,07±0,06
Объем эякулята	0,57±0,12	0,19±0,08	-	0,14±0,07
Число порций спермы	0,38±0,15	-	-	-
Концентрация спермиев	0,33±0,20	0,30±0,10	-	-
Оплодотворяемость икри	-	0,45±0,12(♀♀) 0,05±0,08(♂♂)	-	0,10
Выживаемость эмбрионов	0,68±0,21	0,69±0,08(♀♀) 0,13±0,09(♂♂)	0,40	0,26
Длина личинок при вылуплении	-	0,33±0,07(♀♀) 0,06±0,02(♂♂)	-	0,12

существенные различия значений r_{ic} , полученные при расчете "по самкам" и "по самцам" (см. табл. 2), свидетельствующие о проявлении значительного материнского эффекта по этим признакам. Этот факт позволил установить существенный уровень генотипического разнообразия самок по двум показателям (способности к оплодотворению и выживаемости эмбрионов), которые, очевидно, косвенно от-

ражают наиболее существенные особенности процесса оогенеза, определяющие жизнеспособность потомства и представляющие интерес для селекции ($h_R^2 = 0,4$). Однако фактическая наследуемость жизнеспособности потомства (при исключении материнского эффекта), ожидаемая при расчете "по самцам", оказалась минимальной (0,1-0,2).

Один из репродуктивных признаков - диаметр овулировавших икринок, несмотря на свойственную ему высокую повторяемость (0,8), не был использован для отбора. Отличающийся такими биологическими особенностями, которые позволяют корректно и методически просто определять уровень генотипического разнообразия в популяциях рыб, этот признак был использован для сравнительного анализа различных стад и популяций пеллиды. Основанием для этого послужили результаты многолетних исследований величины повторяемости (r_{ic}), вычисленной с помощью популяционного метода, путем сопоставления изменчивости размера икринок "внутри самок" и "между самками". Они дали возможность определить исходный уровень генотипического разнообразия икринок по размеру (0,64-0,65), установить возможные пределы его колебаний (0,65-0,53) и определить их причину.

В дальнейшем эти *a priori* завышенные значения генотипического разнообразия были скорректированы путем расчета показателей наследуемости, при этом в одних случаях была использована реализованная наследуемость (h_R^2), определяющая фактический сдвиг при отборе, а в других - коэффициент наследуемости, определенный при анализе родственных особей (h_{fs}^2). Эти данные были получены при проведении специальных экспериментов - многосерийных параллельных скрещиваниях и исследовании 770 самок и 420 самцов из 33 семей полных sibсов, выращенных в иден-

тичных условиях. Сопоставление коэффициентов повторяемости и наследуемости показало ожидаемое соответствие оценок, полученным разными методами (см. табл. 2). Значения h^2_{fB} по репродуктивным признакам самок и самцов были во всех случаях существенно ниже значений повторяемости, косвенно свидетельствуя о минимальной племенной ценности при значительном генотипическом разнообразии. В то же время, по сроку нереста сравниваемые параметры практически совпадали, а по диаметру икринок повторяемость, рассчитанная популяционным методом ($r_{ic} = 0,62$), лишь немного превышала значения, полученные традиционным способом, при измерении икринок у самок ($h^2_{fB} = 0,45$). Эти результаты подтвердили целесообразность использования популяционного подхода (как методически более простого) при необходимости оценивать уровень генотипического разнообразия в сравнительном аспекте.

Результаты исследования генетической изменчивости различных рыбоводно-биологических признаков у пеляди соответствуют определенным закономерностям, известным для других видов животных, в том числе и рыб - величина наследуемости количественных признаков различается для разных признаков у одного вида, но имеет сходство для одних и тех же признаков у разных видов, при этом между показателями фенотипического разнообразия и уровнем генетической изменчивости наблюдается обратная зависимость. Эта закономерность, несомненно, связана как с природой самого признака (определяемой, по-видимому, структурой генотипической вариации), так и с его значением в онто- и филогенезе. У пеляди, как и у других видов рыб, хорошо наследуются сформированные в процессе эволюции внутри- и межпопуляционные различия (срок нереста, размер икринок). Значительно более низкая наследуемость обнаружена по признакам, принадлежащим к компонентам приспособ-

ленности и в сильной степени подверженным влиянию среды (плодовитости самок и самцов, оплодотворяемости икры, выживаемости эмбрионов, длине личинок при вылуплении). Несмотря на то, что по значениям h^2 возможно лишь с определенной степенью вероятности судить о порядке величины наследуемости, полученные данные имеют принципиальное значение для оценки потенциальных возможностей отбора и выбора наиболее перспективных методов ведения селекции.

2. Эколого-генетическая структура маточного стада

В связи с тем, что большинство селекционируемых признаков рыб в той или иной степени зависит от условий содержания, анализ влияния различных средовых факторов при разложении общей изменчивости количественных признаков на компоненты имеет не меньшее значение, чем определение доли генотипической обусловленности признака. В этом аспекте большой практический интерес для стратегии разведения и селекции представляет изучение особенностей адаптации разных популяций и стад к локальным условиям среды, тесно связанной с эффектом взаимодействия генотип-среда.

Для решения этой задачи были проведены специальные эксперименты - выращивание производителей из различных потомств от парных окрещиваний в контрастных условиях среды: при максимальной ("+" среда) и минимальной ("-" среда) обеспеченности рыб кормом. Материалом для этой части работы послужили 648 самок из 9 sibсовых потомств, характеризующих эколого-генетическую структуру племенного стада, для сравнения с которыми использовали 256 самок из 6-ти инбредных линий второго поколения инбридинга.

В результате посемейного анализа размерно-весовых и репродуктивных признаков у трехлетних самок из племенных и инбредных потомств, содержащихся перед нерестом в контрастных по обеспе-

ченности кормом условиях, были получены количественные оценки компонент общей фенотипической изменчивости (табл.3). Согласно этим данным, по структуре изменчивости исследованные признаки распадаются на две группы, существенно различающиеся по доле влияния среды - размерно-весовые признаки и рабочая плодовитость характеризуются наибольшим вкладом среды, в отличие от показателей относительной плодовитости, размера икринок и его вариабельности, имеющих минимальный вклад средовой компоненты, но максимальную долю неконтролируемой изменчивости. Генотипические различия были небольшими, но достоверными при исследовании самок, и весьма значительными у самок инбредных линий, свидетельствуя о существенной генетической дифференцировке последних в результате двух поколений братско-сестринского инбридинга. Что касается величины взаимодействия генотип-среда, то она оказалась у пелиди неодинаковой для разных признаков, при этом для признаков I-ой группы у самок из племенного стада она была больше генотипических различий, а у инбредных самок - значительно им уступала.

При раздельном анализе самок, выращенных в условиях избытка корма и его недостатка, влияние генотипа было высокодостоверным по всем изучаемым признакам. Вычисление выборочных коэффициентов внутриклассовой корреляции по репродуктивным признакам показало, что по рабочей плодовитости доля влияния генотипа (r_w) имеет тенденцию к возрастанию при неблагоприятных условиях питания, очевидно, способствующих большему разнообразию среды - у самок от 0,03 до 0,23 ($p < 0,05$), у инбредных самок от 0,39 до 0,49. Согласно полученным данным значительная роль в этом эффекте, по-видимому, принадлежит взаимодействию генотип-среда, несмотря на его относительно малую величину, оно четко проявляется

Таблица 3

Вклад (%) различных компонент в общую изменчивость признаков у самок пеляди из семей гибридов (f_s) и инбредных линий (I_2)

Признаки	Источник вариации							
	среда		семья		взаимодействие среда-семья		неконтролируемая	
	f_s df=1	I_2 df=1	f_s df=8	I_2 df=5	f_s df=8	I_2 df=5	f_s df=414	I_2 df=156
Масса тела	91,1	80,2	0	7,4	2,9	1,5	6,0	10,8
Длина тела	88,6	81,7	1,6	9,3	2,8	0,7	7,0	8,2
Высота тела	89,2	81,5	0,2	6,0	3,1	2,4	7,5	10,1
Рабочая плодовитость	85,5	71,7	0	11,9	1,9	1,2	12,6	15,3
Относительная плодовитость	0	8,3	6,8	22,9	0	0	93,2	72,7
Диаметр икринок	1,2	2,5	9,3	23,9	8,5	0	81,0	73,6
Изменчивость диаметра икринок	5,7	0	4,4	6,4	0	0	89,9	93,6

Таблица 4

Сравнение уравнений регрессии по двум парам коррелирующих признаков у самок пеляди из 6-ти инбредных линий

Пары признаков	Рабочая плодовитость - вес тела						Рабочая плодовитость - относительная плодовитость					
среда	"+" среда						"+" среда					
линии	I+	I-	2+	2-	3+	7+	I+	I-	2+	2-	3+	7+
I+	I	-	-	-	-	-	I	-	I	I	I	-
I-	-	I	-	-	-	-	I	-	I	-	I	-
2+	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2	-
2-	2	-	2	I	-	-	I	-	-	I	-	-
3+	I	-	-	2	I	-	-	-	-	-	I	I
7+	I	-	I	-	2	I	2	-	-	-	2	-
линии	I+	I-	2+	2-	3+	7+	I+	I-	2+	2-	3+	7+
среда	"- " среда						"- " среда					

Примечания: 1) достоверность различий ($p < 0,05$) найдена при сравнении 1 - остаточных дисперсий, 2 - коэффициентов регрессии "b"; 2) по диагонали указаны различия между средами для каждой линии, выше диагонали - между линиями на "+" среде, ниже - между линиями на "- " среде.

ся при недостатке корма (2%) и исчезает при улучшении условий содержания рыб перед нерестом.

Схема опыта дала возможность определить также совместное влияние различных факторов на ковариацию - меру изменчивости зависимых признаков. Применение ковариационного анализа при последовании 9 sibсовых семей позволило выявить достоверное влияние ($p < 0,001$) паратипической и генотипической компонент, а также взаимодействия генотип-среда в общей сопряженной изменчивости нескольких пар сильно коррелирующих признаков. Значительные корреляции между разными парами размерно-весовых признаков, а также последних с рабочей плодовитостью (0,6-0,8) и сходная доля влияния среднего фактора на каждый из них (см.табл.3) определили и одинаковую для всех пар размерно-весовых признаков и рабочей плодовитости структуру ковариаций: влияние среды было подавляющим (92%), генотипа - практически несущественным (0-0,6%), вклад взаимодействия превышал долю влияния генотипа (2-3%) и немного уступал доле неконтролируемой изменчивости (5-6%). В то же время структура одной пары признаков "вес - относительная плодовитость" существенно отличалась от остальных: вклады средней (39%), генотипической (23%) и неконтролируемой изменчивости (32%) оказались соизмеримыми, а доля компонента взаимодействия (7%) в несколько раз превышала аналогичные значения для других пар.

Существенное влияние генотипа на сопряженную изменчивость двух пар сильно коррелирующих признаков "рабочая плодовитость - вес тела" и "рабочая плодовитость - относительная плодовитость" было установлено также при проведении ковариационного анализа самок из 6 инбредных линий. Использование при изучении этих связей регрессионного анализа позволило установить их раз-

личную стабильность при испытании на контрастных экологических фонах (табл.4) и определить для каждой пары признаков дифференцирующую среду. Она оказалась для них различной: для признаков "рабочая плодовитость - вес" наибольшие различия при попарном сравнении линий были получены при недостатке корма ("-" среда), а для пары "рабочая плодовитость - относительная плодовитость" дифференцирующей оказалась "+" среда. При сравнении указанных регрессий на разном экологическом фоне в каждой инбредной линии был выявлен эффект взаимодействия, выразившийся в разной реакции регрессионной зависимости на среду, по которой можно было судить об устойчивости связей на разных средах, аналогично тому, как это делают при тестировании у рыб отдельных признаков (Moav et al. , 1975).

Подводя итоги исследования генетической изменчивости ряда хозяйственно важных признаков у пеляди, отметим, что полученные при этом результаты дали возможность определить целесообразность селекции по нескольким признакам, имеющим практическое значение для разведения сигов, обосновать выбор селекционных критериев для нового объекта селекции, использовать наиболее эффективные для разных признаков методы селекции и уточнить методику проведения отбора, способствуя выявлению генотипов, обладающих наиболее широкой нормой реакции.

ГЛАВА 5. МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ СЕЛЕКЦИИ ПЕЛЯДИ

1. Селекция по рыбоводно-биологическим признакам

В качестве основных селекционных признаков на первом этапе селекции пеляди были выбраны срок нереста самок и величина плодовитости. Конечная цель отбора по сроку созревания самок в нерестовом сезоне, предусматривающего сдвиг нереста на более поздние календарные сроки, состояла в снижении потерь молоди за

счет сокращения разрыва между временем вылупления личинок и появлением в водоемах достаточного количества корма. Отбор на повышение плодовитости производился с целью увеличения продуктивности маточных стад. В процессе селекции по этим признакам осуществлялся корректирующий отбор по выживаемости эмбрионов, способствующий увеличению количества личинок и сохранению высокого качества посадочного материала для прудов и озер.

Отбор по сроку нереста. Основой для селекции пеляди на более позднее созревание самок в нерестовом сезоне послужила высокая гетерогенность исходных маточных стад, очевидно, унаследованная от природной популяции оз.Ендырь и сохранившаяся при разведении вне ареала. В стаде ендырской пеляди время нереста ежегодно растягивалось на I-I,5 месяца, при этом кривая распределения созревших самок была бимодальной (рис. I), указывая на наличие в стаде двух групп самок, различающихся по сроку нереста - раносозревающих (I нерестовая группа) и позднесозревающих (II нерестовая группа).

При селекции использовали результаты двух-трехлетней индивидуальной оценки самок по этому признаку и отбирали среди них 15-25% позднесозревающих - ежегодно нерестившихся позднее тех рыб, которые составляли модальный класс II нерестовой группы. В первом поколении селекции все самки созрели во второй половине сезона (1977-1979 гг.), причем кривая распределения оказалась одновершинной (см. рис. I). Массовый нерест самок F₂ (1981-1982) и F₃ (1985-1986 гг.) также происходил во второй половине сезона, совпадая со вторым максимумом распределения созревших самок в стадах, где отбор по сроку нереста не проводился.

Изменение сроков нереста самок привело к соответствующему сдвигу вылупления личинок на 12-15 дней и повышению выживаемос-

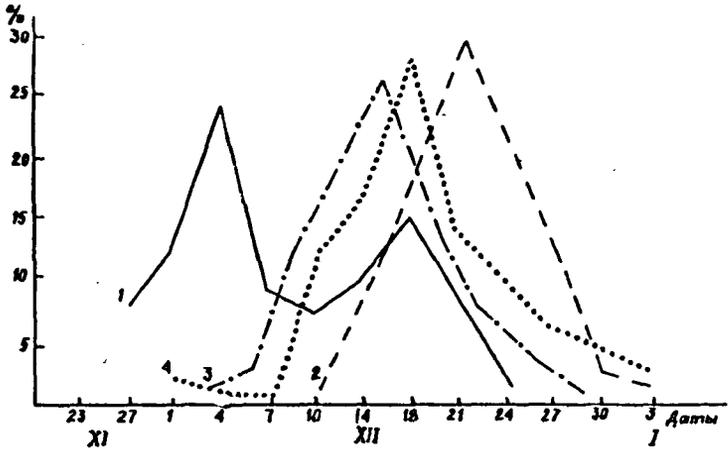


Рис.1. Распределение самок различных стад пелюди по сроку нереста. I - ендырское стадо, 2 - F₁, 3 - F₂, 4 - F₃ отбора на более позднее созревание в нерестовом сезоне.

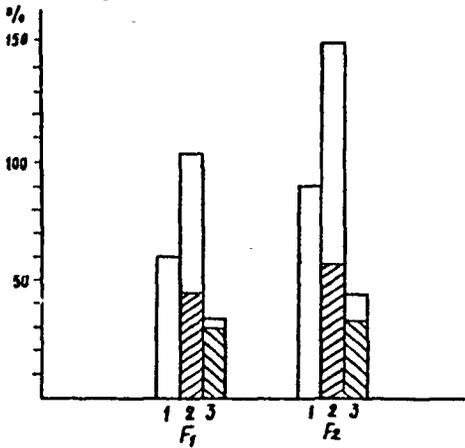


Рис.2. Относительное увеличение (%) показателей веса тела (1), рабочей плодовитости (2), относительной плодовитости (3) у племенных самок I-го и 2-го поколений селекции по сравнению с исходным стадом (общий столбик - суммарный эффект, заштрихованный - сдвиг при отборе).

ти сеголеток на 15-20% только за счет зарыбления прудов в более оптимальные сроки.

Данные, полученные при индивидуальной оценке самок в племенных стадах трех последовательных поколений селекции по этому признаку, дали возможность оценить эффективность отбора по величине реализованной наследуемости (h^2_R). Она в среднем составила 0,8, свидетельствуя о действительно высокой наследственной обусловленности сроков созревания самок в нерестовом сезоне и о закономерном, хотя и небольшом снижении эффективности отбора в ряду селекционных поколений.

Отбор по плодовитости. При проведении селекции на повышение плодовитости отбор проводили по величине относительной, а не рабочей плодовитости, оставляя на племя 25-30% самок, у которых в условиях искусственного воспроизводства наиболее полно проявлялись способности к репродукции. В I-ом поколении селекции проводили массовый отбор с учетом индивидуальных особенностей самок - в группу элитных производителей отбирали только тех особей, которые на протяжении трех сезонов отличались стабильными показателями относительной плодовитости и высоким качеством икры. При формировании F_2 был использован комбинированный отбор, включающий, помимо массового отбора умеренной напряженности, испытание по потомству тех самок, которые ежегодно отличались высокими репродуктивными качествами.

При испытании племенных самок F_1 по потомству применяли метод контрастных сред, определяя для каждой семьи величину нормированного отклонения от средней популяционной. Наибольшей селекционной ценностью по относительной плодовитости и размеру икринок отличались потомства двух из 9 исследованных самок. Они два года подряд на 21-25% превышали популяционные показатели по

этим признакам как при оптимальной обеспеченности кормом, так и при его недостатке. Потомство, полученное в дальнейшем от лучших самок из этих двух семей, на 11% превосходило племенных самок F_3 по величине относительной плодовитости.

С целью сохранения высокой жизнеспособности потомства при селекции на повышение плодовитости контролировали качество икры у племенных самок, отбирая лучших по двум коррелирующим показателям ($r = -0,61 \pm 0,09$) - выживаемости эмбрионов после завершения гастрюляции и степени хромосомных нарушений в клетках бластулы (Кайданова, 1986). Индивидуальная оценка потомства 283 самок F_1 и F_2 показала, что выживаемость эмбрионов у племенных рыб (80,4%) не ступала ендырской пеляди - 79,4% (Мантельман, 1980). Реализованная наследуемость по этому признаку составила 0,4.

В связи с невозможностью прямого сравнения исходного и селекционируемых стад разных поколений оценку эффективности отбора по плодовитости проводили с учетом регрессионной зависимости, обнаруженной при проведении специальных опытов между показателями веса и плодовитости, отражающими относительное увеличение этих признаков в результате улучшения условий выращивания племенных рыб. Этот прием дал возможность оценить роль отбора в общем эффекте (рис.2). Согласно полученным данным, продуктивность племенных самок F_1 возросла за счет отбора на 25% по относительной плодовитости и на 40% по рабочей, а в F_2 - на 28 и 50%, соответственно. Реализованная наследуемость по относительной плодовитости, определенная при исследовании двух племенных стад F_1 , составила в среднем 0,44.

Столь значительный как общий, так и селекционный эффект по репродуктивным признакам объясняется рядом причин, из которых основными, на наш взгляд, являются: использование в качестве ис-

ходного материала для селекции выборки из природной популяции: более благоприятные, по сравнению с маточным водоемом, климатические условия; улучшение условий выращивания племенных рыб; использование в качестве селекционного критерия относительной плодовитости - интегрального показателя, отражающего репродуктивную потенцию самок и, поэтому, способствующего отбору генотипов с расширенной нормой реакции; применение модифицированного режима отбора, сочетающего массовую селекцию умеренной напряженности с индивидуальной.

Генетическая структура различных стад по белковым локусам.

В связи с тем, что биохимические локусы можно успешно использовать как индикаторы процессов, протекающих в стадах и популяциях рыб (Allendorf, Utter, 1979; Stähli, 1983; Hedrick et al., 1986), контролировали генетические последствия проводимого отбора по трем белковым локусам сыворотки крови. С этой целью исследовали уровень генетической изменчивости в исходном стаде ендырской пеляди и в ряду поколений селекции различных направлений.

Направленный отбор по сроку нереста способствовал поддержанию в трех поколениях селекции генетических особенностей (повышенного уровня гетерозиготности по локусу Alb-2), свойственной группе поздносозревающих самок, в отличие от раносозревающих и стада в целом (табл.5). Умеренный отбор по относительной плодовитости привел к постепенному увеличению гетерозиготности по локусу Alb-2 в племенных стадах 2-го и 3-го поколений селекции ($p < 0,05-0,001$). При аналогичном исследовании эстераз сыворотки крови существенных изменений в результате отбора не наблюдалось.

Таблица 5

Генетическая изменчивость по локусу A_{1b-2} в различных стадах пеляди

Стадо	Возраст рыб, годы	Показатели гетерогенности		n
		q ₀	H	
ЕНДЫРСКОЕ	3+	0,86	0,22	93
I нерестовая группа	3+	0,93	0,15	48
II нерестовая группа	3+	0,79	0,35	31
МЕСТНОЕ	3+	0,95	0,10	73
КОНТРОЛЬНОЕ (без отбора)	0+	0,93	0,09	100

ПЛЕМЕННЫЕ (отбор по сроку нереста)				
F ₂	I	0,86	0,22 ^{xxx}	200
	2+	0,84	0,29 ^x	95
F ₃	I	0,83	0,32 ^{xxx}	150
	I+	0,86	0,25 ^x	310

ПЛЕМЕННЫЕ (отбор по плодовитости)				
F ₁	I	0,94	0,12	241
	2+	0,85	0,22	98
F ₂	I	0,84	0,16 ^x	253
	2+	0,83	0,28 ^{xx}	215
F ₃	I	0,74	0,39 ^{xxx}	150

Примечание: указана достоверность различий при сравнении одновозрастных рыб племенных стад с ендырским и контрольным.

2. Характеристика племенных стад трех поколений селекции

В этом разделе представлены подробные данные исследования семи племенных маточных стад (1230 самок и 830 самцов), которые послужили основой при оценке результатов отбора. Не менее важная информация была получена при определении уровня генотипической

изменчивости количественных признаков в этих стадах. На фоне значительного увеличения средних значений ряда рыбоводно-биологических признаков у самок и самцов и снижения их вариабельности за счет сокращения количества малопродуктивных особей (с 10-12% до 1-2%) была обнаружена тенденция к снижению повторяемости по репродуктивным признакам (табл.6), а также изменение величины и направленности некоторых корреляций у племенных самок по сравнению с ендырскими (см.табл.1). Обнаруженные факты, очевидно, можно рассматривать как перераспределение генетических ресурсов популяции в результате отбора за счет "сжатия" генотипического разнообразия и образования гаметических корреляций, отличающихся быстрым формированием (Животовский, 1982, 1984). Подобные изменения в структуре племенных стад, которые произошли за одно поколение селекции, по-видимому, обусловлены созданием интегрированной полигенной системы за счет умеренного отбора по адаптивно важным признакам. О такой возможности свидетельствуют также и другие проявления гаметической интеграции - неравновесие по сцеплению нескольких полиморфных белковых локусов и формирование связей между различными компонентами приспособленности и гетерозиготностью по многим изосимным локусам в тех стадах, при формировании которых применялся стабилизирующий отбор по селективным признакам (см.гл.6).

Таким образом, результаты оценки эффективности отбора по основным селекционным критериям, а также анализ генетических последствий отбора по количественным и биохимическим признакам может свидетельствовать об эффективности разработанных методов селекции нового рыбоводного объекта, способствующих сохранению и направленному изменению генетических ресурсов племенных стад.

Таблица 6

Репродуктивные признаки четырехлетних производителей
в исходном и племенных стадах пеляди

Признаки	Исходное стадо			Племенные стада		
	X	V, %	$r_w \pm m$	X	V, %	$r_w \pm m$
Вес тела	350	17,8	-	630	12,0	-
Рабочая плодovitость	20,3	27,1	$0,62 \pm 0,11$	44,2	16,7	$0,54 \pm 0,09$
Относительная плодовитость	54,0	19,6	$0,56 \pm 0,13$	69,5	14,6	$0,50 \pm 0,08$
Диаметр икринок	1,87	2,7	$0,62 \pm 0,04$	1,88	2,6	$0,52 \pm 0,04$
Количество спермий	2,7	57,5	$0,48 \pm 0,16$	2,7	54,8	$0,46 \pm 0,14$
Объем эякулята	0,7	46,1	$0,58 \pm 0,14$	0,7	43,5	$0,57 \pm 0,11$
Активность спермиев	29,5	18,5	-	22,4	14,1	-

3. Разработка системы разведения

Составной частью экспериментально обоснованной для каждого вида рыб системы разведения является направленный инбридинг, который служит действенным методом гомозиготизации и дифференциации селекционного материала с целью получения эффекта гетерозиса при промышленных скрещиваниях и поддержания гетерогенности породы (Кирпичников, 1979).

Создание системы инбредных линий и исследование влияния близкородственного разведения на генетические и рыбоводно-биологические показатели пеляди дали возможность выявить инбредную депрессию уже на начальном этапе братско-сестринского инбридинга (Андрияшева, Черняева, 1985; Кайданова, 1986; Черняева, 1986). Ее проявление выразилось в нарушении соотношения полов с увеличением доли самцов в потомствах I_1 и I_2 , снижении качества икры

у инбредных самок, возрастании вариабельности икринок по размеру, свидетельствующем о пониженном гомеостазе развития инбредных особей (табл.7).

Таблица 7

Проявление инбредной депрессии у пеляди

Группа рыб	Соотношение полов		Изменчивость диаметра икринок, %	Выживаемость эмбрионов, %	Аномальные митозы дробления, %
	n	♀ : ♂			
Исходные семьи	493	1,0:1,0	2,14±0,06	85,0±3,4 ^I	17,4±1,2 ^I
	977	1,0:1,2 ^x	2,63±0,08 ^{xxx}	67,0±5,4 ^{xx}	-
	757	1,0:1,4 ^{xxx}	3,23±0,18 ^{xxx}	60,8±5,1 ^{xxx}	25,5±6,2
Местное стадо	2760	1,0:1,4 ^{xxx}	2,67±0,05 ^{xxx}	66,1 ²	-

Примечания: 1) приведены средние показатели для аутбредных стад, исследованных одновременно с инбредными линиями I₁ и I₂;

2) данные И.И.Мантельман (1980).

При сравнительном исследовании местного стада пеляди, которая бесконтрольно разводилась на Северо-Западе в течение 15-20 лет, были обнаружены те же особенности проявления инбредной депрессии, что и при экспериментальном инбридинге, а также установлено достоверное по сравнению с исходным стадом (см.табл.2) снижение ($p < 0,01$) уровня генотипического разнообразия (r_v) по ряду количественных признаков - сроку нереста (до 0,65±0,07), плодовитости (до 0,31±0,10), размеру икринок (до 0,51±0,04) и одному из белковых локусов (см.табл.5). Согласно данным корреляционного анализа, снижение продуктивных качеств инбредных рыб сопровождалось "разрушением" связей между многими количественными признаками как в местном стаде, так и в инбредных линиях (см.

табл. I). В совокупности эти факты свидетельствовали о существенных негативных изменениях генотипической структуры популяции при близкородственном разведении.

С целью разработки метода для предотвращения отрицательных последствий инбридинга при формировании линий 2-го и 3-го поколений проводили отбор (в "плюс" и "минус" сторону) по адаптивному признаку - относительной плодовитости самок. Исследование самок и их потомства из шести совместно выращенных линий I_2 (Чернылева, 1986) показало (табл. 8), что по всем признакам, характеризующим приспособленность, обнаружено существенное снижение инбредной депрессии в линиях, при создании которых проводился положительный отбор умеренной напряженности по относительной плодовитости ($p < 0,001$), причем режим отбора действовал независимо от специализации линий, дифференцированных путем селекции по разным рыбоводно-биологическим признакам. Согласно данным дисперсионного и регрессионного анализов, действие отбора отразилось не только на величине размерно-весовых и репродуктивных признаков самок I_2 , но и повлияло на эффект взаимодействия генотип-среда в сопряженной изменчивости двух пар признаков продуктивности, что выразилось в разной реакции регрессионной зависимости "плюс" и "минус" линий на изменение условий среды.

Результаты экспериментов по изучению последствий тесного инбридинга у пеляди показали, что при отборе по адаптивным признакам в популяциях рыб могут происходить процессы, сходные по генетическим последствиям с теми, которые приводят к формированию компенсационного комплекса генов у модельных объектов (Легнер, 1958; Струнников, 1974, 1987; Кайданов, 1982). При этом особенно важной представляется быстрота реакции инбредных линий на положительный отбор по селективному признаку, которая кос-

Таблица 8

Характеристика самок I₂ и их потомства

Признаки	Инбредные линии		Аутбредные потомства
	"плюс" отбор	"минус" отбор	
Вес тела	254± 5,3	225 ± 5,5	246 ± 2,5
Рабочая плодовитость	43,3±1,25	36,4±1,67	55,2±0,63
Относительная плодовитость	17,1±0,33	16,0±0,50	22,5±0,21
Выживаемость эмбрионов	61,2±0,94	49,7±1,07	80,2±1,22
Доля аномальных эмбрионов	12,8±0,47	16,6±0,51	12,0±1,62
Соотношение полов (♀ : ♂)	1,0:1,2	1,0:1,7	1,0:1,0
Флуктуирующая асимметрия брашных плавников у самок-ток	0,41±0,02	0,49±0,02	0,39±0,03

венно свидетельствует о том, что механизмом этих процессов может быть гаметическая интеграция, поскольку ее важнейшим свойством является высокая отзывчивость на отбор (Кивотовский, 1984).

ГЛАВА 6. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД В СЕЛЕКЦИИ ПЕЛЯДИ

Сохранение определенного уровня генетической изменчивости в популяциях культивируемых видов рыб во многом определяет успех их разведения и стабильность уровня продуктивности. В то же время, существующие методы рыбозаведения приводят к значительному снижению полиморфизма, вызывая "генетическую эрозию популяций", в связи с чем ухудшаются продуктивные качества рыб, сокращается численность, уменьшается промысловый возврат (Алтухов, 1974, 1983; Allendorf, Utter, 1979; Allendorf, Phelps, 1980, 1981; Ryman, Ståhl, 1980, 1981; Ståhl, 1983).

Возможность использования при селекции рыб природных генетических ресурсов, с одной стороны, и специфические особенности популяционной структуры рыб разных видов, с другой, требуют корректировки традиционных методов селекции и разработки глубоких популяционно-генетических обоснований, которые дадут возможность сохранять гетерогенность одомашненных стад рыб адекватно их популяционной и видовой структуре. Для решения этой актуальной проблемы был использован популяционный подход, основанный на комплексном изучении полиморфных белковых локусов и количественных признаков (морфологических, меристических, репродуктивных).

1. Метод повышения гетерозиготности стад по белковым локусам

Использование популяционного подхода при разработке методов селекции сиговых рыб было вызвано 1) необходимостью поиска способов сохранения генофонда культивируемых рыб, 2) низкой эффективностью традиционного для рыбоводства метода селекции (направленного массового отбора высокой интенсивности) в связи со слабой наследуемостью признаков, определяющих продуктивные качества рыб. Для решения этих важнейших селекционных проблем был предложен метод повышения гетерозиготности одомашненных стад пеляди. Основой при разработке методических приемов послужили классические представления о микроэволюционных процессах в популяциях (Гмальгаузен, 1941, 1968; Лернер, 1954; Добжанский, 1955; Халдан, 1955, 1957), а также большой фактический материал, свидетельствующий о наличии в популяциях растений и животных, в том числе и рыб, положительной связи между компонентами приспособленности и уровнем гетерозиготности по ферментным локусам (см. Животовский, 1984; Андрияшева, Локшина, 1987).

Предположив наличие обратной связи между этими показателями, для повышения гетерогенности стада пеляди использовали отбор по одному из селективных признаков - скорости роста на первом году жизни.

В процессе разработки этого метода неоднократно и на разном исходном материале исследовали генетические последствия массового отбора годовиков пеляди по весу, проводимого в разных направлениях и с различной напряженностью. В соответствии со схемой отбора, получали 3 опытных группы рыб, отбирая из общего количества просмотренных особей 5% "самых мелких" - (группа -5%), 5% "самых крупных" (группа +5%) и 50% "более крупных" (группа +50%), и сравнивали их с репрезентативной выборкой - группой "без отбора" по составу аллелимов 9 полиморфных локусов и по ряду рыбоводно-биологических признаков. Отбор проводили на массовом материале (10-20 тыс. рыб), используя различные племенные стада пеляди. В каждом из шести опытов, которые были проведены в период 1978-1986 гг., часть годовиков (по 300-500 шт) из сравниваемых групп метили, выращивали совместно в одном пруду до половозрелого состояния и оценивали репродуктивные качества производителей.

Биохимический полиморфизм. Массовый отбор рыб по скорости роста приводил к существенным изменениям генотипической структуры по 9 локусам, контролирующим функции белков разных классов (Alb-1, Alb-2, Est-1, Est-2, Me-I, 2, Me-3, TO-2, α -Gpdh), при этом основные изменения касались уровня гетерозиготности (Локшина, Андрияшева, 1981; Андрияшева, Локшина, 1987). Несмотря на неодинаковый вклад изученных локусов в общий эффект (\bar{H}_D), эти изменения во всех опытах имели определенную закономерность (рис.3) - максимальным уровнем гетерозиготности отличалась груп-

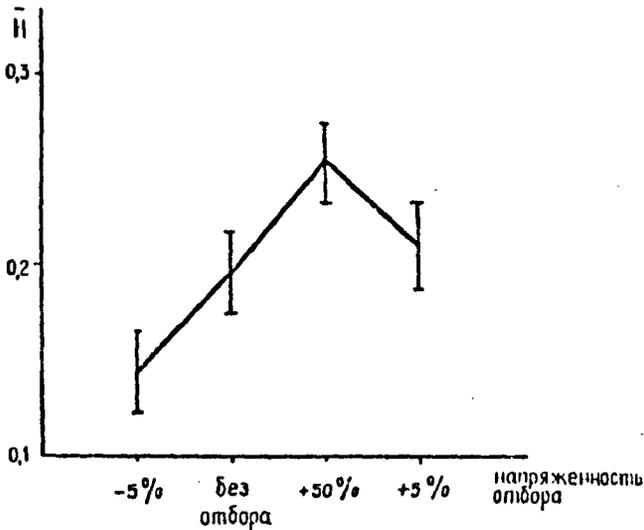


Рис.3. Уровень средней гетерозиготности ($\bar{H} \pm 2m$) по 9 белковым локусам у годовиков пеляди при различной напряженности отбора по весу тела.

на более крупных рыб (+50%), но не самых крупных (+5%), а минимальная гетерозиготность была выявлена у самых мелких особей (-5%).

Количественные признаки. Последствия отбора наблюдались по ряду рыбоводно-биологических показателей, причем изменялись не только пластические признаки, коррелирующие с весом тела, но и мало зависимые от размеров высоконаследуемые меристические признаки. При этом крайние размерные группы годовиков (-5% и +5%) различались по большинству счетных показателей, а более крупные рыбы, также в отличие от контрольных, имели большее число лучей в спинном плавнике и меньшее количество туловищных позвонков ($p < 0,001$). Изменения меристических признаков в группе +50%, по-видимому, были не случайны, а имели, как и у других видов

рыб, адаптивную природу (Tåning , 1952; Цой, 1971; Бабушкин, 1978; Кирпичников, 1979), косвенно свидетельствуя о более экономичном уровне обмена у годовиков, прошедших умеренный отбор.

Исследования изменчивости числа лучей в парных плавниках дали возможность оценить стабильность развития особей из разных размерных групп годовиков по величине показателей флуктуирующей асимметрии (ФА), используемых для определения эколого-генетического состояния популяций (Mather , 1953; Boule' , 1979; Захаров, 1987). Как видно из табл.9, в результате умеренного отбора существенно снизился уровень изменчивости числа лучей в плавниках, а также в 2 раза уменьшились показатели ФА брюшных плавников. Расчет коэффициента внутриклассовой корреляции (r_{ic}) дал возможность выявить достоверное преимущество более крупных рыб по уровню эколого-генетической изменчивости.

Таблица 9

Показатели стабильности развития
у пеляди из разных размерных групп

Группа рыб	Изменчивость диаметра икринок, %		Аномальные митозы, %	Изменчивость числа лучей в брюшных плавниках		
	$V \pm m$	$r_{ic} \pm m$		$X \pm m$	$V \pm m$	ФА
без отбора	2,9±0,05 _{xx}	0,53±0,013 _{xx}	24,5±2,2 _{xxx}	4,8±0,2 _x	0,37 _{xx}	0,20±0,08 _{xxx}
+50%	2,7±0,03	0,57±0,007	14,0±1,1	4,2±0,2	0,22	0,68±0,06
+5%	2,9±0,09	-	20,1±1,0	5,3±0,3 _x	0,35	0,46±0,10
-5%	-	-	-	5,7±0,3	0,49	0,24±0,10

В результате исследования половозрелых рыб из пяти племенных стад (550 самок и 220 самцов) было установлено влияние проведенного в годовалом возрасте отбора на репродуктивные показатели (Андряшева, Ефанов, 1982; Андряшева и др., 1983). Как

самки, так и самцы из отобранных групп (+50% и +5%) отличались более высокими репродуктивными качествами, чем рыбы из контрольной группы, однако характер этого преимущества оказался различным. Преимущество рыб, прошедших умеренный отбор, в большей степени определялось снижением в этой группе (в 1,5-2 раза) доли малопродуктивных и незрелых особей, чем сравнительно небольшим (5-15%) повышением отдельных показателей. Умеренный отбор по весу в раннем возрасте привел к повышению и стабилизации воспроизводительных способностей рыб обоего пола - у самок оказалась повышенной относительная плодовитость, а у самцов - относительные показатели спермопродукции. Кроме того, у самок из группы +50% улучшилось качество икры (см. табл.9). В группе самых крупных рыб (+5%), сохранивших стартовое преимущество в весе до трехлетнего возраста, возросли только абсолютные показатели, коррелирующие с весом тела - рабочая плодовитость самок и количество спермы у самцов. Доля незрелых особей в этой группе была такой же, как и в контроле, в связи с чем превосходство самых крупных рыб по признакам, отражающим уровень продуктивности для группы в целом, оказался ниже (10% по самкам, 24% по самцам), чем у более крупных рыб (21 и 38%, соответственно).

2. Связь между различными компонентами приспособленности и полиморфными белковыми системами

С целью выбора наиболее эффективных методов применения биохимических маркеров в селекции были подробно изучены взаимосвязи между различными составляющими приспособленности (скоростью роста, плодовитостью, стабильностью развития) и изменчивостью по 9 белковым локусам, включая показатели средней и индивидуальной гетерозиготности.

Скорость роста. Связь скорости роста с полиморфизмом по от-

дельным локусам была прослежена как в племенных стадах различных направлений селекции, так и в индивидуальных скрещиваниях. В большинстве опытов распределение аллельных и генотипических частот соответствовало теоретически ожидаемому, однако во всех племенных стадах, подвергавшихся 50%-ному отбору по весу, а также в 2-х из 8-ми индивидуальных потомствах наблюдался эксцесс гетерозигот по локусу *Est-1* ($p < 0,05$).

Превосходство гетерозигот по весу тела было обнаружено при сравнении с обеими гомозиготами по большинству изученных локусов, оно не проявилось только при исследовании *Alb-2* и *d-Grdh*. Наиболее характерной особенностью этих связей была их зависимость от генотипического фона. Это выразилось, во-первых, в отсутствии корреляций на нерэндоминимизированном фоне - при анализе большинства индивидуальных потомств (*TC-2*, *Me-1,2*, *Me-3*), или наличии их лишь в некоторых парных скрещиваниях (*Est-1*, *Est-2*). Во-вторых, по большинству локусов исследуемые взаимосвязи обнаруживались только на фоне умеренного массового отбора годовиков по весу тела (Андряшева и др., 1987). Таким образом, при изучении корреляций скорости роста с аллотипами каждого из 9 полиморфных локусов не удалось обнаружить устойчивой зависимости, которая проявлялась бы во всех вариантах опытов.

Корреляционный анализ связей между индивидуальным весом годовиков и гетерозиготностью по 8 локусам (в среднем на особь), проведенный в контрольной и отобранной (+50%) группах, не выявил достоверной ассоциации между этими показателями ($r = 0,11$ и $0,24$, соответственно). В то же время, при разделении этих групп на классы с различной гетерозиготностью обнаружилась положительная связь веса с гетерозиготностью, наиболее четко проявившаяся в группе +50% ($r = 0,90$, $p < 0,01$) по сравнению с контрольной

($r = 0,31$). При классировании того же материала по весу половительная связь этих показателей оказалась более тесной в группе отобранных годовиков ($r = 0,75$, $p < 0,05$), чем в контроле ($r = 0,46$).

Плодовитость. При аналогичном исследовании плодовитости удалось проанализировать связь с изменчивостью только по локусу $A1b -2$, единственному полиморфному локусу сыворотки крови, позволяющему изучать производителей прижизненно. При анализе 5-ти индивидуальных потомств от племенных производителей F_1 отмечена отчетливая тенденция увеличения относительной плодовитости у гетерозиготных особей. Достоверное увеличение этой связи у племенных рыб обнаружено в тех племенных стадах, где проводился отбор по относительной плодовитости ($p < 0,05$), в отличие от двух стад, селекционируемых по сроку нереста. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что проявление связи плодовитости с аллотипами по локусу $A1b -2$ так же зависело от генетического фона, как и исследованные корреляции изменчивости по другим локусам со скоростью роста. При этом формированию изучаемой связи, очевидно, способствовала как селекция на повышение плодовитости, так и умеренный отбор годовиков по скорости роста. Наличие корреляции между гетерозиготностью по локусу $A1b -2$ и относительной плодовитостью, по-видимому, явилось причиной постепенного увеличения концентрации гетерозигот по этому локусу в ряду последовательных поколений селекции.

Стабильность развития в онтогенезе. При исследовании связей 5 полиморфных локусов ($A1b -2$, $Me-I,2$, $Me-3$, $TO-2$) с важным адаптивным признаком - стабильностью индивидуального развития, использовали показатели флуктуирующей асимметрии (ФА) числа лучей в парных плавниках. Существенные связи между изучаемыми по-

казателями удалось обнаружить только при разделении племенных риб на группы, различающиеся по числу гетерозиготных локусов на особь. В этом случае наблюдалось снижение уровня ФА бришных плавников, выполняющих у пеляди наиболее важную локомоторную функцию, в группе "множественных" гетерозигот, при этом стабильность развития особей, прошедших умеренный отбор по весу, оказалась на 16-19% выше, чем в средней выборке.

Изучение корреляций средней гетерозиготности по 8 локусам с уровнем ФА бришных плавников у годовиков из 4-х разновозрастных групп двух племенных стад и 10 инбредных линий позволило обнаружить отрицательную связь ($r = -0,71$, $p < 0,001$), которая выражается следующим уравнением регрессии, достоверным при $p < 0,05$: $H = 0,5592 - 0,7792 \text{ ФА}$. Таким образом, несмотря на отсутствие какой-либо определенной зависимости между показателями стабильности индивидуального развития и большинством белковых локусов, она четко проявляется при анализе групп, различающихся по уровню средней гетерозиготности (\bar{H}_g), свидетельствуя о большей стабильности развития особей, гетерозиготных по совокупности белковых локусов.

Гетерозиготность. В связи с проявлением более четких и устойчивых корреляций изученных составляющих приспособленности со средним уровнем гетерозиготности, а не с индивидуальной гетерозиготностью по отдельным белковым локусам, исследовалась роль множественных гетерозигот в общем эффекте. Было показано, что наблюдаемое при умеренном отборе увеличение гетерозиготности (см. рис. 3) сопровождалось повышением частоты ($p < 0,05$) множественных гетерозигот (> 3 гетерозиготных локусов на особь), которые в других размерных группах не встречались.

Для изучения взаимодействия между полиморфными локусами

были проанализированы показатели гаметического неравновесия в двух племенных стадах (Андрюшова и др., 1987). В стаде, селекционируемом по плодовитости, эти показатели достоверно отличались от 0 ($p < 0,05-0,01$) в группе "без отбора" по одной паре локусов, а в группе +50% - по трем парам, тогда как в стаде, представляющем F_3 по сроку нереста, неслучайная ассоциация была обнаружена только в отобранной группе. Следовательно, разный генетический фон свойственен не только стадам с различными направлениями селекции, но и группам каждого стада, имеющим при закладке общий генетический пул, но дивергирующим в результате гаметической интеграции при умеренном отборе годовиков по весу.

С целью детального изучения локуса *Est-I*, дающего наиболее существенный и стабильный вклад в общий эффект умеренного отбора (Андрюшова, Локшина, 1985), был использован цитофизиологический тест на выявление моногенного гетерозиса по этому локусу (Андрюшова, 1968, 1969, 1972). Его результаты показали, что носители гетерозиготных генотипов по трем локусам (*Alb-2*, *Est-I*, *To-2*) отличаются от гомозигот повышенным и более стабильным уровнем теплоустойчивости белков актомиозинового комплекса (мышечных моделей), что коррелирует с проявлением гетерозиса на организменном уровне (Андрюшова и др., 1986). Этот факт может с большей вероятностью свидетельствовать в пользу решающей роли множественной гетерозиготности в эффекте умеренного отбора, чем о сверхдоминантном действии аллеля *Est -I*.

3. Обсуждение

Привлечено внимание, которое уделяется в последние годы связи между уровнем гетерозиготности и составляющими общей приспособленности, обусловлено дальнейшим развитием представлений об адаптивной роли белкового полиморфизма и назревшей, в связи

с этим, необходимости разработки подходов и методов совокупного изучения моногенных и полигенных признаков (Кирпичников, 1972, 1987; Левонтин, 1978; Животовский, 1982, 1984; Алтухов, 1983). Как показали результаты многолетних экспериментальных исследований, начатых на пеляди в 1977 г., комплексный популяционный подход является наиболее эффективным при анализе сопряженной изменчивости полиморфных и количественных признаков на фоне массового отбора молоди рыб по весу тела. Применение массового отбора различной напряженности и направленности позволило выявить определенную закономерность в изменении генетической структуры исследованных стад пеляди (рис.3). Комплексные исследования последствий такого отбора дали возможность установить сопряженные изменения различных показателей на белковом, клеточном, организменном и популяционном уровнях и на этом основании определить стратегию селекции на повышение продуктивных качеств.

Оценивая полученные экспериментальные данные с позиций популяционной генетики, можно заключить, что предлагаемый метод (умеренный отбор по весу в раннем возрасте), по-видимому, действует на структуру стада в том же направлении, что и естественный отбор, но с большей интенсивностью, поскольку при 50%-ном отборе изменения качественных и количественных признаков имеют наиболее выраженный адаптивный характер. Умеренный отбор по одному из компонентов приспособленности (скорости роста), повышая уровень гетерозиготности популяции, способствует увеличению других ее составляющих - репродуктивных признаков рыб обоего пола, общей жизнеспособности, стабильности развития и выживаемости в эмбриогенезе. Пониженная изменчивость большинства репродуктивных признаков у самок и самцов из группы +50%, наряду с их более высокой воспроизводительной способностью, приводит к

повышению и стабилизации продуктивности маточного стада. При увеличении напряженности отбора до 5% он теряет стабилизирующий характер и не дает вышеописанного эффекта.

Полученные факты свидетельствуют о повышенной приспособленности группы более крупных рыб, обусловленной возрастанием в результате умеренного отбора уровня гетерозиготности по нескольким белковым локусам. Тем не менее, для выбора наиболее эффективной стратегии селекции необходимо иметь представление о механизме наблюдаемого явления. Детальный анализ связей между генотипическим составом по 9 полиморфным белковым локусам и различными составляющими приспособленности (скоростью роста, стабильностью индивидуального развития, плодовитостью) выявил ряд важных особенностей в формировании этих связей. Несмотря на то, что они могут проявляться практически по каждому из 9 исследованных локусов, формирование корреляций всех изученных компонентов приспособленности с индивидуальной гетерозиготностью в сильной степени зависит от генетического фона, при этом они реже проявляются на нерандоминизированном фоне индивидуальных скрещиваний, чем в племенных стадах, селекционируемых по репродуктивным признакам. Как и у других животных (Zouros et al., 1980; Кирпичников, Муске, 1981; Алтухов, Варнавская, 1983; Koehn, Gaffney, 1984), более контрастное проявление зависимости между темпом роста и гетерозиготностью наблюдается у пеляди при объединении рыб в группы.

Наиболее важным результатом корреляционного анализа сопряженной изменчивости полиморфных и количественных признаков у пеляди было значительное усиление изучаемой зависимости в группах головиков, подвергавшихся умеренному отбору. Эти факты, а также существенное увеличение доли множественных гетерозигот в отоб-

ранних группах однозначно свидетельствуют об интегрирующем эффекте умеренного отбора. Одним из явных его последствий можно считать увеличение показателей гаметического неравновесия между несколькими парами генов в группах +50%. Несмотря на особую роль локуса *Eat -I*, возможно, обладающего сверхдоминантным эффектом, отсутствие жесткости в формировании ассоциаций приспособленности с определенными компонентами генома, а также результаты цитологического теста косвенно указывают на "неспецифический" эффект гетерозиготности, т.е. одинаковое увеличение приспособленности за счет гетерозиготности по разным локусам. Таким образом, в соответствии с концепцией Л.А.Животовского (1984), можно предположить, что в данном случае повышение различных составляющих приспособленности может объясняться не столько гетерозиготностью как таковой, сколько действием отбора, который при умеренной напряженности интегрирует генетическую структуру популяции по типу, характерному для стабилизирующего отбора. Такой отбор индуцирует постоянные приспособленности и устойчивое состояние полиморфизма (Mather, 1987), способствуя при этом снижению сегрегационного груза за счет гаметической интеграции популяций (Животовский, 1982, 1984).

Применение разработанного метода в селекции пеляди показало, что помимо выполнения основной функции - генетически обусловленной стабилизации продуктивности в условиях искусственного воспроизводства, умеренный отбор годовиков по весу тела может быть действенным методом при селекции на повышение репродуктивных качеств. Внедрение этого способа (а.с. № 1056971) при формировании племенных маточных стад пеляди на предприятиях НПО промрыбвод в 1983-1985 гг. привело к повышению продуктивности стад на 40%. Популяционный подход может быть наиболее эффектив-

ным при решении проблем рационального использования природных генетических ресурсов тех видов, которые, как и сиговые, отличаются высоким уровнем гетерозиготности. В этом случае разработанный методический прием позволит оптимизировать генетическую структуру популяций и обеспечит стабильный уровень продуктивности создаваемых стад, предупреждая их вырождение при длительной эксплуатации в промышленных хозяйствах.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Проведен фенотипический анализ эндырской пеляди, послужившей исходным материалом для селекции на повышение продуктивности гаточных стад при разведении вне ареала. Изучен уровень изменчивости ряда рыбоводно-биологических признаков (морфологических, меристических, репродуктивных) у рыб разного возраста, а также его динамика в онтогенезе. Наряду с общими для большинства рыбоводных объектов закономерностями проявления изменчивости, отмечена видоспецифичность самого уровня изменчивости, в частности, пониженное фенотипическое разнообразие по большинству исследованных признаков.

2. Исследован уровень популяционно-генетического разнообразия пеляди по рыбоводно-биологическим признакам, характеризующим репродуктивные качества самок, самцов и их потомства. Для этой цели использовано несколько показателей генетического разнообразия - повторяемость (r_w), реализованная наследуемость (h^2_R) и наследуемость в широком смысле (h^2_{fs}), при этом получено ожидаемое соответствие оценок, выполненных разными методами. Показано, что наибольшей генотипической обусловленностью у пеляди отличается срок нереста самок ($h^2_R=0,8$), средней - размер овулировавших икринок ($h^2_{fs}=0,5$), а наиболее низкой характеризуются различные репродуктивные качества производителей и их пото-

мства ($h^2=0,1-0,4$, при более существенном генотипическом разнообразии последних - $r_w=0,3-0,7$).

3. Изучена эколого-генетическая структура размерно-весовых и репродуктивных признаков у самок племенного стада. В результате посемейного анализа этих признаков у самок, выращенных в контрастных по обеспеченности кормом условиях, получены количественные оценки компонент общей фенотипической изменчивости: средовой, генетической и взаимодействия генотип-среда. Выявлена разная степень средовой и генотипической обусловленности различных признаков и неодинаковая величина взаимодействия генотип-среда.

4. Проведен анализ фенотипических корреляций (r) между различными признаками (морфологическими, меристическими, репродуктивными) у рыб разного возраста. Показана эффективность использования этого популяционного параметра при сравнительной оценке различных стад пеляди (ендирских, местного, племенных) и нескольких инбредных линий для выявления между ними различий по величине сопряженной изменчивости некоторых количественных признаков. Исследована эколого-генетическая структура нескольких пар коррелирующих признаков, с помощью ковариационного анализа определен вклад средовой и генотипической компонент, выявлено взаимодействие генотип-среда в общей сопряженной изменчивости основных признаков продуктивности самок. С использованием регрессионного анализа показана разная стабильность связей при испытании их на контрастных фонах и выявлена возможность дифференциации по этому показателю различных линий второго поколения инбридинга.

5. На основании популяционно-генетического исследования количественных признаков определена целесообразность селекции

пеляди по нескольким признакам, имеющим практическое значение для разведения сигов, выбраны наиболее эффективные и экспериментально обоснованные методы селекции для разных признаков и уточнена методика проведения отбора.

В качестве основных селекционных признаков на первом этапе работы с пелядью использованы плодовитость (величина относительной плодовитости) и срок нереста самок в сезоне. Применительно к новому объекту селекции определен режим массового отбора, разработана методика комбинированного отбора и способ использования при этом индивидуальных особенностей производителей. При исследовании двух поколений селекции выявлена высокая эффективность проведенного отбора: реализованная наследуемость по сроку нереста составила 0,8, по плодовитости - 0,4.

6. Изучены генетически последствия отбора с использованием методов количественной и биохимической генетики. При анализе количественных признаков в племенных стадах выявлена тенденция снижения уровня генотипического разнообразия (r_w) по признакам, подвергавшимся отбору или с ними связанными, а также отмечено изменение структуры корреляций некоторых признаков. По данным электрофоретического анализа генетическая структура стад, отбираемых по сроку нереста, сохраняет в ряду поколений специфические особенности (определенный уровень гетерогенности по локусу $A1b -2$) исходной "поздносозревающей" группы индусской пеляди. Отбор по относительной плодовитости способствует постепенному увеличению уровня гетерозиготности по локусу $A1b -2$, очевидно, в связи с выявленной корреляцией между этими показателями.

7. С целью разработки схемы линейного разведения пеляди заложены инбредные линии и последовательно исследовано три положе-

ния тесного инбридинга. Показано, что инбредная депрессия у пеляди проявляется начиная с I-го поколения инбридинга ($F = 0,25$) в I) нарушении соотношения полов (в инбредных потомствах на 20-70% увеличена доля самцов), 2) снижении качества икры и увеличении количества аномальных эмбрионов особенно при неблагоприятных условиях содержания самок, 3) снижении гомеостаза развития инбредных особей. Проведение умеренного отбора по относительной плодовитости самок при формировании каждого последующего поколения инбридинга способствует существенному ослаблению инбредной депрессии.

8. Разработан и использован в селекционной работе с пелядью популяционно-генетический подход, основанный на комплексном исследовании полиморфных белковых локусов и количественных признаков (морфологических, меристических, репродуктивных). В результате изучения генетических последствий массового отбора различной напряженности по весу рыб предложен метод повышения уровня гетерозиготности по нескольким полиморфным локусам, контролирующим белки разных классов. Показано, что при умеренном отборе (50%) годовиков увеличивается средняя гетерозиготность по 9 локусам (Alb -I, Alb -2, Est -I, Est -2, Me-I,2, Me-3, T0-2, α -Grdh). В дальнейшем это приводит к повышению (на 20-30%) нескольких составляющих приспособленности, определяющих продуктивность маточного стада, и стабилизации популяции в условиях искусственного воспроизводства.

9. В результате применения комплекса разработанных селекционных мероприятий на ЦС ГосНИОРХ "Ропша" создано первое в стране селекционное стадо пеляди повышенной продуктивности. Плодовитость племенных самок в 1981-1986 гг. достигла в среднем 35,1 тыс. шт икринок (28,5-44,6), что в 1,4 раза превышает пло-

довитость неселекционированных рыб (25,5 тыс.шт за период 1960-1979 гг.). Выход племенных личинок на рыбозаводах Северо-Запада на 10-12% превысил нормативный. Новый способ создания высокопродуктивных маточных стад пеляди апробирован в селекционной практике и внедрен на предприятиях НПО промрыбвод (1986-1987 гг.).

10. Принципы и методы работы с пелядью могут быть использованы при селекции тех объектов рыбоводства, которые имеют сходные с пелядью особенности популяционно-генетической структуры. Селекция таких видов на повышение продуктивных качеств может производиться не только по отдельным признакам с целью изменения определенных хозяйственно ценных показателей (специализированное направление), но и по комплексу признаков приспособленности - с целью обеспечения стабильного уровня продуктивности одомашненных стад в условиях искусственного воспроизводства. Для видов, характеризующихся высоким уровнем гетерозиготности, можно рекомендовать использование популяционного подхода, позволяющего с помощью простого методического приема в короткий срок создавать стада с оптимальной для вида генетической структурой и сохранять в них необходимый уровень изменчивости, предупреждая тем самым вырождение стад при длительной эксплуатации их в промышленных хозяйствах.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 52 работы, из которых основные:

1. Андрияшева М.А. Селекционно-генетический анализ популяции ендырской пеляди по сроку нереста//Изв.ГосНИОРХ. 1978а. Т.130. С.5-14.

2. Андрияшева М.А. Селекционно-генетический анализ маточного стада ендырской пеляди по плодовитости//Изв.ГосНИОРХ.1978б.

Т.130. С.15-24.

3. Андрияшева М.А., Черняева Е.В. Уровень фенотипической и генетической изменчивости диаметра овулировавших икринок у эндрюской пеляди (*Coregonus peled* Gm.)//Изв.ГосНИОРХ. 1978. Т.130. С.25-33.

4. Андрияшева М.А., Мантельман И.И., Кайданова Т.И. Итоги селекционно-генетических исследований пеляди//Сб.научн.тр.ВНИИПРХ. 1978. Вып.20. С.112-124.

5. Андрияшева М.А. Рыбоводно-биологические особенности пеляди эндрюской популяции и их использование в селекции//Лососевидные рыбы. 1980. Л.: Наука. С.325-328.

6. Андрияшева М.А. Селекционно-генетическая характеристика маточных стад пеляди различного происхождения//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1980. Вып.153. С.3-15.

7. Андрияшева М.А., Черняева Е.В. Использование диаметра овулировавших икринок для характеристики уровня генотипического разнообразия в различных стадах пеляди//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1980. Вып.153. С.15-19.

8. Андрияшева М.А. Методы и результаты селекции пеляди. Сообщение I. Отбор по некоторым рыбоводно-биологическим признакам //Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1981. Вып.174. С.59-70.

9. Локшина А.Б., Андрияшева М.А. Методы и результаты селекции пеляди. Сообщение II. Изменение генетической структуры стада при отборе//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1981. Вып.174. С.71-80.

10. Андрияшева М.А., Ефанов Г.В. Методы и результаты отбора при селекции пеляди. Сообщение III. Репродуктивные признаки//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1982. Вып.188. С.168-188.

11. Andryasheva M.A., Lokshina A.B., Kaidanova T.I. Genetic study of some *Coregonids*//Abstr.IV Congr.Europ.Ichtiol.1982.P.12.

12. Андрияшева М.А., Локшина А.Б., Ефанов Г.В. Направления, методы и результаты отбора при селекции пеляди//Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. 1983. М.: Легк.и пищевая пром. С.86-93.

13. Андрияшева М.А., Мантельман И.И., Кайданова Т.И., Черняева Е.В., Локшина А.Б., Ефанов Г.В., Полякова Л.А. Селекционно-генетические исследования некоторых сиговых рыб//Биологические основы рыбоводства:генетика и селекция. 1983. Л.: Наука. С.146-166.

14. Андрияшева М.А., Черняева Е.В., Ефанов Г.В. Использование диаллельных скрещиваний для оценки уровня генотипического разнообразия по выживаемости эмбрионов и длине личинок у пеляди//Сб. научн.тр.ГосНИОРХ. 1983. Вып.200. С.127-147.

15. Андрияшева М.А.(Никитина), Локшина А.Б., Ефанов Г.В., Черняева Е.В. Способ создания маточного стада лососевидных рыб//Бюлл.изобретений. А.с.№ 1056971. 1983. № 44. С.10.

16. Андрияшева М.А., Локшина А.Б. Метод повышения уровня гетерозиготности популяций сиговых рыб при искусственном воспроизводстве//Молекулярные механизмы генетических процессов. 1985. М.: Наука. С.212-218.

17. Андрияшева М.А., Воробьева Н.А. Характеристика самок пеляди племенных маточных стад 1-го и 2-го поколений селекции//Сб. научн.тр.ГосНИОРХ. 1985. Вып.229. С.137-146.

18. Андрияшева М.А., Ляшенко А.Н. Компоненты изменчивости размерно-весовых и репродуктивных признаков у самок пеляди//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1985. Вып.228. С.3-22.

19. Андрияшева М.А., Черняева Е.В. Последствия инбридинга у пеляди//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1985. Вып.228. С.23-33.

20. Андрияшева М.А. Наследуемость репродуктивных признаков у самок пеляди//Сб.научн.тр.ГосНИОРХ. 1985. Вып.235. С.22-33.