

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский
научно-исследовательский институт пресноводного рыбного хозяйства»
(ФГБНУ «ВНИИПРХ»)

На правах рукописи

Балашов Дмитрий Александрович

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ И РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ СВОЙСТВА ГИБРИДОВ
СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ (*CARASSIUS GIBELIO*) И КАРПА (*CYPRINUS CARPIO*)**

03.02.06. – ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Рекубратский Александр Витальевич

Москва - 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
1.1 ГИБРИДИЗАЦИЯ. ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ	8
1.2 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ГИБРИДИЗАЦИИ	9
Эффект гетерозиса	10
Стерильность и бесплодие гибридов	10
Явление нежизнеспособности	13
Пути предотвращения гибридной стерильности	15
1.3 ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ	17
1.4 ГИБРИДИЗАЦИЯ И СЕЛЬСКОЕ ХОЗЯЙСТВО	20
1.5 ГИБРИДИЗАЦИЯ В РЫБОВОДСТВЕ	23
Гибриды семейства карповых (<i>Cyprinidae</i>)	24
Гибриды семейства лососевых (<i>Salmonidae</i>)	25
Внутриродовые гибриды лососевых	27
Межродовые гибриды лососевых	29
Гибриды тилапий (<i>Cichlidae</i>)	31
Гибриды осетровых рыб (<i>Acipenseridae</i>)	32
Гибриды семейства сомовых (<i>Siluridae</i>)	36
1.6 НЕРЕДУКЦИЯ ГАМЕТ И ПЛОДОВИТОСТЬ ВОЗВРАТНЫХ ТРИПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ У РЫБ	36
1.7 ВОЗМОЖНЫЙ МЕХАНИЗМ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТЕТРАПЛОИДНЫХ БИСЕКСУАЛЬНЫХ ВИДОВ	39
Полиплоидия и гибридное видообразование	40
1.8 ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КАРАСЯ С КАРПОМ	44

Исследование гибридов между карасем и карпом во ВНИИПРХ	46
Глава 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	48
2.1 МАТЕРИАЛ.....	48
2.2 ПОЛУЧЕНИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ.....	52
2.3 ПОЛУЧЕНИЕ ГИНОГЕНЕЗА	52
2.4 ОСЕМЕНЕНИЕ И ИНКУБАЦИЯ ЭМБРИОНОВ	53
2.5 ТЕСТИРОВАНИЕ ЛИЧИНОК ПО АКТИВНОСТИ ПИТАНИЯ	54
2.6 ОТНОШЕНИЕ КАРАСЕКАРПОВ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА	54
2.7 ПИТАНИЕ КАРАСЕКАРПОВ	55
2.8 ПРОВЕДЕНИЕ РЫБОВОДНЫХ ОПЫТОВ	57
2.9 ИЗУЧЕНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ	57
2.10 КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	58
Глава 3 ОТНОШЕНИЕ ГИБРИДОВ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА	59
3.1 РЕЗУЛЬТАТЫ	59
Совместное тестирование при 20°С	59
Раздельное тестирование при 20°С	60
Раздельное тестирование при 5°С	62
3.2 ОБСУЖДЕНИЕ	63
Глава 4 ПИТАНИЕ СЕГОЛЕТКОВ КАРАСЕКАРПА ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ПРУДАХ.....	67
4.1 РЕЗУЛЬТАТЫ	67
4.2 ОБСУЖДЕНИЕ	76
Глава 5 РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ КАРАСЕКАРПОВ... ..	78
5.1 РЕЗУЛЬТАТЫ	78
Активность питания личинок карасекарпа и карпа.....	78

Выращивание сеголетков	81
Зимовка рыб	88
Выращивание двухлетков и трехлетков	89
5.2 ОБСУЖДЕНИЕ	94
Направления рыбохозяйственного использования карасекарпов.....	95
Глава 6 РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИПЛОИДНЫХ	
ГИБРИДОВ МЕЖДУ СЕРЕБРЯНЫМ КАРАСЕМ И КАРПОМ.....	
6.1 РЕЗУЛЬТАТЫ	99
6.2 ОБСУЖДЕНИЕ	102
Глава 7 РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТРИПЛОИДНЫХ	
ВОЗВРАТНЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ СЕРЕБРЯНЫМ КАРАСЕМ И КАРПОМ	
7.1 РЕЗУЛЬТАТЫ	107
Репродуктивные особенности возвратных гибридов на серебряного	
карася (F _{бск}) и их гиногенетических потомков (G ₁ F _{бск}).....	107
Репродуктивные особенности триплоидных возвратных гибридов на	
карпа (F _{бк})	109
7.2 ОБСУЖДЕНИЕ	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	120
ВЫВОДЫ.....	127
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	128

ВВЕДЕНИЕ

Одним из эффективных подходов к созданию высокопродуктивных форм рыб является гибридизация, которая позволяет соединить положительные свойства разных видов. Не случайно гибриды между карпом и карасем уже давно привлекают внимание рыбоводов. Гибриды между карпом и серебряным карасем первого поколения (F_1) исследованы Н. И. Николюкиным [Николюкин, 1972], который дал их морфологическое описание и указал на высокую рыбохозяйственную ценность карпокарасей (скрещивание ♀ карп x ♂ серебряный карась). Кроме того, было показано, что самцы карасекарпов (♀ серебряный карась x ♂ карп) полностью стерильны [Matsui et al., 1956], а самки частично плодовиты [Ojima et al., 1961; Николюкин, 1972] и в возвратных скрещиваниях способны давать триплоидное потомство [Ojima et al., 1975].

Во ВНИИПРХ работы с гибридами серебряного карася (*Carassius gibelio* Bloch., двуполая форма) с карпом (*Cyprinus carpio* L.) проводятся с конца 70-х гг. Начало исследований связано с идеей воспроизводства гибридов с помощью метода индуцированного гиногенеза [Черфас, Илясова, 1980; Черфас и др., 1982].

Было показано, что самки карасекарпы F_1 , а также их гиногенетические потомки продуцируют диплоидные яйцеклетки [Емельянова, Черфас, 1980; Емельянова, Абраменко, 1982], и что их скрещивание с родительскими видами приводит к образованию триплоидного потомства [Черфас и др., 1981]. Однако не все яйцеклетки, продуцируемые гибридной самкой, являются строго диплоидными (100 хромосом). Часть яйцеклеток анеуплоидна, число хромосом в таких яйцеклетках колеблется от 95 до 50 [Емельянова, Абраменко, 1982]. Доля анеуплоидных яйцеклеток у разных самок может быть различной. Анеуплоидные яйцеклетки в большинстве случаев способны к оплодотворению, однако развивающиеся из них эмбрионы погибают.

В процессе созревания гибридные ооциты претерпевают эндомитоз, а затем два последовательных мейотических деления [Емельянова, 1984]. Такой характер созревания приводит к возникновению клонов в индивидуальных потомствах

гибридных самок, что было доказано с помощью трансплантационного теста и анализа по биохимическим маркерам [Черфас и др., 1989].

Исследование триплоидных возвратных гибридов (F₃ск, получены от скрещивания гибридных самок с самцами серебряного карася, и F₃к — от скрещивания гибридных самок с самцами карпа) показало [Черфас и др., 1989], что они в подавляющем большинстве стерильны и лишь единичные самки F₃ск способны продуцировать небольшое количество икры, часть которой также содержит триплоидный набор хромосом (большая часть икры была анеуплоидной).

В исследованиях рыбохозяйственных свойств триплоидных гибридов показано, что они на всех этапах выращивания превосходят карпа по выживаемости, а по скорости роста не уступают карпу (или даже несколько превосходят его) на первом году жизни. Гибриды также устойчивее карпа к вирусным и бактериальным инфекциям [Юхименко и др., 1988]. Эти свойства определили интерес к карасекарпам как объекту аквакультуры [Черфас, Емельянова, 1984; Рекубратский и др., 1989].

Среди диплоидных гибридов при их гиногенетическом воспроизводстве проводили массовый отбор по ряду репродуктивных признаков, прежде всего плодовитости. В результате уже у второго гиногенетического поколения (G₂) удалось значительно улучшить репродуктивные свойства самок и долю фертильных рыб [Емельянова, 1989].

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы заключалась во всестороннем изучении биологических и рыбохозяйственных свойств гибридов между серебряным карасем и карпом.

Знание этих свойств необходимо по двум причинам:

1. Диплоидные и триплоидные карасекарпы, сочетающие в себе ценные свойства родительских видов: быстрый рост карпа и устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды серебряного карася, являются перспективным объектом пресноводной прудовой, пастбищной и рекреационной аквакультуры. Интерес к карасекарпам со стороны рыбоводов и фермеров в

последние годы постоянно растет. Многолетняя эффективная селекция диплоидных гибридных самок на повышение плодовитости позволяет рассматривать карасекарпов в качестве новой породы, готовой к прохождению процедуры апробации с получением в Госсорткомиссии РФ патента на новое селекционное достижение и его допуска к использованию в аквакультуре.

2. Карасекарпы, диплоидные и триплоидные самки которых продуцируют нередуцированные гаметы, рассматриваются нами в качестве модели полиплоидной эволюции низших позвоночных, результатом которой является возникновение тетраплоидных бисексуальных видов. Возникновению таких видов путем последовательной гибридизации препятствуют определенные ограничения, связанные, в частности, с фертильностью диплоидных и триплоидных гибридов. Изучение карасекарпов позволяет понять, насколько реальна гипотеза происхождения тетраплоидных видов.

В соответствии с вышеизложенным были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить устойчивость диплоидных и триплоидных карасекарпов (F₆к, F₆ск, G) к дефициту кислорода.

2. Изучить особенности питания карасекарпов при выращивании их в прудах совместно с карпом.

3. Изучить рыбохозяйственные свойства (активность питания личинок, жизнеспособность, скорость роста, рыбопродуктивность) диплоидных и триплоидных карасекарпов при выращивании их в прудах до товарного возраста.

4. Определить основные направления рыбохозяйственного использования диплоидных и триплоидных карасекарпов.

5. Изучить репродуктивные свойства диплоидных самок карасекарпа шестого и седьмого поколения гиногенеза (G₆ и G₇), отобрать лучших по комплексу признаков и получить потомства следующих поколений гиногенеза.

6. Изучить фертильность возвратных триплоидных гибридов для серебряного карася и карпа (F₆к и F₆ск); получить тетраплоидное потомство.

7. Подготовить заявку на породоиспытание нового селекционного достижения — породы карасекарп.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 ГИБРИДИЗАЦИЯ. ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Достаточно точное определение понятия термина «гибридизация» приводит Большая советская энциклопедия [Иванова, Мартышев, 1971]. Согласно энциклопедической статье, гибридизация — это «скрещивание организмов, различающихся наследственностью, т. е. одной или большим числом пар аллелей (состояний генов), а, следовательно, — одной или большим числом пар признаков и свойств. Скрещивание особей, принадлежащих к разным видам либо ещё менее родственным таксономическим категориям, называется отдалённой гибридизацией. Скрещивание подвидов, сортов или пород называется внутривидовой гибридизацией».

Определение гибридов даёт Ч. Дарвин в «Очерке 1844 года», он называет потомков от скрещивания разных рас, разновидностей или пород помесями, а гибридами — потомков от скрещивания разных видов [Дарвин, 1939].

А. С. Серебровский [Серебровский, 1935] предложил называть гибридизацией именно межвидовую гибридизацию. Скрещивание форм более близких, чем виды (подвиды, расы, породы) — субгибридизация, а скрещивания представителей разных родов, семейств и отрядов Серебровский отнес к ультрагибридизации. В качестве примера ультрагибридизации Серебровский описал свои опыты по гибридизации морских ежей с моллюсками [Серебровский, 1935].

Термин отдалённая гибридизация появился в отечественной литературе в тридцатых годах прошлого века и широко начал использоваться после появления работ Г. Д. Карпеченко, который, в частности, в 1935 г. писал: «При рассмотрении различных скрещиваний по характеру получаемых гибридов представляется трудным делить их на внутривидовые, межвидовые и межродовые. Генетическая дивергенция форм не всегда соответствует тем морфологическим признакам, по которым строятся современные системы, и вследствие этого некоторые

межвидовые гибриды не отличаются по своему поведению от внутривидовых, а гибриды некоторых разновидностей ведут себя как типичные межвидовые и пр. Представляется правильнее делить скрещивания на близкие и отдаленные в той или иной степени, разумея под отдаленностью различие генетических структур скрещивающихся форм, непосредственно отражающееся на характере и поведении гибридов» [Карпеченко, 1971].

Также различают естественную и искусственную гибридизацию. Естественная гибридизация имеет место при перекрывании ареалов различных видов в так называемой «зоне контакта», при естественном нарушении изоляционных механизмов, а также при антропогенном воздействии. Естественная гибридизация широко сопряжена с полиплоидией; например, многие виды пшениц представлены полиплоидами. Естественной гибридизации посвящено множество исследований, они легли в основу концепции сетчатой эволюции [Боркин, Даревский, 1980; Боркин, Литвинчук, 2013].

1.2 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ГИБРИДИЗАЦИИ

Гибридизация влечет за собой ряд эффектов, которые не наблюдаются при обычном размножении.

Зачатие гибридной особи может происходить с большими или меньшими трудностями, некоторые из них преодолеваются относительно легко, другие же абсолютно неустранимы. Развитие гибридов может сопровождаться различными аномалиями или же вовсе останавливаться. Также гибриды могут иметь различные степени бесплодия. Серебровский писал: «Соединение в клетках различных наборов хромосом приводит к особенностям и неправильностям в передаче признаков по наследству, и потомство гибридов оказывается чрезвычайно многообразным и часто с большим процентом ненормальных, уродливых или вообще нежизнеспособных особей даже при нормальных по жизнеспособности гибридах первого поколения» [Серебровский, 1935].

С другой стороны, гибридам может быть свойственно усиленное развитие, и тогда они превосходят родителей по тем или иным признакам, такое явление носит название гетерозиса.

Эффект гетерозиса

В настоящее время наиболее признанными являются три гипотезы возникновения гетерозиса. Первая гласит, что гетерозис обуславливается погашением у гибридов действия вредных и полублетальных рецессивных генов одного родителя их нормальными аллелями, привнесенными другим родителем. Вторая гипотеза — гипотеза доминирования — объясняет гетерозис благоприятным сочетанием неаллельных доминантных генов, которые наследуются от обоих родителей. Третья — гипотеза «сверхдоминирования» указывает на высокую зависимость гетерозиса от гетерозиготности не только благоприятных, но и неблагоприятных генов [Кирпичников, 1987].

В специальных исследованиях В. А. Струнников с соавторами показал, что гипотеза сверхдоминирования несостоятельна [Струнников, Струнникова, 2003]. В сложных исследованиях на тутовом шелкопряде авторам впервые удалось разработать совершенный метод закрепления гетерозиса в потомстве, для этого были применены искусственный партеногенез и андрогенез, что позволило получать абсолютно гомозиготных потомков, а последующие возвратные скрещивания позволили практически полностью избавиться от летальных и полублетальных аллелей [Струнников, 1987а, b; 1994].

Стерильность и бесплодие гибридов

Люди обратили внимание на проблему бесплодия гибридов еще более двух тысячелетий тому назад. Аристотель в своем труде «О возникновении животных» писал о бесплодии мулов, указывая на то, что еще Эмпедокл и Демокрит безрезультатно пытались объяснить это явление [цит. по: Рубайлова, 1965].

Первым подробно осветил проблему гибридизации животных французский естествоиспытатель Ж. Бюффон [Граф де Бюффон, 1801]. Бюффон затрагивал вопрос о том, что разные гибриды, полученные от одной и той же пары родителей, могут различаться степенью плодовитости.

Чарльз Дарвин посвятил анализу гибридизации целую главу IX книги «Происхождение видов» [Дарвин, 1991]. Он признавал, что в межвидовых скрещиваниях возникают бесплодные гибриды, но предлагал различать две категории стерильности: у гибридов F_1 , и в последующих поколениях [Дарвин 1991]. Дарвин опирался в основном на эксперименты по скрещиванию растений, проведенными Й. Кельрейтером и К. Гартнером. Он рассматривал бесплодие как явление, которое является следствием ряда межвидовых различий в строении половой системы, полового инстинкта, продолжительности беременности и т. п. Бесплодие определяется действием многих физиологических и морфологических признаков, но не приобретается животным под действием естественного отбора [Дарвин, 1991].

Ф. Добжанский отмечал, что явления гибридной стерильности неоднородны. Стерильность может проявляться на разных стадиях развития, и ее механизмы также могут быть различны, как, например, при нарушении сперматогенеза у мулов и гибридов *Drosophila* [Dobzhansky, 1970].

Гибридные плодовитость/стерильность и уровень жизнеспособности часто оказываются сцеплены с полом. Для объяснения этого явления предложено правило Холдейна. Это правило гласит, что полозависимая стерильность и нежизнеспособность гибридов наблюдается чаще у гетерогаметного (XY или ZW), чем у гомогаметного пола (XX или ZZ) [Haldane, 1922]. Правило Холдейна отражает, вероятно, несколько причин, включающих несовместимость рецессивных генов, их высокие накопленные частоты в X или Z хромосомах, а также более высокий темп эволюции генов гибридной стерильности у самцов по сравнению с генами у самок (у большинства животных гетерогаметный пол — мужской) [Wu, Davis, 1993; Masly, Presgraves, 2007].

У правила Холдейна немало исключений. Например, у всех изученных межвидовых гибридов рода *Xenopus*, имеющих женскую гетерогаметность WZ, гибридные самцы стерильны, а самки фертильны [Kobel, 1996].

Недавние исследования показали, что у гибридов чаще имеет место мужская стерильность, поскольку сперматогенез более чувствителен к нарушениям, чем оогенез [Malone, Michalak, 2008].

Стерильность гибридов может быть обусловлена генными, хромосомными и цитоплазматическими причинами. Как генная, так и хромосомная стерильность может выражаться в aberrантном течении мейоза. Генная стерильность обычна у гибридов животных, а хромосомная стерильность у гибридов растений; у некоторых видов растений может наблюдаться одновременно и генная, и хромосомная стерильность [Грант, 1980].

Существует различие в терминах «стерильный» и «бесплодный». У стерильных гибридов не образуются гаметы, а у бесплодных гаметы формируются, но они нефункциональны или субфункциональны. Стерильность и бесплодие вероятно являются результатом действия различных механизмов. Стерильность гибридов может быть результатом мейотического механизма, называемого «пахитенный контроль» (pachytene checkpoint), тогда как бесплодие, по-видимому, является результатом других механизмов, обусловленных анеуплоидией или структурными нарушениями хромосом в гаметах [Li et al., 2009; Торгашева, 2013].

Во время первого деления мейоза материнские и отцовские копии каждой хромосомы спариваются друг с другом, образуя синаптонемный комплекс, кроме того, в это время происходит генетическая рекомбинация — обмен участками между гомологичными хромосомами. Во время этих сложных хромосомных событий велика вероятность ошибок, поэтому в ходе эволюции выработались специальные механизмы, контролирующие точность синапсиса, а также репарацию разрывов ДНК. Один из таких механизмов, пахитенный контроль, сравнивает гомологичные хромосомы на стадии пахитены, когда хромосомы наиболее тесно конъюгируют друг с другом. При обнаружении серьезных

расхождений между гомологами мейоциты разрушаются, что предотвращает генерацию дефектных гамет. Показано, что пахитенный контроль не могут преодолеть триплоидные особи [Li et al., 2009].

Явление нежизнеспособности

В зависимости от степени близости родительских видов уровень жизнеспособности гибридов первого и последующих поколений может быть весьма различным.

А. С. Серебровский в своей известной монографии «Гибридизация животных» писал: «Формы и степени нежизнеспособности гибридов чрезвычайно разнообразны, гибрид может быть вполне жизнеспособен, а в случае наличия гетерозиса даже более жизнеспособным, чем чистые виды. В других случаях гибрид может оказаться с более или менее ослабленной жизнеспособностью, которая восстанавливается при определенном подборе среды. Явление сублетальности показано на гибридах бабочек, где развитие идет только до куколки, но затем останавливается. В более тяжелых случаях гибрид гибнет еще раньше благодаря дисгармоничному или прямо тератологическому развитию, как например, при отдаленных скрещиваниях рыб [Серебровский, 1935].

При анализе явлений нежизнеспособности гибридов, следует четко разделять жизнеспособность первого поколения гибридов F_1 , а также последующих поколений F_2 , F_3 и возвратных скрещиваний F_b . Во многих случаях вполне жизнеспособные гибриды F_1 во втором поколении показывают резкое понижение жизнеспособности, вплоть до полной гибели. В других случаях потомство последующих поколений становится более жизнеспособным, чем в F_1 » [Серебровский, 1935].

Причин нежизнеспособности гибридов может быть несколько; среди них можно указать на т. н. постзиготические изолирующие механизмы [Dobzhansky, 1937]. Постзиготическая изоляция возникает в результате фиксации несовместимых (конфликтующих) аллелей в разобщенных популяциях [Марков,

2014]. Подобные аллели были найдены у различных животных, в том числе у мух [Coyne, Orr, 1997], бабочек [Presgraves 2002], лягушек [Sasa et al. 1998] и у птиц [Price, Bouvier 2002].

В развитии реципрокных гибридов лососевых *Salmo trutta* x *S. irideus* была обнаружена рассинхронизация экспрессии материнских и отцовских аллелей, чего не наблюдалось при развитии чистых родительских видов [Hitzeroth et al., 1968; Klose et al., 1969]. Подобные явления наблюдались также у гибридов из рода *Xenopus*, у них экспрессия отцовских генов была подавлена в раннем развитии [Honjo, Reeder, 1973].

Попытку разобраться, что происходит с регуляцией экспрессии генов в случае гибридного развития, предприняли американские исследователи, используя искусственно полученные реципрокные межродовые гибриды между рыбами сем. *Centrarhidae*: *Micropterus salmoides* (*LMB*) и *Lepomis cyanellus* (*GSF*). Гибридные эмбрионы *LMB* ♀ x *GSF* ♂ развивались нормально и были жизнеспособны. Реципрокные гибриды *GSF* ♀ x *LMB* ♂ имели морфологические аномалии и погибали через несколько часов после оплодотворения. Авторы показали, что экспрессия материнских аллелей происходит непрерывно в течение гибридного эмбриогенеза, однако отцовские аллели не проявляются в течение некоторого времени после оплодотворения. У нежизнеспособных гибридов наблюдали асинхронную экспрессию генов, причем отцовские аллели активировались раньше, нежели у чистых родительских видов и жизнеспособных гибридов, или же не активировались вовсе [Whitt et al., 1977].

Известно, что раннее развитие у низших позвоночных регулируется материнскими м-РНК, синтезированными во время роста ооцита. Ядерные гены включаются гораздо позднее, причем переход с одной программы развития на другую происходит синхронно и включает два события: исчерпание материнских м-РНК и переход к экспрессии ядерных генов [Schier, 2007]. Регулируются эти процессы транскрипционными факторами, малейшие изменения в работе которых, как например: выключение у данио-рерио регуляторного белка POU5f1, — вызывает нарушения развития и гибель зародыша [Leichsenring et al., 2013].

Пути предотвращения гибридной стерильности

Большинство однополых форм рыб возникли в результате гибридизации [Lamatsch, Stöck, 2009]. Аналогичная ситуация имеет место у саламандр и лягушек, гибридные формы которых также возникли после гибридизации двуполых видов [Graf, Pelaz 1989; Lowcock, 1989]. Все партеногенетические виды ящериц имеют гибридное происхождение [Kearney, 2009].

Для предотвращения гибридной стерильности в природе используется механизм, который заключается в премейотической эндодупликации хромосом; с его помощью животные продуцируют нередуцированные гаметы. Этот механизм широко представлен у растений, а также у животных, размножающихся партеногенетически [De Storme, Geelen, 2013].

Различают несколько типов партеногенетического размножения. При настоящем партеногенезе размножение происходит в отсутствие вклада самцов: самки продуцируют нередуцированные яйцеклетки, которые несут соматический набор материнских хромосом, все потомки являются клонами матерей. Такой тип размножения представлен у рептилий [Даревский, 1958; Kearney, 2009; Cuellar, 1971; Lutes et al., 2010; Neaves, Baumann, 2011].

Гиногенез (спермозависимый партеногенез в англоязычной литературе): тип размножения, при котором самки продуцируют нередуцированные яйцеклетки, несущие нередуцированный набор материнских хромосом, но для инициации эмбриогенеза яйца должны быть стимулированы спермием. Самцы участвуют в половой жизни вида, но не передают потомству свой генетический материал. Такой тип размножения характерен для некоторых костистых рыб и саламандр [Васильев, 1985; Ромашов, Головинская, 1960; Веукеboom, Vrijenhoek, 1998; Yoshikawa et al., 2009; Graf, Pelaz 1989; Lowcock, 1989].

При гибридогенезе гибридные самки продуцируют редуцированные яйцеклетки, несущие только материнский гаплоидный набор хромосом, отцовский хромосомный набор элиминируется в раннем оогенезе. Гаплоидные яйцеклетки отплодотворяются самцом другого вида, и таким образом

восстанавливается гибридный статус потомства. Такая модель воспроизводства встречается у однополых лягушек, саламандр и некоторых рыб [Bogart, 2009; Uzzell et al., 1976; Alves et al., 1998].

Ооциты диплоидных двуполых видов при вступлении в мейоз имеют хромосомы, представленные четырьмя хроматидами; после двух мейотических делений созревшие яйцеклетки имеют одну хроматиду. Большинство, если не все однополые животные, по-видимому, рассчитывают на предварительное удвоение хромосом до вступления в мейоз [Lutes et al., 2010; Cimino, 1972; Itono et al., 2006; Macgregor, Uzzell, 1964; Cuellar, 1971]. Дублирование набора хромосом в половых клетках дает восемь хроматид вместо четырех и делает возможным возникновение яйцеклеток с полным набором соматических материнских хромосом без исключения мейотической программы [Neaves, Baumann, 2011].

Теоретически, партеногенетические виды могут получить восемь хроматид в своих премейотических ооцитах одним из двух путей:

1. Хромосомная дупликация без цитокинеза; процесс, названный эндомитозом или эндодупликацией [Edgar, Orr-Weaver, 2001].

2. Восьмихроматидные оогонии могут возникать слиянием двух диплоидных половых клеток.

Большинство исследователей считает, что причиной удвоения хромосом в премейотических оогониях партеногенетических животных является эндорепликация, однако экспериментально этот процесс остается не доказанным [Neaves, Baumann, 2011].

Конкуренция с симпатрическими видами влияет на успешность существования гибридов, даже если они способны размножаться партеногенетически. Сохранение гетерозиготности представляется ключевой предпосылкой экологического благополучия однополых видов и форм.

Сохранение гетерозиготности определяется особенностями мейоза. Если биваленты в мейозе формируются с участием гомологичных отцовской и материнской хромосом, то коссинговер и случайная сегрегация хромосом в ходе мейотических делений будет приводить к постепенной утрате уникальных

аллелей путем элиминации их с полярным тельцем. Таким образом, оригинальный гибридный геном будет стремиться к гомозиготизации [Neaves, Baumann, 2011]. Премейотическое удвоение хромосом у партеногенетических видов дает возможность формирования бивалентов между сестринскими хромосомами, что обеспечивает сохранение исходного уровня гетерозиготности из поколения в поколение. Гипотеза о формировании бивалентов между сестринскими хроматидами была предложена несколько десятилетий назад [Macgregor, Uzzel, 1964; Cuellar, 1971; Neaves, 1971], но механизм распознавания сестринских и гомологичных хромосом начали исследовать только недавно [Lutes et al., 2010; Vi, Vogart, 2010]. Сейчас ясно, что спаривание и обмен действительно происходят между генетически идентичными сестринскими хромосомами, но как клетки отличают идентичные от весьма похожих хромосом, остается неизученным [Neaves, Baumann, 2011].

При однополном размножении, основанном на эндорепликации хромосом, потери аллелей не происходит, и таким образом возможно накопление вредных мутаций (феномен известный как храповик Меллера). Возможность долговременного существования однополых животных при этом ставится под сомнение [Loewe, Lamatsch, 2008]. Однако даже в этом случае вредные аллели у однополых форм могут элиминироваться при гибели их носителей. В случае же возникновения выгодных мутантных аллелей, действие вредных мутаций может быть компенсировано, а сами полезные аллели способствуют экспансии видов и форм [Neaves, Baumann, 2011].

1.3 ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

К настоящему времени по проблеме естественной гибридизации животных и растений накоплено множество публикаций, в которых авторы детально разбирают явление естественной гибридизации как один из факторов эволюции [см. обзоры: Комаров, 1940; Завадский, 1968; Майр, 1947; 1968; Боркин, Даревский, 1980]. Появление во второй половине XX века молекулярного и

цитогенетического методов анализа значительно расширило число видов растений и животных, имеющих гибридное происхождение, и позволило по-новому оценить вклад гибридизации в видообразование. Наряду с горизонтальным переносом генов среди микроорганизмов, грибов, растений и животных, гибридизация стала рассматриваться как фактор эволюции, а биологическое разнообразие представляется теперь не в виде древа, как считалось ранее, а в виде сети жизни [Боркин, Литвинчук, 2013; Arnold, 1992; 2006].

В 1938 г. Эдгар Андерсон предложил термин «интрогрессивная гибридизация», которым в настоящее время пользуются многие исследователи. Под интрогрессией понимается начальное образование первого поколения гибридов, их возвратное скрещивание с одним из родительских видов и, наконец, естественный отбор некоторых новых форм [Anderson, 1953].

Среди животных межвидовые и более отдаленные гибриды встречаются гораздо реже, чем у растений, однако не настолько редко, как думали ранее. Так, во флоре Соединённого Королевства гибридизация известна у 25% видов сосудистых растений, среди европейских бабочек такие виды составляют более 12%, а у европейских млекопитающих — 6% [Mallet, 2005; 2007].

Э. Майр разделил все случаи гибридизации на две категории в зависимости от того, среди каких по происхождению видов она происходит. Два встречающихся вместе вида, населяющие один и тот же ареал или обитающих в перекрывающихся ареалах, называются «симпатрическими», обычно такие виды не скрещиваются, но время от времени образуют случайные гибриды. Такая гибридизация называется «симпатрической». В тех случаях, когда происходит даже частичное разрушение изолирующих механизмов, т.е. нарушена географическая изоляция, становится возможным образование множества гибридных индивидуумов, образующихся от скрещиваний не сильно дивергированных видов. Такая гибридизация называется «аллопатрической» [Майр, 1968; 1974].

Некоторые авторы указывают на то, что межвидовая гибридизация чаще встречается в экологически нестабильных условиях, например, в северных

регионах с резкими колебаниями климата и трансформацией ландшафтов, по сравнению с более устойчивыми тропиками [Hubbs, 1961; Майр 1968; Панов 1989]. С этим согласуется и меньшая встречаемость гибридизации в морях, которые отличаются более стабильными экологическими условиями [Hubbs 1955; Gardner 1997].

У рыб в природе часто встречается симпатрическая гибридизация. Два вида обитают на территориях взаимно перекрывающихся ареалов, и, как правило, не скрещиваются в виду различных форм изоляции. В некоторых случаях в результате резкого нарушения изолирующих механизмов, может происходить массовая гибридизация, при этом многочисленные гибриды могут появляться на стыке ареалов двух видов [Николюкин, 1972].

Симпатрическое видообразование обнаружено в Великих Африканских озерах среди населяющих их цихлид [Seehausen, 2000]. Многочисленные виды были разделены презиготическим барьером, основанным на брачных предпочтениях рыб. В прозрачной воде дивергенция видов осуществлялась за счет полового отбора по цветовой гамме, при этом особи разных видов находили полового партнера по видоспецифической окраске [Teraï et al., 2006]. В дальнейшем, однако, число видов цихлид в озерах резко сократилось. Это связано с двумя факторами: во-первых, в озеро Виктория был вселен активный хищник — нильский окунь (*Lates niloticus*); во-вторых, из-за значительной вырубке лесов по берегам озер, эрозии почв и смывания песчаных грунтов резко возросла мутность воды. Это привело к ослаблению репродуктивного барьера и массовой гибридизации между разными видами, стабильность которых поддерживалась лишь за счет цветowych брачных предпочтений [Seehausen et al., 1997].

По наблюдению Николюкина [1952], межродовые гибриды встречаются среди рыб чаще, чем межвидовые (внутривидовые), это объясняется тем, что рыбы разных родов одного семейства реже изолированы географически, чем виды одного и того же рода. Нарушение других типов изоляции (экологической, физиологической) приводит к более частому образованию межродовых, чем

межвидовых гибридов. Эта особенность выделяет рыб среди других животных [Николюкин, 1952; 1972].

1.4 ГИБРИДИЗАЦИЯ И СЕЛЬСКОЕ ХОЗЯЙСТВО

История искусственной гибридизации у растений и животных уходит к глубокой древности, к тем временам, когда они попали в круг хозяйственной деятельности человека. Поскольку одомашненные животные и растения мигрировали вместе с человеком, они постоянно находились в контакте с другими видами и породами, и, как следствие, скрещивались с ними.

Первые сведения об использовании отдаленной гибридизации в растениеводстве относятся к селекции цветочно-декоративных растений в Китае, Индии, а затем и в Европе. Так английский садовод Т. Фэрчайлд, осуществил в 1717 г. первую искусственную гибридизацию, скрестив разные виды гвоздик [Иванова, Мартышев, 1971]. В России первые научно-обоснованные попытки изменения существующих в природе видов методом искусственной межвидовой гибридизации были предприняты в конце 18 века Йозефом Кельрейтером [см. Кельрейтер, 1940].

И. В. Мичурин и Л. Бербанк выполнили многочисленные работы по отдаленной гибридизации с целью продвижения на север различных плодовых культур, приспособления их для районов с более суровыми климатическими условиями. И. В. Мичурин писал «Многими своими успехами в деле выведения новых сортов я обязан применению отдаленной межвидовой гибридизации восточноазиатских зимостойких форм груши, яблони, винограда, абрикоса, черемухи и других с европейскими культурными не зимостойкими сортами» [Мичурин, 1948].

Эксперименты американского селекционера Лютера Бербанка в 90-е годы XIX века сыграли значительную роль в гибридизации растений. Бербанк, вдохновленный Дарвином, развил бурную деятельность в сфере создания новых сортов культурных растений. Благоприятный калифорнийский климат позволил

ему получать по несколько поколений в год, а обилие экспериментального материала — проводить массовый отбор, который, по словам Мичурина, был невозможен в условиях средней России [Рубайлова, 1965]. Бербанк создал гибриды кактуса без колючек, гибридную скороспелую породу грецкого ореха, в садоводстве и плодоводстве известность получили гибриды сливы и персика, гибриды абрикоса со сливой, гибрид ежевики с малиной и некоторые сорта слив, в том числе бескосточковая слива и слива, дающая готовый чернослив [Бербанк и Холл, 1955].

Скрещивая пшеницу с различными видами пырея, в том числе *Agropiron elongatum* и *A. glaucum*, Н. В. Цицин получил пшенично-пырейные гибриды с числом хромосом $2n = 56$, которым был присвоен статус нового рода *Agrotriticum* [Цицин, 1978; 1981]. Геномный анализ межродовых гибридов пырея и пшеницы позволил сделать предположение о наличии у них гомологичных хромосом [Любимова, 1979].

Для придания пшенично-пырейным гибридам свойства многолетности осуществлена их гибридизация с многолетней рожью. Полученный трехродовой пшенично-пырейно-ржаной амфидиплоид ($2n = 70$) сочетает признаки всех родительских форм [Любимова, 1974; 1987]. Гибридизация пырея и ржи дала сорта ржи, в зерне которых содержится до 20-25% связанной клейковины [Цицин, Махалин, 1976].

Гибридизация между пшеницей и рожью была весьма успешна, в некоторых случаях оплодотворение достигало 60-80%, но полученные гибриды оказались практически стерильны. Спонтанно полученные и индуцированные амфидиплоиды отличались фертильностью и проявляли промежуточное наследование признаков [Державин, 1960; Шулындин, 1970].

Тритикале — новый вид растения, созданный на основе отдаленной гибридизации пшеницы и ржи, сочетающий высокую холодостойкость и сопротивляемость неблагоприятным факторам среды, присущим ржи, с великолепными хлебопекарными качествами пшеницы. Работы многих генетиков и селекционеров позволили создать огромное разнообразие тетраплоидных,

октоплоидных и гексаплоидных сортов и форм тритикале. Синтезированы многолетние формы путем скрещивания твердой пшеницы с многолетней рожью (*Secale montanum*) [Державин, 1960].

Большое сельскохозяйственное значение получили межродовые гибриды кукурузы с трипсакумом, теосинте, сахарным тростником [Mangelsdorf, Reeves, 1931; Farquharson, 1957; Рандольф, 1957; Боровский, Коварский, 1967]. Гибриды кукурузы с трипсакумом представляют интерес для использования в селекции на многолетность, холодостойкость, многопочатковость, повышенное содержание белка в зерне, а также в связи с задачей экспериментального получения апомиксиса у кукурузы [Белоусова, 1970; Петров, Белоусова, 1974; Железнова, Белоусова, 1977; Чистякова, Изотова, 1977].

В гибридизации овощных культур Г. Д. Карпеченко одним из первых использовал полиплоидию для получения фертильных гибридов, в частности для создания межродовых редечно-капустных амфидиплоидов [Карпеченко, 1935]. Перспективным для практического использования является гибрид редиса с капустой [Мошков, Макарова 1970].

Наибольшее распространение и крупное значение имела, как известно, гибридизация лошади с ослом, дававшая мулов. Это скрещивание было осуществлено несколько тысячелетий назад, однако, несмотря на выносливость мулов (♀ лошадь x ♂ осел) и лошаков (♀ ослица x ♂ жеребец), не пошло дальше первого поколения из-за бесплодия гибридов.

Гибридизация крупного рогатого скота с бизоном [Boyd, 1914] проводилась в широких масштабах в XIX в. в США, гибриды обладали выносливостью к степным зимним буранам. Самки этих гибридов были плодовиты, а самцы стерильны. Известна гибридизация крупного рогатого скота и зебу, которая проводилась в США в неблагоприятных по пироплазмозу южных районах. Благодаря устойчивости к пироплазмозу по берегам Мексиканского залива были созданы значительные количества этих гибридов [Borden, 1910]. При помощи такой гибридизации была создана порода Санта-Гертруда [Rhoad, 1949].

В XIX–XX вв. были получены разнообразные гибриды лошадей и ослов с зебрами, куланами и другими лошадиными. У гибридов осел х кулан сперматогенез идет дальше, чем у мулов — у них в большом числе имеются сперматоциты второго порядка. После применения И. И. Ивановым техники искусственного осеменения гибридизация домашних животных еще более упростилась, в результате в Аскании-Нове были получены зеброиды [Иванов, 1910]. Помеси яка с коровами — хайнаки, высоко ценятся за жирномолочность, Гибриды бизона с коровой, яка с зебу ограниченно плодовиты, у них стерильны только самцы [Завадовский, 1931]. Известны также нары — гибриды одногорбого верблюда (дромадера) и двугорбого (бактриана). Нары плодовиты, но особи F₂ мелки и слабосильны. У хищников известны гибриды тигра и львицы — тигоны, льва и тигрицы — лигры [Завадовский, 1931].

В сети Интернет создан сайт, посвященный гибридам у животных, где собраны описания более ста гибридов среди млекопитающих из отрядов двурезцовых сумчатых, хищных, парнокопытных, непарнокопытных, хоботных и китовых, а также среди насекомых, рыб, птиц и рептилий (<http://www.zoohybrid.ru>).

1.5 ГИБРИДИЗАЦИЯ В РЫБОВОДСТВЕ

Легкость искусственной гибридизации у рыб обусловлена искусственным методом воспроизводства и наружным оплодотворением. В. П. Врасский в 1857 г. предложил сухой метод оплодотворения, названный впоследствии «русским», это значительно облегчило получение различных гибридов.

Громадная роль в изучении гибридов рыб принадлежит Н. И. Николюкину, который вместе с сотрудниками осуществил более 100 гибридных скрещиваний, из них 23 в семействе *Acipenseridae* и 95 среди костистых рыб. Все гибриды осетровых обладали жизнеспособностью, это отличало их от гибридов *Teleostei*, среди которых наряду с вполне жизнеспособными, встречались потомки с нарушениями, а также совсем нежизнеспособные [Николюкин, 1972].

Литература о гибридизации рыб крайне обширна, ниже мы остановимся на основных семействах, особенно тех, представители которых выращиваются в аквакультуре. Основное внимание будет уделено жизнеспособности и плодовитости гибридов.

Гибриды семейства карповых (*Cyprinidae*)

Белый амур х пестрый толстолобик (*Ctenopharyngodon idella* х *Aristichthys nobilis*). Скрещивания белого амура с пестрым толстолобиком были проведены во многих странах, очевидно, в надежде получить универсальную растительноядную рыбу, питающуюся как растительностью, так и фитопланктоном. В результате скрещиваний получали диплоидных и триплоидных гибридов, у которых диплоидные особи были идентичны материнскому виду, что указывает на спонтанный (гибридный) гиногенез. Триплоидные гибриды были стерильными, имели низкую жизнеспособность и высокую долю уродств [Sutton et al., 1981; Beck, Biggers, 1982; Allen, Wattendorf, 1987].

Белый толстолобик х пестрый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix* х *Aristichthys nobilis*) и реципрокный гибрид обнаружили гетерозис по скорости роста и жизнеспособности. Наследуют промежуточный характер строения жаберного фильтрационного аппарата, в связи с чем характер и стратегия питания является промежуточной по сравнению с родителями. Оба реципрокных гибрида плодовиты, от них получено второе гибридное поколение [Виноградов, Ерохина, 1964; Воропаев, 1969, 1975; Гречковская, Туранов, 1982].

В скрещиваниях белый толстолобик (*H. molitrix*) х белый амур (*C. idella*), белый толстолобик (*H. molitrix*) х белый амурский лещ (*Parabramis pekinensis* Bas.), белый толстолобик (*H. molitrix*) х черный амурский лещ (*Megalobrama terminalis* Rich.), белый амур (*C. idella*) х черный амурский лещ (*M. terminalis*) были получены жизнеспособные гибридные личинки, которые затем были выращены до 5–6 месячного возраста [Алиев, 1967].

Когда белый амур, белый и пестрый толстолобики выступали в качестве материнского вида, а карп — в качестве отца, выживали единичные личинки морфологически идентичные матери [Макеева, 1969; 1972; 1975a]. Специальные исследования показали, что матроклинные особи возникают в результате гибридного диплоидного гиногенеза, а одной из причин их низкой выживаемости является гомозиготность, возникающая при диплоидизации женского хромосомного набора [Макеева, 1975b].

Скрещивания между индийскими карпами *Labeo rohita*, *Cirrhinus mrigala*, *Catla catla* и *Labeo fimbriatus* дали плодовитое гибридное потомство, которое наследовало промежуточные черты между родительскими видами. Гибриды *L. rohita* x *C. catla* сочетают в себе скорость роста *C. catla* и форму головы, свойственную *L. rohita* [Varghese et al., 1978; Reddy, 2000]. Гибриды *C. catla* x *L. fimbriatus* проявили гетерозис по скорости роста и превосходили родительские виды по этому признаку [Basavaraju, 1995].

Гибриды между карпом (*Cyprinus carpio*) и индийскими карпами *Labeo rohita*, *Cirrhinus mrigala*, *Catla catla* являются функциональными триплоидами, они стерильны и проявляют пониженную жизнеспособность на ранних стадиях выращивания. Однако выжившие особи имеют хорошую скорость роста и выживаемость в монокультуре [Khan et al., 1990].

В скрещиваниях *Cyprinus carpio* x *Hemiculter eigenmanni* или *C. carpio* x *C. idella* Val. было получено жизнеспособное потомство, содержащее по два генома карпа и одному геному корейской востробрюшки или белого амура соответственно [цит по: Васильев, 1985].

Гибриды семейства лососевых (*Salmonidae*)

Гибридизация лососевых рыб широко проводилась во второй половине XX в (Таблица 1.1). Основные исследования того времени были направлены на изучение жизнеспособности гибридов на разных стадиях развития, их устойчивости к заболеваниям и оценке плодовитости.

Для оценки гибридной плодовитости кроме гонадосоматического индекса использовали два критерия:

- способность к гаметогенезу;
- способность продуцировать гаметы, качество которых проверено с помощью пробного оплодотворения.

Таблица 1.1 – Результаты гибридизации лососевых рыб [по Gray et al., 1993]

Скрещивание		Жизнеспособность 2п	Жизнеспособность 3п
Самки	Самцы		
<i>Salmo salar</i>	<i>Salmo trutta</i>	+	—
<i>Salmo salar</i>	<i>Oncorhynchus keta</i>	-	-
<i>Salmo salar</i>	<i>Salvelinus fontinalis</i>	1%	-
<i>Salmo salar</i>	<i>Salmo gairdneri</i>	-	-
<i>Salmo salar</i>	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	-	-
<i>Salmo gairdneri</i>	<i>Salmo salar</i>	0,5%	+
<i>Salmo gairdneri</i>	<i>Salmo trutta</i>	-	+
<i>Salmo gairdneri</i>	<i>Salvelinus fontinalis</i>	0,7%	+
<i>Salmo gairdneri</i>	<i>Oncorhynchus keta</i>	-	-
<i>Salmo gairdneri</i>	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	3%	+
<i>Salvelinus fontinalis</i>	<i>Salmo salar</i>	-	—
<i>Salvelinus fontinalis</i>	<i>Salmo trutta</i>	-	—
<i>Salvelinus fontinalis</i>	<i>Oncorhynchus keta</i>	-	-
<i>Salvelinus fontinalis</i>	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	5-12%	-
<i>Salmo trutta</i>	<i>Salmo salar</i>	+	-
<i>Salmo trutta</i>	<i>Salvelinus fontinalis</i>	+	+
<i>Salmo trutta</i>	<i>Salmo gairdneri</i>	-	+
<i>Salmo trutta</i>	<i>Oncorhynchus keta</i>	2%	-
<i>Salmo trutta</i>	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	-	-
<i>Oncorhynchus keta</i>	<i>Salmo salar</i>	-	-
<i>Oncorhynchus keta</i>	<i>Salmo trutta</i>	-	-

Продолжение Таблицы 1.1

Скращивание		Жизнеспо- сность 2п	Жизнеспо- сность 3п
Самки	Самцы		
<i>Oncorhynchus keta</i>	<i>Salvelinus fontinalis</i>	-	-
<i>Oncorhynchus keta</i>	<i>Salmo gairdneri</i>	-	-
<i>Oncorhynchus keta</i>	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	+	-
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	<i>Salmo salar</i>	-	-
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	<i>Oncorhynchus keta</i>	-	-
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	<i>Salvelinus fontinalis</i>	-	-
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	<i>Salmo trutta</i>	-	+
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	<i>Salmo gairdneri</i>	-	-

Примечание: + жизнеспособность высокая; - жизнеспособность низкая или имела место полная гибель.

Внутриродовые гибриды лососевых

Род *Salvelinus*

Гибриды арктического гольца и мальмы *S. alpinus* x *S. malma* имеют низкую скорость роста, но очень выносливы к заболеваниям, в частности, к фурункулезу. Гибриды плодовиты, имеют скорость роста промежуточную между родительскими видами, а выживаемость равную или превышающую арктического гольца [Chevassus, 1979].

Гибрид американской палии и озерного гольца-кривомера *S. fontinalis* x *S. namaycush* был очень успешной заменой озерной форели, численность которой резко сократилась из-за гибели в результате паразитической активности миноги в Великих озерах на североамериканском континенте [Smith, 1970; 1972]. Скрещивание *S. namaycush* x *S. alpinus* дает потомство с хорошей выживаемостью. Гаметогенез у этих реципрокных гибридов качественно нормальный. Только в F₂ или у возвратных гибридов мальки менее жизнеспособны, чем F₁ [Smith, 1970].

Род *Salmo*

Этот род разделен на две подгруппы [Chevassus, 1979]. К первой относятся виды, характерные для запада Северной Америки (*Salmo clarki*, *Salmo aquabonita*). Гибриды между этими видами имеют хорошую выживаемость и скорость роста. Показано также, что они плодовиты [Schreck, Behnke, 1971]. Эта группа сейчас выделена в род *Parasalmo* или, как сказано ниже, включена в род *Oncorhynchus*.

Ко второй группе относятся атлантические виды (*S. salar* и *S. trutta*).

Лучшую комбинацию составляет скрещивание между кумжей и семгой, *S. trutta* x *S. salar*. Гибриды имеют выживаемость и скорость роста, аналогичную родительским видам. Гибриды оказались плодовиты, были получены F₂ и F₃, а также возвратные гибриды, у которых преимущественно наблюдались нарушения гаметогенеза, а единичные нормальные гаметы обладали крайне низкой способностью к оплодотворению и эмбриональной выживаемостью [Piggins, 1970; Nygren et al., 1975; Makhrov, 2008].

Род *Oncorhynchus*

Гибриды японских видов дальневосточных лососей, амаго и сима, *O. rhodurus* x *O. masou* показывают выживаемость и скорость роста аналогичную или более высокую по сравнению с родительскими видами. Эти родительские виды плохо скрещиваются с другими видами рода [Chevassus, 1979; Blanc, Chevassus, 1979].

Гибриды *O. keta* x *O. nerka* и *O. gorbuscha* x *O. keta* показали повышенную скорость роста и выживаемость по сравнению с родительскими видами [Павлов, 1959]. Самки гибридов *O. keta* x *O. gorbuscha* оказались плодовитыми, семенники самцов были либо недоразвитыми, либо с признаками жирового перерождения. От гибридных самок было получено возвратное потомство с обеими родительскими формами [Simon, Noble, 1968; Смирнов, 1969].

Гибриды от скрещивания самок *O. kisutch* с самцами *O. gorbuscha* или *O. keta*, а также реципрокные комбинации погибали еще до вылупления, небольшое количество вылупившихся зародышей оказались уродливыми [Foerster, 1935; Смирнов, 1969]. Лучшую выживаемость в первый месяц жизни по сравнению с

материнским видом показал гибрид *O. kisutch* x *O. tsawytscha* [Blanc, Chevassus, 1979].

Межродовые гибриды лососевых

Гибриды между родами *Salvelinus* и *Salmo*

Реципрокные гибриды от скрещивания американской палии с кумжей *Salvelinus fontinalis* x *Salmo salar* показали низкую жизнеспособность. Однако гибриды арктического гольца *S. alpinus* с семгой и кумжей (*S. salar* и *S. trutta*) оказались жизнеспособными и отличались хорошей скоростью роста. Также было показано, что эти гибриды стерильны [Refstie, Gjedrem, 1975; Sutterlin et al., 1977].

Гибрид кумжи и американской палии *Salmo trutta* x *Salvelinus fontinalis* тщательно изучен. Скорость роста и выживаемость этих гибридов занимает промежуточное место между родительскими видами, а стерильность гибридов делает их выгодными для выращивания в аквакультуре [Chevassus, 1979; Blanc, Chevassus, 1986; Scheerer, Thorgaard, 1983; Scheerer et al. 1987; McKay et al., 1992].

Гибриды от скрещивания самок кумжи *Salmo trutta* с другими видами, арктическим гольцом *S. alpinus* и мальмой *S. malma* также стерильны, имеют нормальную жизнеспособность и скорость роста, равную или опережающую рост родительских видов [Refstie, Gjedrem, 1975].

Гибриды между родами *Salvelinus* и *Oncorhynchus*

По данным Сузуки и Фукуды [Suzuki, Fukuda, 1971a, b; 1973a, b] эмбриональная жизнеспособность гибридов симы и американской палии (*O. masou* x *S. fontinalis*) низкая, однако выживаемость молоди превысила выживаемость обоих родительских видов. Взрослые гибриды в большинстве были стерильны, только 5-15% особей созрели и дали единичные аномальные ооциты или сперматозоиды. Гонадосоматический индекс гибридов был около 2% при 16-18% у родительских видов. Также были получены реципрокные гибриды *O. masou* x *S. malma*, их изучение дало сходные результаты.

В реципрокных скрещиваниях амаго и американской палии *O. rhodurus* x *S. fontinalis* выживаемость потомства была низкой [Chevassus, 1979]. По сравнению с родительскими видами реципрокные гибриды амаго и мальмы *S. malma* показали равную или более высокую выживаемость. Плодовитость этих гибридов была низкой, только 1% самцов и 5% самок созрели и дали незначительное количество гамет. [Chevassus, 1979].

Полностью нежизнеспособной оказалась комбинация *O. kisutch* x *S. fontinalis* [Blanc, Chevassus, 1979].

Гибриды между родами *Salmo* и *Oncorhynchus*

Скрещивания самок кумжи *S. trutta* с самцами симы *O. masou* и амаго *O. rhodurus* дают гибридов с 50-70% выживаемостью к возрасту 18 мес. и низкой плодовитостью: только у единичных рыб были найдены гаметы невысокого качества. В реципрокных скрещиваниях кумжи *S. trutta* и нерки *O. nerka* потомство получить не удалось [Chevassus, 1979].

Очень мало данных по гибридизации дальневосточных лососей с семгой *S. salar*. Показано, что реципрокные гибриды семги и кижуча *O. kisutch* погибали еще до вылупления [Chevassus, 1979; Loginova, Krasnoperova, 1982].

Отдельно стоит рассмотреть гибридизацию с участием радужной форели. До 1989 г. этот вид принадлежал к роду *Salmo* и имел видовое название *Salmo gairdneri*. Однако затем, на основании подробного сравнительного изучения биохимических и остеологических особенностей радужной форели и других видов из родов *Salmo* и *Oncorhynchus* систематики пересмотрели положение радужной форели и переместили ее в род *Oncorhynchus* с видовым названием *Oncorhynchus mykiss* [Smith, Stearley, 1989].

Исходя из этого таксономического переноса меняется и статус гибридов с участием радужной форели, поскольку все описанные случаи гибридизации с представителями рода *Salmo* теперь представляются как случаи межродовой гибридизации.

Все гибридные комбинации, в которых радужная форель *O. mykiss* выступала в роли самца, оказались нежизнеспособными. Скрещивания *O. mykiss* с

O. masou, *O. rhodurus*, *O. nerka* и *O. kisutch*, дали хороший выход личинок, но молодь обладала низкой жизнеспособностью. В реципрокных скрещиваниях развитие останавливалось на стадии пигментации глаз [Chevassus, 1979].

Гибридизация самок *O. mykiss* с самцами из других родов (*Salmo*, *Salvelinus*) показала крайне низкую выживаемость диплоидных гибридов. Только применение искусственной триплоидизации увеличило выживаемость этих гибридов [Chevassus et al. 1983; Scheerer, Thorgaard 1983; Gray et al. 1993].

Гибриды тиляпий (*Cichlidae*)

Основная цель гибридизации тиляпий направлена на получение в потомстве количественного преобладания самцов, так как самцы обладают более высокой скоростью роста.

Подавляющее количество самцов в потомстве наблюдается при скрещивании различных видов рода *Oreochromis*. При скрещивании самок мозамбикской тиляпии *Oreochromis mozambicus* с самцами занзибарской тиляпии *O. hornorum* было получено потомство, состоящее целиком из самцов [Hickling, 1960]. У видов *O. hornorum*; *O. aureus*; *O. karangae* и *Tilapia meriae* самки гетерогаметны с WW-WZ системой определения пола, тогда как у *O. niloticus* и *T. zillii* гетерогаметны самцы с XX-XY системой определения пола [Mair et al., 1991a,b; Desprez et al., 2003; Snaani et al., 2008]. Во многих случаях самки нильской тиляпии, скрещенные с самцами других видов, дают однополумужское потомство, а при использовании самцов *O. niloticus* в ряде случаев получено гибридное потомство, полностью состоящее из самок [Bardach et al., 1972; Avault, Shell, 1967; Pruginin et al., 1975; Pinto, 1982; Привезенцев и др., 1998; 2002; Ивойлов и др., 1988; Бугаец, 1999]. Трудности в гибридизации тиляпий связаны с плохим контролем маточных стад и их засорением, что негативно сказывается на качестве однополумужского потомства [Wohlfarth, 1994]. В последнее время интерес к гибридизации тиляпий несколько ослабел, поскольку начали применяться альтернативные методы манипулирования полом, такие как

гормональная инверсия и генетическая регуляция — использование андрогенетических самцов YY [Cnaani, Levavi-Sivan, 2009]. При скрещивании самцов YY с нормальными самками XX нильской тиляпии получали однополое мужское потомство с набором хромосом XY [Mair et al., 1997].

В качестве экспериментальной модели для изучения мейотической сегрегации хромосом был получен межродовой гибрид *Saroterodon melanoteron* x *Oreochromis niloticus*. Гибридное потомство было жизнеспособно и плодовито, было получено три последующих поколения гибридов [Baroiller et al., 2000; Bezault et al., 2012].

Гибриды осетровых рыб (*Acipenseridae*)

То, что различные виды осетровых могут скрещиваться друг с другом в природе, писал еще Л. С. Берг, в своей знаменитой книге «Пресноводные рыбы СССР и сопредельных стран» [Берг, 1948]. Он описал основные комбинации естественных гибридов осетровых:

- *Huso dauricus* x *Acipenser schrenckii* (калуга x амурский осетр)
- *H. huso* x *A. nudiventris* (белуга x шип)
- *H. huso* x *A. gueldenstaedtii* (белуга x русский осетр)
- *H. huso* x *A. stellatus* (белуга x севрюга)
- *nudiventris* x *A. stellatus* (шип x севрюга)
- *ruthenus* x *A. gueldenstaedtii* (стерлядь x русский осетр)
- *ruthenus* x *A. stellatus* (стерлядь x севрюга)
- *gueldenstaedtii* x *A. stellatus* (русский осетр x севрюга)
- *baerii* x *A. ruthenus* (сибирский осетр x стерлядь)

Впервые скрещивание осетровых рыб осуществил академик Ф. В. Овсянников в 1869 году [Овсянников, 1870]; он оплодотворил икру стерляди (*A. ruthenus*) спермой русского осетра (*A. gueldenstaedtii*), севрюги (*A. stellatus*) и даже гибрида осетра со стерлядью. Эти эксперименты открыли путь к широкому использованию гибридизации у осетровых. Дальнейшие

экспериментальные работы в этом направлении принадлежат Н. И. Николюкину и его сотрудникам в 1949–1970 гг.

Впервые гибрид белуга х стерлядь был получен в 1952 г. Саратовским отделением Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) [Николюкин, Тимофеева, 1953]. После успешного перехода обоих реципрокных гибридов на внешнее питание, было принято решение перейти к выращиванию гибридов в прудах. Исследования бестера показали, что по своим рыбоводно-хозяйственным качествам он выгодно отличается как от исходных видов: белуги и стерляди, — так и от конкурирующих с ним в хозяйственном отношении видов осетровых, позднее освоенных аквакультурой: сибирским и русским осетрами [Бурцев, 2013].

В 1964 г. по инициативе И. А. Бурцева было начато усиленное кормление гибридов старших возрастов малоценной рыбой. В результате интенсивного кормления был вызван сдвиг в половом созревании самок, и в 1966 г. при помощи гипофизарных инъекций было получено второе поколение гибридов (F₂) [Бурцев, 1969].

У выращенных в прудах гибридных самцов белуга х стерлядь в возрасте 4-х лет была обнаружена зрелая сперма. Это привело к созданию возвратных форм гибридов: кроссы бестера с белугой (Б.БС) и стерлядью (С.БС), обладающие $\frac{3}{4}$ наследственности белуги или стерляди и, соответственно, характеризующиеся уклонением в их сторону признаков и свойств [Николюкин, 1972].

На сегодняшний день эти три формы бестера получили официальный статус пород с наименованиями бурцевская (БС), внировская (Б.БС) и аксайская (С.БС) [Бурцев, 2013].

По жизнеспособности бурцевская и аксайская породы практически равноценны, тогда как внировская порода демонстрирует более высокую летальность из-за большего различия производителей этой породы по качеству половых продуктов. [Николюкин, 1972, Nikoljukin, 1971; Бурцев, 2013].

В 1952-53 гг. на Волге был получен межродовой гибрид белуга (*Huso huso*) х осетр (*Acipenser gueldenstaedtii*) [Тимофеева, Шпилевская, 1954]. Гибрид Б х О

превосходил молодь осетра и рецiproкного гибрида О х Б по скорости роста в течение первых двух месяцев, затем снизил потребление корма, началась гибель. Рецiproкный гибрид О х Б проявил лучшую жизнеспособность и на третьем месяце жизни обогнал по длине и массе гибрида Б х О и потомство чистого осетра [Николюкин и др., 1954]. Гибрид и между белугой и осетром стерилен, в гонадах особей в возрасте 11-12 лет половые клетки обнаружить не удалось, а сами гонады были представлены жировой тканью [Бурцев, 1967].

Хорошие результаты получены при скрещивании русского и ленского осетров [Ефимов, 2001; 2002]. У гибридов стерляди (*A. ruthenus*) и сибирского осетра (*A. baerii*) — стероса и остера, обнаружен гетерозис по темпу роста и устойчивости к миксобактериозу [Баранов, 2000; Виноградов, Речинский, 2002; Речинский, 2002]. И. А. Бурцев, исследовав гонады этих гибридов, выращенных в прудах и в Волге, нашел самцов в основном стерильными, от некоторых удалось получить подвижную сперму, однако при оплодотворении икры стерляди выклюнулись небольшое количество нежизнеспособных личинок; у самок он отметил массовую гибель ооцитов на последних стадиях синаптенного пути [Бурцев, 1962; 1967].

Специалистами ВНИИПРХ создан промышленный гибрид между сибирским осетром породы ЛЕНА-1 и стерлядью породы СТЕР-1, он получил название ЛС-11. Гибрид имеет промежуточное кол-во хромосом $2n = 180$, характеризуется бесплодием самок и самцов, несколько уступает ЛЕНА-1 по скорости роста, однако имеет более широкий диапазон температур, благоприятных для роста, потребления корма и выживаемости [Петрова и др., 2008].

Гибрид между сибирским осетром ленской популяции и белугой, названный ЛБ-11, также стерилен, поскольку образован от видов с различным уровнем ploидности. Гибриды ЛБ-11 отличаются высоким темпом роста, хорошими адаптивными свойствами к индустриальным методам выращивания, устойчивости к заболеваниям. Поскольку гибриды стерильны, то выращивание их в хозяйствах,

связанных с естественными водоемами, не представляет угрозы генетического загрязнения естественных популяций осетровых рыб [Шишанова, Липпо, 2008].

Как показали результаты двухлетнего выращивания, гибриды шипа (*Acipenser nudiventris*) и русского осетра (*A. gueldenstaedtii*) растут быстрее осетра, но по рыбоводно-биологическим показателям шип и гибрид шип х осетр значительно уступают гибриду шип х севрюга [Борзенко, 1964]. Данных о плодовитости этих гибридов нет, однако Николукин предполагает, что при резком различии наборов хромосом шипа и осетра нельзя рассчитывать на плодовитость от их скрещивания [Николукин, 1972].

Гибриды шип (*A. nudiventris*) х севрюга (*A. stellatus*) оказались плодовитыми, причем не уступают в плодовитости родительским видам и созревают на 2–4 года раньше севрюги. Росли гибриды быстрее родительских видов и имели лучший аппетит. Также этот гибрид оказался полифагом, он более полно использует кормовую базу. Может выращиваться в прудах и в крупных водохранилищах, где сеголетки достигали массы 0,3 кг, а двухлетки 2,35 кг [Козлов, 1969; 1970].

В садках Лучегорской научно-исследовательской рыбоводной станции ТИНРО проводятся экспериментальные работы по скрещиванию самцов амурского осетра *A. schrenckii* (АО) с самками сибирского осетра *A. baerii* (СО) ленской популяции [Свирский, Рачек, 2001]. В 2004 г. осуществлена гибридизация между амурским и сибирским осетрами (АО х СО и СО х АО), амурским осетром и стерлядью (АО х Ст и Ст х АО). Кроме того, был создан тройной гибрид стерляди, амурского осетра и калуги (Ст х АО х (АО х К)), все гибриды выращены до 4-х летнего возраста [Рачек, Свирский, 2008].

По сообщению С. Б. Подушки и М. С. Чебанова, в Китае выращиваются плодовитые гибриды калуги (*Huso dauricus*) и амурского осетра (*A. schrenckii*), а также возвратные гибриды на амурского осетра [Подушка, Чебанов, 2007]. Гибридов используют для производства пищевой икры, добычу которой осуществляют, забивая половозрелых самок.

Гибриды семейства сомовых (*Siluridae*)

С участием клариевых сомов Юго-Восточной Азии были получены реципрокные гибриды с пангасиусом: *Clarias batrachus* x *Pangasius sutshi* и *C. macrocephalus* x *P. sutshi*. Все гибридные комбинации показали пониженную жизнеспособность по сравнению с родительскими видами [Tarnchalanukit, 1986]. О способности к половому созреванию этих гибридов ничего не известно. В другой работе авторы получили потомство от комбинации *C. batrachus* x *Heteropneustes jossilis*, гибриды обладали пониженной жизнеспособностью, об их плодовитости или стерильности также ничего не известно [Mukhopadathy, Dehadrai, 1987].

Самки *Clarias gariepinus* были скрещены с самцами *Heterobranchus longififis* [Hecht, Lublinkhof, 1985; Legendre et al., 1992]. Авторы получили жизнеспособных гибридов, которые имели промежуточные показатели по скорости роста и выживаемости. Гибриды оказались плодовитыми, было получено потомство второго поколения и возвратные гибриды, которые, однако, имели пониженную выживаемость и высокую смертность на личиночной стадии.

Скрещивания канальных сомиков рода *Ictaluris* *I. punctatus* x *I. furcatus* показали, что гибриды по выживаемости превосходят родительские виды во всех фазах роста, обладают большей устойчивостью к заболеваниям, а также имеют лучшую оплату корма, чем родительские виды. Гибриды плодовиты, при скрещивании между собой и с родительскими видами дают жизнеспособное потомство, однако продуктивность F₂ и возвратных гибридов оказалась заметно хуже, чем F₁ [Masser, Dunham, 1998].

1.6 НЕРЕДУКЦИЯ ГАМЕТ И ПЛОДОВИТОСТЬ ВОЗВРАТНЫХ ТРИПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ У РЫБ

К настоящему времени известно несколько искусственно полученных гибридов, у которых самки продуцируют диплоидные яйцеклетки, а в возвратных

скрещиваниях возникают триплоиды. Полагают, что нередукция гамет у таких гибридов возникает с помощью эндорепликации ДНК в раннем мейозе.

Многие исследователи при скрещивании гибридных самок *Salmo salar* x *Salmo trutta* с самцами *Salmo trutta* получили триплоидное потомство. Это свидетельствовало, что диплоидные гибриды продуцируют нередуцированные диплоидные яйцеклетки [Johnson, Wright, 1986; Galbreath, Thorgaard, 1995; Dannewitz, Jansson, 1996]. По мнению Джонсона и Райта [Johnson, Wright, 1986] наиболее вероятное объяснение образования диплоидных яйцеклеток заключается в премейотическом эндомитозе, который происходит в оогониях. Удвоение хромосом и мейотическое спаривание дублированных сестринских хромосом дают диплоидные гаметы с генотипом, идентичным генотипу гибридных самок [Dannewitz, Jansson, 1996].

При межвидовой гибридизации медаки *Oryzias latipes* x *O. curvinotus*, самцы этого гибрида стерильны, самки плодовиты и продуцируют диплоидные ооциты также путем премейотического эндомитоза [Shimizu et al., 2000].

Аналогичный случай наблюдался и у гибридов солнечных окуней *Lepomis gibbosus* x *L. cyanellus*. Самки этого гибрида продуцируют диплоидные яйцеклетки, при оплодотворении которых самцом родительского вида получается триплоидное потомство. В возвратном триплоидном потомстве самцы стерильны, а самки продуцируют триплоидные яйцеклетки, при оплодотворении которых спермой одного из исходных видов начинается аномальное развитие, потомство нежизнеспособно [Dawley et al., 1985].

Еще один искусственно созданный гибрид фундулюсов: *Fundulus heteroclitus* x *F. diaphanous*. Эти гибриды представлены исключительно самками, которые продуцируют диплоидные яйцеклетки и размножаются клонально при помощи гиногенеза, формируя однополо-женское потомство, характеризующееся высокой фиксированной гетерозиготностью [Dawley, 1992].

Особый интерес представляют данные о плодовитости триплоидных гибридов, полученных в возвратных скрещиваниях самок, продуцирующих нередуцированные диплоидные яйцеклетки. В Таблице 1.2 собраны результаты

всех известных нам исследований плодовитости триплоидов. Как видно из Таблицы 1.2, жизнеспособное потомство от триплоидных самок удалось получить только в 5 случаях из 14. В большинстве случаев триплоидные самки были или сами стерильны, или нежизнеспособным оказывалось их потомство.

Таблица 1.2 – Плодовитость триплоидных возвратных гибридов, полученных от гибридных самок, продуцирующих диплоидные яйцеклетки

Гибрид	Способность продуцировать яйцеклетки	Жизнеспособность потомства	Источник
<i>(Carassius gibelio</i> x 2n <i>Cyprinus carpio</i>) x <i>C. gibelio</i>	+	+	Черфас и др., 1989
<i>(Carassius gibelio</i> x 2n <i>Cyprinus carpio</i>) x <i>C. carpio</i>	-	-	Черфас и др., 1989
<i>(Carassius auratus cuvieri</i> x <i>Cyprinus carpio</i>) x <i>C. a. cuvieri</i>	+	+	Zhang et al., 1992
<i>(Carassius auratus cuvieri</i> x <i>Cyprinus carpio</i>) x <i>C. carpio</i>	+	+	Zhang et al., 1992
<i>(Salmo salar</i> x <i>Salmo trutta</i>) x <i>Salmo salar</i>	-	-	Galbreath, Thorgaard, 1995
<i>(Salmo trutta</i> x <i>Salmo salar</i>) x <i>Salmo salar</i>	-	-	Johnson, Wright, 1986
<i>(Salmo salar</i> x <i>Salmo trutta</i>) x <i>Salvelinus fontinalis</i>	-	-	Johnson, Wright, 1986
<i>(Lepomis gibbosus</i> x <i>L. cyanellus</i>) x <i>L. cyanellus</i>	+	-	Dawley et al, 1985
<i>(Lepomis gibbosus</i> x <i>L. cyanellus</i>) x <i>L. gibbosus</i>	+	-	Dawley et al, 1985
<i>(Oryzias latipes sinensis</i> x <i>O. curvinotus</i>) x <i>O. l. sinensis</i>	+	-	Kurita et al., 1995
<i>(Oryzias latipes sinensis</i> x <i>O. curvinotus</i>) x <i>O. curvinotus</i>	+	-	Kurita et al., 1995
2n <i>Carassius auratus cuvieri</i> x (4n <i>Carassius auratus</i> x <i>Cyprinus carpio</i>)	-	-	Liu, 2010
4n <i>Cobitis biwae</i> x 2n <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	+	+	Kusunoki et al., 1994
<i>(Carassius auratus</i> x <i>Cyprinus carpio</i>) x <i>Cyprinus carpio</i>	+	+	Wu et al., 2003

Примечание: Латинские названия видов даны в соответствии с текстами литературных источников. Латинские названия нужно выделить курсивом

1.7 ВОЗМОЖНЫЙ МЕХАНИЗМ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ТЕТРАПЛОИДНЫХ БИСЕСУАЛЬНЫХ ВИДОВ

Серьезным препятствием в возникновении бисексуального тетраплоидного вида является весьма частая стерильность одного или двух полов у аутополиплоидных животных. Эта преграда встречается нередко также и при возникновении аутополиплоидов у растений. Значителен тот факт, что среди однополых партеногенетических животных полиплоидия является обычным явлением.

Б. Л. Астауров [1969] предложил рабочую гипотезу непрямого происхождения полиплоидных видов у бисексуальных животных посредством партеногенеза и гибридизации. Схематически она представлена в виде четырех последовательных шагов:

1. Переход от обычного бисексуального способа размножения к однополному размножению. Экспериментально такой переход был продемонстрирован Астауровым на шелковичном черве *Bombix mori* путем искусственного температурного амейотического партеногенеза, при котором в потомстве возникают только самки, являющимися клонами своей матери [Астауров 1936; 1940; 1960; 1968].

2. Весьма легкий переход одноположенских партеногенетических клонов или рас от диплоидного ($2n$) состояния к тетраплоидному ($4n$). При получении температурного амейотического партеногенеза из тетраплоидных яиц можно получить партеногенетических полиплоидных самок, а в дальнейшем тетраплоидных партеноклонов [Астауров, 1940; 1960; 1966; 1968].

3. Возникновение триплоидных ($3n$) партеногенетических клонов или рас посредством скрещивания самок из тетраплоидных партеногенетических клонов с диплоидными самцами пока еще существующего исходного или близкородственного диплоидного вида. Посредством искусственного термического партеногенеза оказывается возможным получать сначала

диплоидные, потом тетраплоидные и, наконец, триплоидные клоны [Астауров, 1955; 1956; Астауров, Верейская, 1960].

4. Вторичный возврат к бисексуальному способу размножения, уже на полиплоидном уровне посредством гибридизации партеногенетических полиплоидных (в особенности триплоидных) самок с диплоидными самцами филогенетически родственных форм.

По мнению Боркина и Даревского [1980], стадия тетраплоидной однополый формы является промежуточной перед возникновением тетраплоидной бисексуальности. Возникновению тетраплоидных бисексуальных видов должно предшествовать существование тетраплоидных форм с однополым размножением или ситуация, при которой и те, и другие существуют одновременно. Появление бисексуальных тетраплоидов сразу после гибридизации однополых триплоидных форм с бисексуально диплоидными видами будет происходить с низкой частотой, в этой связи обособление таких тетраплоидов в качестве самостоятельного вида представляется маловероятным. Однако В. П. Васильев [1981; 1985] указывает, что такая вероятность может быть намного выше в случае изолированной популяции с небольшим числом особей.

Полиплоидия и гибридное видообразование

Полиплоидия имеет большое значение в эволюции растений, где служит одним из способов видообразования. Открытие среди позвоночных животных видов, сочетающих гибридное происхождение, различные варианты клонального наследования и полиплоидию, позволило сформулировать концепцию сетчатой эволюции [Боркин, Даревский, 1980; Васильев, 1985; Даревский, 1986, 1995; Гребельный, 2008; Васильев и др., 2010]. Первоначальная гибридизация диплоидных обоеполых видов может приводить к образованию диплоидных клональных, чаще всего однополых видов, которые при помощи возвратной гибридизации образуют виды с более высокой плоидностью. Переход к полиплоидии осуществляется через так называемый триплоидный мост ($3n$

стадию), хотя теоретически возможны и другие варианты. Предполагается, что полиплоидия чаще должна возникать в условиях нестабильности среды в период размножения, что больше соответствует умеренным, нежели тропическим регионам [Mable, 2004]. Большинство полиплоидных видов среди многоклеточных животных — тетраплоиды ($4n$), но некоторые достигают $12n$ (например, среди африканских шпорцевых лягушек рода *Xenopus*) [см. Dowling, Secor, 1997; Гребельный, 2008].

Впервые однополое размножение было найдено у рыбки *Poecilia formosa*, обитающей в водоемах Южного Техаса и северо-восточной Мексики. Впоследствии оказалось, что эта форма размножается при помощи естественного гиногенеза [Hubbs, Hubbs, 1932; 1946]. По данным кариологии [Prehn, Rasch, 1969], биохимической генетики [Abramoff et al., 1968; Balsano et al., 1972; Turner et al., 1980], морфологии и зоогеографии [Darnell, Abramoff, 1968], *P. formosa* имеет гибридное происхождение, она происходит от скрещивания *P. mexicana* х *P. latipinna*.

P. formosa в природе представлена двумя формами: диплоидной ($2n = 46$) и триплоидной ($3n = 69$), обе формы размножаются гиногенетически [Schultz, Kallman, 1968; Prehn, Rasch, 1969]. Триплоидная форма содержит два генома *P. mexicana* и один геном *P. latipinna*, это указывает, что триплоидные клоны возникли в результате гибридизации по схеме (*P. mexicana* х *P. latipinna*) х *P. mexicana* [Rasch et al, 1970]. Более детальными исследованиями было показано, что в южной части ареала встречается триплоидная форма *P. formosa* — *mexicana*, в центральной — *P. formosa* — *limantouri*, а в северной — *P. formosa* — *latipinna* [Dawley, 1989].

Известно, что при гиногенезе случаются ошибки и иногда происходит истинное оплодотворение, что приводит к образованию триплоидных потомков или даже линий. В случае *P. formosa* такое событие происходит с частотой 1% [Dawley, 1989].

Второй диплоидно-триплоидный комплекс обнаружен в роде *Poeciliopsis*. Наиболее распространенная форма этого комплекса *P. monacha-lucida*,

произошедшая путем гибридизации *P. monacha* и *P. lucida* [Schultz, 1967; 1969]. Комплекс содержит семь однополых форм гибридного происхождения и пять бисексуальных видов. Четыре однополые формы размножаются при помощи гибридогенеза, который был остроумно назван Боркиным и Даревским «кредитогенезом» [Боркин, Даревский, 1980]. При этом способе размножения клонально наследуется только материнский геном, отцовский же (*P. lucida*), исключается при созревании ооцитов и вносится вновь в каждом новом поколении [Schultz, 1973]. Выявлены формы, имеющие 72 хромосомы, при том что исходные виды содержат 48 хромосом. Триплоидные формы содержат два генома одного родителя и один геном другого. В ооцитах гиногенетически размножающихся самок этого рода происходит премейотический эндомитоз, в результате хромосомный набор удваивается, т. е. становится гексаплоидным, и затем восстанавливается после первого деления мейоза, где сестринские хромосомы образуют биваленты [Cimino, 1972].

Третий диплоидно-полиплоидный комплекс обнаружен у щиповок рода *Cobitis* [Васильев, 1981; Васильев, Васильева, 1982]. Комплекс является диплоидно-триплоидно-тетраплоидным, причем одна из тетраплоидных форм « $3n + 24$ » является двуполой [Васильев и др., 1983; Vasil'ev et al., 1989]. Еще одна тетраплоидная форма « $3n + 25$ » представлена только самками [Васильев и др., 2005]. Возникли эти формы путем гибридизации триплоидных форм с самцами *C. melanoleuca* или *C. taenia*; в геном тетраплоидной формы « $3n + 25$ » входит геном *C. melanoleuca*, а в геном « $3n + 24$ » — *C. taenia* [Васильев, 1990].

В водоемах центральной и западной Европы обнаружены триплоидные и тетраплоидные формы щиповок, а также диплоидные однополые формы. Они представлены гибридами между видами *C. taenia*, *C. rossomeridionalis*, *C. elongatoides* и *C. melanoleuca* [Bohlen et al., 2002, Boron, 2003].

Диплоидно-триплоидный комплекс щиповок из Кореи представляет собой систему размножения диплоидных гибридов *C. sinensis* x *C. longicarpus*, представленных самками, продуцирующими диплоидные яйцеклетки. При возвратном скрещивании образуются триплоиды [(*C. sinensis* x *C. longicarpus*) x

C. sinensis] или [(*C. sinensis* x *C. longicarpus*) x *C. longicarpus*]]. В ооцитах триплоидных гибридов во время мейоза элиминируется геном одного из видов, а в результате редукционного деления образуются гаплоидные яйцеклетки. При оплодотворении этих яйцеклеток происходит образование потомства, состоящего из исходных диплоидных видов и диплоидных гибридов [Kim, Lee, 2000].

Еще один однополо-двуполый гибридный комплекс рода *Rutilus* (*Tropidophoxinellus* или *Squalius*) имеет крайне запутанную систему размножения. Он был обнаружен в реках Иберийского полуострова [Collares-Pereira, 1985, 1989; Alves et al., 1997]. *S. alburnoides* представлен комплексом диплоидных и полиплоидных рыб, получившим начало в результате гибридизации самок *S. pyrenaicus* (Р-геном) с вероятно вымершими самцами *Anaecipris hispanica* (А-геном) [Alves et al., 1997; Carmona, 1997]. Все *S. alburnoides* содержат в своем геноме мт-ДНК *S. pyrenaicus*, а также один или больше А-ядерных геномов [Collares-Pereira, 2010]. В южной части ареала *S. alburnoides* взаимодействует с диплоидными бисексуальными *S. pyrenaicus* и представлена комплексом, включающим диплоидные (РА), триплоидные (РРА), тетраплоидные (РААА; РРАА) формы, а также негибридных диплоидных (АА) и триплоидных (ААА) самцов. В северной части ареала *S. alburnoides* взаимодействует с *S. caroliterti* (С-геном) и представлен диплоидными (СА); триплоидными (САА; ССА) и тетраплоидными (ССАА) биотипами [Cunha, 2011]. Процесс размножения протекает без нормального мейоза, но часто с рекомбинацией и мейотической редукцией [Alves et al., 1998a; Alves et al., 1998b; Alves et al., 2001].

В южной популяции диплоидные гибридные самки образуют диплоидные яйцеклетки, которые в большинстве случаев развиваются гиногенетически или, при оплодотворении гаплоидным спермием, может формироваться триплоидное потомство [Alves et al., 2001]. В северной популяции диплоидные и триплоидные гибридные самки размножаются с помощью гибридогенеза, исключая из своего генотипа С-геном [Carmona et al., 1997]. Триплоидные самки продуцируют гаплоидные или диплоидные гаметы путем мейотического гибридогенеза. Самцы *S. alburnoides* плодовиты и играют важную роль в динамике комплекса.

Диплоидные гибридные самцы продуцируют гаметы, передающие интактные гибридные геномы их потомкам, тогда как тетраплоидные самцы *S. alburnoides* продуцируют спермии, возникающие путем нормального мейоза [Cunha et al., 2008].

В экспериментах с искусственной гибридизацией показано, что к тетраплоидии в комплексе *S. alburnoides* могут привести два пути:

- оплодотворение диплоидных гибридных яйцеклеток диплоидными сперматозоидами от гибридных самцов;
- оплодотворение триплоидных яиц гаплоидными спермиями.

Эти скрещивания позволили понять генетическое разнообразие и репродуктивные модели двух популяций *S. alburnoides*, представленных преимущественно тетраплоидами. Также было показано, что существующие симметричные аллотетраплоидные популяции с восстановленным мейозом дают начало половому размножению на более высоком уровне пloidности через промежуточную стадию однополого размножения [Cunha et al., 2004; 2008].

1.8 ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КАРАСЯ С КАРПОМ

Гибриды карася с карпом стали известны русским ученым еще в XVIII в. Переводчик «Естественной истории» Бюффона академик Иван Лепехин писал: «в прудах встречаются «межеумки» от карасей и лещей, а иногда попадаются и межеумки от карасей и карпов, которых называют карпокарасями» [цит. по Рубайлова, 1965].

Гибриды между карпом и серебряным карасем первого поколения (F_1) были подробно исследованы Н. И. Николукиным [1972], который дал их морфологическое описание и указал на высокую рыбохозяйственную ценность карпокарасей. Кроме того, было показано, что самцы гибридов серебряный карась х карп полностью стерильны [Matsui et al., 1956], а самки частично плодовиты [Ojima et al., 1961; Николукин, 1972].

Первые экспериментальные доказательства возникновения триплоидов в возвратных скрещиваниях получены при использовании в качестве исходных видов карпа и серебряного карася *Carassius auratus cuvieri* [Ojima et al., 1975]. Гибриды F_1 были диплоидными с $2n = 100$. При возвратном скрещивании (F_1 х карп) были получены диплоидные и триплоидные потомки ($2n = 100$, $3n = 145-160$) в соотношении 1:1.

В Японии в 1985 г. было получено первое поколение гибридов местного вида серебряного карася *Carassius auratus cuvieri* с карпом *Cyprinus carpio* [Zhang et al., 1992]. В 1988 были получены два типа возвратных гибридов, содержащие три генома. Соотношение полов в возвратном потомстве составило (F_1 х *C. carpio*): 3 самки и 6 самцов; (F_1 х *C. auratus*): 11 самок и 26 самцов. Самки были плодовиты, а самцы сперму так и не дали.

При скрещивании триплоидных гибридных самок с карпом [(*C. auratus* х *C. carpio*) F_1 ♀ х *C. carpio* ♂] х *C. carpio* ♂ выжило небольшое количество личинок, они содержали четыре набора хромосом. В скрещивании этих же самок с серебряным карасем [(*C. auratus* х *C. carpio*) F_1 х *C. carpio*] х *C. auratus* было получено около 30% свободноплавающих личинок, они также были тетраплоидами [Zhang et al., 1992].

В работах китайских исследователей [Liu et al., 2000, 2001; Sun et al., 2003] показано, что F_1 и F_2 гибриды от скрещивания *Carassius auratus red* х *Cyprinus carpio* были диплоидными с $2n = 100$. Интересно, что самцы и самки диплоидных гибридов второго поколения были способны генерировать нередуцированные диплоидные сперматозоиды и диплоидные ооциты, при использовании этих диплоидных гамет были получены аллотетраплоидные гибриды F_3 . Плодовитые тетраплоидные самцы и самки F_3 генерировали редуцированные диплоидные сперматозоиды и яйцеклетки, из которых получили поколение F_4 . Сформированные тетраплоидные гибриды F_3 – F_{18} показали, что их тетраплоидия устойчиво наследовалась из поколения к поколению, впоследствии сформировав тетраплоидную гибридную линию (4nAT). Диплоидные гибриды F_1 и F_2 достигли половой зрелости в 2 года, в то время как 4nAT созревали в годовалом возрасте.

Таким образом, за 20 лет была создана тетраплоидная гибридная линия [Liu et al., 2000; 2001; Sun et al., 2003; Liu, 2010]. Далее от самок тетраплоидов, которые продуцируют диплоидные яйцеклетки было получено несколько поколений гиногенеза $G_1-G_5-G_n$. Таким образом была сформирована гиногенетическая клональная линия [Sun et al., 2006].

Исследование гибридов между карасем и карпом во ВНИИПРХ

Проводимые во ВНИИПРХ многолетние исследования гибридов серебряного карася с карпом были начаты под руководством Н. Б. Черфас в конце 70-х гг. Ранее уже было известно, что у этих гибридов в F_1 самцы полностью стерильны, а самки частично плодовиты. Начало исследований связано с идеей воспроизводства гибридов с помощью метода индуцированного гиногенеза [Черфас, Илясова, 1980; Черфас и др., 1982].

Было показано, что самки F_1 , а также их гиногенетические потомки продуцируют диплоидные яйцеклетки [Емельянова, Черфас, 1980; Емельянова, Абраменко, 1982; Черфас и др., 1989], что при скрещивании с родительскими видами приводит к образованию триплоидного потомства [Черфас и др., 1981; Черфас, Емельянова, 1986]. Однако не все яйцеклетки, продуцируемые гибридной самкой, являются строго диплоидными ($2n = 100$). Часть яйцеклеток анеуплоидна, число хромосом в таких яйцеклетках колеблется от 95 до 50 [Емельянова, Абраменко, 1982]. Доля анеуплоидных яйцеклеток у разных самок может быть различной. Анеуплоидные яйцеклетки в большинстве случаев способны к оплодотворению, однако развивающиеся из них эмбрионы погибают.

В процессе созревания гибридные ооциты претерпевают эндомиоз, а затем два последовательных мейотических деления [Емельянова, 1984]. Такой характер созревания приводит к возникновению в индивидуальных потомствах гибридных самок клонов, что было доказано с помощью анализа по биохимическим маркерам и трансплантационного теста [Черфас и др., 1986]. Гибридные самки с инвертированным полом («самцы-инверсанты») оказались способными давать

нередуцированные диплоидные спермии [Гомельский и др., 1985]. Это позволило при скрещивании их с «нормальными» гибридными самками получить тетраплоидное потомство [Гомельский и др., 1988].

Исследование триплоидных возвратных гибридов (F₃ск, получены от скрещивания гибридных самок с самцами серебряного карася и F₃к, получены от скрещивания гибридных самок с самцами карпа) [Черфас и др., 1989] показало, что они в подавляющем большинстве стерильны и лишь единичные самки F₃ск способны продуцировать небольшое количество икры, часть которой также содержит триплоидный набор хромосом (большая часть икры была анеуплоидной). Гиногенетическое воспроизводство гибридов F₃ск в течение двух поколений заметно стабилизировало их репродуктивную функцию и привело к увеличению у самок доли триплоидных гамет [Emelyanova et al., 1994]. Скрещивание триплоидных гибридных самок первого гиногенетического поколения (G_{1b}) с карпом позволило получить тетраплоидное (амфидиплоидное) потомство [Гомельский и др., 1988; Gomelsky et al., 1991].

В исследованиях рыбохозяйственных свойств триплоидных гибридов показано, что они на всех этапах выращивания превосходят карпа по выживаемости, а по скорости роста не уступают карпу (или даже несколько превосходят его) на первом году жизни. Гибриды также устойчивее карпа к вирусным и бактериальным инфекциям [Юхименко и др., 1988]. Эти свойства определили интерес к карасекарпам как объекту аквакультуры [Черфас, Емельянова, 1984; Рекубратский и др., 1989].

Среди диплоидных гибридов при их гиногенетическом воспроизводстве проводили массовый отбор по ряду репродуктивных признаков, прежде всего плодовитости. В результате уже у второго гиногенетического поколения (G₂) удалось значительно улучшить репродуктивные свойства самок и долю фертильных рыб [Емельянова, 1989].

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1 МАТЕРИАЛ

Исследования выполнены в лаборатории генетики и селекции рыб Всероссийского научно-исследовательского института пресноводного рыбного хозяйства (ВНИИПРХ) и в Опытном селекционно-племенном хозяйстве ВНИИПРХ «Якоть» (ОСПХ «Якоть»), расположенном в поселке Рыбное Дмитровского района Московской области. В соответствии с зонально-климатическим делением условий прудового рыбоводства в России ОСПХ «Якоть» расположена в 1 зоне рыбоводства [Козлов, Абрамович, 1980].

Материалом для исследований послужили:

производители (самки) диплоидных гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio Bloch.*) и карпа (*Cyprinus carpio L.*) шестого гиногенетического поколения G_6 ;

диплоидные гибриды седьмого поколения гиногенеза G_7 (личинки, сеголетки, двухлетки, ремонтные группы и производители);

диплоидные гибриды восьмого поколения гиногенеза G_8 (личинки, сеголетки);

возвратные триплоидные гибриды на карпа F_{7k} (личинки, сеголетки, двухлетки, трехлетки и производители);

возвратные триплоидные гибриды на серебряного карася F_{7sk} (личинки, сеголетки, двухлетки и производители);

самцы серебряного карася для получения возвратного потомства;

различные породы и породные группы карпа из племенного стада ВНИИПРХ, содержащегося на ОСПХ «Якоть», которых использовали в рыбоводных опытах в качестве контроля (личинки, сеголетки, двухлетки), а также самцы для получения возвратного потомства.

Объем исследованного материала представлен в Таблице 2.1.

Таблица 2.1. Объем исследованного материала. Число рыб разных групп, исследованных при выполнении диссертационной работы.

Вид исследования	Группы рыб								
	карп	G	F _{bk}	F _{bck}	сер. карась	G ₁ F _{bck}	G ₂ F _{bck}	G ₁ F _{bk}	F _b (F _{bk} x к)
Активность питания личинок	1200	1200	1200	600	-	-	-	-	-
Гипоксия (сеголетки)	24	24	24	24	-	-	-	-	-
Питание рыб (сеголетки)	30	30	30	30	-	-	-	-	-
Рыбоводные опыты:									
сеголетки	45574	23677	25942	11180		-	-	-	-
двухлетки	30599	4601	22244	9300	4500	-	-	-	-
трехлетки	567	300	900	250		-	-	-	-
Зимовка:									
сеголетки	10255	26000	6202	3408	-	-	-	-	-
двухлетки	725	400	76	675	-	-	-	-	-
трехлетки	326	380	70	250	-	-	-	-	-
Изучение плодовитости:									
вскрыто трехгодовиков	-	-	25	-	-	-	-	-	-
половозрелые самки		150	50	30	-	25	-	-	-
получено личинок		42667	31467	14600	-	5000	5000	3000	5000
получено сеголетков		4000	4000	11180	-		-	80	31
Кариологический анализ	-	-	-	-	-	-	-	3	7

На Рисунке 2.1 представлены фотографии производителей гибридов из трех разных групп, диплоидной гиногенетической и двух триплоидных возвратных на карпа и серебряного карася. На Рисунке 2.2 представлена общая схема работы с карасекарпами, которые выполняются в лаборатории генетики и селекции рыб ВНИИПРХ с конца семидесятых годов прошлого века. Содержание собственных исследований, ставших составной частью общих работ с гибридами, представлено на Рисунке 2.3.

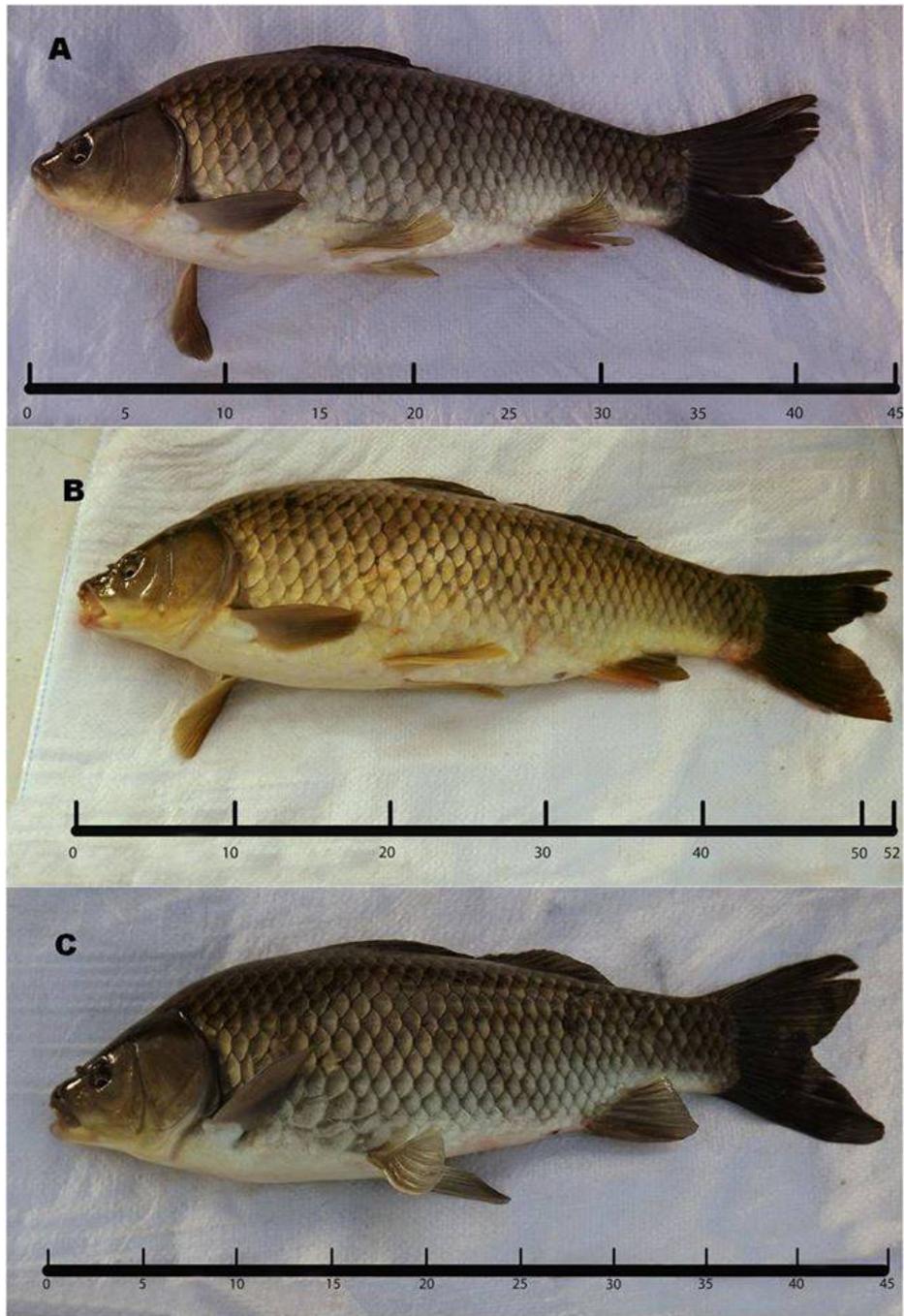


Рисунок 2.1 – Самки гибридов серебряного карася и карпа: А – G₇; В – F_{вк}; С – F_{вск}

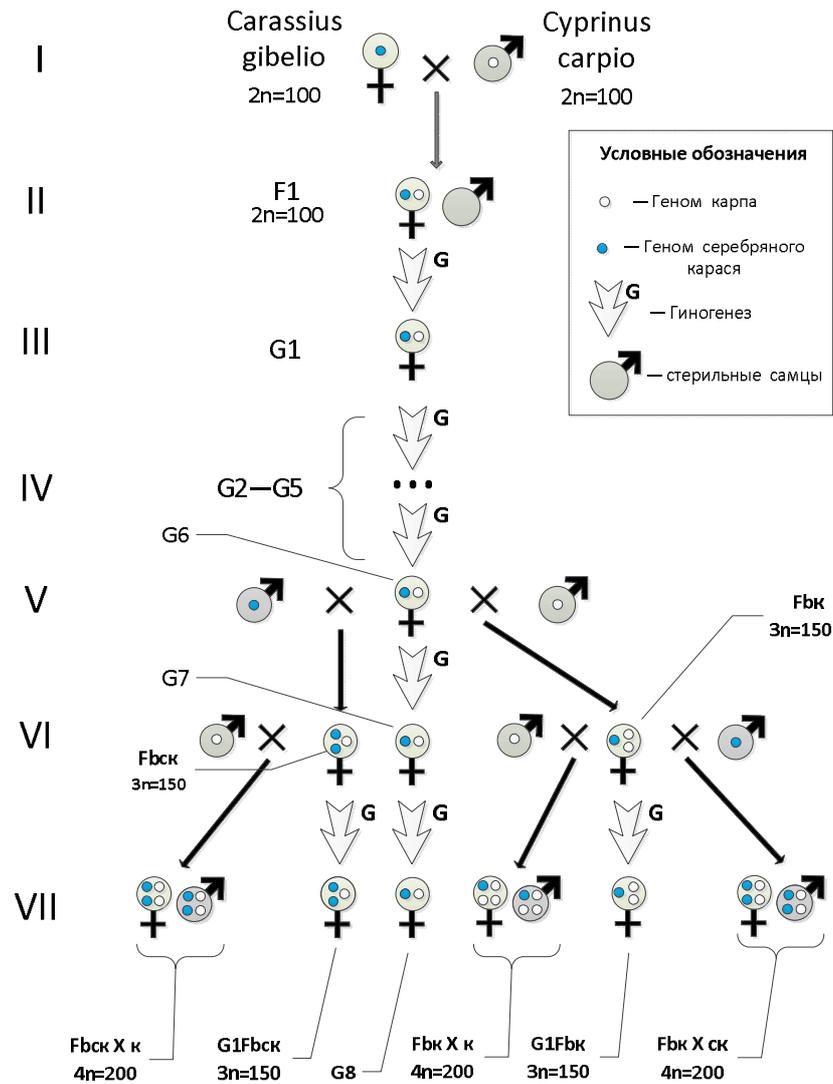


Рисунок 2.2 – Общая схема работ с гибридами серебряного караса и карпа. Селекция на улучшение плодовитости и получение тетраплоидного бисексуального потомства.

- I. Обычное скрещивание: ♀ серебряного караса (двуполая форма) x ♂ карпа;
- II. В потомстве F1 самцы стерильны, самки частично плодовиты и способны продуцировать нередуцированные диплоидные яйцеклетки;
- III. Получение первого поколения гиногенетического потомства от диплоидных гибридных самок. В ряду гиногенетических поколений происходит быстрое улучшение репродуктивной функции;
- IV. В ряду гиногенетических поколений происходит быстрое улучшение репродуктивной функции;
- V. Скрещивания диплоидных гибридных самок шестого поколения гиногенеза (G6) с самцами родительских видов.
- VI. Возвратное потомство (при скрещивании с самцом караса – Fbk, с самцом карпа – Fbk) триплоидно, самцы полностью стерильны, а самки ограничено плодовиты, часть из них способна продуцировать нередуцированные триплоидные яйцеклетки; скрещивание с самцами родительских видов; получение седьмого поколения гиногенеза.
- VII. Тетраплоидное потомство, получено от скрещивания самок Fbck с самцами карпа (генотип представлен двумя геномами серебряного караса и двумя геномами карпа); от скрещивания самок Fbk с самцами карпа (генотип представлен тремя геномами карпа и одним геномом серебряного караса); от скрещивания самок Fbk с самцами серебряного караса (генотип представлен двумя геномами серебряного караса и двумя геномами карпа). Потомство бисексуально, представлено самками и самцами. Установлено, что тетраплоидные самки, полученные от скрещивания ♀Fbck x ♂карпа, фертильны и способны продуцировать редуцированные диплоидные (относительно родительских видов) яйцеклетки. Получить плодовитых тетраплоидных самцов пока не удалось; гиногенетическое воспроизводство триплоидных возвратных гибридов с получением первого поколения гиногенеза G1Fbck и G1Fbk; получение восьмого поколения гиногенеза G8

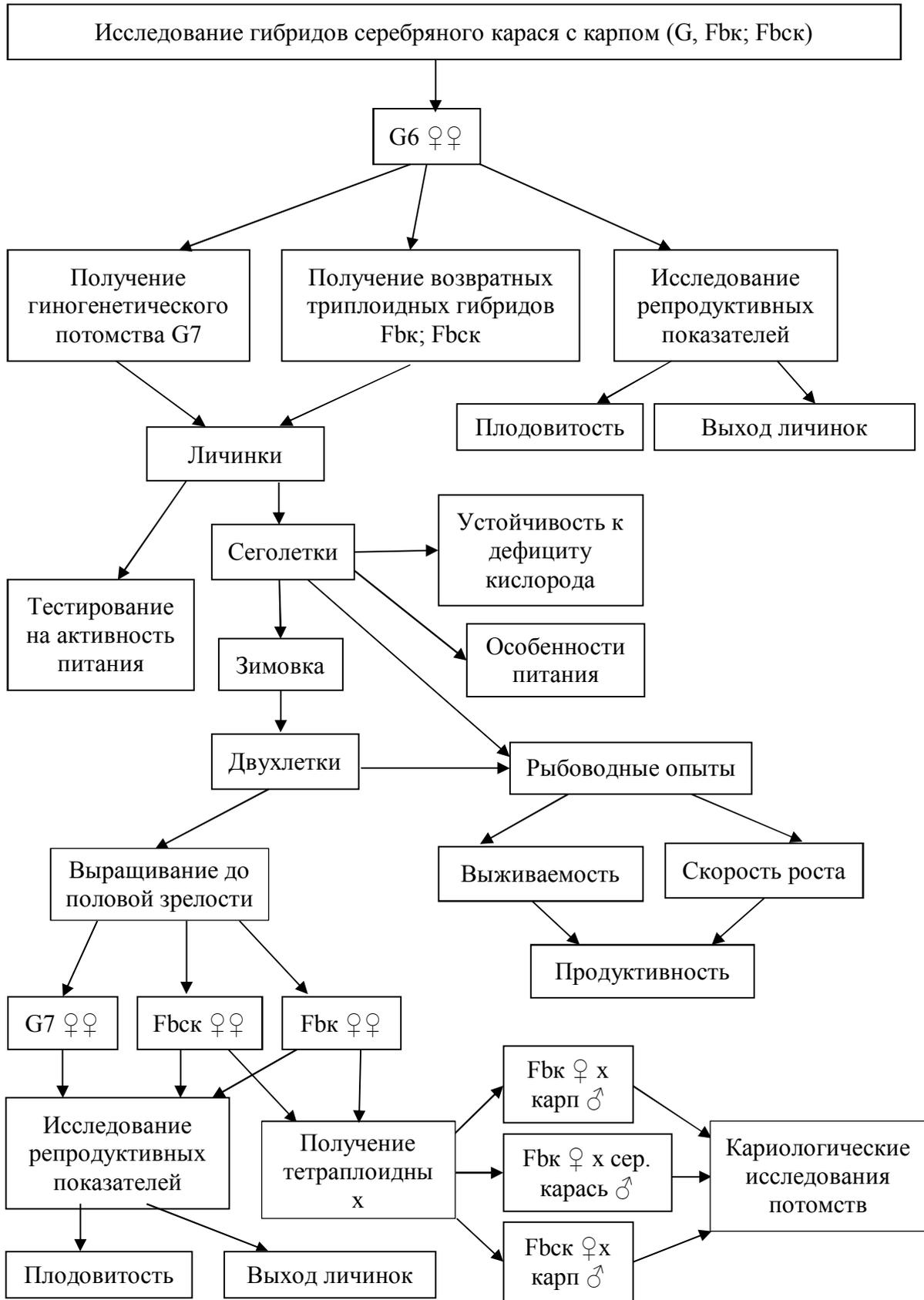


Рисунок 2.3 – Содержание собственных исследований гибридов серебряного карася и карпа.

2.2 ПОЛУЧЕНИЕ ПОЛОВЫХ ПРОДУКТОВ

Половые продукты от производителей получали при помощи гипофизарных инъекций. Самки гибридов, а также самцы карпа и серебряного карася получали однократную инъекцию суспензии карповых гипофизов в дозе 4 мг/кг, самки карпа получали двукратную инъекцию с интервалом в 12 часов в общей дозе 4,5 мг/кг.

2.3 ПОЛУЧЕНИЕ ГИНОГЕНЕЗА

Гиногенетическое развитие осуществляется исключительно за счет хромосомного аппарата яйцеклеток. Для получения гиногенеза необходимо вызвать генетическую инактивацию спермиев, которые при осеменении яйцеклеток индуцируют развитие эмбрионов.

Источник УФ. Для генетической инактивации спермиев использовали коротковолновое УФ-излучение, источником УФ служили ртутные бактерицидные лампы ДБ-15 (мощность излучения 0,45 Дж/м²*сек). При облучении расстояние от лампы до поверхности спермы составляло 50 см. Мощность излучения ламп определяли с помощью УФ-дозиметра УФД-4. Облучатель был подключен к сети питания через стабилизатор напряжения.

Облучение. Облучение спермы проводили по методике, разработанной для получения индуцированного гиногенеза у карпа [Черфас, Илясова, 1979]. Перед облучением сперму разбавляли 0,6% раствором NaCl в соотношении 1:40 (5 капель спермы на 10 мл раствора). Облучение спермы проводили в чашках Петри; в одну чашку наливали 10 мл суспензии спермы, такой объем позволял создать тонкий слой жидкости.

2.4 ОСЕМЕНЕНИЕ И ИНКУБАЦИЯ ЭМБРИОНОВ

Опыты проводили как в лабораторных условиях, с инкубацией эмбрионов в чашках Петри, так и производственных, с инкубацией больших партий икры в аппаратах Вейса.

Для осеменения в лабораторных условиях порцию икры (150–300 икринок) помещали в чашку Петри, добавляли 2–3 мл суспензии облученной спермы (при получении гиногенетического потомства) или 1–2 капли нативной спермы (во всех остальных случаях), затем, приливая 15–20 мл воды, с помощью птичьего пера рассеивали икринки по чашке. Эмбрионов, прикрепленных к чашкам Петри, инкубировали при температуре 22–23°C. На следующий день после осеменения определяли количество оплодотворенных икринок, а также проводили профилактическую обработку эмбрионов против сапролегнии (препарат фиолетовый «К», 5 мг/л в течение 25 минут); погибших эмбрионов отбирали ежедневно. В каждом варианте опыта икру инкубировали не менее чем в трех повторностях, в большинстве случаев в пяти-шести.

В опытах, которые проводили в производственных условиях, осеменение икры и инкубацию эмбрионов проводили по стандартным рыбоводным методикам. Смесь икры от нескольких самок осеменяли спермой от трех-четырех самцов «полусухим» способом.

Получение гиногенеза в производственных условиях проводили следующим образом: для осеменения 300 г икры карасекарпов брали 50 мл облученной суспензии спермы. Сперму перед осеменением активировали водой (150–200 мл) и через 15 сек. выливали в икру; пауза в 15 сек. связана с тем, что облученные спермии, находившиеся в физрастворе, активируются с некоторой задержкой. Осемененную икру помешивали гусиным пером в течение минуты, а затем, добавив молока, переносили для обесклеивания и дальнейшей инкубации в аппарат Вейса.

2.5 ТЕСТИРОВАНИЕ ЛИЧИНОК ПО АКТИВНОСТИ ПИТАНИЯ

Активность питания личинок определяли в течение первых нескольких суток после перехода на активное питание. Показано [Катасонов и др., 2001], что активность питания личинок коррелирует с их физиологическим состоянием и последующим ростом. У ранних личинок пищевая избирательность не выражена, и они заглатывают любые частицы, подходящие по размеру.

Выполнено две серии опытов. В первой серии тестировали личинок G₇ и F_{бк}, полученных от самок G₆, а также личинок карпа, взятых в качестве контроля. По 50 особей помещали в чашки Петри с прудовой водой, куда добавляли избыточное количество сухих яиц рачка *Artemia salina* и периодически, через каждые 2–3 мин., помешивали пером. Через 15 мин. воду сливали, личинок фиксировали 70% спиртом и под биноклем МБС-9 подсчитывали число заглоченных ими яиц. Опыт повторяли в течение четырех дней в трех повторностях.

Во второй серии тестировали личинок G₈, F_{бк}, F_{бск}, полученных от самок G₇, а также личинок карпа. По 100 экземпляров помещали в чашки Петри с водой в трех повторностях, время питания составляло 30 мин.; опыт повторяли в течение двух дней.

2.6 ОТНОШЕНИЕ КАРАСЕКАРПОВ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА

В экспериментах использовали группы сеголетков со следующей средней массой: F_{бк} — $25,5 \pm 1,4$ г, G₇ — $18,8 \pm 1,1$ г, F_{бск} — $21,7 \pm 1,3$ г, карпа — $21,1 \pm 1,3$ г.

Устойчивость рыб к гипоксии определяли при температурах 20°C и 5°C. Перед началом опытов с целью тестирования устойчивости к гипоксии при температуре 20°C сеголеток гибридов G₇, F_{бк}, F_{бск} и карпов в течение месяца содержали совместно в аквариуме объемом 200 л при регулярном кормлении. За сутки до тестирования кормление прекращали. Перед началом эксперимента рыб

помещали в респирометр объемом 3 л, где поддерживали постоянную температуру воды 20°C и в течение часа адаптировали к экспериментальной установке при постоянном насыщении воды кислородом. Затем подачу воздуха отключали, респирометр герметично закрывали; в результате у подопытных рыб начинала развиваться аутогенная гипоксия. В ходе опыта в респирометре постоянно регистрировали содержание кислорода и обеспечивали перемешивание воды. Специально отмечали пороговую величину содержания кислорода.

Тестирование при температуре 20°C было проведено в двух вариантах при пятикратной повторности каждого из них. В первом варианте в респирометр помещали вместе по одной рыбе из каждой группы (совместное тестирование).

Во втором варианте рыб каждой группы тестировали отдельно (раздельное тестирование). В респирометр помещали по два экземпляра рыб из каждой группы.

Перед проведением опытов по тестированию к гипоксии при 5°C рыб всех групп содержали совместно в лотке с постоянной проточностью воды при естественной зимней температуре (4°C) и без кормления. По три особи из каждой группы помещали в подготовленный респирометр с насыщенной кислородом водой и постоянной температурой 5°C, и закрывали респирометр. Всего было проведено по три испытания для каждой группы.

2.7 ПИТАНИЕ КАРАСЕКАРПОВ

Во время нерестовой кампании 2007 года от самок G₆ были получены личинки гибридов G₇, F_{бск}, F_{бк}. Выращивание личинок различных групп гибридов проводили в прудах совместно с личинками карпа в двух- или трехкратной повторности для каждой группы. Плотность посадки составляла 4000 шт./пруд для личинок каждой группы гибридов и 6000 шт./пруд для личинок карпа. Площадь опытных прудов была одинаковой и составляла 0,15 га.

Отлов сеголетков для изучения их питания был проведен 10 августа 2007 года в кормовых точках при помощи подъемника. В течение суток отбор сеголетков был осуществлен трижды:

за один час до кормления комбикормом в утренние часы;

через 1 час после кормления;

через 8 часов после кормления.

Для анализа отбирали по 10 сеголетков из каждой группы гибридов, а также из контрольной группы карпов. Рыб индивидуально взвешивали, затем вскрывали, вынимали кишечники и фиксировали в 70% растворе спирта.

Для анализа питания содержимое кишечников извлекали при помощи препаровальных игл, затем содержимое десяти кишечников формировали в пищевой комок, который подсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали. При изучении компонентов питания подсчет зоопланктонных организмов производили в камере Богорова под биноклем МБС-9, а мелких фитопланктонных организмов — в камере Нажотта под микроскопом. Вес найденных в кишечниках зоопланктонных организмов определяли по таблице средних сырых масс по Мордухай-Болтовскому [1954].

Для определения накормленности рыб были рассчитаны индексы наполнения кишечников. Они представляют собой отношение веса пищевого комка к весу рыбы, умноженное на 10 000 [Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях, 1961]. Для количественного выражения степени сходства состава пищи, были вычислены индексы пищевого сходства, предложенные А. А. Шорыгиным [1952]. Для этого берется выраженный в процентах состав пищи двух видов рыб и сравниваются организмы, общие для каждого вида. Сумма меньших процентов, независимо от того, в составе пищи какого из двух видов этот организм встречается, дает степень пищевого сходства. В случае полного совпадения состава пищи степень сходства будет равняться 100, при полном различии — нулю [Шорыгин, 1952].

2.8 ПРОВЕДЕНИЕ РЫБОВОДНЫХ ОПЫТОВ

При проведении рыбоводных опытов применяли общепринятую промышленную технологию выращивания сеголетков и двухлетков: плотность посадки непродрощенных личинок – около 80 000 шт./га, годовиков - 4 000 шт./га; кормление комбикормом [Рыбоводно-биологические нормы для эксплуатации рыбоводных хозяйств, 1985].

Опыты проводили, как правило, в двух- или трехкратной повторности. В разных опытах карасекарпов выращивали либо совместно с карпом, либо отдельно. Если при совместной посадке количество рыб из разных групп было неодинаковым, то при расчете рыбопродуктивности для получения сопоставимых значений их количество приводили к одинаковой численности.

Для оценки скорости роста двухлетков рассчитывали среднюю удельную скорость роста по И. И. Шмальгаузену (c) (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976): $c=(\ln W_2-\ln W_1)/(t_2-t_1)$, где W_1 и W_2 – соответственно начальная и конечная средняя масса рыб, а t_2-t_1 – продолжительность выращивания.

В зимний период опытные группы, помеченные разными метками путем подрезания плавников, содержали совместно в прудах площадью 80–100 м², при плотности посадки 3000–11000 экз./пруд для сеголетков, 300–400 экз./пруд для двухлетков, 200–300 экз./пруд для трехлетков.

2.9 ИЗУЧЕНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ

Для изучения плодовитости различные группы гибридов выращивали в прудах до половой зрелости. В период нерестовой кампании для стимуляции нереста проводили однократную инъекцию суспензии гипофизов в дозе 4 мг на килограмм массы рыбы. Определяли количество самок, отдавших икру, массу полученной икры (абсолютную и относительную, в расчете на единицу веса), среднее по группе количество икринок в 1 грамме икры.

При изучении фертильности возвратных гибридов F₂ провели вскрытие части рыб в возрасте трех лет и определили стадию зрелости по шкале Сакун и Буцкой [1963]. Оставшихся рыб выращивали до половой зрелости и оценивали по методике, описанной выше.

2.10 КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для определения ploидности гиногенетического и возвратного потомства подсчитывали число хромосом на метафазных препаратах из клеток почки. После осеннего облова сеголетков массой 25–100 г помещали в аквариумы и содержали при температуре 23°C до начала регулярного питания. Затем рыбам внутримышечно инъецировали 0,5% раствор колхицина в дистиллированной воде в дозе 1 мл на 100 г массы рыбы. Через 6–12 часов рыб забивали и извлекали почку. Для приготовления препаратов использовали ткань головного отдела почки, которую измельчали и помещали в гипотонический раствор 0,075 М КСl на 60 мин. После гипотонии ткань фиксировали в растворе, содержащем этиловый спирт и ледяную уксусную кислоту в соотношении 3:1. Зафиксированную ткань наносили на предметные стекла, предварительно смоченные фиксатором; после высушивания на воздухе препараты окрашивали в растворе Гимза в течение 5 минут. Исследование метафазных пластинок проводили под световым микроскопом AmScope (Китай), при тысячекратном увеличении.

ГЛАВА 3 ОТНОШЕНИЕ ГИБРИДОВ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА

Способность некоторых животных выживать в условиях низкого содержания кислорода обуславливается различными адаптационными приспособлениями к гипоксии. Это относится в первую очередь к низшим позвоночным (амфибиям, рептилиям и рыбам). Существует около 20000 видов рыб, обладающих в той или иной степени способностью выживать в условиях гипоксии, т.е. при условиях, когда содержание кислорода в воде опускается ниже критической величины [Bickler, Buck, 2004]. Такие рыбы как лососи (*Salmonidae*), окунеобразные (*Perciformes*), тиляпии (*Oreochromis*) совершенно не выдерживают снижение концентрации кислорода ниже критической величины; другие же, такие как карпы и угри, довольно успешно способны переживать кратковременные периоды гипоксии [Gesser, 1977; Cornish, Moon, 1985; Faust et al., 2004].

Наиболее интересны с точки зрения механизмов адаптации к гипоксии рыбы рода *Carassius*. У золотого карася (*Carassius carassius*) при длительной гипоксии снижается метаболизм, однако в анабиоз он не впадает, сохраняя минимальную жизнедеятельность [Nilsson and Renshaw, 2004]. По данным этих авторов золотой карась способен выживать при гипоксии и температуре 20°C в течение 48 часов, а при постепенной адаптации к температуре 0°C — в течение нескольких месяцев. Одомашненная форма серебряного карася, золотая рыбка (*Carassius auratus*), в тех же условиях способна выживать 22 и 45 часов соответственно. [Bickler, Buck, 2004; Walker, Johansen, 1977].

3.1 РЕЗУЛЬТАТЫ

Совместное тестирование при 20°C

После падения содержания кислорода до критической величины, — которая для карпа составляет 1,3 мг/л [Кляшторин, 1982] — все рыбы начинали беспорядочно двигаться и подниматься к поверхности. При приближении

концентрации кислорода к пороговой величине — моменту, когда газообмен полностью прекращается [Кляшторин, 1982] — рыбы начинали переворачиваться.

Пороговое содержание кислорода составило для карпа 0,8 мг/л, для гибридов F_{bc} — 0,6 мг/л, для гибридов F_{bck} и G — 0,4 и 0,5 мг/л соответственно. При пороговой концентрации кислорода гибриды F_{bck} и G, в отличие от карпа, погибали не сразу, а восстанавливали равновесие и еще длительное время сохраняли жизнеспособность. Продолжительность жизни рыб в условиях гипоксии представлена в Таблице 3.1.

Таблица 3.1 – Продолжительность жизни рыб (час:мин) после снижения концентрации кислорода до критического уровня (1,3 мг/л) при 20°C

Группа рыб	Повторности опыта					M ± m
	1	2	3	4	5	
	Совместное тестирование					
Карп	1:05	0:37	1:25	0:30	0:45	0:53 ± 0:10
G ₇	3:05	2:50	3:50	3:40	3:45	3:30 ± 0:12
F _{bc}	1:55	1:10	1:45	1:30	1:55	1:40 ± 0:09
F _{bck}	3:35	3:55	6:40	6:10	7:05	5:30 ± 0:43
	Раздельное тестирование					
Карп	1:20	2:00	1:40	2:00	1:55	1:47 ± 0:08
G ₇	2:20	4:45	4:35	5:00	5:00	4:20 ± 0:30
F _{bc}	2:40	2:30	2:00	1:17	2:30	2:12 ± 0:15*
F _{bck}	7:00	7:10	7:50	8:50	9:10	8:00 ± 0:26

Примечание: Здесь и в табл. 3.2.: $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка;

* – отличия от карпа статистически недостоверны.

Раздельное тестирование при 20°C

При раздельном тестировании продолжительность жизни рыб и устойчивость их к гипоксии оказалась несколько выше, чем при совместном тестировании (Таблица 3.1, Рисунок 3.1). Пороговое содержание кислорода для

карпа составило 0,5 мг/л, для гибридов F_{bc} — 0,3 мг/л для гибридов F_{bc}k и G — 0,2 мг/л и 0,3 мг/л соответственно. После достижения пороговых величин содержания кислорода гибриды также определенное время оставались живы, а карп погибал (Рисунок 3.2).

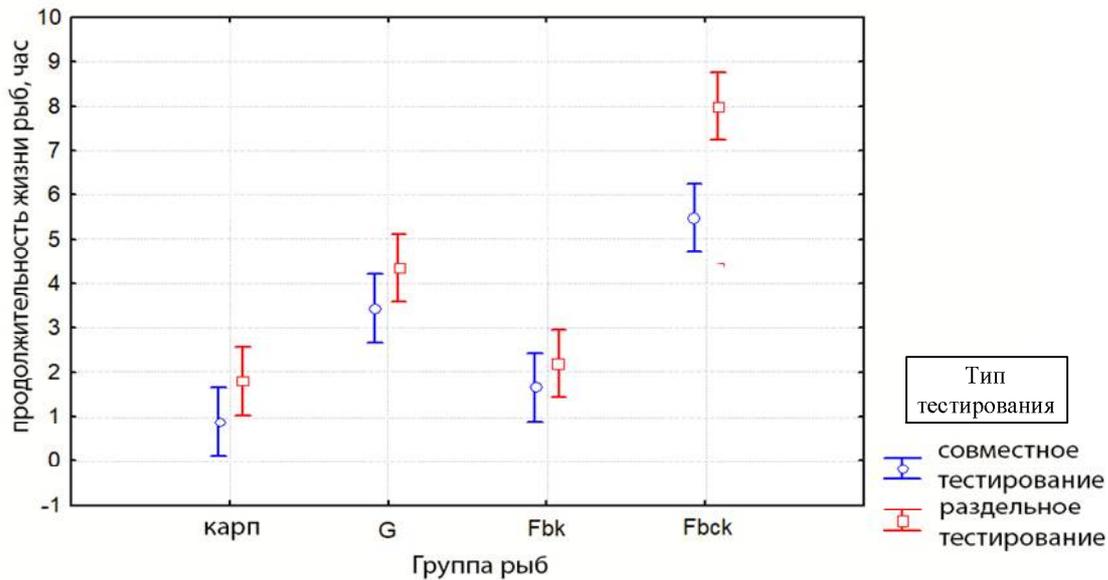


Таблица дисперсионного анализа

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Группа рыб	178,6	3	59,53	83,56	0,0001
Тип тестирования	14,8	1	14,79	20,76	0,0001
Группа рыб*Тип тестирования	5,9	3	1,95	2,74	0,059

Рисунок 3.1 – Продолжительность жизни (час:мин) гибридов и карпа после снижения содержания кислорода до критической величины (1,3 мг/л) при совместном и раздельном тестировании при 20°C

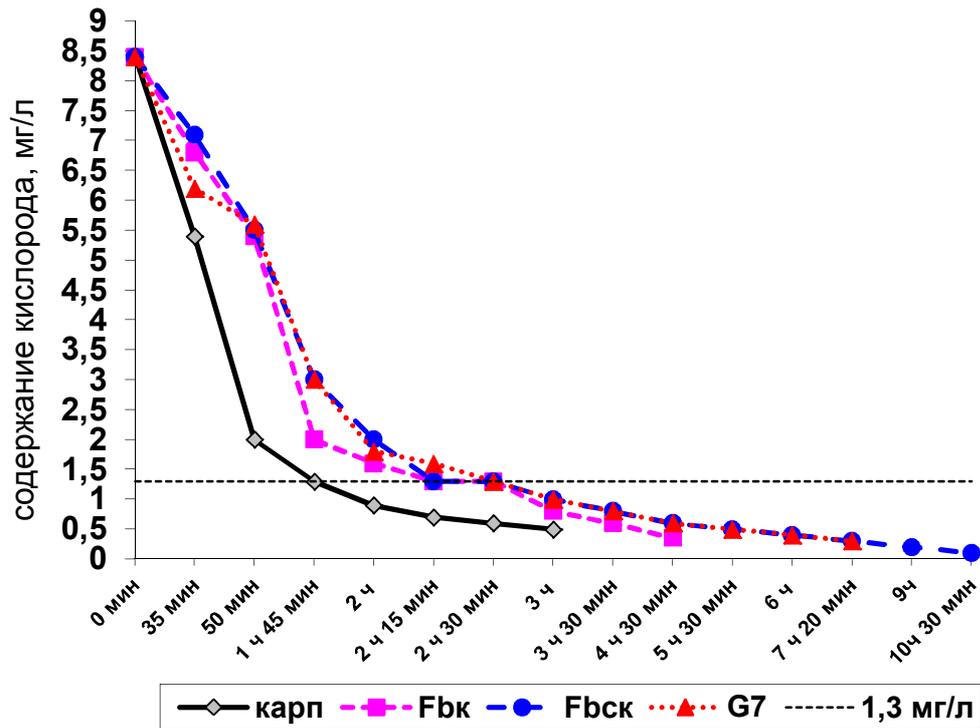


Рисунок 3.2 – Продолжительность жизни рыб и изменение содержания кислорода в респирометре при раздельном тестировании при 20°C

Раздельное тестирование при 5°C

Менее всего прожили сеголетки карпа, они погибали от асфиксии через 8–11 часов после снижения уровня кислорода до критической величины в 1,3 мг/л (Таблица 3.2). Наилучшую выживаемость показали возвратные гибриды на серебряного карася (Fbck). После падения содержания кислорода до критической величины они переворачивались на бок, но вскоре восстанавливали равновесие и сохраняли жизнеспособность более 5 суток. Гибриды Fbk и G₇ заняли промежуточное значение, причем диплоидные гибриды G₇ жили в среднем на 12 часов дольше, чем Fbk (Таблица 3.2, Рисунок 3.3).

Таблица 3.2 – Продолжительность жизни рыб при раздельном тестировании после снижения кислорода до концентрации 1,3 мг/л, при 5°C

Группа рыб	Продолжительность жизни рыб			
	1	2	3	$M \pm m$
Карп	8 ч	8 ч	11 ч	9 ± 1
G ₇	45 ч	36 ч	35 ч	$38,7 \pm 3,17$
F _{bk}	24 ч	25 ч	23 ч	$24 \pm 0,57$
F _{bck}	> 96 ч	> 5 сут	—	—

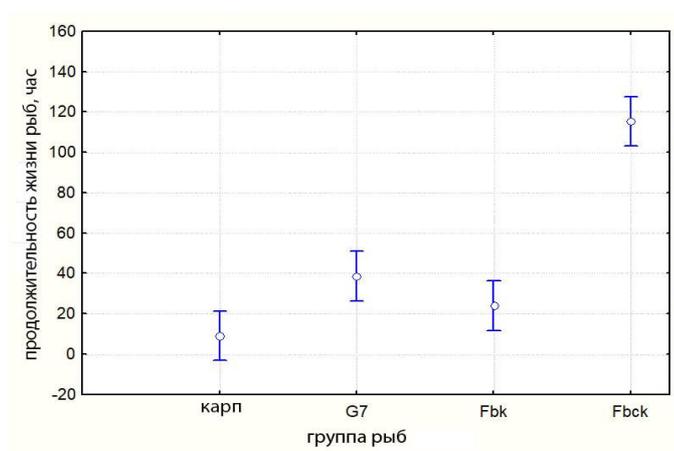


Таблица дисперсионного анализа

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Группа рыб	188	3	6263,0	110,7	0,0001

Рисунок 3.3 Продолжительность жизни (часы) рыб, после падения уровня кислорода до 1,3 мг/л при 5°C

3.2 ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, все формы гибридов — диплоидная и триплоидные — по сравнению с карпом более устойчивы к дефициту кислорода. Среди разных форм гибридов устойчивость к дефициту кислорода тем выше, чем больше доля наследственности серебряного карася, при этом гибриды F_{bck}, как и карась, способны к анаэробному дыханию.

Попадая в условия гипоксии, различные виды животных используют характерные для вида стратегии выживания. Физиологическая адаптация (увеличение частоты и глубины дыхания, высокое сродство гемоглобина к кислороду, видоизменение жаберного аппарата) характерна для большинства животных, попадающих под кратковременное действие гипоксии или в ситуации, когда снижение содержания кислорода происходит медленно и не опускается ниже критической величины для данного вида. Стратегии выживания при снижении содержания кислорода ниже критической величины различны у разных видов. Для некоторых амфибий и рептилий характерно подавление метаболизма до полной его остановки и впадения животного в анабиоз [Bickler, Buck, 2007]. Рыбам рода *Carassius*, помимо частичного подавления метаболизма, присуще переключение на модифицированный гликолиз с продукцией этанола [Shoubridge, Hochachka, 1980; Van Den Thillart et al., 1983].

Исследования показали, что серебряный и золотой караси под действием гипоксии способны реконструировать свой жаберный аппарат, увеличивая поверхность жаберных лепестков в 2–3 раза [Sollid et al., 2003]. Помимо физиологической адаптации у серебряного карася в условиях длительного периода гипоксии включается целый комплекс приспособительных механизмов, среди которых снижение обмена веществ, уменьшение двигательной активности и активности периферической нервной системы [Nilsson, 1990]. При этом фактором, лимитирующим время выживания в анаэробных условиях, является истощение гликогенового запаса. Интересно, что у карася количество гликогена в печени вдвое больше чем у других рыб. Это позволяет ему дольше использовать запас гликогена во время длительного периода пребывания в анаэробных условиях. В отличие от других позвоночных, мозг и сердце карася продолжают функционировать на протяжении всего периода отсутствия кислорода, о чем свидетельствует поступление лактата из мозга в кровь. Чтобы не произошло отравления организма лактатом, включается этаноловый цикл анаэробного гликолиза, в котором с помощью лактатдегидрогеназы, пируватдегидрогеназы, алкогольдегидрогеназы и ряда промежуточных продуктов лактат в скелетных

мышцах конвертируется до этанола. Этанол — конечный продукт гликолиза; обладая хорошей растворимостью, он попадает в кровь и может быть удален из организма посредством диффузии через жабры в воду [Bickler, Buck, 2007; Nilsson, Renshaw, 2004].

Карп, в отличие от карася, не обладает такой специфической адаптацией. Когда карп попадает в условия гипоксии, включается анаэробный путь гликолиза Эмдена-Мейергофа, ведущий к образованию лактата. Поскольку у карпа нет механизмов утилизации лактата, происходит его чрезмерное накопление и в результате гибель от лактоацидоза [Johnston, Bernard, 1983].

При отдельном тестировании продолжительность жизни рыб всех групп была больше, чем при совместном на 30–60 мин. Лучшая выживаемость при отдельном тестировании объясняется, по-видимому, следующим: во-первых, меньшей плотностью рыб в респирометре, в результате снижение содержания кислорода происходило медленнее, и рыбы имели больше времени на адаптацию; во-вторых, при отдельном тестировании оба экземпляра рыб были из одной группы и погибали от асфиксии примерно в одно и то же время. При совместной посадке карпы погибали намного раньше гибридов, и отравляли воду в респирометре с тестируемыми рыбами продуктами распада.

Все три группы гибридов достигали критической точки содержания кислорода на 30–60 мин. позже, чем карп. Эта величина характеризует минимум растворенного кислорода, при котором достигается предел функционирования компенсаторных механизмов дыхательной системы [Кляшторин, 1982]. При приближении содержания кислорода к пороговой величине, когда кислород становится абсолютно недоступным, сеголетки карпа быстро погибали, гибриды же довольно длительное время сохраняли жизнеспособность. Ван Варде с соавторами указывает, что при акклимации к низким температурам во время гипоксии отмечалась повышенная активность уровня алкогольдегидрогеназы в мышцах [Van Waarde at al., 1991]. Вероятно, это повышает эффективность спиртового гликолиза у серебряного карася, что позволяет ему более длительное

время выживать в условиях гипоксии при низких температурах по сравнению с более высокими.

По-видимому, карасекарпы также обладают способностью переключаться на адаптационные механизмы, свойственные рыбам рода *Carassius* в условиях отсутствия кислорода, и чем выше у них доля наследственности серебряного карася, тем сильнее проявляется работа этих механизмов.

Повышенная устойчивость карасекарпов к дефициту кислорода является ценным рыбохозяйственным свойством этих гибридов, благодаря которому их можно успешно выращивать в водоемах, где имеют место летние или зимние заморы.

ГЛАВА 4 ПИТАНИЕ СЕГОЛЕТКОВ КАРАСЕКАРПА ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ПРУДАХ

Ранее [Рекубратский и др., 1989] было отмечено, что при совместном выращивании карасекарпа и карпа может быть получена дополнительная продукция, очевидно, за счет различий в спектрах питания этих рыб. Однако особенности питания гибридов оставались неизученными.

4.1 РЕЗУЛЬТАТЫ

Спектр питания сеголетков карпа состоял из организмов животного происхождения, комбикорма, остатков высшей растительности, детрита. Основную массу живых организмов в рационе карпа составляли личинки хирономид (*Chironomus*), на их долю приходилось 60–80% от общей биомассы. Из остальных организмов отмечены представители родов *Cricotopus*, *Procladius*, встречались личинки *Gliptotendipes*, личинки других насекомых, водяные клопы и др. Доля ветвистоусых ракообразных была небольшой, доминировали представители родов *Daphnia*, *Chydorus*, *Alona*, *Scapholeberis*. Веслоногие ракообразные были представлены циклопами (*Cyclops*), а также их копеподидными и науплиальными стадиями.

Спектры питания сеголетков карасекарпов F₆к, F₆ск и G₇ представлены организмами животного происхождения, детритом и комбикормом, а также остатками высшей водной растительности; существенной была доля фитопланктона. Состав животных организмов был более разнообразным, чем у карпа. Наиболее часто встречались представители ветвистоусых ракообразных (*Daphnia*, *Macrotrix*, *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis*, *Alona*), а также *Cyclops*, *Chironomus*, *Procladius*, *Cricotopus*.

Всего в кишечниках молоди карпа и гибридов было обнаружено 74 представителя кормовых организмов (Таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Пищевые организмы, представленные в содержимом кишечника сеголетков карпа и различных групп карасекарпа

Организмы	Карп	Фвк	Фвск	G ₇
<i>Nitzschia</i>	+	-	-	+
<i>Cyclotella</i>	+	+	+	+
<i>Melosira</i>	+	-	-	+
<i>Diatoma</i>	+	+	+	+
<i>Stephanodiscus</i>	+	-	-	-
<i>Asterionella</i>	+	-	-	-
<i>Navicula</i>	+	+	+	+
<i>Gyrosigma</i>	+	+	-	-
<i>Oocystis</i>	-	+	-	-
<i>Scenedesmus</i>	-	+	+	+
<i>Tetraedron</i>	-	+	+	+
<i>Amphora</i>	-	-	+	+
<i>Pediastrum duplex</i>	+	-	+	+
<i>Schroederion</i>	+	-	+	-
<i>Fragillaria</i>	-	+	+	-
<i>Surirella</i>	-	+	-	-
<i>Cocconeis placentula</i>	-	+	-	-
<i>Scenedesmus arcuatus</i>	+	-	-	-
<i>Scenedesmus quadricanda</i>	+	-	-	-
<i>Scenedesmus sp.</i>	+	+	+	+
<i>Pediastrum simplex</i>	-	+	+	+
<i>Didymocystis planctonica</i>	-	+	+	+
<i>Tetrastrum</i>	+	-	-	+
<i>Actinastrum</i>	+	-	-	+
<i>Crucigenia</i>	+	-	-	-
<i>Oscillatoria</i>	+	+	-	-
<i>Tetraspora</i>	+	-	-	-
<i>Polyarthra</i>	-	+	-	-

Продолжение Таблицы 4.1

Организмы	Карп	Фбк	Фбск	G₇
<i>Synedra</i>	-	+	-	-
<i>Phacus longicauda</i>	+	-	-	-
<i>Euglena acus</i>	-	-	+	-
<i>Euglena sp.</i>	-	-	+	-
<i>Strombomonas</i>	+	+	+	+
<i>Cosmarium</i>	-	+	+	-
<i>Pinnularia</i>	-	-	+	-
<i>Anabaena</i>	+	-	+	-
<i>Trachelomonas volvocina</i>	-	+	+	+
<i>Peridinium</i>	+	+	+	-
<i>Pereclinium</i>	-	-	+	-
<i>Cryptomonas eroza</i>	-	-	+	-
<i>Eudorina</i>	+	-	-	-
<i>Lepocinclis</i>	-	-	+	-
<i>Pandorina</i>	+	-	-	-
<i>Closterium moniliferum</i>	-	-	+	-
<i>Coelosphaerium</i>	-	+	+	-
<i>Dactylococcopsis</i>	-	+	-	-
<i>Mallomonas</i>	-	-	-	+
<i>Coelastrum microporum</i>	+	-	-	-
<i>Schroederia</i>	-	+	-	-
<i>Cymbella</i>	+	-	-	-
<i>Achnanthes</i>	+	-	+	-
<i>Cladocera-Alona</i>	+	-	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	+	+	+	+
<i>Eurycercus</i>	+	-	-	+
<i>Alonopsis</i>	+	+	+	+
<i>Cyclops</i>	+	+	+	-
<i>Acroperus harpae</i>	-	-	+	+

Продолжение Таблицы 4.1

Организмы	Карп	Фбк	Фбск	G₇
<i>Scapholiberis</i>	+	-	-	-
<i>Simocephalus serrulatus</i>	+	-	+	-
<i>Alona</i>	-	+	+	+
<i>Alonella</i>	-	+	+	-
<i>Diaptomus sp.</i>	+	+	+	+
<i>Chydorus ovalis</i>	+	+	+	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	-	-
<i>Polyphemus</i>	-	+	-	-
<i>Daphnia sp.</i>	+	-	+	-
<i>Testudinella</i>	-	-	+	-
<i>Ceriodaphnia</i>	-	+	-	-
<i>Glyptotendipes sp.</i>	+	-	-	-
<i>Procladius</i>	+	+	+	+
<i>Peracantha truncata</i>	+	+	+	+
<i>Chiromonus sp.</i>	+	+	+	+
<i>Cricotopus ex silvestris F.</i>	+	+	+	-
Червь <i>Stylaria lacustris</i>	+	+	-	-

Следует отметить, что в утренние часы кишечники сеголетков карпа были заполнены только наполовину; по-видимому, в темное время суток карпы не питались. У всех групп гибридов кишечники были заполнены по всей длине уже в утреннее время, до внесения комбикорма в пруды.

Масса пищевых компонентов и их соотношение в содержимом кишечников сеголетков карпа и гибридов представлены в Таблице 4.2 и на Рисунках 4.1 и 4.2.

Таблица 4.2 – Соотношение кормовых компонентов в содержимом кишечника карпа и карасекарпов

До кормления												
№ пруда	Н-42				Н-39				Н-36			
Группа рыб	Карп		G7		Карп		Fвск		Карп		Fвк	
Ср. масса рыбы, г	9,11		7,18		16,36		12,24		12,59		14,36	
Масса пищевого комка, мг	355,2		192		463		351		200		635	
Содержание компонентов в 1 кишечнике	мг	%										
масса фитопланктона	0,06	0,03	0,08	0,05	0,135	0,03	3,070	0,87	0,14	0,07	2,216	0,35
масса живого корма	25,8	7,25	31,13	16,22	15,56	3,36	4,375	1,25	6,46	3,23	61,22	9,65
масса растительного корма	89,7	25,25	20,60	10,72	23,11	4,99	98,06	27,94	0,79	0,39	93,82	14,78
детрит	239,7	67,47	140,0	72,91	424,2	91,62	245,5	69,94	192,61	96,31	477,64	75,22
индекс наполнения (ИН, ‰)	390		267,4		283,01		286,76		158,9		442,2	
Через 1 час после кормления												
№ пруда	Н-42				Н-39				Н-36			
Группа рыб	Карп		G7		Карп		Fвск		Карп		Fвк	
Ср. вес рыбы, г	10,86		8,68		16,42		13,72		11,12		15,09	
Масса пищевого комка, мг	487		301		538		465		421		843	
Содержание компонентов в 1 кишечнике	мг	%										
масса живого корма	2,11	0,43	7,5	2,49	3,87	0,72	15,41	3,31	8,42	2,00	68,7	8,15
детрит	484,89	99,57	293,5	97,51	534,1	99,28	449,6	96,69	412,58	98,00	774,3	91,85
в т. ч. комбикорм	339,42	69,70	146,75	48,75	374,00	69,52	269,75	58,01	303,20	73,49	531,24	68,61
индекс наполнения (ИН, ‰)	448,4		346,77		327,7		338,92		378,6		558,76	

Продолжение Таблицы 4.2

Через 8 часов после кормления												
№ пруда	Н-42				Н-39				Н-36			
Группа рыб	Карп		G7		Карп		Фбск		Карп		Фбк	
Ср. вес рыбы, г	11,92		10,6		17,91		13,79		15,15		16,34	
Масса пищевого комка, мг	137,17		149,72		240,00		131,60		236,15		234,94	
Содержание компонентов в 1 кишечнике	мг	%										
масса фитопланктона	—	—	—	—	0,373	0,16	0,730	0,55	0,222	0,09	0,21	0,09
масса живого корма	19,09	13,91	2,715	1,81	9,63	4,01	22,28	16,93	5,36	2,27	19,13	8,14
масса растительного корма	37,85	27,59	30,0	20,04	75,76	31,57	28,3	21,50	30,22	12,80	23,90	10,17
детрит	80,23	58,49	117,0	78,15	154,24	64,27	80,38	61,08	200,3	84,82	191,7	81,60
индекс наполнения (ИН, ‰)	115		141,25		134		95		155,9		143,8	

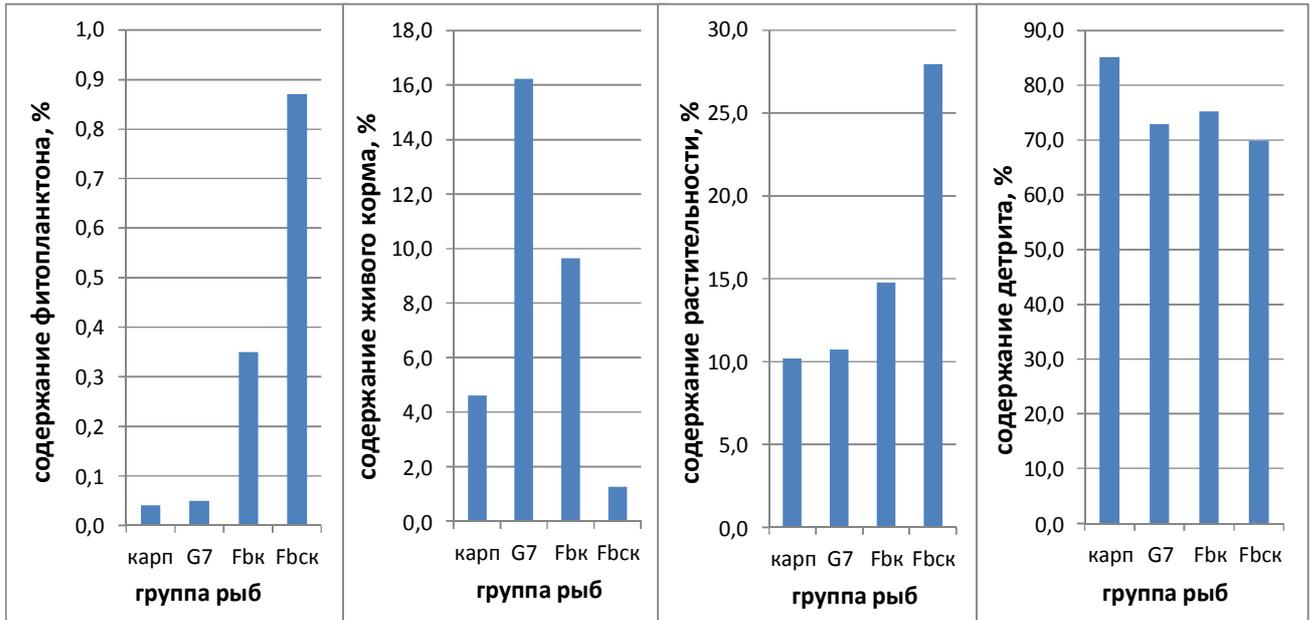


Рисунок 4.1 – Соотношение пищевых компонентов в кишечниках разных групп карасекарпов и карпа до кормления (в процентах от средней массы пищевого комка)

В утренние часы, до кормления, в кишечниках карпа и гибридов был обнаружен фитопланктон. Наименьшее его количество присутствовало в кишечниках карпа. Из трех групп гибридов наибольшее количество фитопланктона обнаружено в кишечниках гибридов Fбск, менее всего фитопланктона потребляли гибриды G7.

Пищевые компоненты животного происхождения активнее остальных потребляли гибриды G7. Гибриды Fbk от них отставали, а в кишечниках гибридов Fбск животных компонентов было обнаружено даже меньше, чем у карпа.

Через 1 час после кормления, как и ожидалось, две трети кишечника рыб были заполнены комбикормом (Рисунок 4.2). Доля комбикорма у карпа оказалась выше, чем у гибридов. Содержание комбикорма между разными группами гибридов также различалось: менее всего комбикорма обнаружено в пищевом комке гибридов G7, более всего — у Fbk. По содержанию животной пищи все группы гибридов, и особенно гибриды Fbk, превзошли карпа. Остальной состав пищевого комка представлял собой детрит, по большей части растительный; в кишечниках гибридов его было несколько больше, нежели в кишечниках карпов.

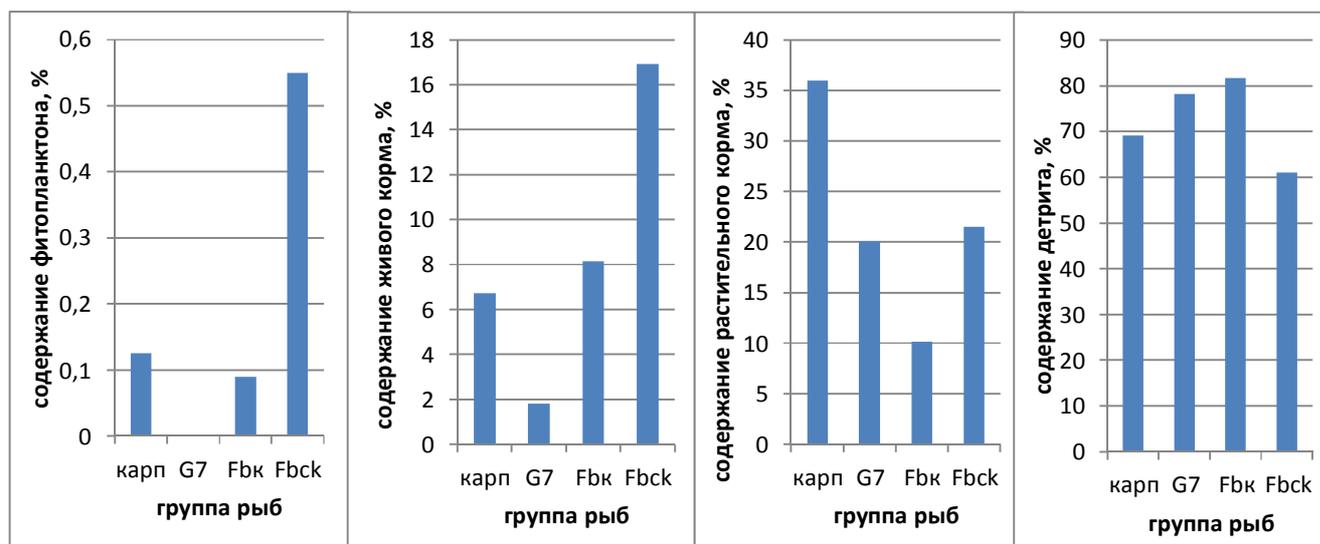


Рисунок 4.2 – Соотношение пищевых компонентов в кишечниках разных групп карасекарпов и карпа через 8 часов после кормления (% от средней массы пищевого комка)

Через 8 ч после кормления содержимое пищевого комка у сеголетков из разных исследуемых групп различалось по содержанию животного корма (Таблица 4.2, Рисунок 4.2). Сеголетки карпа уступали по этому показателю гибридам Fbck и Fbk, но превосходили гибридов G₇. В кишечниках G₇ и карпа из пруда Н-42 фитопланктона не обнаружено, зато он есть в кишечниках карпа и гибридов из других прудов. По потреблению фитопланктона гибриды Fbck превосходили карпа, а потребление его гибридами Fbk было сравнимо с карпом.

Доля остатков растительности у сеголетков карпа выше, чем у гибридов. Доли потребленного детрита у сеголетков карпа и Fbck, а также карпа и Fbk практически не различались, у сеголетков G₇ доля детрита была на 19,7% выше, чем у карпа.

Наполненность кишечника у сеголетков гибридов и карпа изменялась в течение суток (индексы наполнения кишечника и их суточная динамика представлены в Таблице 4.3 и на Рисунке 4.3). Максимальной она была через 1 ч после кормления, минимальной через 8 часов после кормления, когда наполненность кишечника гибридов и карпа оказалась примерно одинаковой. В утренние часы, до кормления, наполненность кишечника оказалась различной: у гибридов G₇ — в 2,8 раза ниже, чем у карпа, у гибридов Fbk — в 2,8 раза выше, чем у карпа, а у гибридов Fbck и карпа она была одинаковой.

Таблица 4.3 – Индексы наполнения (ИН, ‰) кишечника карпа и карасекарпов в течение суток

№ пруда	Группа рыб	До кормления	1 ч после кормления	8 ч после кормления
Н-36	Карп	158,9	378,6	155,9
	Фвк	442,2	558,8	143,8
Н-39	Карп	283,0	327,7	134,0
	Фвск	286,8	338,9	95,0
Н-42	карп	390,0	448,4	115,0
	G ₇	267,4	346,8	141,3

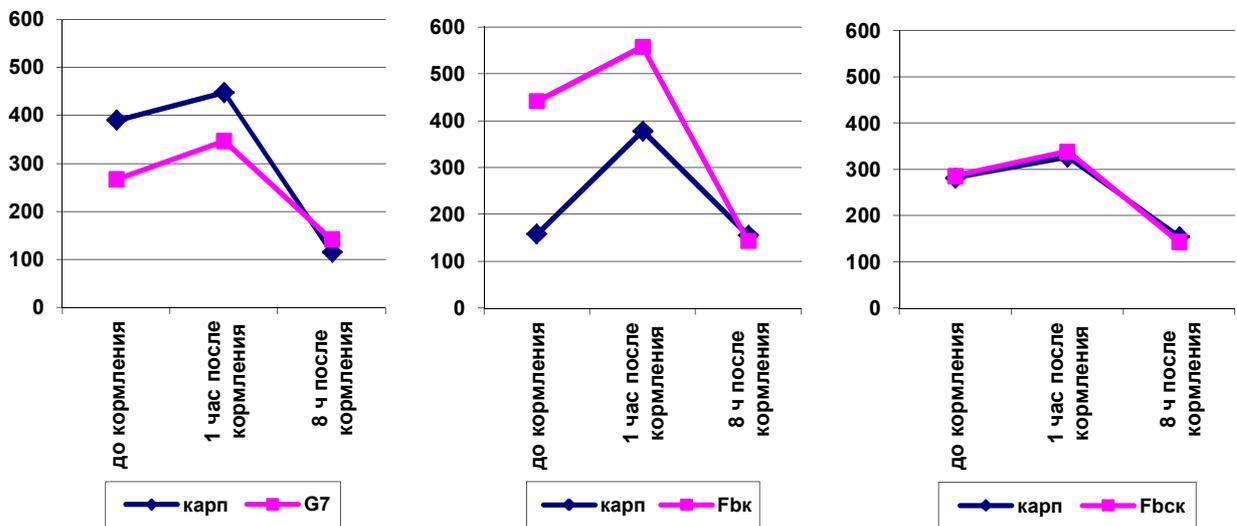


Рисунок 4.3 – Изменение наполненности кишечника сеголетков гибридов и карпа в течение суток

Для детального анализа пищевых взаимоотношений между гибридами и карпом были рассчитаны индексы пищевого сходства, показанные в Таблице 4.4 [Шорыгин, 1952].

Из Таблицы 4.4 следует, что наибольшие различия по спектру питания наблюдаются между карпом и гибридами Fвск, а также между гибридами G₇ и Fвск до кормления. Наибольшее сходство между гибридами G₇ и Fвск, а также Fвк и Fвск наблюдалось через 8 часов после кормления. Степень сходства состава пищи в среднем за сутки была наименьшей между карпом и гибридом Fвск, а наибольшая — между гибридами Fвк и Fвск.

Таблица 4.4 – Степень сходства состава пищи между разными группами гибридов и карпом (индексы пищевого сходства, %)

Сочетание групп	До кормления	8 ч после кормления	Среднее	Сочетание групп	До кормления	8 ч после кормления	Среднее
G ₇	26,32	56,77	41,55	карп	40,44	60,3	50,37
Fбск				G ₇			
G ₇	44,97	66,15	55,56	карп	11,48	40,73	26,10
Fбк				Fбск			
Fбск	49,58	66,00	57,79	карп	46,18	49,85	48,02
Fбк				Fбк			

4.2 ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные выше результаты показывают, что суточные спектры питания сеголетков карпа и карасекарпа состояли из организмов животного происхождения, комбикорма, детрита, остатков высшей водной растительности и небольшой части (до 1%) фитопланктона, при этом у гибридов состав пищевых компонентов животной пищи и фитопланктона более разнообразен.

В утренние часы до кормления комбикормом и через 1 час после кормления все группы гибридов превосходили карпа по потреблению животной пищи, в вечерние часы триплоидные гибриды Fбк и Fбск также превосходили карпа по этому показателю, а сеголетки диплоидных гибридов G₇ от карпа отставали. Детрит занимал основную массу спектра питания карпа и гибридов, при этом у сеголетков карпа его доля была несколько больше чем у гибридов, исключение составляет гибрид G, доля детрита в его кишечниках была больше, чем у карпа.

Спектры питания карасекарпов Fбк, Fбск, и G₇ сходны, количество потребленных организмов животной пищи определялось уровнем развития естественной кормовой базы прудов, размером рыб в поликультуре, а также гидрохимическим и температурным режимом прудов.

Индексы пищевого сходства по животным организмам и водорослям показывают, что наибольшие различия в спектре питания имеет пара Fбск–карп

(21,6% сходства), между другими группами имеет место достаточно сильная конкуренция (41,55–57,79% сходства).

С уровнем пищевого сходства между группами рыб связана интенсивность их питания. При меньшем индексе, т. е. при большем расхождении в выборе пищевых объектов, интенсивность питания повышается. Если пищевое сходство велико, то быстро ощущается недостаток пищи, рост рыб замедляется и, в конечном счете, какая-то группа их будет подавлена [Шорыгин, 1952].

Следует отметить, что индексы пищевого сходства в утренние часы были меньше, чем в вечерние. Из этого следует, что конкуренция между гибридами и карпом ночью гораздо меньше, чем в течение дня. В отношениях между карпом и гибридами прослеживалось доминирование гибридов в поиске кормовых организмов животного происхождения и фитопланктона, а также меньшее потребление комбикорма. Поиск пищи гибридами всех групп происходил постоянно, независимо от времени суток, что свидетельствует о более высокой поисковой способности и пищевой активности гибридов.

ГЛАВА 5 РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ КАРАСЕКАРПОВ

В предварительных исследованиях рыбохозяйственных свойств триплоидных гибридов показано, что они на всех этапах выращивания превосходят карпа по выживаемости, а по скорости роста не уступают карпу (или даже несколько превосходят его) на первом году жизни. Гибриды также устойчивее карпа к вирусным и бактериальным инфекциям [Юхименко и др., 1988]. Эти свойства определили интерес к карасекарпам как объекту аквакультуры - самостоятельному или члену поликультуры с карпом [Черфас, Емельянова, 1984; Рекубратский и др., 1989].

В задачу нашей работы входило проведение более детального и полного изучения рыбохозяйственных свойств гибридов в сравнении с карпом на первом, втором и третьем годах жизни.

5.1 РЕЗУЛЬТАТЫ

Активность питания личинок карасекарпа и карпа

Выполнено две серии опытов. В первой серии тестировали личинок карасекарпа G₇ и F_{бк}, полученных от самок G₆, а также личинок карпа, взятых в качестве контроля. Во второй серии тестировали гибридных личинок G₈, F_{бк}, F_{бск}, полученных от самок G₇, а также личинок карпа.

Первую серию опытов по изучению активности питания личинок проводили на протяжении четырех дней, начиная со второго дня после перехода на активное питание, результаты представлены в Таблица 5.1 и на Рисунке 5.1.

Личинки G₇ и F_{бк} съедали в среднем больше яиц *Artemia salina*, чем личинки карпа, особенно на четвертый и пятый день после перехода к активному питанию.

Таблица 5.1 – Активность питания личинок карасекарпа и карпа. Первая серия опытов

Группа рыб	Среднее число заглоченных одной личинкой яиц, шт.				
	2-й день	3-й день	4-й день	5-й день	среднее
Гибрид G	5,85 ± 0,45	5,09 ± 0,30	5,15 ± 0,3	5,48 ± 0,40	5,39 ± 0,35
Гибрид Fbk	7,77 ± 0,40	5,77 ± 0,40	3,89 ± 0,3	3,79 ± 0,35	5,30 ± 1,88
Карп	5,50 ± 0,50	5,19 ± 0,50	3,25 ± 0,4	2,48 ± 0,30	4,11 ± 1,47

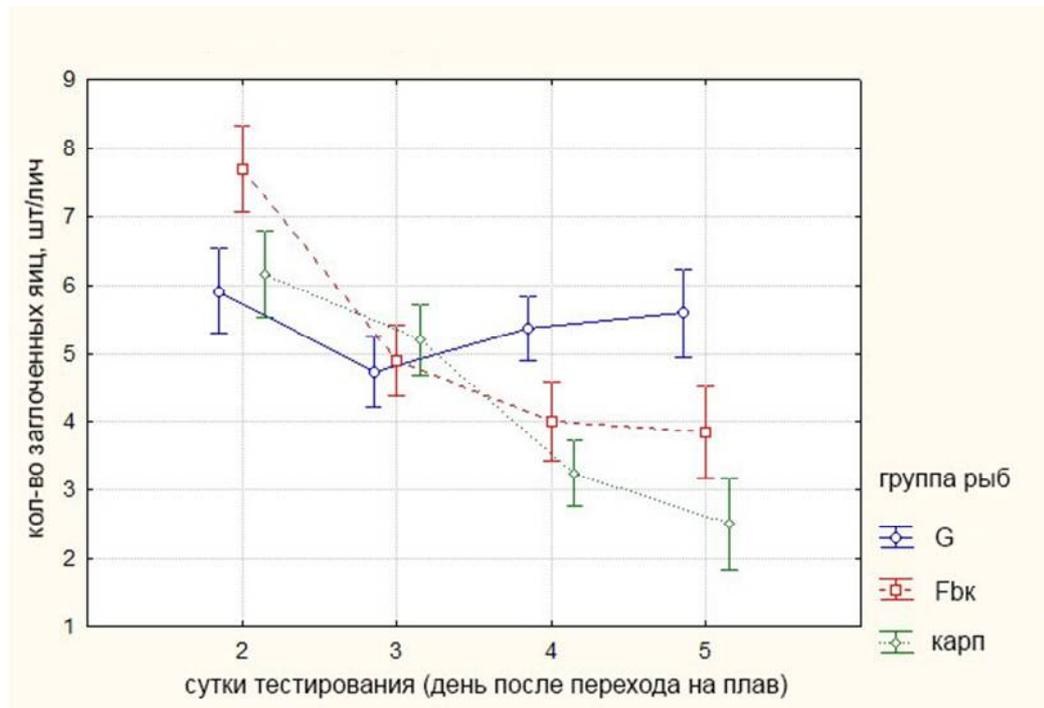


Таблица дисперсионного анализа для опыта 1

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Группа рыб	320	2	160,0	15,62	0,001
Сутки тестирования	1299	3	433,2	42,29	0,001
группа рыб*сутки тестирования	792	6	121,5	11,86	0,001

Рисунок 5.1 – Активность питания личинок карасекарпа и карпа. Первая серия опытов, результаты дисперсионного анализа.

Результаты второй серии опытов по активности питания личинок представлены на Рисунке 5.2 и Рисунке 5.3. Лучшие результаты по среднему количеству заглоченных яиц и доле питавшихся личинок показали карасекарпы G₈, второй результат был у Fbk, худшие результаты показали личинки карпа

($p < 0,05$). Различия тестирования в разные сроки после перехода личинок на плав среди всех групп рыб были недостоверны.

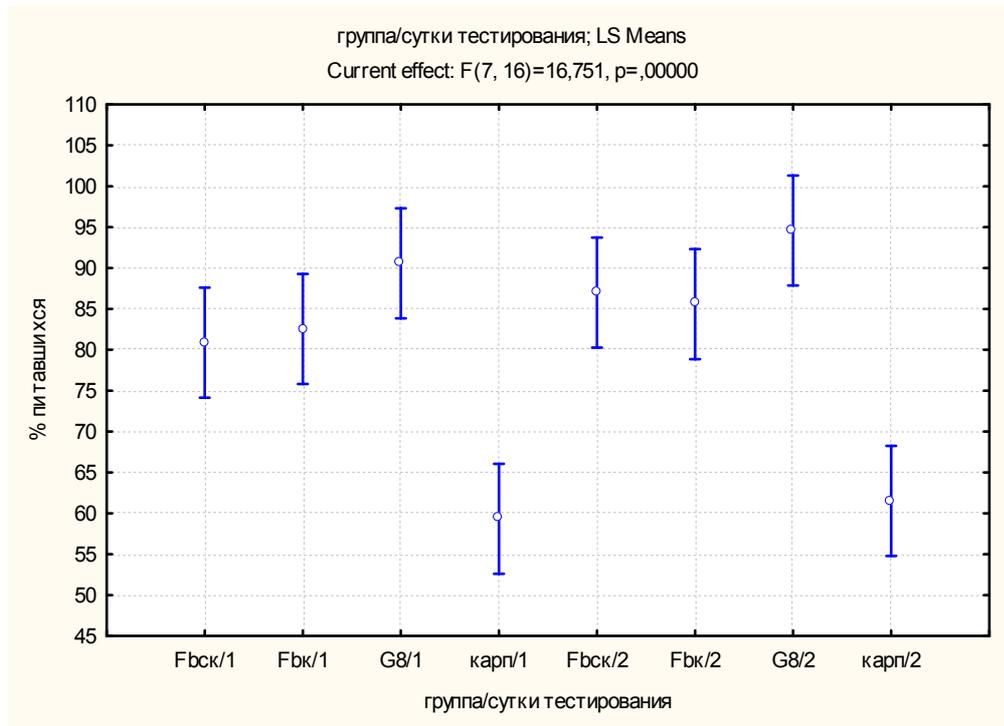


Рисунок 5.2 – Доля питавшихся личинок среди всех личинок из разных групп, участвовавших в опыте. Тестирование в течение двух суток.

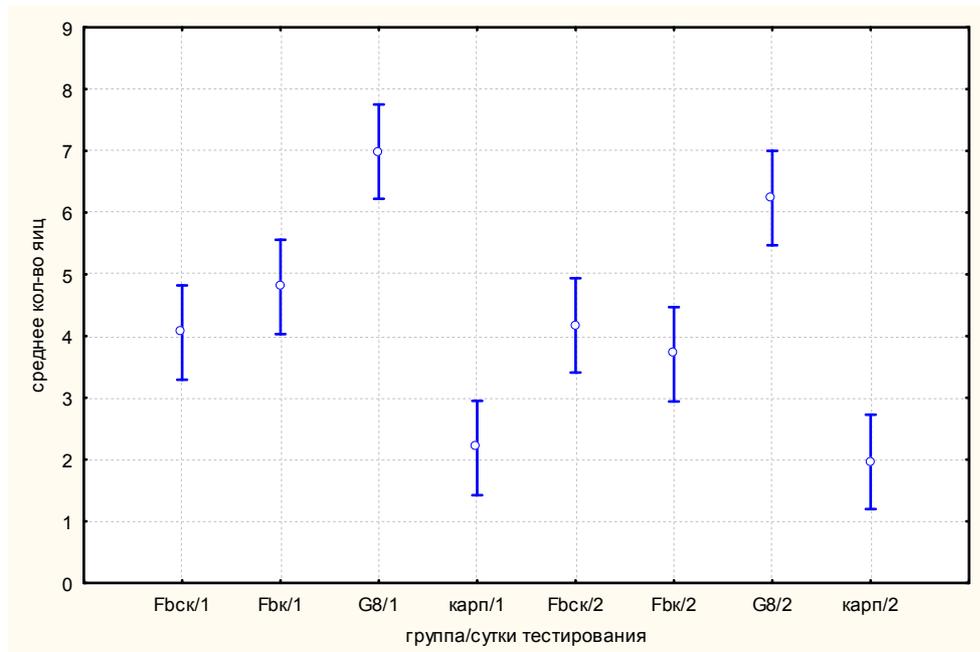


Рисунок 5.3 – Среднее количество яиц *Artemia salina*, заглоченных всеми участвовавшими в опыте личинками из разных групп. Тестирование в течение двух суток.

В Таблице 5.2 представлены данные корреляционного анализа между показателями активности питания личинок и показателями продуктивности сеголетков. Такие признаки, как среднее количество заглоченных яиц среди всех личинок, процент питавшихся личинок, среднее количество заглоченных яиц среди питавшихся личинок положительно и достоверно коррелируют с рыбопродуктивностью сеголетков. Слабая положительная корреляция показана для пары факторов: процент питавшихся личинок и процент выживших сеголетков.

Таблица 5.2 – Результаты корреляционного анализа показателей активности питания личинок и рыбопродуктивности сеголетков

Сравниваемые признаки	Коэф. корр. Спирмена	P
Среднее кол-во яиц - % питавшихся личинок	0,880870	0,001
Сумма заглоченных яиц - общее кол-во питавшихся личинок	0,541259	0,006
% питавших личинок - % выживших сеголетков	0,439991	0,031
Среднее кол-во яиц заглоченных питавшимися личинками - % выживших сеголетков	0,474610	0,019
Среднее кол-во яиц заглоченных всеми личинками - рыбопродуктивность сеголетков	0,531776	0,007
% питавшихся личинок - рыбопродуктивность сеголетков	0,620848	0,001
Среднее кол-во яиц заглоченных питавшимися личинками - рыбопродуктивность сеголетков	0,474610	0,019

Выращивание сеголетков

Опыты по выращиванию сеголетков карасекарпа и карпа проводили на протяжении нескольких летних сезонов.

В первом опыте сеголетков карпа, а также гибридов G₇, F_{6к} и F_{6ск} выращивали отдельно в прудах площадью 0,07 га в двукратной повторности. В этом опыте более высокие по сравнению с карпом показатели продуктивности

имели сеголетки всех трех категорий гибридов, они опережали молодь карпа как по выживаемости, так и по скорости роста (Таблица 5.3, Рисунок 5.4).

Таблица 5.3 – Рост и выживаемость сеголетков гибридов в сравнении с карпом при раздельном выращивании в двухкратной повторности (Опыт 1).

Группа рыб	№ пруда	Выход		Плотность по выходу тыс. шт./га	Ср. масса	Рыбопродуктивность, ц/га
		Шт.	%			
G ₇	7	5313	88,6	75,9	28,0	20,6
	11	5590	93,2	80,0	37,5	23,4
	среднее	—	90,9	78,0	32,8	22,0
F _{бк}	12	5610	93,5	80,1	32,9	26,4
	14	4935	82,3	70,5	40,9	25,6
	среднее	—	87,9	80,1	36,9	26,0
F _{бск}	13	5330	88,8	76,1	42,1	34,4
	15	5850	97,5	83,6	33,0	27,6
	среднее	—	93,2	83,4	37,5	31,0
Карп	5	4726	78,8	67,5	27,5	18,6
	6	4940	82,3	70,6	23,4	16,5
	среднее	—	80,6	69,0	25,5	17,6

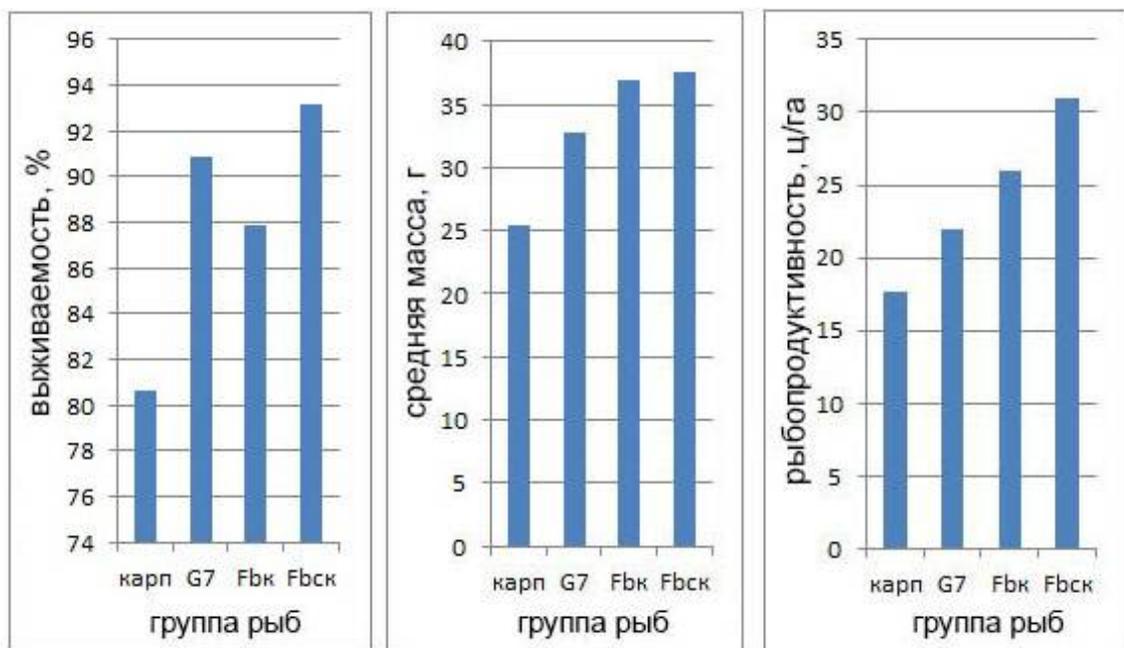


Рисунок 5.4 – Результаты раздельного выращивания сеголетков карасекарпов и карпа (Опыт 1).

Во втором опыте сеголетков каждой из гибридных групп выращивали совместно с карпом: в каждый, одинаковый по площади, пруд (0,15 га) было посажено по 10000 личинок: 6000 карпа и 4000 — одной из трех групп карасекарпа (G7, Fbk или Fbck). Результаты опыта представлены в Таблице 5.4. и на Рисунке 5.5.

Таблица 5.4 – Рост и выживаемость сеголетков карасекарпа и карпа при совместной посадке (Опыт 2)

№ пруда	Группа рыб	Посадка, шт	Выживаемость рыб, %	Ср. масса рыб, г	Рыбо-продуктивность, ц/га
36	карп	6000	44,0	21,5	3,15
	Fbk	4000	78,2	27,0	7,03
37	карп	6000	63,7	15,5	3,29
	Fbk	4000	77,2	27,1	6,97
38	карп	6000	51,7	20,7	3,57
	Fbk	4000	38,3	19,9	2,54
39	карп	6000	36,1	25,4	3,06
	Fbck	4000	39,1	27,2	3,55
40	карп	6000	42,7	21,9	3,12
	Fbck	4000	36,4	25,2	3,06
41	карп	6000	70,2	14,7	3,44
	Fbck	4000	98,0	16,9	5,52
42	карп	6000	73,4	15,0	3,67
	G7	4000	100	16,0	5,74
43	карп	6000	32	22,8	2,43
	G7	4000	88,4	16,5	4,86
Среднее	Карп	6000	51,7 ± 5,56	19,7 ± 1,44	3,22 ± 0,14
	Fbk	4000	64,6 ± 13,14	24,7 ± 2,38	5,30 ± 0,44
	Fbck	4000	57,83 ± 20,09	23,1 ± 3,15	4,04 ± 0,75
	G7	4000	94,20 ± 5,80	16,3 ± 0,25	5,30 ± 0,44

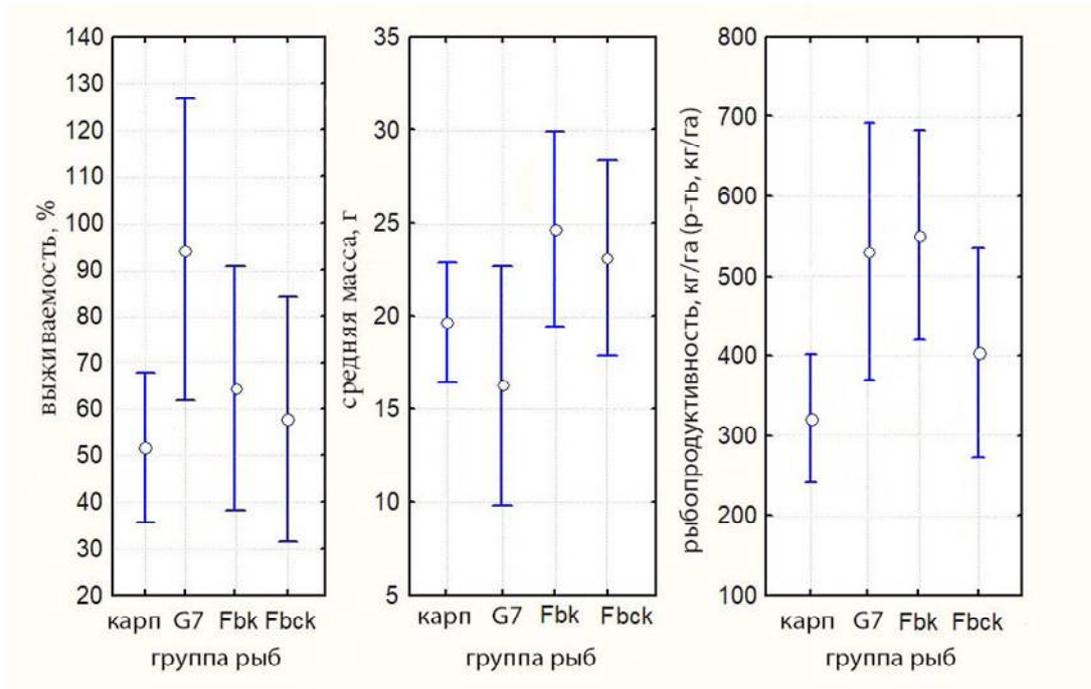


Таблица дисперсионного анализа

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	2958,0	3	986,1	2,252	0,133
Средняя масса, г	112,0	3	37,34	2,136	0,149
Рыбопродуктивность, кг/га	151E3	3	504E2	3,342	0,056

Рис 5.5. Результаты опыта по совместному выращиванию в прудах сеголетков карасекарпа Fbk, Fbck, G7 и карпа с трехкратной повторностью (Опыт 2).

Лучшие показатели по скорости роста в опыте 2 обнаружили триплоидные гибриды Fbk. Совсем немного им по продуктивности уступили диплоидные гибриды G7. Они хоть и отстали от карпа и двух других групп гибридов по скорости роста, но за счет лучшей выживаемости (на 42,5 % выше, чем у карпа и на 29,6 % выше, чем у Fbk), обогнали карпа и возвратных гибридов Fbck по рыбопродуктивности.

Сходные результаты получены также и в третьем опыте по выращиванию сеголетков. Молодь гибридов Fbk выращивали совместно с карпом, опыт проводили в восьмикратной повторности в маленьких по площади прудах (0,06 га). Гибриды не отстали от карпа по скорости роста и заметно превосходили его по выживаемости, что определило значительное их преимущество по рыбопродуктивности (Таблица 5.5, Рисунок 5.6).

Таблица 5.5 – Рост и выживаемость сеголетков возвратного гибрида F₁к и карпа при совместной посадке (Опыт 3).

№ пруда	Группа рыб	Посадка, шт.	Вылов		
			%	Ср. масса	Рыбопродуктивность, кг/га
Оп-29	Карп	1100	83,0	12,6	280,58
	F ₁ к	1100	73,4	13,1	289,80
Оп-30	Карп	1100	56,8	12,0	129,31
	F ₁ к	1100	74,4	13,8	194,63
Оп-31	Карп	1100	71,1	18,0	242,69
	F ₁ к	1100	94,0	19,0	338,72
Оп-32	Карп	1100	78,8	21,0	313,91
	F ₁ к	1100	86,3	24,0	392,69
Оп-36	Карп	1100	69,4	14,0	184,17
	F ₁ к	1100	74,7	13,6	192,74
Оп-37	Карп	1100	54,2	19,1	196,27
	F ₁ к	1100	97,7	18,3	339,18
Оп-38	Карп	1100	73,2	23,2	322,00
	F ₁ к	1100	92,0	20,8	362,92
Оп-39	Карп	1100	64,7	26,8	328,99
	F ₁ к	1100	87,8	24,9	414,71
Среднее	Карп	1100	68,9 ± 3,54	18,3 ± 1,87	249,7 ± 26,15
	F ₁ к	1100	85,0 ± 3,42	18,4 ± 1,64	315,7 ± 29,73

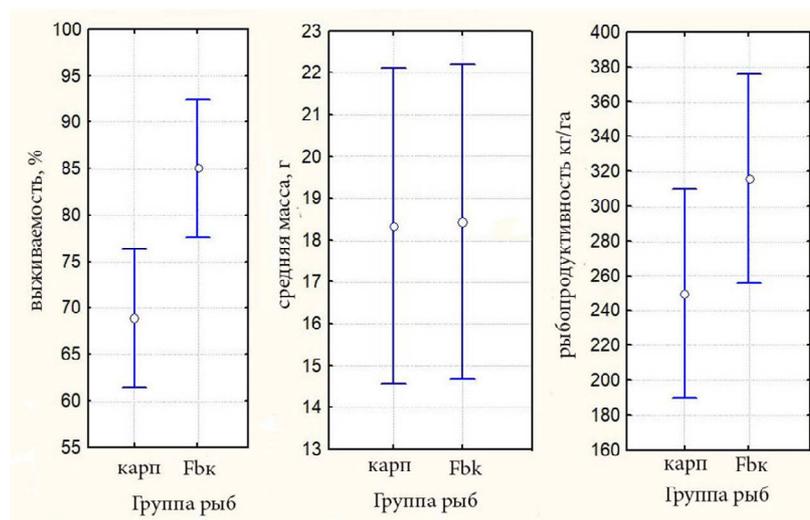


Таблица дисперсионного анализа

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	1042,0	1	1042,0	10,77	0,005
Средняя масса, г	0,04	1	0,04	0,002	0,969
Рыбопродуктивность, кг/га	174002	1	174002	2,774	0,118

Рис. 5.6. Результаты опыта по совместному выращиванию в прудах сеголетков карасекарпа Fbk и карпа с восьмикратной повторностью (Опыт 3).

В течение двух сезонов были проведены рыбоводные опыты по выращиванию сеголетков трех групп гибридов совместно с карпом в неблагоприятных рыбоводных условиях (опыты 4 и 5). В прудах, в которых проводилось выращивание, сложились условия, схожие с естественными водоемами (отсутствие мелиорации, кормления комбикормом, наличие сорной рыбы и хищников). Результаты представлены в Таблице 5.6 и Таблице 5.7.

Таблица 5.6 – Рост и выживаемость сеголетков карасекарпа G₈ и карпа при неблагоприятных условиях выращивания (Опыт 4)

№ пруда/ S пруда, га	Группа рыб	Посадка, шт	Вылов		Рыбопро- дуктивность, кг/га
			Средняя масса	Выход, %	
28/0,15	Карп	6000	37,5	1,6	23,2
	G ₈	2000	16,0	20,9	45,5
30/0,14	Карп	6000	60,0	0,1	3,0
	G ₈	2000	28,0	7,1	28,9
32/0,14	Карп	6000	36,0	0,5	8,6
	G ₈	2000	17,0	3,5	11,1
37/0,15	Карп	6000	68,5	2,6	71,7
	G ₈	2000	38,6	19,9	102,4
38/0,15	Карп	6000	62,8	0,7	19,0
	G ₈	2000	26,0	12,8	66,6
40/0,14	Карп	6000	40,6	2,3	36,3
	G ₈	2000	23,0	20,8	63,2
42/0,15	Карп	6000	31,0	5,5	64,7
	G ₈	2000	19,0	13,0	29,9
43/0,16	Карп	6000	85,7	0,5	16,1
	G ₈	2000	36,0	12,2	54,1
Среднее	Карп	—	52,8 ± 6,8	1,7 ± 0,6	30,3 ± 9,0
	G ₈	—	25,4 ± 2,9	13,8 ± 2,3	50,2 ± 8,8

Таблица 5.7 – Рост и выживаемость различных групп карасекарпа, карпа и амурского сазана в неблагоприятных условиях выращивания (Опыт 5)

№ пруда	Группа рыб	Выловлено			Рыбопродуктивность, кг/га
		шт.	%	Средняя масса, г	
Н-44	Г ₈	830	8,3	64,0	129,6
	Карп	20	0,2	161,0	7,8
Н-46	Фбск	2730	27,3	51,0	316,4
	Карп	885	8,85	45,0	90,5
Н-47	Фбк	117	1,17	115,0	32,0
	Карп	25	0,25	149,0	8,9
Н-49	Г ₈	2200	22,0	27,0	132,0
	Карп	3170	31,7	14,7	103,5

Из Таблицы 5.6 и Таблицы 5.7 видно, что в неблагоприятных условиях выращивания преимущества различных групп сеголетков карасекарпа перед карпом по жизнеспособности становятся особенно заметными, различия по этому показателю могут достигать нескольких десятков раз. В связи с этим и рыбопродуктивность карасекарпов в неблагоприятных условиях в несколько раз выше рыбопродуктивности карпа.

Зимовка рыб

На Рисунке 5.7 представлены результаты дисперсионного анализа выживаемости годовалых, двухгодовалых и трехгодовалых карасекарпов и карпа во время зимовки. Как известно, труднее всего проходит зимовка годовиков. Именно в этом возрасте карасекарпы проявили значительно более высокую зимостойкость по сравнению с карпом. Среди разных форм гибридов лучшей зимостойкостью обладают годовики Фбск, имеющие наибольшую долю наследственности серебряного карася. Зимовка рыб старшего возраста протекала благополучно, и различия между карасекарпами и карпом оказались небольшими.

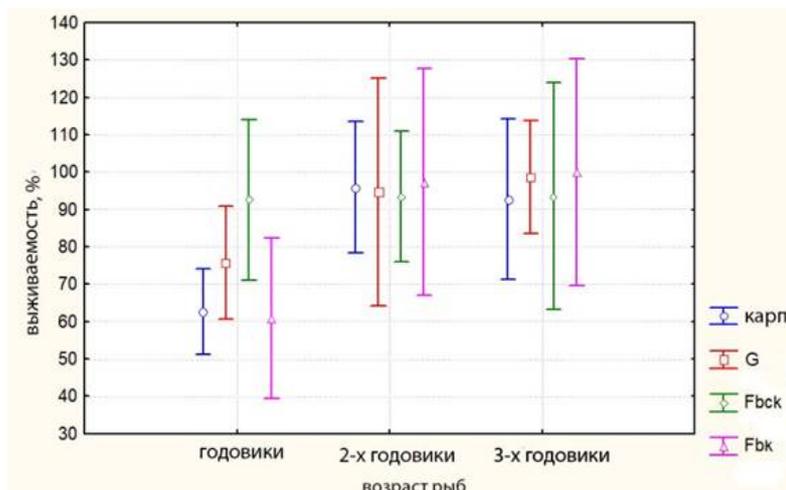


Таблица дисперсионного анализа выживаемости рыб во время зимовки

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	1113,3	6	186,	0,881	0,527

Рис. 5.7. Выживаемость карасекарпов Fbk, Fbck, G и карпов разного возраста во время зимовки.

Выращивание двухлетков и трехлетков

Результаты опытов по выращиванию двухлетних карасекарпов и карпа представлены в Таблице 5.8, Таблице 5.9 и Таблице 5.10, а также на Рисунке 5.8 и Рисунке 5.9. Почти во всех опытах выживаемость карасекарпов оказалась выше выживаемости карпа.

Интересными оказались опыты по отдельному выращиванию двухлетков гибридов и различных групп карпа. Двухлетки московского чешуйчатого карпа превзошли гибридов Fbk по выживаемости и скорости роста, однако двухлетки Fbk показали лучшую скорость роста (показатель c) перед карпом породы баттерфляй (содержит 50% наследственности немецкого карпа), что привело к равной рыбопродуктивности (опыт 1 в Таблице 5.8).

Таблица 5.8 – Результаты отдельного выращивания двухлетков гибридов F₁ и карпа (Опыты 1 и 2)

Номер опыта	Группа рыб	Посадка		Вылов		Удельная скорость роста (с)
		тыс. шт/га	ср. вес	%	ср. вес	
1	F ₁	4,1	31	84	414	0,029
	F ₁	4,1	59	87	464	0,023
	Карп МЧ	4,1	25	88	468	0,033
	Карп баттерфляй	4,1	35	85	414	0,027
2	F ₁	4,05	26,2	95,5	286,9	0,027
	F ₁	3,00	26,0	87,4	389,1	0,030
	Карп баттерфляй	3,13	50,3	85,1	553,6	0,027

Таблица 5.9 – Результаты совместного выращивания двухлетков гибридов F₁ и карпа при различной плотности посадки и разном уровне кормления (Опыт 3)

Вариант опыта	Группа рыб	Посадка		Вылов		Удельная скорость роста (с)
		тыс. шт/га	ср. вес	%	ср. вес	
1	Карп	2,6	40	71,0	580	0,029
	F ₁	3,3	60	95,0	540	0,024
2	Карп	3,3	25	69,4	600	0,035
	F ₁	3,3	23	90,4	408	0,032
3	Карп	3,3	23	70	553	0,035
	F ₁	3,3	22	92	393	0,032
4	Карп	4,0	27,6	73,1	458,3	0,031
	F ₁	1,0	13,0	80,4	287,6	0,034
5	Карп	3,5	28,9	94,7	302,5	0,026
	F ₁	1,0	12,8	99,6	236,9	0,032
6	Карп	3,5	29,4	82,3	328,7	0,027
	F ₁	1,0	12,8	99,9	244,4	0,033
7	Карп	3,5	35,9	84,7	360,4	0,026
	F ₁	1,0	12,8	84,9	234,6	0,032

8	Карп	3,5	37,4	99,8	407,7	0,027
	Фбк	1,0	12,7	99,8	255	0,033
9	Карп	5,0	28,9	96,7	196,4	0,021
	Фбк	1,5	12,7	96,1	157,0	0,028
10	Карп	5,0	30,1	87,3	223,2	0,022
	Фбк	1,5	12,7	87,7	181,0	0,030
11	Карп	5,0	27,9	92,0	244,7	0,024
	Фбк	1,5	12,7	97,6	181,1	0,030
Среднее	Карп	—	—	83,7 ± 3,6	—	0,028 ± 0,0014
	Фбк	—	—	93,0 ± 2,1	—	0,031 ± 0,0009

Примечание: Уровни кормления: хороший (варианты 1–4), средний (5–8), низкий (9–11)

Таблица 5.10 – Результаты совместного выращивания карасекарпов Фбск и G₇ с карпом или серебряным карасем (Опыт 4)

Вариант опыта	Группа рыб	Посадка		Вылов		Удельная скорость роста (с)
		тыс. шт/га	ср. вес	%	ср. вес	
1	Фбск	2,8	34	100	368	0,026
	Сер. карась	2,8	34	100	181	0,019
2	Фбск	2,6	25	87	378	0,030
	Карп	2,6	26	83	589	0,035
3	G ₇	2,2	17,2	90,9	280,2	0,031
	Карп	2,17	33,6	73,8	504,0	0,030

В остальных опытах выживаемость карасекарпов оказалась выше выживаемости карпа. По скорости роста гибриды Фбск заметно отстали от карпа (Таблица 5.10, Рисунок 5.9 а), однако росли в два раза быстрее серебряного карася (Рисунок 5.9 б). Карп также рос быстрее диплоидных гиногенетических гибридов (Рисунок 5.9 в) – на 20% и триплоидных гибридов Фбк (Рисунок 5.8 а), однако в последнем случае преимущество карпа было не столь значительным (на 15%).

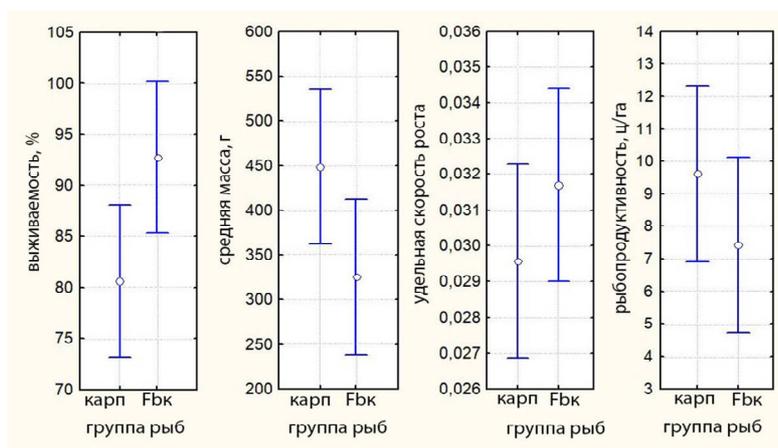


Таблица дисперсионного анализа для опыта а)

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	588,1	1	588,1	6,12	0,03
Средняя масса, г	614E2	1	614E2	4,7	0,048
Удельная скорость роста	0,0001	1	0,0001	1,41	0,25
Рыбопродуктивность, ц/га	19,14	1	19,14	1,5	0,24

б

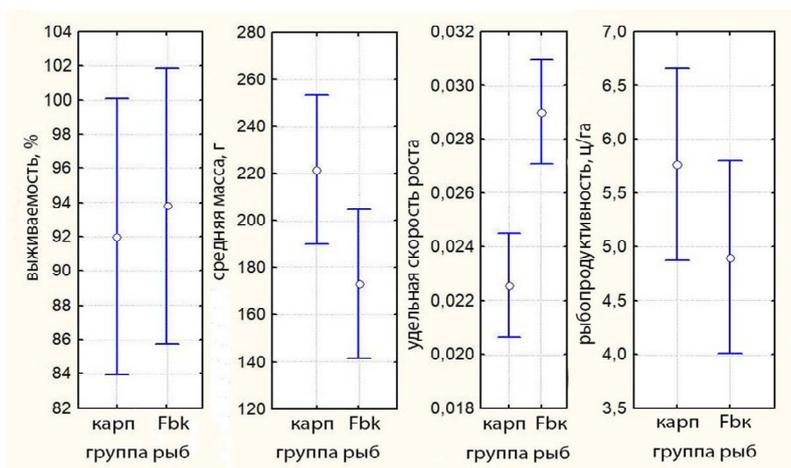


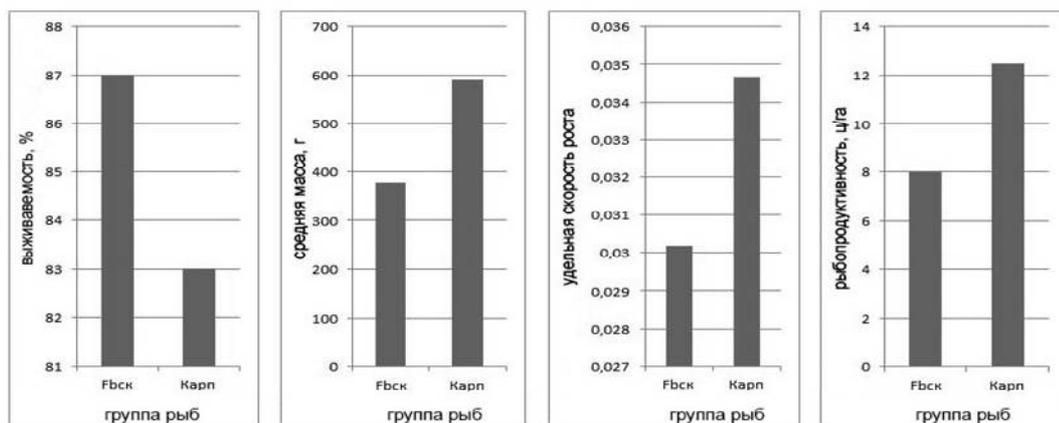
Таблица дисперсионного анализа для опыта б)

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	4,86	1	4,86	0,192	0,684
Средняя масса, г	3514	1	3514	9,03	0,04
Удельная скорость роста	0,0001	1	0,0001	42,68	0,003
Рыбопродуктивность, ц/га	1,127	1	1,127	3,62	0,13

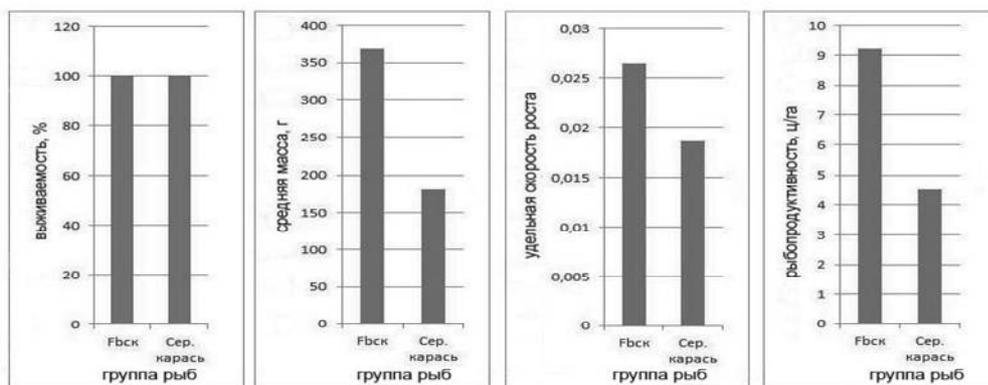
Рис. 5.8 - Результаты совместного выращивания двухлетних карасекарпов Fbk и карпа (Опыт 3).

- а) Хороший уровень кормления при умеренной плотности посадки, восьмикратная повторность;
 б) Опыт при низком уровне кормления, трехкратная повторность.

а



б



в

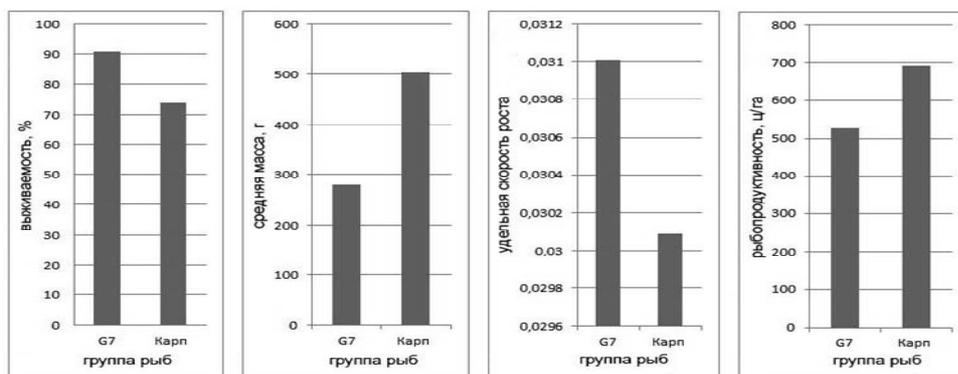


Рисунок 5.9 – Результаты выращивания двухлетних карасекарпов G₇ и Фбск, серебряного карася и карпа (Опыт 4).

- а) Совместное выращивание гибридов Фбск и карпа в однократной повторности;
- б) Совместное выращивание гибридов Фбск и серебряного карася в однократной повторности;
- в) Совместное выращивание гибридов G₇ и карпа в однократной повторности.

В условиях ограниченного питания комбикормом (Таблица 5.9, Рисунок 5.8 б) гибриды F_{bc} достоверно опередили карпа по средней удельной скорости роста (*c*). Большой вес двухлетков карпа в этом опыте объясняется различиями годовиков в посадочном весе.

На третьем году жизни плодовые диплоидные гибриды (G) резко замедляют рост из-за более раннего, чем у карпа, полового созревания. Стерильные триплоидные гибриды продолжают расти достаточно быстро. В опыте по выращиванию трехлетков гибриды F_{bc} к осени достигли веса 859 г, а карпы — 822 г (посадочный вес соответственно 180 и 220 г).

5.2 ОБСУЖДЕНИЕ

По своим рыбоводно-биологическим свойствам все формы гибридов серебряного карася с карпом (F_{bck}, F_{bc} и G) имеют значительные отличия от карпа, причем эти отличия часто оказываются в пользу карасекарпов с точки зрения их рыбохозяйственной ценности.

Яйцеклетки у карасекарпов примерно в полтора раза крупнее, чем у карпа (следствие их диплоидности). Соответственно, и личинки гибридов также крупнее личинок карпа. Активность питания личинок гибридов существенно выше, чем у личинок карпа. В двух опытах на личинках различных генераций гибридов установлено, что наибольшую активность питания показывают личинки гиногенетических гибридов с равными долями генов карпа и серебряного карася. Была установлена сильная положительная связь между активностью питания гибридов и продуктивностью сеголетков (Таблица 5.2). Ранее было показано, что активность питания личинок коррелирует с темпом роста двухлетков карпа [Дементьев, 1998]. Эти особенности личинок обуславливают стартовые преимущества карасекарпов перед карпом уже в начальный период выращивания.

Как диплоидные гиногенетические, так и триплоидные гибриды F_{bck} и F_{bc} значительно превосходят карпа по выживаемости на первом и втором годах

жизни. Особенно ярко это проявляется в неблагоприятных для карпа условиях выращивания.

По скорости роста на первом году жизни гибриды не уступают карпу, а в некоторых случаях и опережают его. На втором году жизни карп в благоприятных условиях выращивания заметно опережает гибридов по скорости роста, однако при ухудшении условий выращивания отставание гибридов по скорости роста компенсируется за счет лучшей выживаемости и позволяет получать высокие показатели рыбопродуктивности. Важно отметить также хороший темп роста гибридов F₃ск, которые значительно превосходят по этому признаку серебряного карася.

Наиболее сложный период жизни — зимовка сеголетков — также более благоприятно протекает у карасекарпов, что связано с их высокой жизнестойкостью, в том числе устойчивостью к дефициту кислорода, унаследованной от серебряного карася.

В целом можно отметить, что у разных форм гибридов скорость роста тем выше, чем больше доля наследственности карпа, а жизнестойкость (выживаемость летом и зимой, устойчивость к дефициту кислорода) выше у гибридов с большей долей наследственности серебряного карася. Однако эта закономерность может нарушаться, как, например, это было в одном из опытов по выращиванию сеголетков в особенно жаркое лето, когда наиболее устойчивые к заморным условиям выращивания гибриды F₃ск обогнали карпа и других гибридов не только по выживаемости, но и по скорости роста (Таблица 5.3, Рисунок 5.4).

Направления рыбохозяйственного использования карасекарпов

Полученные результаты дают возможность определить основные направления рыбохозяйственного использования карасекарпов.

Триплоидные гибриды могут быть с успехом использованы в качестве объектов выращивания в тех случаях, когда карп показывает пониженную

выживаемость (за счет болезней, заморных условий и т.п.). Представляется перспективным использование гибридов для зарыбления пастбищных водоемов, а также водоемов комплексного назначения, ирригационных, очистных, сельскохозяйственных и т.д., которые в настоящее время еще слабо освоены в рыбоводном отношении.

Совместное выращивание триплоидных гибридов в поликультуре с карпом позволяет увеличить рыбопродуктивность за счет более полного использования естественной кормовой базы.

Перспективно выращивание триплоидных гибридов F₃ск вместо серебряного карася в заморных немелиорированных водоемах, в том числе в озерах.

Гибридов можно использовать для зарыбления неспускных водоемов, так как их стерильность позволит избежать бесконтрольного нереста.

Гибриды серебряного карася с карпом представляют хорошую альтернативу сазану и карпу в качестве объекта пастбищной аквакультуры в водоемах Центральной и Южной части Российской Федерации, нуждающихся в реконструкции ихтиофауны и повышении рыбопродуктивности.

Обычно карп или сазан предлагаются для зарыбления, когда в водоеме имеет место недостаток численности аборигенных рыб-бентофагов или необходимо повысить рыбопродуктивность водоема за счет вселения более продуктивных видов. Однако возможности производства посадочного материала волжского сазана весьма ограничены, а зарыбление естественных открытых водоемов бассейна Волги культурным карпом нежелательно из-за возможной его гибридизации с волжским сазаном и, как следствие, засорения популяции последнего.

Использование стерильных форм карасекарпов снимает это ограничение. Карасекарпы как объекты зарыбления естественных водоемов даже более предпочтительны, чем сазан или карп, поскольку они обладают лучшей активностью питания и поисковой способностью, более высокой жизнеспособностью (за счет устойчивости к заболеваниям и дефициту кислорода,

зимостойкости). По устойчивости к дефициту кислорода карасекарпы приближаются к серебряному карасю, а по скорости роста намного превосходят его.

Производство рыбопосадочного материала карасекарпов (сеголетков, годовиков, двухлетков) экономически более выгодно, чем производство рыбопосадочного материала карпа или сазана.

Таким образом, можно рекомендовать рыбопосадочный материал стерильных форм карасекарпов для реконструкции ихтиофауны водоемов пастбищной аквакультуры в качестве альтернативы культурному карпу, волжскому сазану или серебряному карасю.

Однако имеющаяся в нашем распоряжении диплоидная плодовитая форма карасекарпа открывает еще один способ реконструкции ихтиофауны, который мы назвали способом репродуктивного тупика.

Использование стерильных форм полностью исключает вероятность бесконтрольного нереста, однако требует регулярного пополнения их численности в водоеме, что увеличивает стоимость мелиоративных работ. Возможен другой вариант: зарыблять водоемы посадочным материалом (личинками, сеголетками или годовиками) плодовитой диплоидной формы карасекарпа. После достижения половой зрелости самки карасекарпа будут участвовать в нересте с самцами серебряного карася и/или сазана (карпа). Высокая плодовитость диплоидных самок обеспечит достаточно высокую численность потомства. Следует отметить, что в водоемах юга России в настоящее время отмечается экспансия двуполой формы серебряного карася, излишняя численность которого часто нежелательна.

Как показали наши опыты, диплоидные самки карасекарпа сохраняют способность к естественному нересту и при наличии в пруду самцов карпа и серебряного карася нерестятся с обоими видами.

В результате в водоеме при регулярном нересте диплоидных самок карасекарпа будут воспроизводиться его стерильные триплоидные формы, обладающие высокой жизнеспособностью и адаптированные к условиям данного

водоема. Однако продолжительность самостоятельного воспроизводства гибридов будет ограничена только одной генерацией плодовитой формы. Без своевременного ее пополнения популяция карасекарпов в водоеме через несколько лет будет исчерпана. Очевидно, что такая ситуация дает возможность регулировать численность карасекарпов в водоеме за счет манипулирования количеством посадочного материала диплоидной плодовитой формы.

ГЛАВА 6 РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ СЕРЕБРЯНЫМ КАРАСЕМ И КАРПОМ

Половая зрелость у самок диплоидных гибридов наступает в четырехгодовалом возрасте. Воспроизводство диплоидных гибридов осуществляется с помощью метода индуцированного гиногенеза. Для этого нередуцированные гибридные яйцеклетки осеменяют генетически инактивированной с помощью УФ-облучения спермой карпа. Первое гиногенетическое поколение карасекарпов, содержащихся во ВНИИПРХ, было получено в конце семидесятых годов прошлого века [Черфас и др., 1989]. При воспроизводстве гибридов в каждом поколении проводили массовый (а в некоторых случаях индивидуальный) отбор по комплексу репродуктивных показателей.

В задачу диссертационной работы входило изучение репродуктивных свойств у диплоидных самок карасекарпа шестого и седьмого поколения гиногенеза G_6 и G_7 . Изучение репродуктивной способности самок необходимо для проведения отбора по показателям плодовитости при гиногенетическом воспроизводстве, а также в связи с породоиспытанием для подготовки заявки на получение патента на новое селекционное достижение — породы карасекарпа.

6.1 РЕЗУЛЬТАТЫ

Плодовитость диплоидных гиногенетических самок карасекарпа G_6 и G_7 изучали на протяжении нескольких нерестовых сезонов (Таблица 6.1, Рисунок 6.1). У обоих поколений гибридов наблюдались достаточно стабильные показатели плодовитости. Количество самок, отдавших икру, составило более 75%, а в ряде случаев доходило до 100%.

Таблица 6.1 – Репродуктивные показатели диплоидных гиногенетических гибридов между серебряным карасем и карпом шестого и седьмого поколений (G₆ и G₇) в различном возрасте

Поколение	Исследовано рыб, шт.	Возраст, лет	Средняя масса, кг	Отдали икру		Масса икры, г.			Относит. масса икры, г/кг	Кол-во икринок в 1 г, шт.
				шт.	%	Средн.	min	max		
G ₆	29	4	1,132	29	100	106,1 ± 5,59	43	197	93,73 ± 4,95	561*
G ₆	83	5	1,236	83	100	93,38 ± 4,74	10,5	209,9	75,52 ± 3,84	595 ± 19,29
G ₆	38	6	1,350	38	100	145,09 ± 5,53	33	220,3	107,93 ± 3,89	540*
G ₆	52	7	1,624	43	83	193,11 ± 3,82	110,8	238,2	118,91 ± 2,35	618*
G ₆	25	8	1,704	20	80	196,7 ± 12,94	49	282,2	115,45 ± 7,42	466*
G ₇	50	6	1,204	47	94	186 ± 4,88	82,5	236,8	154,96 ± 4,05	565 ± 9,57
G ₇	30	7	1,280	30	100	138,1 ± 8,96	63,4	234	107,89 ± 7,01	498*
G ₇	8	8	1,833	6	75	230 ± 15,56	188	274	125,48 ± 8,49	502*

* данные объединенной выборки

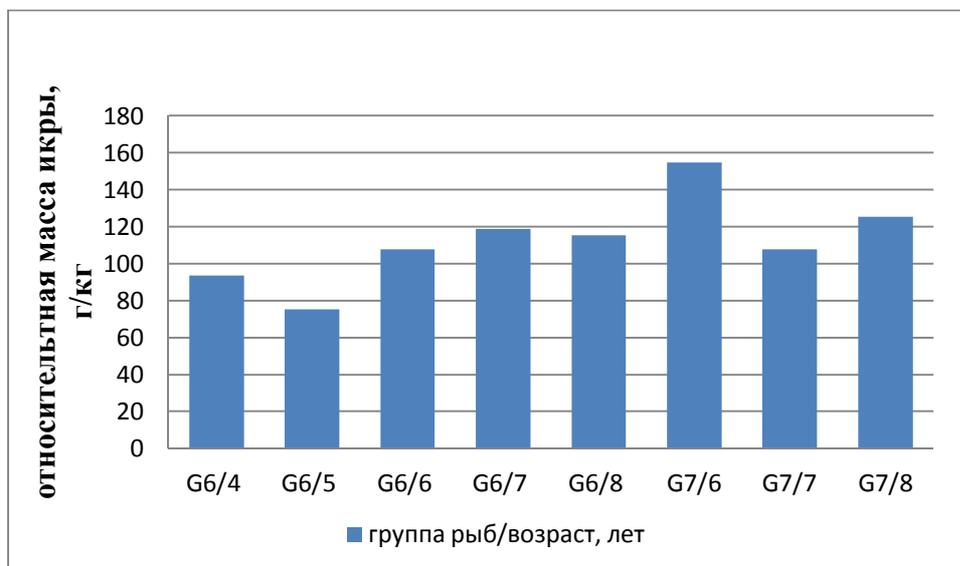


Рисунок 6.1 – Относительная масса икры (г/кг) диплоидных гиногенетических гибридов различных возрастов

Показатели оплодотворения и выхода нормальных личинок представлены в Таблице 6.2. Из таблицы видно, что процент оплодотворения гиногенетических потомств несколько уступает возвратным потомствам, а выход личинок в обоих потомствах одинаков.

Изменчивость диплоидных самок карасекарпа шестого и седьмого поколений гиногенеза по показателям плодовитости и качества икры оказалась довольно низкой (Таблица 6.1 и Таблица 6.2).

Таблица 6.2 – Проценты оплодотворения и выживаемость эмбрионов при получении гиногенетического и возвратного потомств от разных диплоидных самок карасекарпа самок шестого поколения гиногенеза

Номер самки	Оплодотворение, %		Выход личинок, %	
	G ₇	F _{вк}	G ₇	F _{вк}
57	70,1	85,6	87,3	87,0
42	92,6	87,3	81,9	84,5
54	69,9	81,2	74,7	80,2
17	76,7	87,5	85,2	87,4
39	84,8	93,7	91,4	92,3
52	68,3	85,5	89,2	80,3
19	77,7	75,5	87,0	89,5
37	79,4	87,1	94,0	96,5
50	72,9	86,6	90,5	87,1
53	68,1	88,8	85,8	80,5
Среднее	76,1	85,9	86,7	86,5
min	68,1	81,2	74,7	80,2
max	92,6	93,7	94,0	96,5
Дисперсия	57,1	20,6	26,7	26,2
Ошибка средней	2,4	1,4	1,6	1,6
Коэфф. вариации	9,9	5,3	6,0	5,9

6.2 ОБСУЖДЕНИЕ

В Таблице 6.3 приведены показатели репродуктивной способности диплоидных самок карасекарпа шестого поколения гиногенеза (наши данные) в сравнении с показателями самок более ранних поколений селекции [Рекубретский и др., 2012а]. Отбор на протяжении шести поколений привел к значительному улучшению таких показателей, как количество фертильных рыб и относительная масса икры. Если в F₁ фертильными были лишь единичные рыбы, то в G₃ и последующих поколениях практически все самки после гипофизарной инъекции

отдают икру. Количество продуцируемой самками икры возросло более чем в два раза, у самок G₃–G₇ величина относительной массы икры достигла значений, близких к таковым у карпа (130–170 г/кг) [Боброва, Гарин, 1989].

Яйцеклетки у карасекарпов примерно в полтора раза крупнее, чем у карпа: если в одном грамме икры карпа содержится 800–900 яиц, то в 1 г гибридной икры их насчитывается не более 700 шт. В ряду поколений существенно возросла также выживаемость гиногенетических и возвратных эмбрионов.

Следует отметить, что незначительное снижение относительной массы икры у гибридов G₇ семи и восьмилетнего возраста связано с неудовлетворительными условиями содержания и кормления, а также с недоиспользованием самок гибридов шестилетнего возраста во время нерестовой кампании. У этих самок резорбция икры происходит не полностью, что приводит к образованию тромбов и негативно сказывалось на показателях плодовитости.

Таблица 6.3 Репродуктивные показатели диплоидных самок карасекарпов разных поколений

Поколение	Кол-во рыб с аномалиями гонад, %	Кол-во самок, отдавших икру, %	Относит. масса икры, г/кг	Число яиц в 1 г икры	Оплодотворение, %		Выход нормальных личинок, %	
					G	Fbk	G	Fbk
F ₁	88,2	3,0	35,7	708	50,9	43,6	29,2	22,1
G ₁	12,6	85,1	54,9	599	75,3	82,8	45,9	48,0
G ₂	3,3	96,5	64,9	642	65,6	73,0	59,1	44,3
G ₃	3,7	99,0	77,2	696	77,1	85,0	61,1	62,3
G ₅	0,0	96,2	79,7	700	75,8	84,0	79,4	80,3
G ₆	0,0	100,0	72,5	552	76,0	85,9	86,7	86,5

Таким образом, селекция самок диплоидных гибридов на улучшение репродуктивной способности оказалась очень успешной. Уже в третьем гиногенетическом поколении доля плодовитых рыб приблизилась к 100%. В этом же поколении, очевидно, достигла максимума и рабочая плодовитость гибридных

самок. В следующих гиногенетических поколениях, G_5 и G_6 , наблюдали дальнейшее улучшение такого важного показателя как выживаемость эмбрионов, что связано с постепенным уменьшением доли нежизнеспособных анеуплоидных гамет. По-видимому, у многих самок G_6 их количество уже минимально, поскольку средний выход нормальных личинок у них приблизился к 87%. Быстрая и эффективная селекция гибридных самок по признакам плодовитости, вероятно, связана с клональным характером наследования в индивидуальных гиногенетических потомствах. Фактически мы имели дело с отбором наиболее плодовитых клонов. Стадо самок седьмого гиногенетического поколения вероятно представлено очень небольшим числом клонов. В пользу этого предположения говорят также данные морфологического анализа, который показал высокую степень внутригрупповой однородности у возвратных гибридов [Рекубратский и др., 2012а].

ГЛАВА 7 РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТРИПЛОИДНЫХ ВОЗВРАТНЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ СЕРЕБРЯНЫМ КАРАСЕМ И КАРПОМ

Все виды семейств лососевых, осетровых и чукучановых, а также многие виды карповых, вьюновых и сельдевых рыб имеют тетраплоидное происхождение [Васильев, 1985; Васильев, Васильева, 2010]; тетраплоидные виды известны также среди рептилий и амфибий [Боркин, Литвинчук, 2013]. Таким образом, возникновение тетраплоидных видов является достаточно распространенным явлением в эволюции низших позвоночных.

Согласно наиболее убедительной в настоящее время гипотезе сетчатого видообразования (или, иначе, концепции последовательной гибридизации), тетраплоидные бисексуальные виды возникли в результате гибридизации диплоидных бисексуальных видов с триплоидными однополыми формами. Последние в свою очередь являются двойными или тройными гибридами. Полиплоидия является следствием нередукции хромосом в гаметах, продуцируемых гибридными диплоидными и триплоидными формами [Астауров, 1969; Боркин, Даревский 1980; Васильев, 1985].

Один из ключевых моментов полиплоидной эволюции при описании ее гипотезой сетчатого видообразования, связан с вопросом о плодовитости триплоидных гибридов. Понятно, что плодовитость должна быть достаточно частым, а не исключительным явлением, иначе становление тетраплоидных видов путем последовательной гибридизации в большинстве случаев было бы маловероятным.

Как известно, большинство вновь возникающих триплоидов у растений и животных полностью стерильны; это относится и к рыбам [см. обзоры: Benfey, 1999; Gomelsky, 2011]. С другой стороны, в диплоидно-полиплоидных однополых комплексах рыб в норме плодовитые триплоидные формы являются постоянными и главными членами [Васильев, Васильева, 2010]. Однако по сравнению с количеством тетраплоидных видов число таких комплексов невелико. Поэтому их

существование лишь доказывает, что плодовитость у триплоидов возможна, но не снимает полностью ограничения, связанного с частотой случаев фертильности у вновь возникающих триплоидов и перспективой их дальнейшей полиплоидной эволюции.

К настоящему времени известно несколько искусственно полученных гибридов, у которых самки продуцируют диплоидные яйцеклетки, а в возвратных скрещиваниях возникают триплоиды. Жизнеспособное потомство от триплоидных самок удалось получить только в 5 случаях из 14 (Таблица 1.2). В большинстве случаев триплоидные самки были или сами стерильны, или нежизнеспособным оказывалось их потомство.

Таким образом, новые данные о плодовитости либо стерильности триплоидных гибридов могли бы внести большую ясность относительно того, насколько универсальна гипотеза о сетчатом видообразовании при возникновении тетраплоидных таксонов.

Исследование триплоидных возвратных гибридов серебряного карася и карпа (F_{3bc} , получены от скрещивания гибридных самок с самцами серебряного карася, и F_{bc} — от скрещивания гибридных самок с самцами карпа) показало [Черфас и др., 1989], что они в подавляющем большинстве стерильны, и лишь единичные самки F_{3bc} способны продуцировать небольшое количество икры, часть которой также содержит триплоидный набор хромосом (большая часть икры была анеуплоидной).

Гиногенетическое воспроизводство диплоидных гибридных самок на протяжении шести поколений привело к значительному улучшению их плодовитости, что было описано в Главе 6 настоящей работы.

Уменьшение в ряду гиногенетических поколений доли анеуплоидных гамет наряду с увеличением абсолютной плодовитости указывает на отбор самок с наилучшей способностью к массовой и полной эндоредупликации хромосом в гибридных ооцитах. Мы предположили, что высокая склонность самок шестого гиногенетического поколения к эндоредупликации может положительно сказаться и на репродуктивной способности полученных от них триплоидных гибридов.

В настоящей главе приводятся результаты изучения репродуктивных свойств триплоидных гибридов F₆ск и F₆к, полученных при возвратном скрещивании самок G₆ с самцами серебряного карася и карпа. При изучении большого числа таких же гибридов, но полученных от самок F₁ и G₁, среди гибридов F₆к не было найдено ни одной плодовитой особи. А среди гибридов F₆ск — единичные частично-плодовитые самки [Черфас, 1980; Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994].

7.1 РЕЗУЛЬТАТЫ

Репродуктивные особенности возвратных гибридов на серебряного карася (F₆ск) и их гиногенетических потомков (G₁F₆ск)

Репродуктивные показатели триплоидных возвратных гибридов на серебряного карася F₆ск и гиногенетического потомства G₁F₆ск, полученного от триплоидных самок, представлены в Таблице 7.1, из которой видно, что плодовитость триплоидных возвратных гибридов на карася крайне незначительна, однако повышается в первом поколении гиногенеза G₁F₆ск.

Результаты инкубации гиногенетического и возвратного потомств, полученных от самок триплоидных возвратных гибридов на серебряного карася представлены в Таблице 7.2.

Таблица 7.1 – Репродуктивные показатели триплоидных возвратных гибридов на серебряного карася (F₃ск и G₁F₃ск)

Группа рыб	Исследо- вано самок, шт.	Возраст, лет	Средний вес, кг	Отдали икру		Масса икры, г.			относительная масса икры, г/кг	Кол-во икринок в 1 г, шт.
				шт.	%	Средн.	min	max		
F ₃ ск	27	5	0,875	24	88,89	15,14 ± 4,33	3,4	90,7	17,30 ± 4,95	
F ₃ ск	30	6	1,164	17	56,67	12,1 ± 3,64	2,6	60	10,41 ± 3,13	626
F ₃ ск	26	7	1,340	24	92,31	34,05 ± 6,05	3,4	95,5	25,41 ± 4,51	646
G ₁ F ₃ ск	25	5	1,079	21	84,00	50,61 ± 9,16	5	160,3	46,91 ± 8,49	609 ± 28,46
G ₁ F ₃ ск	15	8	1,452	5	33,33	130,08 ± 20,17	84	180	90,08 ± 13,89	567 ± 20,84

Таблица 7.2 – Результаты инкубации потомств, полученных от возвратных гибридов на серебряного карася (F_{бск}) и гиногенетических возвратных гибридов G₁F_{бск}

Самки/ возраст	Потомст- во	№ повторнос- ти	Всего икры, г	Оплодотво- рение, %	Выход личинок, %
G ₁ F _{бск} / 5 лет	G ₂ F _{бск}	1	300	84	49,5
		2	300	88	
G ₁ F _{бск} / 5 лет	G ₁ F _{бск} x карп	1	350	69	16,7
		2	350	64	
		3	300	56	
G ₁ F _{бск} / 8 лет	G ₂ F _{бск}	1	286	35	8,8
		2	280	38	8,4

Репродуктивные особенности триплоидных возвратных гибридов на карпа (F_{бк})

Вскрытие триплоидных гибридов F_{бк} в трехгодовалом возрасте и определение половой принадлежности показало, что самки заметно опережали самцов по массе тела (Таблица 7.3). Гонады самцов были развиты довольно хорошо, соответствуя по внешнему виду семенникам карпа в начале третьей стадии зрелости.

Половые железы самок были развиты чрезвычайно слабо, одна из гонад часто отсутствовала или имела место асимметрия в их развитии. Однако у половины самок в толще гонады, среди жировой и соединительной ткани были разбросаны единичные ооциты прото- и трофоплазматического роста. Последнее обстоятельство заставило нас продолжить выращивание гибридов.

Таблица 7.3 – Результаты исследования гонад у триплоидных карасекарпов F_{3k} в трехлетнем возрасте

Кол-во, шт.	пол	Масса рыбы, г	Масса гонад, г	Коэффициент зрелости, %
12	♂♂	1007,7 ± 37,1	48,45 ± 4,9	4,9 ± 0,5
13	♀♀	1168,9 ± 24,4	6,7 ± 2,1	0,56 ± 0,2

Первая попытка получить половые продукты у триплоидов F_{3k} была предпринята у рыб пятигодовалого возраста в 2011 г. Весной у самцов был хорошо заметен брачный наряд, однако ни от одного из 20 самцов не удалось получить текучую сперму.

Перед получением икры всех самок предварительно просмотрели и назначили гипофизарную инъекцию только тем, от которых можно было ожидать получения хотя бы небольшого количества икры. Таких самок оказалось около половины. Из 23 самок, получивших гипофизарную инъекцию, 12 отдали небольшое количество икры (Таблица 7.4). С икрой самки отдавали большое количество тягучей полостной жидкости. Икра была очень разнородной по размеру, количество икринок в одном грамме примерно в два раза превышало этот показатель у карпа.

Всю полученную икру соединили вместе и осеменили спермой карпа. Процент оплодотворения был невысоким (12%, Таблица 7.5), однако часть эмбрионов была способна развиваться до вылупления. Все предличинки оказались уродливыми и погибли вскоре после освобождения от оболочек.

В два следующих нерестовых сезона (2012 и 2013 годов) количество икры, полученной от триплоидных гибридных самок, существенно не изменилось, однако их потомство оказалось жизнеспособным (Таблица 7.5).

В 2012 г. от шестигодовалых самок F_{3k} получили два потомства: гиногенетическое, осеменив яйцеклетки генетически инактивированной спермой карпа, и возвратное, от скрещивания самок F_{3k} с самцами карпа. Выживаемость эмбрионов и личинок в обоих потомствах оказалась относительно невысокой, но, тем не менее, были выращены сеголетки, что является исчерпывающим

доказательством жизнеспособности потомства триплоидных гибридных самок карасекарпа F_{bc}. В настоящее время продолжается выращивание гиногенетического потомства G₁(F_{bc}). После достижения рыбами половой зрелости мы предполагаем также изучить их репродуктивную способность.

В 2013 г. от самок F_{bc} получили только возвратное потомство при скрещивании с самцами карпа. Выживаемость эмбрионов по сравнению с опытом предыдущего года увеличилась в два раза. К сожалению, по техническим причинам выращивание сеголетков организовать не удалось. В 2014 г. получено потомство и выращены сеголетки из возвратного потомства от скрещивания самок F_{bc} с самцами карпа (Таблица 7.5).

Рыб из гиногенетического и возвратного потомства генераций 2012 и 2014 годов подвергли кариологическому анализу (Таблица 7.6; Рисунок 7.1). Среди рыб, полученных в 2012 г. в возвратном скрещивании триплоидных самок F_{bc} с самцами карпа, одна особь оказалась тетраплоидом (198 хромосом), две — анеуплоидами (162 и 165 хромосом) и две — триплоидами (143 и 151 хромосома). У рыб из гиногенетического потомства число хромосом было близким к триплоидному (141–149). Среди рыб генерации 2014 г. найдены две особи с тетраплоидным числом хромосом.

Таблица 7.4 – Репродуктивные показатели триплоидных самок гибридов серебряного карася с карпом (F_{3k})

Исследовано самок, шт.	Возраст, лет	Средний вес, кг	Отдали икру		Масса икры, г			Отн. масса икры, г/кг	Кол-во икринок в 1 г, шт.
			шт.	%	Средн.	min	max		
23	5	1,82	12	52,2	29,9±5,4	1,8	61,2	16,4±2,9	448*
15	6	2,33	5	33,3	38,1±16,0	10,6	99,6	16,3±6,8	498±19
5	7	2,90	3	60	38,3±15,0	14	66	13,5±5,1	508±6

*Определяли по смеси икры всех самок

Таблица 7.5 – Результаты инкубации и выращивания возвратного и гиногенетического потомства, полученного от триплоидных самок гибридов серебряного карася и карпа (F_{3k})

Год	Потомство	Оплодотворено		Выход нормальных личинок		Выход сеголетков	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%
2011	F ₃ (F _{3k} x к) возвратное скрещивание на карпа	19353	12,0	0	0,0	-	-
2012	F ₃ (F _{3k} x к)	9562	15,0	1500	15,7	7	0,5
	G ₁ (F _{3k}), гиногенез	11554	23,2	1000	0,9	80	8,0
2013	F ₃ (F _{3k} x к)	7906	12,5	3000	37,9	Не выращивали	
2014	F ₃ (F _{3k} x к)	3361	35,2	400	11,9	24	6,0

Таблица 7.6 – Число хромосом у рыб из гиногенетического ($G_1(F_{bk})$) и возвратного ($Fb(F_{bk} \times k)$) потомств самок триплоидных гибридов F_{bk} , полученных в 2012 и 2014 годах

Генерация и номер рыбы	Число пластинок	Число хромосом
$Fb(F_{bk} \times k)$		
№2 (2012)	5	$162 \pm 10,7$
№3 (2012)	9	$165 \pm 18,7$
№4 (2012)	10	$198 \pm 2,5$
№5 (2012)	8	$143 \pm 4,6$
№6 (2012)	1	151
№7 (2014)	10	201 ± 5
№8 (2014)	7	194 ± 4
$G_1(F_{bk})$		
№1 (2012)	5	$141 \pm 4,5$
№2 (2012)	4	$148 \pm 3,7$
№3 (2012)	4	149 ± 3

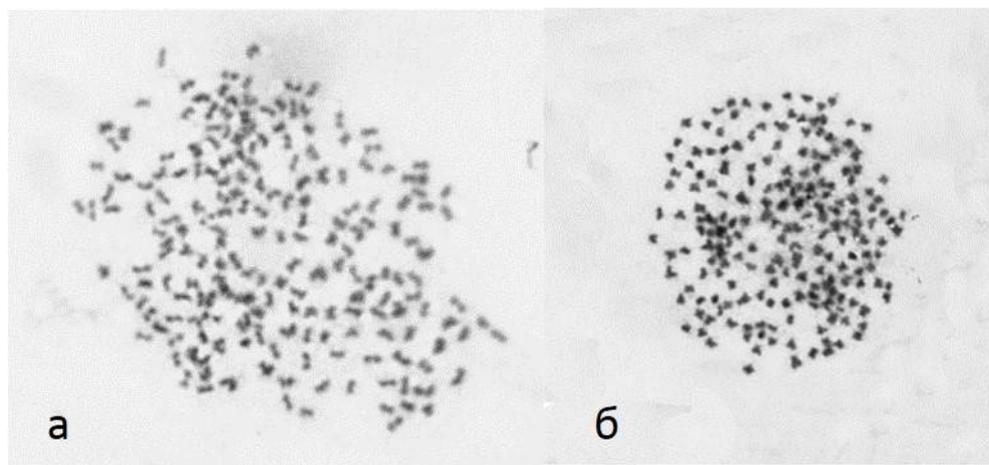


Рисунок 7.1 – Метафазные пластинки с тетраплоидным набором хромосом у рыб из возвратного потомства самок триплоидных гибридов серебряного карася и карпа F_{bk} . а — генерация 2012 г., 200 хромосом; б — генерация 2014 г. 198 хромосом.

7.2 ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение показателей плодовитости триплоидных самок гибридов F_{бск} и F_{бк}, полученных или от диплоидных гибридных самок первого поколения (F₁) или шестого поколения гиногенеза (G₆), дано в Таблице 7.7. Таблица 7.7 составлена по результатам собственных данных и предыдущих исследований [Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994; Рекубратский и др., 2012a]. Из таблицы хорошо видно, что показатели плодовитости триплоидных самок, полученных от диплоидных самок шестого поколения гиногенеза значительно улучшились.

Таблица 7.7. - Показатели плодовитости триплоидных (F_б) самок карасекарпа, полученных от диплоидных гибридных самок первого поколения (F₁) или шестого поколения гиногенеза (G₆)

Показатели плодовитости самок	Потомство самок F ₁		Потомство самок G ₆	
	♀♀F _{бск}	♀♀F _{бк}	♀♀F _{бск}	♀♀F _{бк}
Кол-во самок, отдавших икру, %	1	0	57	52
Относительная масса икры, г/кг	10	0	17	16
Выход личинок в потомстве, %	17	0	50	16

В нашей работе подтверждена частичная плодовитость триплоидных возвратных гибридов самок карасекарпа на серебряного карася F_{бск}. Количество фертильных рыб и относительная масса полученной икры триплоидных самок F_{бск} в нашем исследовании оказались выше, чем ранее [Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994].

Самки триплоидных карасекарпов F_{бк}, содержащие два генома карпа и один геном серебряного карася и полученные возвратным скрещиванием диплоидных самок шестого гиногенетического поколения G₆, оказались плодовитыми: от них было получено и выращено гиногенетическое, а в скрещивании с самцами карпа — возвратное потомство. Самки F_{бк} способны продуцировать яйцеклетки с точным триплоидным числом хромосом.

Однако доля плодовитых самок среди гибридов F₆ оказалась небольшой (около 25%), рабочая плодовитость очень низкой, а гаметы большей частью были анеуплоидными. Выживаемость потомства, полученного от самок F₆, особенно возвратного, оказалась низкой.

Плодовитость триплоидных самок карасекарпов F₆ обнаружена впервые. Ранее, при исследовании нескольких сотен аналогичных гибридов, плодовитых рыб найти не удалось, из чего был сделан вывод об их полной стерильности [Черфас, 1980; Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994].

Различие результатов, очевидно, связано с тем, что в настоящей работе триплоидное потомство получали от диплоидных гибридных самок, прошедших семь поколений воспроизводства (F₁, ..., G₆), в том числе шесть поколений гиногенеза.

Показано, что в раннем мейозе в ооцитах карасекарпов имеет место эндорепликация хромосом, которая приводит к сохранению диплоидного набора в овулировавших яйцеклетках [Емельянова, 1984]. В F₁ и G₁ отмечена большая изменчивость самок по соотношению в их икре анеуплоидных и диплоидных яйцеклеток [Емельянова, Абраменко, 1982; Черфас и др., 1989]. От поколения к поколению у самок диплоидных гибридов улучшалась репродуктивная способность, в том числе уменьшалась доля анеуплоидных гамет и увеличивалось количество полноценных диплоидных яйцеклеток [Cherfas et al., 1994; Рекубратский и др., 2012a]. Можно предположить, что в ряду поколений среди диплоидных самок происходит отбор, направленный на улучшение способности к эндорепликации, которая становится более правильной и полной во все большей доле ооцитов. Таким образом, нами в настоящей работе триплоидное потомство было получено от самок с лучшей способностью к эндорепликации, чем ранее.

Включение механизма эндорепликации в гибридных ооцитах вызывается отсутствием гомологов при попытке синапсиса. В диплоидном гибридном ооците гомологов нет вовсе, и эндорепликация включается достаточно часто. Об этом свидетельствуют известные диплоидно-триплоидные однополые комплексы у рыб [см. обзор: Васильев, 1985] и случаи нередукции гамет при искусственной

гибридизации видов, находящихся в определенной степени родства (см. литературу к Таблице 1.2).

В триплоидном дигибридном ооците ситуация для включения эндорепликации менее благоприятна. Два генома из трех у такого гибрида принадлежит одному виду, т.е. две трети хромосом имеют своих гомологов и могли бы нормально конъюгировать. В этом случае включение эндорепликации должно быть затруднено. Собственно, эта ситуация близка к той, которая имеет место при возникновении автотриплоидов, которые почти всегда полностью стерильны из-за того, что нормальному прохождению мейоза препятствует непарный геном [Benfey, 1989; Gomelsky, 2011].

Действительно, большинство триплоидных гибридов, полученных от плодовых гибридных самок, продуцирующих диплоидные яйцеклетки, оказались стерильными (см. Таблица 1.2). Следует отметить, что во всех случаях стерильности, описанных в Таблице 1.2, триплоиды были получены от гибридных самок F_1 , т.е. от таких, у которых становление механизма эндорепликации только началось. Вполне возможно, что, если бы воспроизводство этих гибридов было продолжено на протяжении нескольких поколений, их триплоидное потомство оказалось бы плодовитым.

Когда механизм эндорепликации в диплоидных гибридных ооцитах уже прошел процесс «становления» (как у наших карасекарпов G_6), эндорепликация, по-видимому, имеет больше шансов включиться и в триплоидных ооцитах, обеспечивая триплоидным самкам плодовитость. Если в эндорепликацию включился только один непарный геном (сегментная эндорепликация), яйцеклетки будут диплоидными; если эндореплицированы все хромосомы всех трех геномов — триплоидными. Вероятно, возможны и промежуточные варианты эндоредупликации, в этом случае будут образовываться анеуплоидные яйцеклетки.

Нельзя полностью исключить и другое объяснение возникновения плодовитости гибридов F_{bc} , которое, однако, кажется нам менее вероятным: достаточно длительная генетическая изоляция диплоидных гибридов, которая

имела место вследствие гиногенетического воспроизводства, могла привести к некоторой обособленности их генотипов. При возникновении триплоидов гомологичность хромосом из двух карповых геномов (существовавшего автономно в составе гибридного генотипа и привнесенного спермием при возвратном скрещивании) может уменьшиться до степени, способствующей лучшей эндорепликации.

Как видно из результатов кариологического анализа, среди сеголетков были особи трех категорий: триплоиды, анеуплоиды (гипертриплоиды) и три тетраплоида. Обнаружение рыб с точным тетраплоидным числом хромосом указывает на то, что некоторая часть яйцеклеток, продуцируемых гибридами F₁, является триплоидной.

Триплоидные особи в возвратном потомстве самок F₁ могли возникнуть двумя путями:

из диплоидных яйцеклеток при нормальном оплодотворении; или

из триплоидных яйцеклеток при спонтанной инактивации мужских хромосом (спонтанный гиногенез).

От триплоидов, полученных в возвратных скрещиваниях гибридных самок F₁ *Carassius auratus cuvieri* x *Cyprinus carpio* с самцами родительских видов, были получены яйцеклетки, содержащие или триплоидный, или гипердиплоидный (около 2,5 n) наборы хромосом [Zhang et al., 1992].

Триплоидные гибриды F₁, содержащие два генома серебряного карася и полученные от самок F₁ и G₁, как уже упоминалось, сразу оказались плодовитыми [Черфас и др., 1989]. В их потомстве от скрещивания с самцами карпа очень небольшая часть рыб оказалась тетраплоидной (200 хромосом), а большая — анеуплоидной (110 – 190 хромосом) [Cherfas et al., 1994].

Спонтанный гиногенез — явление вполне обычное для рыб; особенно легко хромосомы спермия исключаются в нередуцированных яйцеклетках [Гомельский, Рекубратский, 1990; Гомельский и др., 1988].

Таким образом, результаты настоящего исследования показывают, что ограничение, накладываемое стерильностью триплоидных гибридов на гипотезу

последовательной гибридизации (см. Введение), не является достаточно серьезным.

Во-первых, нами описан еще один случай плодовитости триплоидных гибридов. Это значит, что счет в Таблице 1.2 должен поменяться с 9/5 на 8/6 (соотношение случаев стерильности/фертильности). Во-вторых, жизнеспособные личинки были получены нами лишь со второй попытки инкубации потомства триплоидных самок F_{3k}, от повторно нерестующих рыб. В других работах такие попытки, как правило, не предпринимались.

Наконец, в-третьих, мы доказали плодовитость гибридов F_{3k} тогда, когда уже был сделан обоснованный вывод об их стерильности. Воспроизводство диплоидных гибридов на протяжении нескольких поколений привело к улучшению плодовитости не только у них, но и у триплоидов. Такая же ситуация вполне может иметь место и у других триплоидных гибридов, ныне также считающихся стерильными.

Плодовитость триплоидов первого поколения невысока, однако есть все основания полагать, что при воспроизводстве в ряду поколений она будет значительно улучшена, как это показано для диплоидных гибридов, а также для триплоидов F_{3sk}. При улучшении плодовитости триплоидов увеличивается вероятность возникновения и становления бисексуальных тетраплоидных форм. Плодовитые тетраплоидные самки и самцы уже получены от триплоидных самок F_{3sk} [Cherfas et al., 1994; Рекубратский и др., 2012b].

Триплоидные гибридные самцы F_{3k}, исследованные в настоящей работе, как и ожидалось, оказались полностью стерильными, несмотря на то, что в нерестовом сезоне у них появлялся выраженный брачный наряд. Стерильными были триплоидные гибридные самцы и во всех других работах (см. литературу к Таблице 1.2). Во всех, кроме одного случая: в одном из исследований у гибридов золотой рыбки *Carassius auratus* и карпа плодовитыми оказались не только самки, но и самцы. Гибриды F₂ продуцировали нередуцированные гаметы (яйцеклетки и спермии) и положили начало стабильно воспроизводящейся тетраплоидной бисексуальной линии [Liu et al., 2000, 2001; Sun et al., 2003; Liu, 2010].

Стерильность самцов обусловлена блокированием мейоза в сперматоцитах первого порядка [Черфас и др., 1989]. Сперматоциты, однако, накапливаются в семенниках в большом количестве, что вызывает разрастание гонад и приводит к довольно высоким значениям коэффициента зрелости (см. Таблица 7.3).

Из данных представленных в Таблице 7.3 ясно видно, что в трехгодовалом возрасте самки существенно превосходили самцов по весу тела. Это связано с большими энергетическими тратами самцов на гамето- и гонадогенез (ср. коэффициенты зрелости самок и самцов в Таблица 7.3). Следовательно, в аквакультуре выгоднее использовать одноположенское потомство карасекарпов, чем двуполое. Методы регуляции пола у карповых рыб хорошо известны [Gomelsky, 2011).

Частичная плодовитость триплоидных карасекарпов не должна служить серьезной причиной, препятствующей использованию их в качестве объектов пастбищной аквакультуры, в том числе для зарыбления естественных водоемов. И в настоящей работе, и ранее [Гомельский и др., 1988] показано, что тетраплоидные карасекарпы по сравнению с триплоидными и диплоидными обладают весьма низкой выживаемостью и медленным ростом. По-видимому, это связано с тем, что серебряный карась и карп уже являются тетраплоидными по происхождению видами [Васильев, 1985]. Таким образом, плоидность тетраплоидных карасекарпов превышает уровень, оптимальный для нормальной жизнедеятельности [Гомельский и др., 1988]. Низкая жизнеспособность была обнаружена и у тетраплоидов радужной форели [Chourrout et al., 1986], также тетраплоидного по происхождению вида [Васильев, 1985]. Даже если триплоидные карасекарпы, будучи выпущены в естественный водоем, смогут нереститься с самцами родительских видов, их тетраплоидное потомство будет иметь слишком мало шансов на выживание в конкурентных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование биологических и рыбохозяйственных свойств диплоидных и триплоидных гибридов серебряного карася и карпа.

Необходимость такого исследования определялась двумя причинами:

1. Диплоидные и триплоидные карасекарпы, сочетающие в себе ценные свойства родительских видов: быстрый рост карпа и устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды серебряного карася — являются перспективным объектом пресноводной прудовой, пастбищной и рекреационной аквакультуры. Интерес к карасекарпам со стороны рыбоводов и фермеров в последние годы постоянно растет. Многолетняя эффективная селекция диплоидных гибридных самок на повышение плодовитости позволяет рассматривать карасекарпов в качестве новой породы, готовой к прохождению процедуры апробации.
2. Карасекарпы, диплоидные и триплоидные самки которых продуцируют нередуцированные гаметы, рассматриваются в качестве модели полиплоидной эволюции низших позвоночных, результатом которой является возникновение тетраплоидных бисексуальных видов. Возникновению таких видов путем последовательной гибридизации препятствуют определенные ограничения, связанные в частности с фертильностью диплоидных и триплоидных гибридов. Результаты, полученные при изучении карасекарпов, подтверждает гипотезу происхождения тетраплоидных видов.

Работа выполнялась на протяжении десяти лет, с 2006 по 2016 год в лаборатории генетики и селекции рыб ВНИИ пресноводного рыбного хозяйства (ВНИИПРХ). Исходным материалом служили самки карасекарпа шестого поколения гиногенеза. В ходе работы от этих самок были получены последовательно седьмое и восьмое поколения гиногенеза, а также возвратные

гибриды на карпа и серебряного карася. От достигших половой зрелости триплоидных гибридов были получены гиногенетическое и возвратное потомства.

Материалы, полученные при подготовке диссертационной работы, легли в основу заявки на патент на новое селекционное достижение — породу карасекарп.

В работе были получены следующие основные результаты.

Все формы гибридов, диплоидная и триплоидные (G, F_{бск}, F_{бк}), по сравнению с карпом более устойчивы к дефициту кислорода. Среди разных форм гибридов устойчивость к дефициту кислорода тем выше, чем больше доля наследственности серебряного карася, при этом гибриды F_{бск}, как и карась, способны к анаэробному дыханию.

Повышенная устойчивость карасекарпов к дефициту кислорода является ценным рыбохозяйственным свойством, благодаря которому гибридов можно успешно выращивать в водоемах, где имеют место летние или зимние заморы.

По своим рыбоводно-биологическим свойствам все формы гибридов серебряного карася с карпом имеют значительные отличия от карпа, причем эти отличия часто оказываются в пользу карасекарпов с точки зрения их рыбохозяйственной ценности.

Яйцеклетки у карасекарпов примерно в полтора раза крупнее, чем у карпа (следствие их диплоидности); соответственно, и личинки гибридов также крупнее личинок карпа. Активность питания личинок гибридов существенно выше, чем у личинок карпа. Эти особенности личинок обуславливают стартовые преимущества карасекарпов перед карпом уже в начальный период выращивания.

Еще одним преимуществом гибридов является их более высокая поисковая способность при питании естественной пищей, в том числе ночью. Индексы пищевого сходства между карпом и разными формами гибридов показывают, что пищевая конкуренция между ними достаточно невелика (не превышает 50%). Спектр питания карасекарпов более разнообразен, чем у карпа, при этом карп потребляет больше комбикорма. Различия в характере питания карасекарпов и

карпа позволяет получать дополнительную продукцию при выращивании в поликультуре.

Как диплоидные гиногенетические, так и триплоидные гибриды F_{бск} и F_{бк} значительно превосходят карпа по выживаемости на первом и втором годах жизни. Особенно ярко это проявляется в неблагоприятных для карпа условиях выращивания.

По скорости роста на первом году жизни гибриды не уступают карпу, а в некоторых случаях и опережают его. На втором году жизни карп в благоприятных условиях выращивания заметно опережает гибридов по скорости роста, однако при ухудшении условий выращивания отставание гибридов по скорости роста компенсируется за счет лучшей выживаемости и позволяет получать высокие показатели рыбопродуктивности. Важно отметить также хороший темп роста гибридов F_{бск}, которые значительно превосходят по этому признаку серебряного карася.

Наиболее сложный период жизни — зимовка сеголетков — также более благоприятно протекает у карасекарпов, что связано с их высокой жизнестойкостью, в том числе устойчивостью к дефициту кислорода, унаследованной от серебряного карася.

В целом можно отметить, что у разных форм гибридов скорость роста тем выше, чем больше доля наследственности карпа, а жизнестойкость (выживаемость летом и зимой, устойчивость к дефициту кислорода) выше у гибридов с большей долей наследственности серебряного карася. Однако эта закономерность может нарушаться, как, например, это было в одном из опытов по выращиванию сеголетков в необычно жаркое лето, когда наиболее устойчивые к заморным условиям выращивания гибриды F_{бск} обогнали карпа и других гибридов не только по выживаемости, но и по скорости роста.

Селекция самок диплоидных гибридов на улучшение репродуктивной способности оказалась очень успешной. Если в первом поколении (F₁) количество фертильных рыб было очень небольшим, то уже в третьем гиногенетическом поколении доля плодовитых рыб приблизилась к 100%. В этом же поколении,

очевидно, достигла максимума и рабочая плодовитость гибридных самок. В следующих гиногенетических поколениях, G_5 – G_7 , наблюдалось дальнейшее улучшение такого важного показателя как выживаемость эмбрионов, что связано с постепенным уменьшением доли нежизнеспособных анеуплоидных гамет. По-видимому, у многих самок G_6 их количество уже минимально, поскольку средний выход нормальных личинок у них приблизился к 87%.

Быстрая и эффективная селекция гибридных самок по признакам плодовитости, вероятно, связана с клональным характером наследования в индивидуальных гиногенетических потомствах. Фактически мы имели дело с отбором наиболее плодовитых клонов.

Полученные результаты дают возможность определить основные направления рыбохозяйственного использования карасекарпов.

Триплоидные гибриды могут быть с успехом использованы в качестве объектов выращивания в тех случаях, когда карп показывает пониженную выживаемость (за счет болезней, заморных условий и т. п.). Представляется перспективным использование гибридов для зарыбления водоемов пастбищной аквакультуры, а также водоемов комплексного назначения, ирригационных, очистных, сельскохозяйственных и т.д., которые в настоящее время слабо освоены в рыбоводном отношении.

Совместное выращивание триплоидных гибридов в поликультуре с карпом позволяет увеличить рыбопродуктивность за счет более полного использования естественной кормовой базы.

Перспективно выращивание триплоидных гибридов F_{3sk} вместо серебряного карася в заморных немелиорированных водоемах, в том числе в озерах.

Гибридов можно использовать для зарыбления неспускных водоемов, так как их стерильность позволит избежать бесконтрольного нереста.

Гибриды серебряного карася с карпом представляют хорошую альтернативу сазану и карпу в качестве объекта зарыбления естественных водоемов

Центральной и Южной части Российской Федерации, нуждающихся в реконструкции ихтиофауны и повышении рыбопродуктивности.

Карасекарпы как объекты зарыбления естественных водоемов даже более предпочтительны, чем сазан или карп, поскольку они обладают лучшей активностью питания и поисковой способностью, более высокой жизнеспособностью. Производство рыбопосадочного материала карасекарпов (сеголетков, годовиков, двухлетков) экономически более выгодно, чем производство рыбопосадочного материала карпа или сазана.

Таким образом, можно рекомендовать рыбопосадочный материал стерильных форм карасекарпов для реконструкции ихтиофауны естественных водоемов в качестве альтернативы культурному карпу, волжскому сазану или серебряному карасю.

Однако имеющаяся в нашем распоряжении диплоидная плодовитая форма карасекарпа открывает еще один способ реконструкции ихтиофауны, который мы назвали способом репродуктивного тупика.

Использование стерильных форм полностью исключает вероятность бесконтрольного нереста, однако требует регулярного пополнения их численности в водоеме, что увеличивает стоимость мелиоративных работ. Возможен другой вариант: зарыблять водоемы посадочным материалом (личинками, сеголетками или годовиками) плодовитой диплоидной формы карасекарпа. После достижения половой зрелости самки карасекарпа будут участвовать в нересте с самцами серебряного карася и/или сазана (карпа). Высокая плодовитость диплоидных самок обеспечит достаточно высокую численность потомства.

В результате в водоеме при регулярном нересте диплоидных самок карасекарпа будут воспроизводиться его стерильные триплоидные формы, обладающие высокой жизнеспособностью и адаптированные к условиям данного водоема. Однако продолжительность самостоятельного воспроизводства гибридов будет ограничена только одной генерацией плодовитой формы. Без своевременного ее пополнения популяция карасекарпов в водоеме через

несколько лет будет исчерпана. Очевидно, что такая ситуация дает возможность регулировать численность карасекарповых гибридов в водоеме за счет манипулирования количеством посадочного материала диплоидной плодовой формы.

Подтверждена частичная плодовитость триплоидных возвратных самок карасекарпа на серебряного карася F_{бск}. Количество фертильных рыб и рабочая плодовитость триплоидных самок F_{бск} в нашем исследовании оказались выше, чем ранее.

Самки триплоидных карасекарпов F_{бк}, содержащие два генома карпа и один геном серебряного карася и полученные в возвратном скрещивании диплоидных самок шестого гиногенетического поколения G₆, оказались частично плодовитыми: от них было получено и выращено гиногенетическое, а в скрещивании с самцами карпа - возвратное потомство. Самки F_{бк} способны продуцировать яйцеклетки с точным триплоидным числом хромосом. В возвратном скрещивании этих самок с самцами карпа были получены тетраплоиды.

Однако доля плодовитых самок среди гибридов F_{бк} оказалась небольшой (около 25%), рабочая плодовитость очень низкой, а гаметы большей частью были анеуплоидными. Выживаемость потомства, полученного от самок F_{бк}, особенно возвратного, оказалась низкой.

Плодовитость триплоидных самок карасекарпов F_{бк} обнаружена впервые. Ранее, при исследовании нескольких сотен аналогичных гибридов, плодовитых рыб найти не удалось, из чего был сделан вывод об их полной стерильности.

Различие результатов, очевидно, связано с тем, что в настоящей работе триплоидное потомство получали от диплоидных гибридных самок, прошедших семь поколений воспроизводства (F₁, ..., G₆), в том числе шесть поколений гиногенеза.

Таким образом, результаты настоящего исследования показывают, что ограничение, накладываемое стерильностью триплоидных гибридов на гипотезу последовательной гибридизации, не является достаточно серьезным.

Частичная плодовитость триплоидных карасекарпов не должна служить серьезной причиной, препятствующей использованию их в качестве объектов пастбищной аквакультуры, в том числе для зарыбления естественных водоемов. И в настоящей работе, и ранее показано, что тетраплоидные карасекарпы по сравнению с триплоидами и диплоидами обладают весьма низкой выживаемостью и медленным ростом. По-видимому, это связано с тем, что серебряный карась и карп уже являются тетраплоидными по происхождению видами. Таким образом, плоидность тетраплоидных карасекарпов превышает уровень, оптимальный для нормальной жизнедеятельности. Даже если триплоидные карасекарпы, будучи выпущены в естественный водоем, смогут нереститься с самцами родительских видов, их тетраплоидное потомство будет иметь слишком мало шансов на выживание в конкурентных условиях.

ВЫВОДЫ

1. Все формы карасекарпов, диплоидная гиногенетическая (G) и две триплоидные, одна из которых содержит два генома серебряного карася и один геном карпа (F_{бск}), а другая — два генома карпа и один геном серебряного карася (F_{бк}), благодаря своим рыбоводно-биологическим свойствам являются ценными объектами аквакультуры, имеющими ряд преимуществ перед традиционными объектами – карпом и серебряным карасем.
2. Среди разных форм карасекарпов устойчивость к дефициту кислорода тем выше, чем больше доля наследственности серебряного карася.
3. Самки триплоидных карасекарпов F_{бк}, содержащие два генома карпа и один геном серебряного карася, полученные в возвратном скрещивании диплоидных самок шестого гиногенетического поколения G₆, оказались частично плодовитыми: от них было получено и выращено гиногенетическое, а в скрещивании с самцами карпа - возвратное потомство.
4. Уровень фертильности триплоидных карасекарпов F_{бск} и F_{бк} (количество самок, способных давать икру после гипофизарных инъекций; количество продуцируемой икры) возрастает, если триплоидное потомство получено от диплоидных гибридных самок, прошедших длительное гиногенетическое воспроизводства.
5. Триплоидные гибридные самки F_{бк} продуцируют анеуплоидные (гипотриплоидные) яйцеклетки, а также яйцеклетки с точным триплоидным числом хромосом.
6. В возвратном скрещивании триплоидных гибридных самок F_{бк} с самцами карпа могут быть получены тетраплоиды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) Алиев, Д. С. Морфология сеголетков гибридов растительноядных рыб / Д. С. Алиев // Вопросы ихтиологии. – 1967. – Т. 7. – С. 191.
- 2) Андреев, В. Л. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus (L.)* методами многомерного статистического анализа / В. Л. Андреев, С. Ю. Решетников // Вопросы ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 862-878.
- 3) Астауров, Б. Л. Диплоидный и полиплоидный термический партеногенез у двух видов шелковичного червя и их гибридов / Б. Л. Астауров // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции : сб. статей. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1960. – С. 32–42.
- 4) Астауров, Б. Л. Искусственный партеногенез и андрогенез у шелковичного червя / Б. Л. Астауров // Бюлл. ВАСХНИЛ. – 1936. – Т. 19366. – С. 47–52.
- 5) Астауров, Б. Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда / Б. Л. Астауров. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 240 с.
- 6) Астауров, Б. Л. Искусственный партеногенез, экспериментальная полиплоидия и пол у бисексуальных животных / Б. Л. Астауров // Актуальные вопросы современной генетики. – М. : Изд-во МГУ, 1966. – С. 368–391.
- 7) Астауров, Б. Л. Полиплоидия и партеногенез у тутового шелкопряда. Ч. I. Получение триплоидного искусственного партеногенеза / Б. Л. Астауров // Бюлл. МОИП, сер. биол. – 1955. – Т. 60. – № 2. – С. 37–64.
- 8) Астауров, Б. Л. Полиплоидия и партеногенез у тутового шелкопряда. Ч. II. Изменчивость и отбор при получении триплоидных клонов в связи с проблемой эволюционного возникновения нечетно-полиплоидного партеногенеза в природе / Б. Л. Астауров // Бюлл. МОИП, сер. биол. – 1956. – Т. 61. – № 2. – С. 45–67.
- 9) Астауров, Б. Л. Получение искусственного партеногенеза у триплоидных межвидовых гибридов шелковичного червя / Б. Л. Астауров, В. Н. Верейская // Докл. АН СССР. – 1960. – Т. 131. – № 6. – С. 1426–1429.
- 10) Астауров, Б. Л. Цитогенетика развития тутового шелкопряда и ее экспериментальный контроль / Б. Л. Астауров. – М. : Наука, 1968. – 102 С.

- 11) Астауров, Б. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных / Б. Л. Астауров // Генетика. – 1969. – Т. 5. – № 7. – С. 129–148.
- 12) Балашов, Д. А. Питание сеголетков гибридов серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* B.) и карпа (*Cyprinus carpio* L.) при выращивании в прудах совместно с карпом / Д. А. Балашов, Н. А. Тагирова // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры : Сборник научных трудов. – ВНИИПРХ. – 2011. – Вып. 86. – С. 75–83.
- 13) Балашов Д. А. Отношение гибридов карпа *Cyprinus carpio* и серебряного карася *Carassius auratus* к дефициту кислорода / Д. А. Балашов, А. В. Рекубратский // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51. – № 5. – С. 665-669.
- 14) Баранов, А. А. Морфологические особенности гибридов ленского осетра со стерлядью / А. А. Баранов // Вестник Астраханского ГТУ. Рыбное хозяйство. – 2000. – С. 112.
- 15) Белоусова, Н. И. Гибридизация кукурузы с трипсакум в связи с задачей экспериментального получения апомиксиса у кукурузы / Н. И. Белоусова // Апомиксис и селекция. – М. : Наука, 1970. – С. 191–196.
- 16) Бербанк, Л. Жатва жизни / Л. Бербанк, В. Холл. – М.: Сельхозгиз, 1955. – 212 с.
- 17) Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : ч. I и II / Л. С. Берг. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1948–1949.
- 18) Боброва, Ю. П. Рыбохозяйственная характеристика парского карпа при промышленном использовании / Ю. П. Боброва, А. Г. Гарин // Сб. научн. тр. ВНИИПРХ. – 1989. – Т. 58. – С. 16–22.
- 19) Борзенко, М. П. Выращивание молоди шипа и гибридов осетровых на рыбоводных заводах Куры / М. П. Борзенко // Труды Азербайджанской НИРЛ. – 1964. – Т. I. – Вып. 4.
- 20) Боркин Л. Я. Гибридизация, видообразование и систематика животных / Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Прил. № 2. – С. 83–139.
- 21) Боркин, Л. Я. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных / Л. Я. Боркин, И. С. Даревский // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41. – № 4. – С. 485–506.
- 22) Боровский, М. И. Межвидовая гибридизация кукурузы с трипсакум / М. И. Боровский, А. К. Коварский // Изв. Молдавской АН. – 1967. – № 11. – С. 25–35.

- 23) Бугаец, С. А. Продуктивные и биологические особенности нильской и красной тилапий и их реципрокных гибридов : автореф. ... дис. канд. с-х. наук : 06.02.04 / Бугаец Сергей Александрович. – М., 1999. – 24 с.
- 24) Бурцев, И. А. Биологические основы полноциклового культивирования осетровых рыб и создания новых пород методами гибридизации и селекции: автореф. ... дис. д-ра биол. наук : 03.02.06 / Бурцев Игорь Александрович. – М., 2013. – 47 с.
- 25) Бурцев, И. А. Влияние питания на гаметогенез некоторых гибридов осетровых рыб при прудовом содержании / И. А. Бурцев // Обмен веществ и биохимия рыб. – М. : Наука, 1967. – С. 241–243.
- 26) Бурцев, И. А. О воспроизводительной способности гибрида осетра со стерлядью / И. А. Бурцев // Доклады АН СССР. – 1962. – Т. 144. – № 6. – С. 1377–1379.
- 27) Бурцев, И. А. Получение потомства от межродового гибрида белуги со стерлядью / И. А. Бурцев // Генетика, селекция и гибридизация рыб. – М. : Наука, 1969. – С. 232–242.
- 28) Васильев, В. П. Возможный путь возникновения тетраплоидных форм у позвоночных / В. П. Васильев // Природа. – 1981. – № 4 (788). – С. 112–113.
- 29) Васильев, В. П. Диплоидно-триплоидный комплекс щиповок в р. *Cobitis* (Pisces: *Cobitidae*) / В. П. Васильев // ДАН СССР. – 1990. – Т. 312. – № 1. – С. 249–252.
- 30) Васильев, В. П. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб / В. П. Васильев, Е. Д. Васильева // ДАН СССР. – 1982. – Т. 226. – № 1. – С. 250–252.
- 31) Васильев, В. П. Первое свидетельство в пользу основной гипотезы сетчатого видообразования у позвоночных / В. П. Васильев, Е. Д. Васильева, А. Г. Осин // ДАН СССР. – 1983. – Т. 271. – № 4. – С. 1009–1012.
- 32) Васильев, В. П. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция у рыб / В. П. Васильев, Е. Б. Лебедева, Е. Д. Васильева // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г. В. Никольского). – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 148–177.
- 33) Васильев, В. П. Уникальный диплоидно-тетраплоидный комплекс рыб (Pisces: *Cobitidae*) / В. П. Васильев, Е. Б. Лебедева, Е. Д. Васильева, и др. // ДАН. – 2005. – Т. 404. – № 4. – С. 559–561.

- 34) Васильев, В. П. Эволюционная кариология рыб / В. П. Васильев. – М. : Наука, 1985. – 300 с.
- 35) Виноградов, В. К. Гибрид стерляди с сибирским осетром перспективный объект для товарного выращивания / В. К. Виноградов, В. В. Речинский // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 35–37.
- 36) Виноградов, В. К. Гибриды белого и пестрого толстолобиков / В. К. Виноградов, Л. В. Ерохина // Рыбоводство и рыболовство. – 1964. – № 5. – С. 11–13.
- 37) Воропаев, Н. В. Опыт гибридизации белого и пестрого толстолобиков и выращивание гибридных сеголетков 2-го поколения / Н. В. Воропаев // Прудовое рыбоводство. – 1969. – №. 2. – С. 98-102.
- 38) Воропаев, Н. В. Особенности биологии и хозяйственная ценность гибридов толстолобиков / Н. В. Воропаев // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. – 1975. – Вып. 15. – С. 19–44.
- 39) Гомельский, Б. И. О способности карасекарповых гибридов продуцировать диплоидные сперматозоиды / Б. И. Гомельский, Н. Б. Черфас, О. В. Емельянова // Докл. АН СССР. – 1985. – Т. 282. – № 5. – С. 1255–1258.
- 40) Гомельский, Б. И. Получение и некоторые биологические особенности амфидиплоидных гибридов серебряного карася с карпом / Б. И. Гомельский, О. В. Емельянова, А. В. Рекубратский // Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 301. – № 5. – С. 1210–1213.
- 41) Гомельский Б. И. О возможности спонтанного андро-и гиногенеза у рыб / Б. И. Гомельский, А. В. Рекубратский // Вопросы ихтиологии. – 1990. – Т. 30 – № 4. – С. 698–700.
- 42) Грант, В. Эволюция организмов / В. Грант. – М. : Мир, 1980. – 480 с.
- 43) Граф де Бюффон. Всеобщая и частная естественная история / Жорж-Луи Леклерк де Бюффон [Перевод с фр. акад. С. Румовский и И. Лепёхин]. – Ч. 1. – СПб : Императорская Академия наук, 1801. – 380 с.
- 44) Гребельный, С. Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры / С. Д. Гребельный. – СПб : Зоологический институт РАН, 2008. – 287 с.
- 45) Гречковская, А. П. О плодовитости самок-гибридов первого поколения, полученных от скрещивания пестрого и белого толстолобиков / А. П. Гречковская, В. Ф.Туранов // Генетика и селекция прудовых рыб : сб. науч. тр. – ВНИИПРХ. – 1982. – Вып. 33. – С. 124–129.

- 46) Дарвин, Ч. Очерк 1844 года. Сочинения, Т. 3. / Ч. Дарвин // М.: Изд-во АН СССР, 1939. – С. 117–230.
- 47) Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь / Ч. Дарвин; [пер. с 6-го изд. – Лондон, 1872]. – СПб : Наука, 1991. – 539 с.
- 48) Даревский, И. С. Видообразование путем гибридизации у животных / И. С. Даревский // Методы исследования в экологии и этологии / Л. Ю. Зыкова; под ред. Е. Н. Панова. – Пущино: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пущино, 1986. – С. 34–75.
- 49) Даревский, И. С. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальных ящериц *Lacerta saxicola Eversmann* / И. С. Даревский // Доклады Академии Наук СССР. – 1958. – Т. 122. – С. 730–732.
- 50) Даревский, И. С. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся / И. С. Даревский // Журнал общей биологии. – 1995. – Т. 56. – № 3. – С. 310–316.
- 51) Державин, А. И. Краткие итоги работ по гибридизации пшеницы с многолетней рожью и пырееями / А. И. Державин // Труды Ставропольск. СХИ. – 1960. – № 9. – С. 47–53.
- 52) Емельянова О. В. Оогенез и репродуктивная способность у самок гибридов серебряного карася с карпом / О. В. Емельянова // Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. – Сборник научных трудов ВНИИПРХ. – 1989. – Вып. 58. – С. 82-91.
- 53) Емельянова, О. В. Размеры и плоидность икры у самок первого поколения гибридов серебряного карася с карпом / О. В. Емельянова, М. И. Абраменко // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. – 1982. – Т. 33. – С. 169–184.
- 54) Емельянова, О. В. Цитологическое исследование процессов созревания и оплодотворения у гибридов серебряного карася с карпом / О. В. Емельянова // Цитология. – 1984. – Т. 26. – С. 1427–1433.
- 55) Емельянова, О. В., Результаты цитологического анализа неоплодотворенной икры самок карасекарпов F₁, полученных от скрещивания серебряный карась х карп / О. В. Емельянова, Н. Б. Черфас // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. – 1980. – Т. 28. – С. 106–115.
- 56) Ефимов А. Б. Опытнo-производственное выращивание сеголетков гибрида осетр ленский х осетр русский / А. Б. Ефимов // Генетика, селекция и воспроизводство рыб. – СПб : 2002. – С. 108-110.

- 57) Ефимов А. Б. Рыбоводно-биологическая характеристика гибридов осетра русского и осетра ленского при бассейновом выращивании / А. Б. Ефимов // Тезисы докл. науч.-практич. конференции «Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России». – Адлер, 2001. – С. 35–36.
- 58) Железнова Н. Б. Кукурузоподобные гибриды кукурузы с трипсакум и их значение для селекции / Н. Б. Железнова, Н. И. Белоусова // Цитогенетические основы селекции растений. – Новосибирск, 1977. – С. 196–201.
- 59) Завадовский, М. М. Бесплодие самцов, плодовитость самок и материалы по генетике гибридов зебу-як / М. М. Завадовский // Труды по динамике развития. – Институт животноводства. – 1931. – Т. 6. – С. 221–240.
- 60) Завадский, К. М. Вид и видообразование / К. М. Завадский. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.
- 61) Иванов, И. И. К вопросу о плодовитости гибридов домашней лошади, зеброидов и гибридов лошади и *Equus Przewalskii* / И. И. Иванов // Изд-во Императорской Академии наук, 1910. – Серия VI. – № 10. – С. 771–774.
- 62) Иванова, О. В. Гибридизация / О. В. Иванова, Ф. Г. Мартышев // БСЭ. – 3-е изд. – М., 1971. – Т. 6. – С. 1347–1353.
- 63) Ивойлов, А. А. Гибридная тилляпия — новый объект рыбоводства в тепловодных системах с замкнутым циклом водоснабжения / А. А. Ивойлов, Е. Н. Мухаметшина, И. В. Пальвелев и др. // Вестник Ленинградского университета биологии. – 1988. – Вып. 1. – № 3. – С. 10–16.
- 64) Карпеченко, Г. Д. Избранные труды / Г. Д. Карпеченко. – М. : Наука, 1971. – 304 с.
- 65) Карпеченко, Г. Д. Теория отдаленной гибридизации / Г. Д. Карпеченко // Теоретические основы селекции растений. – М.–Л., 1935. – Т. 1. – С. 293–354.
- 66) Катасонов, В. Я. Методические подходы к сравнительному испытанию продуктивности племенных рыб / В. Я. Катасонов, В. Н. Дементьев, В. М. Симонов и др. // Мат. докл. «Проблемы и перспективы развития аквакультуры в России». – Краснодар, 2001. – С. 51–52.
- 67) Кельрейтер, И. Г. Учение о поле и гибридизации растений / И. Г. Кельрейтер. – М.–Л. : ОГИЗ–Сельхозгиз, 1940. – 245 с.

- 68) Кирпичников, В. С. Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. – Л : Наука, 1987. – 519 с.
- 69) Кляшторин, Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб / Л. Б. Кляшторин. – М. : Легкая и пищевая промышленность, 1982. – 167 с.
- 70) Козлов, В. И. Естественный гибрид шипа *Acipenser nudiiventris Derjavini Borzenko* с куриной севрюгой *A. stellatus Pallas* / В. И. Козлов // Вопросы ихтиологии. – 1970. – Т.10. – Вып.4 (63). – С. 631–636.
- 71) Козлов, В. И. О гетерозисе у гибрида шипа с севрюгой / В. И. Козлов // Генетика, селекция и гибридизация рыб : Сборник. – М. : Наука, 1969. – С. 227–231.
- 72) Козлов В.И. Абрамович Л.С. Справочник рыбовода / В. И. Козлов, Л. С. Абрамович. – М.: Россельхозиздат, 1980. – 220 с.
- 73) Комаров, В. Л. Учение о виде у растений. Страница из истории биологии / В. Л. Комаров. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 212 с.
- 74) Любимова, В. Ф. Итоги и перспективы отдаленной гибридизации растений / В. Ф. Любимова // V съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. – 1987. – С. 114.
- 75) Любимова, В. Ф. Трехродовые пшенично-пырейно-ржаные гибриды и их потомство / В. Ф. Любимова // Селекция отдаленных гибридов и полиплоидов. – М. – 1974. – С. 40–53.
- 76) Любимова, В. Ф. Цитогенетические механизмы развития формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов в зависимости от геномной структуры пырея, участвовавшего в скрещивании / В. Ф. Любимова // Проблемы отдаленной гибридизации. – М. : Наука, 1979. – С. 34–65.
- 77) Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1968. – 597 с.
- 78) Майр, Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога / Э. Майр. – М. : Гос. изд-во иностранной литературы, 1947. – 504 с.
- 79) Майр. Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1974. – 460 с.
- 80) Макеева, А. П. Особенности эмбрионально-личиночного развития гибридов некоторых прудовых карповых рыб / А. П. Макеева // Генетика, селекция и гибридизация рыб. – М. : Наука, 1969. – С. 160–191.

- 81) Макеева, А. П. Гибридизация пестрого толстолобика — *Aristichthys nobilis* (Rich.) с карпом — *Cyprinus carpio* L. / А. П. Макеева. – Вопросы ихтиологии, 1972. – Т. 12. – вып. 2. – С. 73.
- 82) Макеева, А. П. О явлении гибридного гиногенеза у рыб / А. П. Макеева // Вопросы ихтиологии. – 1975а. – Т. 15. – № 1. – С. 83–93.
- 83) Макеева, А. П. О природе матроклинных особей при отдаленной гибридизации рыб / А. П. Макеева // Генетика. – 1975b. – Т. 12. – № 11. – С. 72–82.
- 84) Мамонтова, Р. П. Естественная кормовая база прудов и особенности пищевых взаимоотношений гибрида карасекарпа при выращивании в поликультуре с карпом / Р. П. Мамонтова, Т. И. Артамонова, М. К. Трубникова // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. – Сборник научных трудов ВНИИПРХ. – 2011. – Вып. 86. – С. 10-19.
- 85) Марков, А. В. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / А. В. Марков, Е. Б. Наймарк. – М. : АСТ: CORPUS, 2014. – 656 с.
- 86) Мина М. В. Рост животных / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
- 87) Мичурин, И. В. Принципы и методы работы. / И. В. Мичурин // Сочинения. – М. : Сельхозгиз, 1948. – Т. 1. – 206 с.
- 88) Мордухай-Болтовской Ф. Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Труды проблемных и тематических совещаний. – М. : Изд-во АН СССР, 1954 г. – вып. 2.
- 89) Мошков, Б. С. Получение и использование межродового гибрида редис х капуста / Б. С. Мошков, Г. Ф. Макарова // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М. : Колос, 1970. – С. 309–320.
- 90) Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб / Н. И. Николюкин. – Саратов: Саратовское областное гос. изд-во, 1952. – 312 с.
- 91) Николюкин Н. И. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб: Теория и практика / Н. И. Николюкин. – Пищевая пром-сть, 1972. – 335 с.
- 92) Николюкин, Н. И. Гибридизация белуги с осетром / Н. И. Николюкин, И. Б. Богатова, Н. А. Тимофеева // Труды Саратовского отделения каспийского филиала ВНИРО. – 1954.
- 93) Николюкин, Н. И. Гибридизация белуги со стерлядью / Н. И. Николюкин, Н. А. Тимофеева // Доклады АН СССР. – 1953. – Т. 93. – № 5.

- 94) Овсянников, Ф. В. Об искусственном разведении стерляди / Ф. В. Овсянников // Труды II съезда русских естествоиспытателей. – М. – 1870. – Ч. 1. – С. 191–200.
- 95) Павлов, И. С. Опыты гибридизации тихоокеанских лососей / И. С. Павлов // Рыбное хозяйство. – 1959. – № 35. – С. 23–24.
- 96) Панов, Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц / Е. Н. Панов. – М. : Наука, 1989. – 510 с.
- 97) Петров, Д. Ф. Цитогенетическое изучение гибридов кукурузы с трипсакум и наследование элементов апомиксиса у них / Д. Ф. Петров, Н. И. Белоусова // Апомиктическое размножение и гетерозис. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 11–48.
- 98) Петрова, Т. Г. Межвидовой, межпородный гибрид ленского осетра со стерлядью (*Acipenser baerii* x *Acipenser ruthenus*) — ЛС-11 / Т. Г. Петрова, Н. А. Козовкова, С. А. Кушнирова // Породы и одомашненные формы осетровых рыб (*Acipenseridae*). – М. – 2008. – С. 44–51.
- 99) Подушка, С. Б. Икорно-товарное осетроводство в Китае / С. Б. Подушка, М. С. Чебанов // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. – 2007. – № 13. – С. 5–15.
- 100) Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М.: Пищевая пром-ть, 1966. – 375 с.
- 101) Привезенцев, Ю. А. Породы тилапии тимирязевская / Ю. А. Привезенцев, О. И. Боронская, Т. Х. Плиева, А. С. Устинов // Мат. междунар. конф. «Аквакультура начала XXI века: история, состояние, стратегия развития». – М.: ВНИРО, 2002. – С. 184–187.
- 102) Привезенцев, Ю. А. Тилапия — перспективный объект индустриального рыбоводства / Ю. А. Привезенцев, С. А. Бугаец, Ф. В. Парфенов // Таврический научный вестник. – Херсон. – 1998. – Вып. 7. – С. 278–283.
- 103) Рандольф, Л. Ф. Цитогенетические данные о происхождении и эволюции кукурузы / Л. Ф. Рандольф // Кукуруза и ее улучшение. – М. – 1957. – С. 19–54.
- 104) Рачек, Е. И. Продукционные характеристики гибридных форм осетровых рыб при культивировании в индустриальном тепловодном хозяйстве Приморья / Е. И. Рачек, В. Г. Свирский // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – 2008. – Вып. 4. – С. 398–405.
- 105) Рекубратский, А. В. Рыбохозяйственные качества возвратных триплоидных гибридов серебряного карася с карпом / А. В.

- Рекубратский, О. В. Емельянова, Б. И. Гомельский // Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. – Сборник научных трудов ВНИИПРХ. – 1989. – Вып. 58. – С. 54-60.
- 106) Рекубратский, А. В. Триплоидные гибриды серебряного карася с карпом — новый объект аквакультуры / А. В. Рекубратский, Е. В. Иванеха, Д. А. Балашов и др. // Вопросы рыболовства. – 2012а. – Т. 13. – № 3(51). – С. 626–642.
- 107) Рекубратский, А. В. Основные итоги исследований лаборатории генетики и селекции рыб вниипрх за 80 лет ее существования / А. В. Рекубратский, А. В. Поддубная, В. Я. Катасонов и др. // Вопросы рыболовства. – 2012b. – Т. 13. – № 3(51). – С. 503–521.
- 108) Ромашов, Д. Д. Гиногенез и отдаленная гибридизация у рыб / Д. Д. Ромашов, К. А. Головинская // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – С. 496.
- 109) Рубайлова, Н. Г. Отдаленная гибридизация домашних животных. Исторический очерк / Н. Г. Рубайлова. – М. : Наука, 1965. – 267 с.
- 110) Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – 264 с.
- 111) Рыбоводно-биологические нормы для эксплуатации прудовых хозяйств / В. И. Федорченко, В. Я. Катасонов, А. М. Багров и др. – М. : ВНИИПРХ, 1985. – 54 с.
- 112) Сакун, О. Ф. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб / О. Ф. Сакун, Н. А. Буцкая. – М. : Пищевая пром-ть, 1963.
- 113) Свирский, В. Г. Гибридизация как элемент ресурсосберегающих технологий товарного осетроводства Дальневосточного региона / В. Г. Свирский, Е. И. Рачек // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития : Мат-лы докл. – 2001. – С. 119-120.
- 114) Серебровский, А. С. Гибридизация животных / А. С. Серебровский. – М.–Л. : Гос. изд-во биологической и медицинской литературы, 1935. – 290 с.
- 115) Смирнов, А. И. Гибриды тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, особенности их развития и перспективы использования / А. И. Смирнов // Генетика, селекция и гибридизация рыб. – М. : Наука, 1969. – С. 179–190.
- 116) Способ выведения гибридных форм рыб при однополумужской стерильности гибридов: АС № 686591 СССР: А01К 61/00 / Н. Б. Черфас, В. Я. Катасонов, И. А. Илясова; заявитель и правообладатель

Всесоюзный научно-исследовательский институт прудового рыбного хозяйства. – № 2562028/28-13; заявл. 29.12.77; опубл. 30.06.82, Бюл. № 24. – С. 305.

- 117) Струнников, В. А. Генетические методы селекции и регуляции пола у тутового шелкопряда / В. А. Струнников. – М. : Агропромиздат, 1987а. – 327 с.
- 118) Струнников, В. А. Гетерозис можно закрепить в потомстве / В. А. Струнников, Л. В. Струнникова // Природа. – 2003. – № 1. – С. 3–7.
- 119) Струнников, В. А. Природа гетерозиса и новые методы его повышения / В. А. Струнников // М.: Наука, 1994. – 108 с.
- 120) Струнников, В. А. Природа и проблемы гетерозиса / В. А. Струнников // Природа. – 1987б. – № 5. – С. 64–76.
- 121) Тимофеева, Н. А. Гибридизация белуги с осетром / Н. А. Тимофеева, Г. В. Шпилевская // Труды Саратовского отделения каспийского филиала ВНИРО. – 1954.
- 122) Торгашева, А. А. Мейоз: что нужно пережить ради уменьшения числа хромосом вдвое / А. А. Торгашева // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 1. – С. 17–28.
- 123) Цицин, Н. В. Многолетняя пшеница / Н. В. Цицин. – М. : Наука, 1978. – 288 с.
- 124) Цицин, Н. В. Теория и практика отдаленной гибридизации / Н. В. Цицин. – М. : Наука, 1981. – 178 с.
- 125) Цицин, Н. В., Некоторые итоги работ по созданию клейковинных форм ржи / Н. В. Цицин, М. А. Махалин // Генетика и селекция отдаленных гибридов. – М.: Наука, 1976. – С. 79–83.
- 126) Черфас, Н. Б. Генетические особенности индуцированного гиногенеза у гибридов серебряного карася с карпом / Н. Б. Черфас, М. И. Абраменко, О. В. Емельянова и др. // Генетика. – 1986. – Т. 22. – С. 134–139.
- 127) Черфас, Н. Б. Индуцированный гиногенез у гибридов серебряного карася с карпом / Н. Б. Черфас, И. А. Илясова // Генетика. – 1980. – Т. 16. – № 7. – С. 1260–1269.
- 128) Черфас, Н. Б. Исследование гибридов серебряного карася с карпом (опыт применения генетических методов в работах с отдаленными гибридами) / Н. Б. Черфас, О. В. Емельянова, А. В. Рекубратский и др. // Генетика в аквакультуре. – Л.: Наука, 1989. – С. 137–152.

- 129) Черфас, Н. Б. Роль отдаленной гибридизации в возникновении одноположенных комплексов у рыб (результаты исследования природных популяций и гибридизационных экспериментов) / Н. Б. Черфас, О. В. Емельянова // Биология развития и управление наследственностью. – М. : Наука, 1986. – С. 82–105.
- 130) Черфас, Н. Б. Рыбохозяйственные качества гибридов серебряного карася с карпом / Н. Б. Черфас, О. В. Емельянова // Рыбное хозяйство. – 1984. – № 12. – С. 36–39.
- 131) Черфас, Н. Б. Триплоидия у возвратных гибридов серебряного карася с карпом / Н. Б. Черфас, Б. И. Гомельский, О. В. Емельянова, А. В. Рекубратский // Генетика. – 1981. – Т. 17. – С. 1136–1138.
- 132) Черфас Н. Б. Рекомендации по получению гиногенетического потомства у карпа / Н. Б. Черфас, В. А. Илясова // М.: ВНИИПРХ, 1979. – 32 с.
- 133) Чистякова, А. К. Биохимическая характеристика кукурузы, трипсакум и их гибридов / А. К. Чистякова, Л. Н. Изотова // Цитогенетические основы селекции растений. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 232–235.
- 134) Шишанова, Е. И. Гибрид сибирского осетра ленской популяции с белугой ЛБ-11 / Е. И. Шишанова, Е. В. Липпо // Породы и одомашненные формы осетровых рыб (*Acipenseridae*). – М.: Столичная типография, 2008. – С. 44–51.
- 135) Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста / И. И. Шмальгаузен // Сб. Рост животных. – М. Биомедгиз, 1935. – 8-60.
- 136) Шорыгин, А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря / А. А. Шорыгин. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 268 с.
- 137) Шулындин, А. Ф. Генетические основы отдаленной гибридизации и полиплоидии зерновых культур / А. Ф. Шулындин // Отдаленная гибридизация растений. – М.: Колос, 1970. – С. 64–77
- 138) Юхименко, Л. Н. Чувствительность карпа и его гибридов к бактериальной и вирусной инфекции / Л. Н. Юхименко, В. Ф. Викторова, И. С. Щелкунов и др. // Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. – Душанбе: Дониш, 1988. – С. 34–37.
- 139) Abramoff, P. Electrophoretic demonstration of the hybrid origin of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa* / P. Abramoff, R. M. Darnell, J. S. Balsano // American Naturalist. – 1968. – P. 555–558.

- 140) Allen, S. K. J. Triploid grass carp: status and management implications / S. K. J. Allen, R. J. Wattendorf // Fisheries. – 1987. – Vol. 12. – № 4. – P. 20–24.
- 141) Alves, M. J. Evolution in action through hybridisation and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review / M. J. Alves, M. M. Coelho, M. J. Collares-Pereira // Genetica. – 2001. – Vol. 111. – №. 1–3. – P. 375–385.
- 142) Alves, M. J. Diversity in the reproductive modes of females of the *Rutilus alburnoides* complex (Teleostei, Cyprinidae): a way to avoid the genetic constraints of uniparentalism / M. J. Alves, M. M. Coelho, M. J. Collares-Pereira // Molecular Biology and Evolution. – 1998a. – Vol. 15. – № 10. – P. 1233–1242.
- 143) Alves, M. J. Production of fertile unreduced sperm by hybrid males of the *Rutilus alburnoides* complex (Teleostei, Cuprinidae): an alternative route to genome tetraploidization in unisexuals / M. J. Alves, M. M. Coelho, M. I. Prospero, M. J. Collares-Pereira // Genetics, 1998b. – Vol. 151. – P. 277–283.
- 144) Alves, M. J. The *Rutilus alburnoides* complex (Cyprinidae): evidence for a hybrid origin / M. J. Alves, M. M. Coelho, M. J. Collares-Pereira // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 1997. – Vol. 35. – P. 1–10.
- 145) Anderson, E. Introgressive hybridization / E. Anderson // Biological Reviews. – 1953. – Vol. 28. – № 3. – P. 280–307.
- 146) Arnold, M. L. Evolution through genetic exchange / M. L. Arnold. – Oxford: Oxford University Press, 2006. – 252 p.
- 147) Arnold, M. L. Natural hybridization as an evolutionary process / M. L. Arnold // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1992. – Vol. 23. – P. 237–261.
- 148) Avault, J. W. Preliminary studies with the hybrid *Tilapia nilotica* x *T. mossambica* / J. W. Avault, E. W. Shell // FAO fish. report. – 1967. – Vol. 44. – № 4. – P. 237–242.
- 149) Balsano, J. S. Electrophoretic evidence of triploidy associated with populations of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa* / J. S. Balsano, R. M. Darnell, P. Abramoff // Copeia. – 1972. – № 2. – P. 292–297.
- 150) Bardach, J. E. Aquaculture: the farming and husbandry of freshwater and marine organisms / J. E. Bardach, J. H. Ryther, W. O. McLarney. – N.Y. : Wiley-Interscience, 1972. – 868 p.
- 151) Baroiller, J. F. Production of two reciprocal intergeneric hybrids between *Oreochromis niloticus* and *Sarotherodon melanotheron* / J. F. Baroiller, E.

- Bezault, S. Bonnet et al. // *Tilapia in the 21st Century: Proc. 5th Int. Symp. Tilapia Aquaculture.* – Rio-de-Janeiro. – 2000. – P. 366.
- 152) Basavaraju, Y. Comparative growth of reciprocal carp hybrids between *Catla catla* and *Labeo fimbriatus* / Y. Basavaraju, K. V. Devaraj, S. P. Ayyar // *Aquaculture.* – 1995. – Vol. 129. – № 1. – P. 187–191.
- 153) Beck, M. L. Chromosomal investigation of *Ctenopharyngodon idella* x *Aristichthys nobilis* hybrids / M. L. Beck, C. J. Biggers // *Cellular and molecular life sciences.* – 1982. – Vol. 38. – № 3. – P. 319–319.
- 154) Benfey T. J. The physiology and behavior of triploid fishes / T. J. Benfey // *Reviews in Fisheries Science.* – 1999. – Vol. 7. – №. 1. – P. 39–67.
- 155) Benfey T. J. A bibliography of triploid fish, 1943 to 1988 / T. J. Benfey // Canada. Dept. of Fisheries and Oceans. West Vancouver Laboratory. – [West Vancouver, BC]: Fisheries and Oceans, 1989.
- 156) Beukeboom L. W. Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis / L. W. Beukeboom, R. C. Vrijenhoek // *Journal of evolutionary biology.* – 1998. – Vol. 11. – № 6. – P. 755–782.
- 157) Bezault, E. Analysis of the Meiotic Segregation in Intergeneric Hybrids of Tilapias / E. Bezault, X. Rognon, F. Clota et al. // *International journal of evolutionary biology.* – 2012. – Vol. 2012. – P. 10.
- 158) Bi, K. Time and time again: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates / K. Bi, J. P. Bogart // *BMC evolutionary biology.* – 2010. – Vol. 10. – № 1. – P. 238.
- 159) Bickler, P. E. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: Life with variable oxygen availability / P. E. Bickler, L. T. Buck // *Annu. Rev. Physiol.* – 2007. – Vol. 69. – P. 145–170.
- 160) Blanc, J. M. Interspecific hybridization of salmonid fish. I. Hatching and survival up to the 15th day after hatching in F₁ generation hybrids / J. M. Blanc, B. Chevassus // *Aquaculture.* – 1979. – Vol. 18. – № 1. – P. 21–34.
- 161) Blanc, J. M. Survival, growth and sexual maturation of the tiger trout hybrid (*Salmo trutta* ♀ x *Salvelinus fontinalis* ♂) / J. M. Blanc, B. Chevassus // *Aquaculture.* – 1986. – Vol. 52. – P. 59–69.
- 162) Bogart, J. P. Sex in unisexual salamanders: discovery of a new sperm donor with ancient affinities / J. P. Bogart, J. Bartoszek, D. W. A. Noble, K. Bi // *Heredity.* – 2009. – Vol. 103. – №. 6. – P. 483–493.
- 163) Bohlen, J. Hybridogenous biotypes in spined loaches (genus *Cobitis*) in Germany with implications for conservation / J. Bohlen, P. Rab, V. Slechtova

- et al. // Conservation of freshwater fishes: options for the future; ed. by M. J. Collares-Pereira, M. M Coelho and I. G. Cowx. – Oxford: Blackwell Science, 2002. – P. 311–321.
- 164) Borden, A. P. Indian cattle in the United States / A. P. Borden // Amer. Breed. Mag. – 1910. – Vol. I. – № 2. Washington, P. 91–94.
- 165) Boron, A. Karyotypes and cytogenetic diversity of the genus *Cobitis* (Pisces: *Cobitidae*) in Poland: a review. Cytogenetic evidence for a hybrid origin of some *Cobitis* triploids / A. Boron // Folia biologica. – 2003. – Vol. 51 (suppl.). – P. 49–54.
- 166) Boyd, M. M. Crossing bison and cattle / M. M. Boyd // Journal of heredity. – 1914. – Vol. 5. – № 5. – P. 189–197.
- 167) Carmona, J. A. Hybridogenetic reproduction and maternal ancestry of poliploid Iberian fish: the *Tropidophoxinellus alburnoides* complex / J. A. Carmona, O. I. Sanjur, I. Doadrio et al. // Genetics. – 1997. – Vol. 146. – P. 983–993.
- 168) Cherfas N. B. Assessment of triploid common carp (*Cyprinus carpio* L.) for culture / N. B. Cherfas, B. Gomelsky, N. Ben-Dom et al. // Aquaculture. – 1994. – Vol. 127. – № 1. – C. 11–18.
- 169) Chevassus B. Production of viable hybrids in salmonids by triploidization perspectives / B. Chevassus, R. Guyomard, D. Chourrout, E. Quillet // Genetics, Selection, Evolution. – 1983. – Vol. 15. – P. 519–532.
- 170) Chevassus, B. Hybridization in salmonids: results and perspectives / B. Chevassus // Aquaculture. – 1979. – Vol. 17. – № 2. – P. 113–128.
- 171) Chourrout D. Production of second generation triploid and tetraploid rainbow trout by mating tetraploid males and diploid females—potential of tetraploid fish / D. Chourrout, B. Chevassus, F. Krieg // TAG Theoretical and Applied Genetics. – 1986. – Vol. 72. – № 2. – P. 193–206.
- 172) Cimino, M. C. Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*) / M. C. Cimino // Science. – 1972. – Vol. 175. – № 4029. – P. 1484–1486.
- 173) Cnaani, A. Genetics of sex determination in *tilapiine* species / A. Cnaani, B. Y. Lee, N. Zilberman et al. // Sexual Development. – 2008. – Vol. 2. – № 1. – P. 43–54.
- 174) Cnaani, A. Sexual development in fish, practical applications for aquaculture / A. Cnaani, B. Levavi-Sivan // Sexual Development. – 2009. – Vol. 3. – № 2–3. – P. 164–175.

- 175) Collares-Pereira, M. J. Hybridization in European cyprinids: evolutionary potential of unisexual population / M. J. Collares-Pereira // Evolution and ecology of unisexual vertebrates; ed. by R. M. Dawley and J.P. Bogart. – Albany: New York State Museum, 1989. – Bull. 466. – P. 281–288.
- 176) Collares-Pereira, M. J. Reconfirming the hybrid origin and generic status of the Iberian cyprinid complex *Squalius alburnoides* / M. J. Collares-Pereira, M. M. Coelho // Journal of Fish Biology. – 2010. – Vol. 76. – №. 3. – P. 707–715.
- 177) Collares-Pereira, M. J. The *Rutilus alburnoides* [Steindachner, 1866] complex (Pisces: *Cyprinidae*). II. First data on the karyology of a well-established diploid-triploid group / M. J. Collares-Pereira // Arq. Mus. Boc. (Serie A). – 1985. – № 3. – P.69–89.
- 178) Cornish, I. Glucose and lactate kinetics in American eel, *Anguilla rostrata*. / I. Cornish, T. W. Moon // Am. J. Physiol. – 1985. – Vol. 249. – P. 67–72.
- 179) Coyne, J. A. Patterns of speciation in *Drosophila* revisited / J. A. Coyne, H. A. Orr // Evolution. – 1997. – Vol. 51. – № 1. – P. 295–303.
- 180) Cuellar, O. Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens* / O. Cuellar // Journal of morphology. – 1971. – Vol. 133. – № 2. – P. 139–165.
- 181) Cunha, C. Phylogeographical insights into the origins of the *Squalius alburnoides* complex via multiple hybridization events / C. Cunha, M. M. Coelho, J. A. Carmona, I. Doadrio // Molecular ecology. – 2004. – Vol. 13. – P. 2807–2817.
- 182) Cunha, C. Speciation towards tetraploidization after intermediate processes of non-sexual reproduction / C. Cunha, I. Doadrio, M. M. Coelho // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences. – 2008. – Vol. 363. – №. 1505. – P. 2921-2929.
- 183) Cunha, C. The evolutionary history of the allopolyploid *Squalius alburnoides* (*Cyprinidae*) complex in the northern Iberian Peninsula / C. Cunha, I. Doadrio, J. Abrantes, M. M. Coelho // Heredity. – 2011. – Vol. 106. – №. 1. – P. 100–112.
- 184) Dannewitz, J. Triploid progeny from a female Atlantic salmon x brown trout hybrid backcrossed to a male brown trout / J. Dannewitz, H. Jansson // Journal of fish biology. – 1996. – Vol. 48. – № 1. – P. 144–146.
- 185) Darnell, R. M. Distribution of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*, with remarks on the evolution of the species / R. M. Darnell, P. Abramoff // Copeia. – 1968. – № 2. – P. 354–361.

- 186) Dawley, R. M. An introduction to unisexual vertebrates / R. M. Dawley // Evolution and ecology of unisexual vertebrates; ed. by R. M. Dawley and J. P. Bogart. – Albany: New York State Museum. – 1989. – Bull. 466. – P. 1–18.
- 187) Dawley, R. M. Clonal hybrids of the common laboratory fish *Fundulus heteroclitus* / R. M. Dawley // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1992. – Vol. 89. – № 6. – P. 2485–2488.
- 188) Dawley, R. M. Triploid progeny of pumpkinseed x green sunfish hybrids / R. M. Dawley, J. H. Graham, R. J. Schultz // Journal of heredity. – 1985. – Vol. 76. – № 4. – P. 251–257.
- 189) De Storme, N. Sexual polyploidization in plants: cytological mechanisms and molecular regulation / N. De Storme, D. Geelen // New phytologist. – 2013. – Vol. 198. – № 3. – P. 670–684.
- 190) Desprez, D. Inheritance of sex in two ZZ pseudofemale lines of tilapia *Oreochromis aureus* / D. Desprez, C. Melard, M. C. Hoareau et al. // Aquaculture. – 2003. – № 218. – P. 131–140.
- 191) Dobzhansky, T. G. Genetics and the origin of species / T. G. Dobzhansky // N.Y. : Columbia University Press, 1937. – 364 p.
- 192) Dobzhansky, T. G. Genetics of the evolutionary process / T. G. Dobzhansky // N.Y. : Columbia University Press, 1970. – 258 p.
- 193) Dowling, T. E. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals / T. E. Dowling, C. L. Secor // Annual review of ecology and systematics. – 1997. – Vol. 28. – P. 593–619.
- 194) Edgar, B. A. Endoreplication cell cycles: more for less / B. A. Edgar, T. L. Orr-Weaver // Cell. – 2001. – Vol. 105. – № 3. – P. 297–306.
- 195) Emelyanona, O. V. Investigation of *carassius* and *cyprinus* hybrids with emphasis on gamete unreduction phenomenon / O. V. Emelyanona, A. V. Recoubratsky, B. I. Gomelsky, E. V. Pankratieva // Aquaculture. – 1995. – Vol. 137. – № 1–4. – P. 104–105.
- 196) Farquharson, L. I. Hybridization in tripsacum and zea / L. I. Farquharson // Journal of heredity. – 1957. – Vol. 48. – P. 295–299.
- 197) Faust, H. A. All rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) are not created equal: intraspecific variation in cardiac hypoxia tolerance / H. A. Faust, A. K. Gamperl, K. J. Rodnick // Journal of Experimental Biology. – 2004. – Vol. 207. – P. 1005–1015.

- 198) Foerster, R. E. Interspecific cross-breeding of Pacific salmon / R. E. Foerster // Trans. Royal Soc. Can. Series. – 1935. – Vol. 3. – № 29. – P. 21–33.
- 199) Galbreath, P. F. Sexual maturation and fertility of diploid and triploid Atlantic salmon x brown trout hybrids / P. F. Galbreath, G. H. Thorgaard // Aquaculture. – 1995. – Vol. 137. – № 1. – P. 299–311.
- 200) Gardner, J. P. A. Hybridization in the sea / J. P. A. Gardner // Advances in Marine Biology; ed. by J. H. S. Blaxter, A. J. Southward. – San Diego–London–New York–Boston–Sydney–Tokyo–Toronto : Academic Press, 1997. – Vol. 31. – P. 1–78.
- 201) Gesser, H. The effects of hypoxia and reoxygenation on force development in myocardia of carp and rainbow trout: protective effects of CO/HCO / H. Gesser // Journal of Experimental Biology. – 1977. – Vol. 69. – P. 199–206.
- 202) Gomelsky, B. I. Production of tetraploid fishes owing to ability of interspecies hybrids to produce unreduced gametes / B. I. Gomelsky, O. V. Emelyanova, A. V. Recoubratsky // Abstracts of 4th Int. symp. genetics in aquaculture. – Wuhan, 1991. – P. 85.
- 203) Gomelsky B. Fish genetics: theory and practice / B. I. Gomelsky // – VDM Publishing, 2011.
- 204) Graf, J. D. Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex / J. D. Graf, M. P. Pelaz // Evolution and ecology of unisexual vertebrates; ed. by R. M. Dawley, J. P. Bogart. – Albany: New York State Museum, 1989. – P. 289–301.
- 205) Gray, A. K. Viability and development of diploid and triploid salmonid hybrids / A. K. Gray, M. A. Evans, G. H. Thorgaard // Aquaculture. – 1993. – Vol. 112. – № 2. – P. 125–142.
- 206) Haldane, J. B. S. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals / J. B. S. Haldane // Journal of genetics. – 1922. – Vol. 12. – № 2. – P. 101–109.
- 207) Hecht, T. *Clarias gariepinus* x *Heterobranchus longifilis* (Pisces: Clariidae) — a new hybrid for aquaculture / T. Hecht, W. Lublinkhof // South African journal of science. – 1985. – Vol. 81. – № 10. – P. 620–621.
- 208) Hickling, C. F. The Malacca tilapia hybrids / C. F. Hickling // Journal of genetics. – 1960. – Vol. 57. – № 1. – P. 1–10.
- 209) Hitzeroth, H. Asynchronous activation of parental alleles at the tissue-specific gene loci observed on hybrid trout during early development / H. Hitzeroth, J. Klose, S. Ohno, U. Wolf // Biochem. Genet. – 1968. – Vol. 1. – № 3. – P. 287–300.

- 210) Honjo, T. Preferential transcription of *Xenopus laevis* ribosomal RNA in interspecies hybrids between *Xenopus laevis* and *Xenopus mulleri* / T. Honjo, R. H. Reeder // Journal of molecular biology. – 1973. – Vol. 80. – № 2. – P. 217–228.
- 211) Hubbs, C. L. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin / C. L. Hubbs, L. C. Hubbs // Science. – 1932. – Vol. 76. – № 1983. – P. 628–630.
- 212) Hubbs, C. L. Experimental breeding of the Amazon molly / C. L. Hubbs, L. C. Hubbs // Aquarium Journal. – 1946. – Vol. 17. – № 8. – P. 4–6.
- 213) Hubbs, C. L. Hybridization between fish species in nature / C. L. Hubbs // Systematic zoology. – 1955. – Vol. 4. – № 1. – P. 1–20.
- 214) Hubbs, C. L. Isolating mechanisms in the speciation of fishes / C. L. Hubbs // Vertebrate Speciation. A University of Texas Symposium; ed. by W. F. Blair. – Austin: University of Texas Press, 1961. – P. 5–23.
- 215) Itono, M. Premeiotic endomitosis produces diploid eggs in the natural clone loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: *Cobitidae*) / M. Itono, K. Morishima, T. Fujimoto et al. // Journal of experimental zoology Part A: Comparative experimental biology. – 2006. – Vol. 305. – № 6. – P. 513–523.
- 216) Johnson, K. R. Female brown trout x Atlantic salmon hybrids produce gynogens and triploids when backcrossed to male Atlantic salmon / K. R. Johnson, J. E. Wright // Aquaculture. – 1986. – Vol. 57. – № 1. – P. 345–358.
- 217) Johnston, I. A. Utilization of ethanol pathway in carp following exposure to anoxia / I. A. Johnston, L. M. Bernard // Journal of Experimental Biology. – 1983. – Vol. 104. – P. 73–78.
- 218) Kearney, M. Lost sex in the reptiles: constraints and correlations / M. Kearney, M. K. Fujita, J. Ridenour // Lost Sex. The evolutionary biology of parthenogenesis; ed. by I. Schön, K. Martens, P. van Dijk. – Dordrecht–Heidelberg–London–New York : Springer, 2009. – P. 447–474.
- 219) Khan, H. A. Production of sterile intergeneric hybrids and their utility in aquaculture and stocking / H. A. Khan, S. D. Gupta, P. V. G. K. Reddy et al. // Carp seed production technology; ed. by P. Keshavanath, K. V. Radhakrishnan. – Mangalor: Asian Fisheries Society, 1990. – Special publication of the AFS № 2. – P. 41–48.
- 220) Kim, I. S. Hybridization experiment of diploid-triploid *cobitid* fishes, *Cobitis sinensis-longicarpus* complex (Pisces: *Cobitidae*) / I. S. Kim, E. H. Lee // Folia zoological. – 2000. – Vol. 49 (Suppl. 1). – P. 17–22.

- 221) Klose, J. Persistence of maternal isoenzyme patterns of the lactate dehydrogenase and phosphoglucosmutase system during early development of hybrid trout / J. Klose, H. Hitzeroth, H. Ritter et al. // Biochemical genetics. – 1969. – Vol. 3. – № 1. – P. 91–97.
- 222) Kobel, H. R. Allopolyploid speciation / H. R. Kobel // The biology of *Xenopus*; ed. by R. C. Tindley, H. R. Kobel. – Oxford: Clarendon press, 1996. – P. 391–401.
- 223) Kurita, J. Cytogenetic studies on diploid and triploid oogenesis in interspecific hybrid fish between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus*/ J. Kurita, T. Oshiro, F. Takashima, M. Sakaizumi // Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology. – 1995. – Vol. 273. – № 3. – P. 234–241.
- 224) Kusunoki, T. Production of viable gynogens without chromosome duplication in the spinous loach *Cobitis biwae* / T. Kusunoki, K. Arai, R. Suzuki // Aquaculture. – 1994. – Vol. 119. – № 1. – P. 11–23.
- 225) Lamatsch, D. K. Sperm-dependent parthenogenesis and hybridogenesis in teleost fish / D. K. Lamatsch, M. Stöck // Lost Sex. The evolutionary biology of parthenogenesis; ed. by I. Schön, K. Martens, P. van Dijk. – Dordrecht–Heidelberg–London–New York : Springer, 2009. – P. 399–432.
- 226) Legendre, M. A Comparative study on morphology, growth rate and reproduction of *Clarias gariepinus* [Burchell, 1822], *Heterobranchus longifilis* [Valenciennes, 1840], and their reciprocal hybrids (Pisces: Clariidae) / M. Legendre, G. G. Teugels, C. Cauty, B. Jalabert // Journal of fish biology. – 1992. – Vol. 40. – № 1. – P. 59–79.
- 227) Leichsenring, M. Pou5f1 transcription factor controls zygotic gene activation in vertebrates / M. Leichsenring, J. Maes, R. Mössner et al. // Science. – 2013. – Vol. 341. – P. 1005–1009.
- 228) Li, X. C. The pachytene checkpoint and its relationship to evolutionary patterns of polyploidization and hybrid sterility / X. C. Li, B. C. Barringer, D. A. Barbash // Journal of heredity. – 2009. – Vol. 102. – № 1. – P. 24–30.
- 229) Lincoln, R. F. Sexual maturation in triploid rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson / R. F. Lincoln, A. P. Scott // Journal of fish biology. – 1984 – Vol. 25. – P. 385–392.
- 230) Liu, S. J. Gonadal structure of triploid crucian carp produced by crossing allotetraploid hybrids of *Carassium auratus* red var. (♀) x *Cyprinus carpio* (♂) with Japanese crucian carp (*Carassius auratus cavieri t. et s*)[J] / S. J. Liu, F. Hu, G. J. Zhou, at al. // Acta Hydrobiol Sin. – 2000. – Vol. 24. – №. 3017. – P. 306.

- 231) Liu, S. J. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp x common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization / S. Liu, Y. Liu, G. Zhou, et al. // *Aquaculture*. – 2001. – Vol. 192. – № 2. – P. 171–186.
- 232) Liu, S. J. Distant hybridization leads to different ploidy fishes / S. J. Liu // *Science China. Life Sciences*, 2010. – Vol. 53. – № 4. – P. 416–425.
- 233) Loewe L. Muller's ratchet may threaten the Amazon molly and other ancient asexuals / L. Loewe, D. K. Lamatsch // *BMC Evol Biol.* – 2008. – Vol. 8. – P. 88–108.
- 234) Loginova, G. A. An attempt at crossbreeding Atlantic salmon and pink salmon (preliminary report) / G. A. Loginova, S. V. Krasnoperova // *Aquaculture*. – 1982. – Vol. 27. – № 4. – P. 329–337.
- 235) Lowcock, L. A. Biogeography of hybrid complexes of *Ambystoma*: interpreting unisexual-bisexual genetic data in space and time / L. A. Lowcock // *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*; ed. by R. M. Dawley and J. P. Bogart. – Albany : New York State Museum, 1989. – Bull. 466. – P. 180–208.
- 236) Lutes, A. A. Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards / A. A. Lutes, W. B. Neaves, D. P. Baumann et al. // *Nature*. – 2010. – Vol. 464. – № 7286. – P. 283–286.
- 237) Mable, B. K. Why polyploidy is rarer in animals than in plants: myths and mechanisms / B. K. Mable // *Biological journal of the Linnean society*. – 2004. – Vol. 82. – № 4. – P. 453–466.
- 238) Macgregor, H. C. Gynogenesis in salamanders related to *Ambystoma jeffersonianum* / H. C. Macgregor, T. M. Uzzell // *Science*. – 1964. – Vol. 143. – № 3610. – P. 1043–1045.
- 239) Mair, G. C. Genetic manipulation of sex ratio for the large-scale production of all-male tilapia *Oreochromis niloticus* L. / G. C. Mair, J. S. Abucay, D. O. F. Skibinski et al. // *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*. – 1997. – Vol. 54 – № 2. – P. 396–404.
- 240) Mair, G. C. Sex determination in genus *Oreochromis*. I. sex reversal, gynogenesis and triploidy in *O. niloticus* (L.) / G. C. Mair, A. G. Scott, D. Penman et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1991a. – № 82. – P. 144–152.
- 241) Mair, G. C. Sex determination in genus *Oreochromis*. II. Sexreversal, hybridisation, gynogenesis and triploidy in *O. aureus Steindachner* / G. C. Mair, A. G. Scott, D. Penman et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1991b. – № 82. – P. 153–160.

- 242) Makhrov A. A. Hybridization of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) / A. A. Machrov // Zoosystematica Rossica. – 2008. – Vol. 17. – № 2. – P. 129–143.
- 243) Mallet, J. Hybrid speciation / J. Mallet // Nature. – 2007. – Vol. 446. – № 7133. – P. 279–283.
- 244) Mallet, J. Hybridization as an invasion of genome / J. Mallet // Trends in ecology and Evolution. – 2005. – Vol. 20. – № 5. – P. 229–237.
- 245) Malone, J. H. Physiological sex predicts hybrid sterility regardless of genotype / J. H. Malone, P. Michalak // Science. – 2008. – Vol. 319. – № 5859. – P. 59–59.
- 246) Mangelsdorf, P. C. Hybridization of Maize, Triticum and Euchlaena / P. C. Mangelsdorf, R. G. Reeves // Journal of heredity. – 1931. – Vol. 22. – P. 329–343.
- 247) Masly, J. P. High-resolution genome-wide dissection of the two rules of speciation in *Drosophila* / J. P. Masly, D. C. Presgraves // PLoS Biology. – 2007. – Vol. 5. – № 9. – P. 243.
- 248) Masser M. Production of hybrid catfish / M. Masser, R. Dunham. – Stoneville: Southern Regional Aquaculture Center, 1998. – № 190. – 6 p.
- 249) Matsui J. Some cytological observations on male sterility in the carp-funa hybrids / J. Matsui, M. Sajiro, J. Ojima // Jap. Journ. Ichth. – 1956. – V. 1/2. – P. 52–58.
- 250) McKay, L. R. Early mortality of tiger trout (*Salvelinus fontinalis* x *Salmo trutta*) and the effects of triploidy / L. R. McKay, P. E. Ihssen, I. McMillan // Aquaculture. – 1992. – Vol. 102. – P. 43–54.
- 251) Mukhopadathy, S. M. Survival of hybrids between air breathing catfishes *Heteropneustes fossilis* (Bloch) and *Clarias batrachus* / S. M. Mukhopadathy, P. V. Dehadrai // Matsya. – 1987. – Vol. 12. – № 13. – P. 162–164.
- 252) Neaves, W. B. Intercellular bridges between follicle cells and oocyte in the lizard, *Anolis carolinensis* / W. B. Neaves // The Anatomical Record. – 1971. – Vol. 170. – № 3. – P. 285–301.
- 253) Neaves, W. B. Unisexual reproduction among vertebrates / W. B. Neaves, P. Baumann // Trends in genetics. – 2011. – Vol. 27. – № 3. – P. 81–88.
- 254) Nikoljukin N. I. Hybridization of *Acipenseridae* and its practical significance / N. I. Nikoljukin // FAO Seminar; Study Tour in the USSR on Genetic Selection and Hybridization of Cultivated Fishes. – 1971.

- 255) Nilsson, G. E. Extreme adaptations to hypoxia and anoxia in crucian carp / G. E. Nilsson // Fish Physiology, Toxicology, and Water Quality : Proceedings of the Eighth International Symposium Chongqing, China. – 2004. – P. 53-58.
- 256) Nilsson, G. E. Hypoxic survival strategies in two fishes: extreme anoxia tolerance in the North European crucian carp and natural hypoxic preconditioning in a coral-reef shark / G. E. Nilsson, G. M. C. Renshaw // J. Exp. Biol. – 2004. – Vol. 207. – P. 3131–3139.
- 257) Nilsson, G. E. Long-term anoxia in crucian carp: changes in the levels of amino acid and monoamine neurotransmitters in the brain, catecholamines in chromaffin tissue, and liver glycogen / G. E. Nilsson // J. Exp. Biol. – 1990. – Vol. 150. – P. 295–320.
- 258) Nygren, A. Cytological and biochemical studies in back-crosses between the hybrid Atlantic salmon x Sea trout and its parental species / A. Nygren, L. Nyman, K. Svensson, G. Jahnke // Hereditas. – 1975. – Vol. 81. – № 1. – P. 55–62.
- 259) Ojima, J. Cytological and histochemical studies on the fertilization in eggs derived from crossing between carp-funa and their parent / J. Ojima, S. Takayama, M. Kusa, A. Tamaguchi // Zool. Mag. – 1961. – Vol. 70. – P. 243–247.
- 260) Ojima, J. Triploidy appeared in the backcross offspring from funa-carp crossing / J. Ojima, M. Hayashi, K. Ueno // Proc. Japan. Acad. – 1975. – Vol. 51. – P. 702–706.
- 261) Parsons, J. E. Increased resistance of triploid rainbow trout x coho salmon hybrids to infectious hematopoietic necrosis virus / J. E. Parsons, R. A. Busch, G. H. Thorgaard, P. D. Scheerer // Aquaculture. – 1986. – Vol. 57. – № 1. – P. 337–343.
- 262) Piggins, D. J. Salmon x sea trout hybrids / D. J. Piggins // Salmon Res. Trust Ireland, Annu. Rep. – 1970. – Vol. 15. – P. 41–58.
- 263) Pinto, L. G. Hybridization between species of *Tilapia* / L. G. Pinto // Transactions of the American Fisheries Society. – 1982. – Vol. 111. – № 4. – P. 481–484.
- 264) Prehn, L. M. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). I. Chromosome numbers of naturally occurring *poeciliid* species and their hybrids from Eastern Mexico / L. M. Prehn, E. M. Rasch // Canadian journal of genetics and cytology. – 1969. – Vol. 11. – № 4. – P. 880–895.
- 265) Presgraves, D. C. Patterns of postzygotic isolation in Lepidoptera / D. C. Presgraves // Evolution. – 2002. – Vol. 56. – № 6. – P. 1168–1183.

- 266) Price, T. D. The evolution of F₁ postzygotic incompatibilities in birds / T. D. Price, M. M. Bouvier // *Evolution*. – 2002. – Vol. 56. – № 10. – P. 2083–2089.
- 267) Pruginin, Y. All-male broods of *Tilapia nilotica* x *T. aurea* hybrids / Y. Pruginin, S. Rothbard, G. Wohlfarth et al. // *Aquaculture*. – 1975. – Vol. 6. – № 1. – P. 11–21.
- 268) Rasch, E. M. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). II — Triploidy and DNA levels in naturally occurring populations associated with the gynogenetic teleost, *Poecilia formosa* (Girard) / E. M. Rasch, L. M. Prehn, R. W. Rasch // *Chromosoma*. – 1970. – Vol. 31. – № 1. – P. 18–40.
- 269) Reddy, P. V. G. K. Genetic resources of Indian major carps / P. V. G. K. Reddy // *FAO Fisheries Technical Paper*. – Rome: FAO, 2000. – № 387. – 76 p.
- 270) Refstie, T. Hybrids between *Salmonidae* species. Hatchability and growth rate in the fresh water period / T. Refstie, T. Gjedrem // *Aquaculture*. – 1975. – Vol. 5. – № 4. – P. 333–342.
- 271) Rhoad, A. O. The Santa Gertrudis breed. The genesis and the genetics of a new breed of beef cattle / A. O. Rhoad // *Journal of heredity*. – 1949. – Vol. 40. – № 5. – P. 115–126.
- 272) Sasa, M. M. Patterns of postzygotic isolation in frogs / M. M. Sasa, P. T. Chippindale, N. A. Johnson // *Evolution*. – 1998. – Vol. 52. – № 6. – P. 1811–1820.
- 273) Scheerer, P. D. Increased survival in salmonid hybrids in induced triploidy / P. D. Scheerer, G. H. Thorgaard // *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*. – 1983. – Vol. 40. № 11. – P. 2040–2044.
- 274) Scheerer, P. D. Performance and developmental stability of triploid tiger trout (brown trout x brook trout) / P. D. Scheerer, G. H. Thorgaard, J. E. Seeb // *Trans. Am. Fish. Soc.* – 1987. – Vol. 116. – № 1. – P. 92–97.
- 275) Schier, A. F. The maternal-zygotic transition: death and birth of RNAs / A. F. Schier // *Science*. – 2007. – Vol. 316. – № 5823. – P. 406–407.
- 276) Schreck, C. B. Trouts of the upper Kern River basin, California, with reference to systematics and evolution of western North American *Salmo* / R. J. Behnke, C. B. Schreck // *Journal of the Fisheries Board of Canada*. – 1971. – Vol. 28. – № 7. – P. 987–998.
- 277) Schultz, R. J. Cytogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis* / R. J. Schultz // *Science*. – 1967. – Vol. 157. – № 3796. – P. 1564–1567.

- 278) Schultz, R. J. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (*Poeciliidae*) and other vertebrates / R. J. Schultz // *American Naturalist*. – 1969. – Vol. 103. – № 934. – P. 605–619.
- 279) Schultz, R. J. Triploid hybrids between the all-female teleost *Poecilia formosa* and *Poecilia sphenops* / R. J. Schultz, K. D. Kallman // *Nature*, 1968. – Vol. 219. – № 5151. – P. 280.
- 280) Schultz, R. J. Unisexual Fish: laboratory synthesis of a species / R. J. Schultz // *Science*. – 1973. – Vol. 179. – P. 180–181.
- 281) Seehausen, O. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection / O. Seehausen, J. J. M. Van Alphen, F. Witte // *Science*. – 1997. – Vol. 277. – № 5333. – P. 1808–1811.
- 282) Seehausen, O. Explosive speciation rates and unusual species richness in haplochromine cichlid fishes: effects of sexual selection / O. Seehausen // *Advances in ecological research*. – 2000. – Vol. 31. – P. 237–274.
- 283) Shimizu, Y. Production of diploid eggs through premeiotic endomitosis in the hybrid medaka between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus* / Y. Shimizu, N. Shibata, M. Sakaizumi, M. Yamashita // *Zoological Science*. – 2000. – Vol. 17. – № 7. – P. 951–958.
- 284) Shoubridge, E. A. Ethanol: Novel end product of vertebrate anaerobic metabolism / E. A. Shoubridge, P. W. Hochachka // *Science*. – 1980. – Vol. 209. – P. 308–309.
- 285) Simon, R. C. Hybridization in *Oncorhynchus* (*Salmonidae*). I. Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon / R. C. Simon, R. E. Noble // *Transactions of the American fisheries society*. – 1968. – Vol. 97. – № 2. – P. 109–118.
- 286) Smith, G. R. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts / G. R. Smith, R. F. Stearley // *Fisheries*. – 1989. – Vol. 14. – № 1. – P. 4–10.
- 287) Smith, S. H. The future of salmonid communities in the Laurentian Great Lakes / S. H. Smith // *J. Fish. Res. Board. Can.* – 1972. – Vol. 29. – №. 6. – P. 951–957.
- 288) Smith, S. H. Trends in fishery management of the Great Lakes / S. H. Smith // *A century of fisheries in North America*; ed. by N. G. Benson. – Washington, D. C.: Am. Fish. Soc., 1970. – №. 7 – P. 107–114.
- 289) Sollid, J. Hypoxia induces adaptive and reversible gross morphological changes in crucian carp gills / J. Sollid, P. De Angelis, K. Gundersen, G. E. Nilsson // *J. Exp. Biol.* – 2003. – Vol. 206. – P. 3667–3673.

- 290) Sun, Y. D. The chromosome number and gonadal structure of F₈–F₁₁ allotetraploid crucian carp / Y. D. Sun, S. J. Liu, C. Zhang et al. // Acta Genet. Sinica; In Chinese with English abstract. – 2003. – Vol. 30. – № 5. – P. 414–418.
- 291) Sun, Y. D. Induction of gynogenesis in Japanese crucian carp (*Carassius cuvieri*) / Y. D. Sun, C. Zhang, S. J. Liu et al. // Acta Genetica Sinica. – 2006. – Vol. 33. – № 5. – P. 405–412.
- 292) Sutterlin, A. M. Growth, physiology and behaviour of salmonid hybrids / A. M. Sutterlin, R. H. Peterson, A. Sreedharan. – International council for the exploration of the sea, 1977. – 24 p.
- 293) Sutton D. L. Grass carp hybridization and observations of a grass carp x bighead hybrid / D. L. Sutton, J. G. Stanley, W. W. Miley, II // J. Aquat. Plant Manage. – 1981. – Vol. 19. – P. 37–39.
- 294) Suzuki, R. Appearance and numerical characters of F₁ hybrids among salmonid fishes / R. Suzuki, Y. Fukuda // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. – 1973a. – Vol. 23. – P. 5–32.
- 295) Suzuki, R. Growth and survival of F₁ hybrids among salmonid fishes / R. Suzuki, Y. Fukuda // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. – 1971a. – Vol. 21. – P. 117–138.
- 296) Suzuki, R. Sexual maturity of F₁ hybrids among salmonid fishes / R. Suzuki, Y. Fukuda // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. – 1973b. – Vol. 23. – P. 57–74.
- 297) Suzuki, R. Survival potential to F₁ hybrids among salmonid fishes / R. Suzuki, Y. Fukuda // Bull. Freshwater. Res. Lab. – 1971b. – Vol. 21. – P. 69–83.
- 298) Tarnchalanukit, W. Experimental hybridization between catfishes of the families *Clariidae* and *Pangasiidae* in Thailand / W. Tarnchalanukit // Environmental biology of fishes. – 1986. – Vol. 16. – № 4. – P. 317–320.
- 299) Terai, Y. Divergent selection on opsins drives incipient speciation in Lake Victoria cichlids / Y. Terai, O. Seehausen, T. Sasaki et al. // LoS Biol. – 2006. – Vol. 4. – № 12. – E. 433. – P. 2244–2251.
- 300) Turner, B. J. Interspecific hybridization and the evolutionary origin of a gynogenetic fish, *Poecilia formosa* / B. J. Turner, B. L. H. Brett, R. R. Miller // Evolution. – 1980. – Vol. 34. – № 5. – P. 917–922.
- 301) Uzzell, T. *Rana ridibunda* and *Rana esculenta*: a leaky hybridogenetic system (*Amphibia Salientia*) / T. Uzzell, R. Günther, L. Berger // Proceedings of the Academy of natural sciences of Philadelphia. – 1976. – P. 147–171.

- 302) Van Den Thillart, G. Anaerobic metabolism of goldfish, *Carassius auratus* (L.): Ethanol and CO₂ excretion rates and anoxia tolerance at 20°C, 10°C and 5°C / G. Van Den Thillart, M. Van Berge Henegouwen, F. Kesbeke // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1983. – Vol. 76 A. – P. 295–300.
- 303) Van Waarde, A. Acidosis (Measured by nuclear magnetic resonance) and ethanol production in anoxic goldfish acclimated to 5°C and 20 °C / A. Van Waarde, I. De Graaff, G. Van Den Thillart, C. Erkelens // *J. Exp. Biol.* – 1991. – Vol. 159. – P. 387–405.
- 304) Van Waarde, A. Alcoholic fermentation in multicellular organisms / A. Van Waarde // *Physiol. Zool.* – 1991. – № 64. – P. 895–920.
- 305) Varghese, T. J. Studies on fish hybrids with special reference to Indian major carps / T. J. Varghese, P. Keshavanath, P. V. G. K. Reddy // *Proceedings of the seminar on the status of fisheries research and development in Kamataka.* – 1978. – P. 12.
- 306) Vasil'ev, V. P. Evolution of diploid-triploid-tetraploid complex in fishes of the genus *Cobitis* (Pisces: *Cobitidae*) / V. P. Vasil'ev, K. D. Vasil'eva, A. G. Osinov // *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*; ed. by R. M. Dawley and J.P. Bogart. – Albany : New York State Museum, 1989. – Bull. 466. – P. 153–169.
- 307) Walker, R. M. Anaerobic metabolism of goldfish *Carassius auratus* (L.) / R. M. Walker, P. H. Johansen // *Can. J. Zool.* – 1977. – Vol. 55. – P. 304–311.
- 308) Whitt, G. S. Aberrant gene expression during the development of hybrid sunfishes (*Perciformes, Teleostei*) / G. S. Whitt, D. P. Philipp, W. F. Childers // *Differentiation.* – 1977. – Vol. 9. – № 1. – P. 97–109.
- 309) Wohlfarth, G. W. The unexploited potential of tilapia hybrids in aquaculture / G. W. Wohlfarth // *Aquaculture Research.* – 1994. – Vol. 25. – № 8. – P. 781–788.
- 310) Wu, C. I. Evolution of postmating reproductive isolation: the composite nature of Haldane's rule and its genetic bases / C. I. Wu, A. W. Davis // *American Naturalist.* – 1993. – Vol. 142. – № 2 – P. 187–212.
- 311) Wu, Q. Two unisexual artificial polyploid clones constructed by genome addition of common carp (*Cyprinus carp*) and crucian carp (*Carassius auratus*) / Q. Wu, Y. Ye, X. Dong // *Science in China; Series C: Life Sciences.* – 2003. – Vol. 46. – № 6. – P. 595–604.
- 312) Yoshikawa, H. Chromosome doubling in early spermatogonia produces diploid spermatozoa in a natural clonal fish / H. Yoshikawa, K. Morishima, T.

Fujimoto et al. // Biology of reproduction. – 2009. – Vol. 80. – № 5. – P. 973–979.

- 313) Zhang, F. Fertility of triploid backcross progeny, (*Gengoroubuna Carassius auratus cuvieri* ♀ x carp *Cyprinus carpio* ♂) F₁ ♀ x carp or *gengoroubuna* ♂ / F. Zhang, T. Oshiro, F. Takashima // Japanese journal of ichthyology. – 1992. – Vol. 39. – № 3. – P. 229–233.