

КОМПЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО РЫБОЛОВСТВУ

ВСЕРОССИЙСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ НАУЧНО-
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МОРСКОГО ГЛУБОКОГО КОСЫИСТВА И
ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)

На правах рукописи

ИВАНОВ ЮРИЙ ИВАНОВИЧ

УДК 369.3.032.639.215

ОБЪЕДИНЕНАЯ РАБОТА НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КРАСНУХЕ

03.03.10 - энтимокология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук в форме научного доклада

1974

Работа выполнена в лаборатории селекции Всероссийского научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства (ВНИИПРХ)

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор Л.А.Душкина

Доктор сельскохозяйственных наук, профессор Ю.А.Привезицев

Доктор биологических наук Е.А.Румянцев

Ведущая организация - Институт общей генетики им.Н.И.Вавилова
Российской АН

Защита состоится "18 мая" 1994 г. в "14.00" час.
на заседании Специализированного совета Д.117.01.02 при
Всероссийском научно-исследовательском институте морского
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу:

107140, г.Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17а

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Доклад разослан "18 мая" 1994 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета

А.В.Астафьева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Основные усилия в борьбе с болезнями рыб направлены на разработку профилактических мероприятий и поиски новых лекарственных средств для лечения заболеваний. Однако, в ряде случаев, в первую очередь при наличии очаговой инфекции, предпочтнее следует отдать селекционно-генетическим методам, т.е. выведение пород рыб, обладающих наследственно повышенной резистентностью к распространенным инфекционным заболеваниям. В некоторых отраслях животноводства целесообразность селекции на повышение резистентности к заболеваниям ставится под сомнение (Дикенсон, 1978), в основном, по экономическим соображениям. На наш взгляд, сомнительность таких работ в рыбоводстве неоправдана. Поголовье рыб, исчисляемое миллионами мелких особей и обитающее в труднодоступной для управления водной среде, слабо реагирует на огромные затраты при применении лекарственных препаратов. В качестве примера можно привести борьбу с краснухой карпа в странах Восточной Европы, которая ведется с начала века, и более чем полувековую борьбу с фурункулезом лососевых рыб в США и Канаде. Поэтому при наличии стойкого очага заболевания основные способы борьбы с болезнями рыб должны сочетаться с селекционно-генетическими методами (Бауер, 1972, 1979; Муссалитс, 1972; Бауер, Муссалитс, 1979; Нейман, 1970; Amend, 1976; Sjæstad, 1983).

В ряде стран имеются программы селективного улучшения рыб, в которых основным содержанием является повышение устойчивости к заболеваниям (Илисов, 1983; Chevassus, Dorson, 1988). Большинство этих программ находится в стадии разработки или начальной стадии реализации. Программа селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе, выполняемая в нашей стране по инициативе и под руководством проф. Амриччикова В.С., выгодно отличается в этом отношении от других. Работа выполнена по всему циклу исследований - от закладки до внедрения в производство. Обсуждение результатов многолетних исследований позволило сформировать новое направление в рыбоводстве - генетическую профилактику заболеваний рыб.

Цели и задачи работы. Основная цель диссертации - изучить генетические основы селекции рыб на устойчивость к заболеваниям на примере краснухи карпов.

В работе обобщены данные были сформулированы несколько конкрет-

или направленной селекции:

- завершить селекцию карпа на повышение устойчивости к краснухе;
- изучить генетические эффекты в ходе продолжительной селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе;
- оценить перспективы использования гетерозиса при скрещивании внутривидовых групп краснухустойчивого карпа;
- испытать краснухустойчивого карпа как селекционное достижение в экспериментальных условиях и промышленных хозяйствах при выращивании рыб в поликультуре;
- обобщить опыт работ в области генетической профилактики заболеваний в аквакультуре и определить пути их дальнейшего развития в месте в общей стратегии развития водного промысла.

Фактический материал. Работа выполнена в рамках целевых комплексных программ "Пруд" и "Амур", тематического плана ВНИИРХ № гос.регистрации: тем 76069852 (1976-1982); 01830055206 (1983-1985); 01860127916 (1986-1990); задания ГКНТ СССР 0.40.01.07.01.Н7 (1981-1985); планов научно-технического сотрудничества стран-членов СЭВ по теме 3.0 (1981-1985), 4.0 (1986-1990); планам двустороннего научно-технического сотрудничества между СССР и СРВ по теме 1.0 (1981-1985), 3.0 (1987-1990); между СССР и ВНР по теме 3.0 (1987-1990); заданию ГКНТ СССР 0.12.04.05 (1991), заданию Миннауки России по проекту "Биотехнология в рыбоводстве" (1993).

С 1973 года по настоящее время автор диссертации принимает личное участие в экспериментальных работах по селекции карпа в Краснодарском крае; в работах по внедрению маточного стада краснухустойчивого карпа в рыбхозах Краснодарского края, Ростовской области, Армавии, Эстонии и по оформлению заявки на новое селекционное достижение - краснодарский краснухустойчивый карп.

Научная новизна и теоретическая значимость. Выполнено комплексное исследование на стыке нескольких научных дисциплин - генетики, селекции, рыбоводства, эпизоотологии. Сформулированы основные принципы формирования и реализации селекционных программ, в которых основной целью является снижение безвозвратных потерь продукции, за счет повышенной резистентности к заболеваниям и жизнеспособности.

Создано новое селекционное достижение в области прудового рыбоводства (персид) - краснодарский краснухустойчивый карп. Заявка на выведение породы принята Главным управлением с Госпланом

вспомогательный Менселехоза России.

Установлены доступные способы осуществления мониторинга генетических процессов, сопровождающих интенсивный отбор на повышенную резистентность к заболеваниям. Разработаны методы, позволяющие контролировать и корректировать селекционные программы повышения устойчивости к заболеваниям у рыб, с учетом общеприятных рыбохозяйственных показателей одомашниваемых стад.

Практическая ценность и реализация результатов работы. На базе двух предприятий объединения "Краснодаррыба" (Ангелинский рыбхоз и Кубанский зональный рыбопитомник) сформированы коллекционные и пользовательные маточные стада карпа устойчивого карпа, разработаны рекомендации по его экспантации (Ильин, Киржачников и др., 1991). Подана заявка на новое селекционное достижение (порода). Разработаны и реализуются новые селекционные программы: в Республике Беларусь - селекция карпа на устойчивость к воспалению плавательного пузыря, в Республике Молдова - селекция карпа "фрасинет" на устойчивость к аэримонозу.

Аттестация работы. Результаты научных исследований, составляющих основу диссертации, в 1978-1991 гг. неоднократно обсуждали на Ученом совете ВНИИРП, Методическом совете селекционно-генетического центра, Научно-консультативном совете по генетике и селекции при Иттологической комиссии (1980, 1986, 1989 гг.), в 1981-1987 гг. на научно-методических советах комплексных целевых программ "Пруд" и "Амур". Всесоюзных совещаниях по генетике, селекции и гибридизации рыб (Ростов-на-Дону, 1983 г.; Тамбов, 1988 г.), Всесоюзных совещаниях по биохимической генетике рыб (Ленинград, 1979 г.), на III, IV и V съездах Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им.И.И.Вавилова (Ленинград, 1977, Келлинез, 1982, Москва, 1987), XIV Международном генетическом конгрессе (Москва, 1976 г.), XVI Международной конференции по группам крови и биохимическому полиморфизму животных (Ленинград, 1978), Международном семинаре "Повышение продуктивности прудовых рыб с помощью селекции и гибридизации" (БНУ, г.Сараев, 1978 г.), семинаре СЭВ "Выращивание посадочного материала рыб промышленными методами" (ВНР, г.Саломбатта, 1981 г.), школь-семинаре ВМХ СССР "Методы количественной генетики и селекции рыб" (Москва, 1986 г.), XIV сессии БИИАК (Франция, г.Бордо, 1986 г.), на Всесоюзных совещаниях по рыбохозяйственному освоению водоемовных рыб (X - г.Славянск, 1984; XI - г.Келлинез, 1988 г.), II школь-семинаре по генетике и селекции животных, II научных чтениях памяти акад.Д.К.Белазина

(12-19 сентября 1989 г.), г.Новосибирск; Международном симпозиуме по генетике карпа (Венгрия, г.Сарваш, 1990 г.); Международном симпозиуме по культивированию холодноводных рыб (Китай, Пекин 19-23 сентября 1989 г.); на VI съезде Общества генетиков и селекционеров им.Н.И.Вавилова (Минск, 23-27 ноября 1992 г.); Международном симпозиуме "Кари" (Венгрия, Будапешт, 6-9 сентября 1993г.); Всероссийском научно-производственном совещании по проблемам развития пресноводной аквакультуры (пос.Рыбное, Московской области 15-19 ноября 1993 г.).

Публикации. По материалам диссертации за период с 1973 года по настоящее время опубликовано около 90 тезисов и статей, в т.ч. 8 нормативно технологических документов в области рыборазведения. Материалы диссертации хорошо представлены в зарубежных изданиях (10 публикаций).

Список литературы приведен в конце доклада.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ВВЕДЕНИЕ

Аквакультура является одной из важнейших отраслей народного хозяйства, непосредственно связанной с удовлетворением населения продуктами белкового питания. Развитие аквакультуры во многих странах мира идет быстрыми темпами, производство продуктов питания начинает соперничать с добычей в естественных водоемах. До недавнего времени основным поставщиком рыбной и нерыбной пищевой продукции в аквакультуре был Мировой океан, возможности которого казались неограниченными. Однако, в настоящее время человечество сталкивается с явлениями истощения рыбных и нерыбных морских ресурсов под влиянием антропогенного воздействия, среди которых многие воздействия оказывают необратимое влияние на океан и внутренние водоемы.

Поэтому разведение рыб и других водных животных, расширение водорослей, особенно ценных в удовлетворении пищевых потребностей человека, потребностей технических производств, становятся вопросом буквально сегодняшнего дня.

Научно-технический прогресс в развитии аквакультуры связан со следующими направлениями научных исследований: (1) созданием технических устройств для содержания и ухода за животными; (2) разработкой способов и устройств для лечения и профилактики болезней рыб и других водных организмов; (3) созданием комбикормовой промышленности для аквакультуры; (4) селекционно-генетическим улучшением объектов, созданием спектра пород и гибридов, приспособленных к новым условиям обитания и интенсивной эксплуатации.

Генетика и селекция объектов аквакультуры занимает одно из ключевых положений в общей стратегии развития этой отрасли хозяйственной деятельности человека. Для более успешного и быстрого создания пород и гибридов в аквакультуре необходимо использовать современные усовершенствованные методы селекции, опирающиеся на прочную генетическую основу. Селекция — это процесс создания новых селекционных достижений (пород, кроссов и гибридов), отвечающих требованиям интенсивной эксплуатации и получения максимальной продуктивности с единицы площади или на единицу финансовых затрат. Культурные породы, кроссы или гибриды создаются путем длительного целенаправленного отбора в ряду поколений. Основные методы селекции — скрещивание и отбор по отдельному взятому признаку или комплексу признаков, заданных селекционной программой. Итог селекции

выражается в генетическом прогрессе и сопровождается изменением генетической структуры стада или популяции. Теоретической предпосылкой селекции и залогом ее успеха является современная генетическая наука.

Основной задачей прикладной генетики рыб и других объектов аквакультуры как видов, находящихся на начальных этапах одомашнивания и создания культурных пород рыб, является определение направлений и методов селекции. Выбор направлений селекции — задача не только генетическая, но и экономическая проблема. Определение методов селекции в противоположность этому — задача сугубо генетическая. Необходимо установить систему скрещиваний, наиболее полно вскрывающих генетические потенции объектов селекции, определить сами способы селекции с учетом конечной цели, заданной селекционной программой. Изменчивость количественных признаков, находящихся под контролем большого числа генов, обусловлена как влиянием генетических факторов, так и средовых факторов, их взаимодействием. Доля влияния генотипа в общей изменчивости количественных признаков определяют посредством постановки специальных скрещиваний и адекватной математической обработки результатов экспериментов. В зависимости от доли влияния генотипа на тот или иной признак выбирает соответствующие способы селекции.

Созданные в ходе селекции культурные породы или гибриды после апробации передаются в производство, где с ними необходимо продолжать племенную работу.

Племенная работа — это совокупность технологических мероприятий и организационной работы, направленных на максимальное выявление генетических потенций объектов аквакультуры, созданных в ходе предшествующей селекции. Племенная работа проводится на специализированных предприятиях — репродукторах, воспроизводственных комплексах. Основной метод племенной работы — корректирующий отбор, т.е. выбраковка всех особей, не отвечающим требованиям стандарта на породу, кросс или гибридную форму. Племенная работа в аквакультуре, и, в частности, в рыбоводстве должна рассматриваться как звено в технологической цепи производства рыбной продукции. Нормы отбора, выращивания и эксплуатации, разработанные применительно к каждому селекционному достижению, являются основными технологическими параметрами племенной работы.

СЕЛЕКЦИЯ КАРПА НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КРАСНУХЕ

Краснуха является сложным вирусным симбиотическим комплексом, приводящим к большим потерям товарной продукции в прудовых хозяйствах многих Европейских стран, в частности Польши, Болгарии, Германии, Румынии, Венгрии.

На территории бывшего СССР от краснухи особенно страдает рыбоводные хозяйства районов и областей Украины, Грузии, частично Казахстана, Азербайджана, Ростовской области, Краснодарского и Ставропольского краев. Тяжелые потери от краснухи несут прудовые хозяйства Северного Кавказа, расположенные в низовьях реки Кубани и приазовских лиманах. В нагульных прудах в разные годы болеет краснухой от 30 до 100% двухлетних карпов. Этот район Северного Кавказа является естественным очагом краснухи. При наличии стойкого очага заболевания наиболее эффективным способом снижения заболеваемости карпов краснухой следует считать переход на выращивание рыб, обладающих наследственно-повышенной устойчивостью к нему.

По этой причине были начаты планомерные работы по селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе.

I. Материал и методы исследований

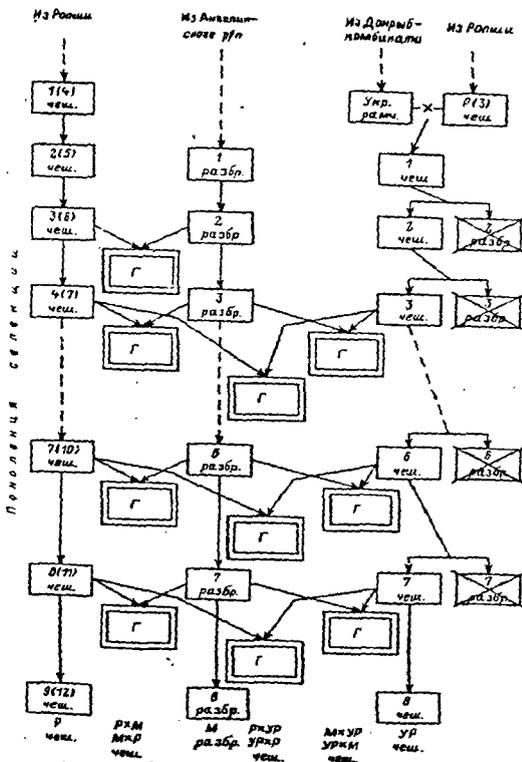
В результате тщательной предварительной оценки в качестве исходного материала были выбраны ропшинские карпы и местные зеркала карпы Ангелинского рыбхоза. С 1967 г. в качестве третьей селекционной группы были взяты гибриды от скрещивания украинских рамчатых карпов с ропшинскими карпами. Эти три группы рыб составили ядро будущей породы.

Ропшинские чешуйчатые карпы были созданы путем интенсивной селекции гибридов галицийского карпа с амурским сазаном на фоне суровой зимы и пониженной температуры в вегетационный период и предназначены для разведения в районах Северо-Запада и республики Прибалтики. Ропшинские карпы характеризуются повышенной холодостойкостью (Кирпичников, 1956, 1967, 1972).

В 1963 г. ропшинские карпы были завезены в Краснодарский край, как одна из возможных групп при проведении селекции на повышение устойчивости к краснухе. Завезенные карпы были гибридами 4-го поколения от исходного синтетического скрещивания галицийского карпа с амурским сазаном (рис. I).

В ходе селекции ропшинского карпа в Краснодарском крае от-

Рис.1. Генезология краснодарского краснухоустойчивого карпа. Обозначения на схеме: чеш. - чешуйчатые карпы, разбр. - разбросанные (зеркальные) карпы, рамч. - рамчатые украинские карпы; внутривидовые группы: Р - рогатая, М - местная ангалийская, УР - украинско-рогатая помесная; Г (РМ; МР; РхУР; УРхР; МхУР; УРхМ) - гибридные комбинации между внутривидовыми группами; 1, 2, 3 ... 9 - поколения селекции.



водки М и М были объединены в одну группу для повышения исходной гетерогенности. В процессе селекции рошинских карпов на повышение устойчивости к краснухе отстет селекционных поколений ведется вновь. Проведенный отбор на повышение устойчивости к краснухе рошинские карпы 7-го, 8-го и 9-го поколений соответствуют 10-му, 11-му и 12-му поколениям рошинских карпов от исходного скрещивания карпа с амурским сазаном.

Рошинские карпы в условиях Краснодарского края хорошо растут на 1-ом и 2-ом годах жизни, далее их рост замедляется. Карпы имеют прогонистов, вальковатое тело, характеризуются ускоренным темпом полового созревания. Рошинские карпы прошли 9 поколений отбора на повышение темпа роста и устойчивости к краснухе. Наиболее интенсивный отбор был проведен с 3-го по 7-е поколения.

Местные зеркальные карпы были взяты в 1963 г. из Апгольевского рыбхоза с учетом стихийного отбора на устойчивость к краснухе, которому они несомненно подвергались в естественном очаге краснухи. Более раннее их происхождение неизвестно. Следует полагать, что это смешанная группа с примесью наследственности украинских карпов и кубанских сазанов. Местные зеркальные карпы прошли 7 поколений интенсивного отбора по темпу роста и, в основном, на повышение устойчивости к краснухе в первых трех поколениях из-за очень высокой восприимчивости местных карпов к краснухе. За время селекционной работы значительно улучшился рост карпов, хотя количественные показатели эффективности по росту установить оказалось трудно. Местные зеркальные карпы имеют более высокие экстерьерные показатели, чем рошинские карпы. Они отличаются хорошей выживаемостью, устойчивостью к краснухе, дают лучшие показатели при заводском способе воспроизводства.

Украинско-рошинские карпы были получены в 1966 г. путем скрещивания самок украинской ромчатой породы с самцами рошинских карпов. Скрещивания выполняли в Дольрибкомбинате, куда были привезены из ЦЭС "Роша" молодь рошинских карпов 3-го поколения селекции от исходного скрещивания галциевского карпа с амурским сазаном. Гибриды 1-го поколения от скрещивания украинских карпов с рошинскими карпами обладали рядом ценных рыбохозяйственных качеств. Особенно они отличались бурным ростом на 1-ом году жизни (репродуктивность по карпу доходила в отдельные годы до 32 п/кг), гетерозис сокращался на 2-ом году жизни. Однако, украинско-рошинские гибриды 1-го поколения на обмариушки показали высокой устойчивости к краснухе.

Исходные родительские формы данной группы очень далеки друг от друга по происхождению, направлениям селекции и сильно различаются по важнейшим рыбохозяйственным показателям. Украинско-ропшинские карпы, как исходная форма для селекции на устойчивость к краснухе, отличаются повышенной гетерогенностью. Они обладают выраженным карповым экстерьером. Украинско-ропшинские карпы прошли 7 поколений интенсивного отбора на повышение темпа роста и устойчивости к краснухе. Эти карпы отличаются повышенной жизнеспособностью, устойчивостью к краснухе.

Основной метод селекции краснодарского краснухостойчивого карпа - массовый отбор по темпу роста и повышенной устойчивости к краснухе.

Отбор по темпу роста проводили на мальках, сеголетках и годовиках и лишь в отдельных случаях на двухлетках. В качестве основных показателей интенсивности селекции были выбраны: коэффициент напряженности отбора (V , %); коэффициент интенсивности отбора (i):

$$V = \frac{n}{N} \cdot 100, \text{ где: (I)}$$

N - количество рыб до отбора,
 n - количество рыб после отбора;

$$i = \frac{S}{G}, \text{ где: (II)}$$

S - селекционный дифференциал (различие по средней массе тела между отобранными рыбами и исходной группы),
 G - среднее квадратическое отклонение показателей массы тела.

Отбор на повышение устойчивости к краснухе проводили на 2-ой и 3-ей годах жизни рыб. Основным показателем при проведении селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе был коэффициент напряженности отбора (V , %, (I)).

Отбор проводили на фоне естественных вспышек краснухи и спровоцированных эпизоотий краснухи в прудах опытного участка Ангелинского рыбхоза. В отдельные годы (1971-1976 гг.) применяли инъекции суспензий патологического материала от рыб больных краснухой.

На опытном участке прудов Ангелинского рыбхоза на протяжении всего времени селекции на применяли профилактические мероприятия против краснухи карпов с целью создания провокационного фона.

В работе применяли общепринятые нормы по племенной работе с карпами для условий 6-ой зоны рыбководства.

Селекцию проводили при выращивании карпа в монокультуре, производственную проверку и внедрение — в условиях полкультуры для 6-ой зоны рыбводства.

Другие методы, использованные в ходе селекции, описаны в разделах по мере изложения материала.

Селекцию карпа на повышение устойчивости к краснухе проводили на изолированном участке опытных прудов Ангелинского рыбхоза. Учетная площадь 3,6 га имеет 10 прудов (по назначению зимовальных) площадью от 0,65 до 0,15 га, он изолирован от системы водоподдачи и водосбора прудов Ангелинского рыбхоза, что позволило поддерживать селекционный фон по устойчивости краснухе на протяжении всего периода работ. Работы на Ангелинском рыбхозе проводили с 1963 г. по настоящее время.

Репродукцию внутрипородных групп для промышленного использования проводили по заданию ИКНТ СССР 0.40.01.07.01.Н7. на базе Кубанского зонального рыбситомника. Кубанский зональный рыбситомник имеет специализированный участок площадью 36 га, который включает 4 карстовых пруда, 8 летнеремонтных прудов, 2 взрослых пруда, 8 зимовальных и 8 карантинных прудов. Непосредственно к селекционно-племенному участку принаикает 8 карантинных прудов самого питомника. Проектная мощность селекционно-племенного участка 500 гнезд производителей карпа.

Работы на Кубанском зональном рыбситомнике были начаты в 1980 г. и продолжаются до настоящего времени.

Биопробу в 1986 г. и 1988 г. проводили в аквариальной Крестодарского филиала НИИМРХ. Аквариумы были оборудованы проточной системой водоподдачи, микрокомпрессорами для аэрации воды, терморегуляцией. В качестве возбудителя инфекционного начала были использованы *Rabdocivirus carpio* штамм МЗ-9 в культуре *Aeromonas hydrophila* var. *hydrophila* (*A. sobria*) штамм 77-18 из коллекции НИИМРХ. Температура воды в аквариумах с вирусным заражением составляла 14-15°C, в аквариумах с бактериальным заражением — 19-20°C.

Заражение отселекционированных и контрольных рыб осуществляли контактным способом. Донорам вводили внутривенно или внутримышечно суспензии культуры бактерий или вируса, а после развития клинической формы краснухи к ним подсаживали испытуемых рыб. Опыты проводили в трех- или четырехкратной повторности.

Обор, транспортировку, хранение и обработку проб методами диоксидазифоразе проводили по стандартным методикам (Самеников, Мажкина, 1976). Использовали 8-процентный гель по Девису, трио-

глициновый буфер и камеру конструкции МГУ (Труваллер, Нефедов, 1974). Полученные параллельные пластины геля окрашивали на общий белок амидочерным IOB или кумасси-блэу, на астеразы прочным красным TR или синим ER в присутствии альфанафтилалетата. Пользовались общепринятой системой обозначений фракций (Московля и др., 1973; Шербасюк, 1973; Щеглова, Иласов, 1973).

2. Результаты селекции

Внутрипородные группы карповодарского краснухостойчивого карпа прошли от 7 до 9 поколений интенсивной селекции на повышение устойчивости к краснухе. Методический отбор по массе тела в ряду последовательных поколений был направлен на поддержание темпа роста на исходном уровне, предотвращения снижения его в результате возможной инбредной депрессии и интенсивной селекции на устойчивость к краснухе.

Отбор по экстерьерным признакам и другим хозяйственно-важным показателям (например: плодовитость, астерьер) носил корректирующий характер и его проводили среди ремонта старших возрастных групп и производителей. Внутрипородные группы различаются по своему происхождению и, следовательно, генетическим потенциям. Реализацию селекционной программы целесообразно рассмотреть по основным признакам (темп роста и устойчивость к краснухе).

Отбор по росту проводили при облове мальковых, выростных и эжмовальных прудов. Среди рыб старших возрастных групп селекции по темпу роста не проводили.

Усредненные по поколениям параметры отбора представлены в табл. I.

Среди рошинских карпов селекции начата с 4-го поколения. Наиболее интенсивным и напряженным был отбор в 4-м и 5-м поколениях. В последующих поколениях интенсивность и напряженность отбора были умеренными и лишь в последних поколениях жесткость отбора удалось повысить вновь.

Среди двух других групп отбор по росту проводили на протяжении 6-ти поколений, начиная со 2-го. Отбор по росту среди этих групп был более напряженным и интенсивным, чем среди рошинских карпов.

Отбор на повышение устойчивости к краснухе проводили среди украинско-рошинских карпов и местных зеркальных карпов, начиная с I-го поколения. Наиболее напряженный отбор был в первых четырех поколениях ($V < 20\%$, а в отдельных поколениях $V < 10\%$). На первых

Таблица I

Напряженность и интенсивность отбора по темпу роста
в ряду последовательных поколений краснодарского
краскухостойчивого карпа

Поколение селекции	Число гене- раций	Параметры отбора	
		V , %	i , г
А. Рощинские чешуйчатые карпы (рошин- ский краскухостойчивый карп)			
3-б	1	100,0	-
4-б	2	17,5	0,99
5-б	3	36,9	1,50
6-б	4	39,8	0,30
7-б	4	50,3	0,41
8-б	3	8,4	1,51
9-б	2	15,7	1,30
Среднее		38,4	1,00
Б. Украинско-рошинские чешуйчатые карпы (чешуйчатый краскухостойчивый карп)			
2-б	2	20,0	1,09
3-б	2	15,5	1,50
4-б	2	30,6	1,40
5-б	1	40,5	1,92
6-б	2	39,2	0,75
7-б	2	24,3	0,63
8-б	2	45,4	0,38
Среднее		28,4	1,09
В. Местные зеркальные карпы (зеркальный краскухостойчивый карп)			
1-б	2	20,0	0,63
2-б	2	11,4	1,30
3-б	2	26,5	0,90
4-б	2	24,2	1,62
5-б	2	27,0	1,62
6-б	2	14,5	0,95
7-б	2	65,1	0,51
Среднее		20,6	1,10

этапах работы отбор проводили на фоне естественных вспышек краснухи, типичных для условий Краснодарского края. Затем применяли контактный способ заражения — подсажку в пруды рыб больных краснухой, взятых из неблагополучных хозяйств (Английский рыбхоз, Ахтарский рыбокомбинат). В отдельные годы (3-е поколение) для усиления напряженности отбора применяли ивещия патологического материала от больных остро и хронической формой краснухи рыб.

Среди ропшинских карпов отбор на повышение устойчивости к краснухе начали со 2-го поколения. Отбор среди ропшинских карпов был более напряженным и длительным, чем среди обеих других внутрипородных групп. Практически со 2-го по 6-е поколения $V < 20\%$, а в 4-ой, 5-ой и 6-ой поколениях $V < 10\%$.

Усредненные показатели напряженности отбора на повышение устойчивости к краснухе среди трех внутрипородных групп краснухоустойчивого карпа приведены в табл.2. В одних поколениях, а именно, в 6-ой селекционной поколении украинско-ропшинских карпов, провести не удалось из-за отсутствия больных рыб в данной группе.

Оценку эффективности селекции в рыбоводстве уделяется мало внимания.

Несмотря на большое количество селекционных программ, реализуемых в разных странах и с разными видами рыб (Курпичников, 1979, 1987), в практике известно несколько случаев достоверного улучшения рыбохозяйственных признаков в результате селекции. К таким случаям можно отнести работы по селекции ручьевого гольца и озерной форели на устойчивость к фурункулезу (Ehlinger, 1964, 1977), ропшинского карпа на холодо- и зимостойкость (Курпичников, 1967, 1987), парского карпа — на повышенную плодовитость (Боброва и др., 1989), карпа "Думбрава-Сиблу" — на жизнеспособность (Rejoga, 1972, 1977), карпа — на повышенную устойчивость к НИИ (Тарасевич, 1993) и, наконец, форали Дональдсона — на ускоренный рост, повышенную плодовитость (Donaldson, Olson, 1955; Neal, 1976) и устойчивость к заболеваниям (Ильин, Ежменко, Осипова, 1992).

Еще меньше известно случаев, когда несмотря на проведенный отбор, ответ на селекцию мал или его нет совсем.

В работе по селекции краснухоустойчивого карпа оценке эффективности проведенного отбора уделяли большое внимание. В первую очередь оценивали эффективность отбора по устойчивости к краснухе. Применяли два способа оценки: (1) сравнение отобранных рыб с контрольными карпами, неподвергавшимися целенаправленному отбору; (2) сравнение отобранных рыб в ряду последовательных поколений

Таблица 2

Напряженность отбора на повышение устойчивости к краснухе среди внутривидовых групп в ряду последовательных поколений

Поколение селекции	Внутривидовые группы карпа					
	рошинский карп		Украинско-рошинский карп		местный зеркальный карп	
	число генераций	%, %	число генераций	%, %	число генераций	%, %
1-е	-	-	1	17,1	1	34,9
2-е	2	21,0	2	17,8	2	11,6
3-е	2	12,4	3	12,9	3	7,0
4-е	2	9,1	4	18,3	3	15,4
5-е	3	7,2	2	30,6	3	41,9
6-е	2	8,3	1	100,0	1	57,0
7-е	3	40,3	2	30,8	2	21,8
8-е	1	50,0	1	48,5	1	41,3
9-е	2	46,5	-	-	-	-
Средние		28,1		34,5		28,9

(Ильсов, 1983; Ильсов, Кирпичников, Шарт, 1983; Кирпичников, Ильсов, Ганченко, Шарт, 1987; Ilyassov, 1986, 1987; Kirpitschnikov, Ilyassov, Schart, 1987; Kirpitschnikov, Ilyassov, Schart et al., 1993).

В 1973, 1976 и 1978 гг. провели сравнение рошинских карпов, отселекционированных в течение 4-х, 5-ти и 6-ти поколений отбора, соответственно, с контрольными рошинскими карпами. Контрольных карпов для опытов по оценке эффективности селекции завозили из ЦЭС "Роша" Ленинградской области. Результаты совместного выращивания отселекционированных рыб и контрольных рыб на 1-ом и 2-ом годах жизни позволили установить, что отбор на повышение устойчивости к краснухе сопровождается положительным эффектом, но величина его незначительная. Так, преимущество отселекционированных карпов 4-го поколения составило по выживаемости 4,5%, по числу больных рыб - 3,7%, карпов 5-го поколения - по выживаемости 4,3%, по числу больных рыб - 14,7%. Карпы 6-го поколения не обнаружили преимущества перед контрольными рыбами (табл.3) по выживаемости, по числу больных рыб преимущество было минимальным - 3,9%.

Таблица 3

Оценка эффективности селекции рожьских карпов по скорости роста и устойчивости к краснухе

Группа рыб	Посадка		Ослож		
	количество рыб, шт	средняя масса, г	выживаемость, %	больших рыб, %	средняя масса, г
Контроль	464	59,1	76,6 \pm 1,96	24,7 \pm 2,28	616 \pm 15
P-4	520	58,2	81,1 \pm 1,76	16,0 \pm 1,76	588 \pm 19
Контроль	73	15,9	67,1 \pm 5,58	45,8 \pm 7,04	613 \pm 18
P-5	553	45,4	71,4 \pm 1,94	31,4 \pm 2,31	661 \pm 21
Контроль	338	57,1	91,2 \pm 1,42	15,2 \pm 1,88	668 \pm 19
P-6	601	67,3	88,1 \pm 1,32	11,3 \pm 1,37	668 \pm 27
P-6	345	44,2	86,3 \pm 3,0	17,0 \pm 3,74	651 \pm 34
P-7	349	58,6	90,0 \pm 3,4	9,0 \pm 2,83	756 \pm 28
P-8	623	57,4	87,1 \pm 3,1	7,3 \pm 2,12	673 \pm 9,8

Различий по росту между отобранными рыбами и контрольными карпами с достоверностью установить не удалось.

В 1963-1965 гг. были вновь проведены опыты по оценке эффективности селекции рожьских карпов, но путем сравнения в ряду последовательных поколений. Сравнению подлежали отселекционированные карпы 6-го, 7-го и 8-го поколений. Работы проводили на I-ом, 2-ом и 3-м годах жизни при участии комиссии Краснодарского край-агропрома. Заболевание рожьских карпов краснухой было отмечено комиссией только на третьем году жизни. Интенсивность заболевания оказалась незначительной. Различия по устойчивости к краснухе были, однако величина различий оказалась небольшой и сравнимой с результатами предыдущих лет. Статистически достоверные различия установлены между 6-м и 8-м поколениями величиной 8-10%, следовательно, за одно поколение эффект отбора составляет 4-5% (табл.3).

Достоверных различий по росту между карпами сравнимых поколений не установлено ни на I-ом, ни на последующих годах жизни.

Таким образом, рожьские карпы положительного отвечают на отбор по признаку повышенной устойчивости к краснухе. Однако, эффективность селекции невысокая, за одно поколение она не превышает 4-5%.

По-видимому, для рожьского карпа характерна невысокая локальная гетерозиготность по данному признаку и осязаемой селекционной

следят по устойчивости процесса в период поколений отбора, а в последующих поколениях только поддерживается достигнутый уровень, несмотря на достаточно жесткий отбор на повышенную резистентности к краснухе.

Специю эффективности селекции украинско-рошинских карпов проводили путем сравнения в ряду поколений. В 1976 г. сравнили 2-е, 3-е и 4-е поколения, в 1978-1980 гг. 2-е, 3-е, 4-е и 5-е. Уже в опытах 1976 г. было обнаружено преимущество карпов 4-го поколения по сравнению с карпами 2-го и 3-го поколений. Опыты 1978-1980 гг. были более убедительными.

Карпы 3-го, 4-го и 5-го поколения обнаружили явное преимущество по устойчивости к краснухе по сравнению с неселекционированными контролем и карпами 2-го селекционного поколения. В ряду поколений 2-е, 3-е, 4-е, 5-е хорошо выражена тенденция к возрастанию устойчивости по мере селекции. Эффективность селекции за одно поколение составляет 10-12% (табл.4).

Таблица 4

Специю эффективности селекции украинско-рошинских карпов по скорости роста и устойчивости к краснухе

Группы рыб	Гибель рыб, %	Количество взрослых, %	Средняя масса, г		Годовой прирост, г	
			к ± м	ср. %	г	%
Контроль	51,3±2,53	18,5±2,74	1971±84	21,0	714	100
УР-2	48,9±2,74	14,6±2,66	1703±74	17,8	675	94,5
УР-3	16,6±2,34	23,7±2,93	1889±55	18,0	658	92,1
УР-4	16,5±2,07	45,8±2,78	1411±37	14,0	585	81,9
УР-5	10,7±1,17	62,8±1,67	1480±24	11,6	579	81,1

В опытах 1978-1980 гг. опыт предпринята попытка оценить эффективность отбора по весу у двухлеток карпа. Результаты показали, что селекционированные карпы не обнаружили тенденции ускорения роста по мере селекции, хотя несомненно влияние последочной массы на конечный результат (табл.4), которая затрудняет выделение эффекта отбора в чистом виде.

Таким образом, в ходе комплексной специю доказана эффективность отбора украинско-рошинских карпов на повышение устойчивости к краснухе. Эффект селекции составляет 10-12% за одно поколение и носит эволюционный характер. Разница по устойчивости между 5-м и 2-м поколениями составляет по потерям рыб с момента заболе-

вания 36,2%, по числу здоровых рыб — 48%. Однако, заметного увеличения скорости роста рыб по мере селекции не отмечено. Более того, при введении поправочного коэффициента на разницу в посадочной массе имеет место тенденция к снижению роста рыб в ряду последовательных поколений, медленно, но неуклонно падает изменчивость по массе тела.

Оценку эффективности селекции местных зеркальных карпов проводили одновременно с украинско-роштинскими карпами, но в других прудах. Сравнивали карпов 4-го и 5-го поколений с контрольными (чешуйчатыми) карпами и промышленными гибридами от скрещивания местных зеркальных карпов с украинско-роштинскими карпами.

В пруду, где выращивали испытываемые группы рыб, краснуха протекала более интенсивно, чем в опытах с украинско-роштинскими карпами. Суточная гибель составила 45,7%, против 13,3% в опытах с украинско-роштинскими карпами. Максимальная восприимчивость к краснухе была обнаружена среди местных зеркальных карпов 4-го поколения, за ними по восприимчивости следуют контрольные чешуйчатые карпы. Повышенная выживаемость и устойчивость к краснухе была установлена для местных зеркальных карпов 5-го поколения и особенно высокая устойчивость была свойственна промышленным гибридам (табл. 5).

Таким образом, было установлено, что местные зеркальные карпы положительно отвечают на отбор по устойчивости. Карпы 5-го поколения превосходили карпов 4-го поколения по выживаемости на 34%, по числу здоровых рыб на 6,1%.

Эти различия, особенно по выживаемости, свидетельствуют об очень высокой эффективности отбора среди местных зеркальных карпов, но общий уровень резистентности достигнутый к 5-му поколению еще не достаточек. Преимущество карпов 5-го поколения по сравнению с контролем по выживаемости составило 10%. Оценивая результативность селекции в этой группе необходимо иметь в виду намного более высокую восприимчивость к краснухе зеркальных карпов вообще по сравнению с чешуйчатыми карпами и, тем не менее, в результате отбора удалось значительно повысить уровень резистентности местных зеркальных карпов. Второе свойство отселекционированных групп карпа, отмеченное комиссией в ходе работ, это передача по наследству признака устойчивости к краснухе. Промышленные гибриды, полученные от скрещивания самок местных зеркальных карпов с самцами украинско-роштинских карпов, обнаружили преимущество по устойчивости по сравнению с контролем на 27%, зер-

Таблица 5

Оценка эффективности селекции зеркальных карпов по скорости роста и на повышение устойчивости к краснухе

Группы рыб	Губель рыб, %	Количество здоровых, %	Средняя масса траплеттов, г.		Годовой прирост массы тела	
			$\bar{x} \pm m$	Ст. г.	г.	%
Контроль	53,1 \pm 3,53	23,4 \pm 2,86	1562 \pm 65	22,1	485	100
М-4	76,6 \pm 3,02	10,1 \pm 2,13	1454 \pm 51	15,5	464	96,0
М-5	42,9 \pm 2,47	16,2 \pm 1,84	1703 \pm 30	15,4	528	109,0
МхРР	28,3 \pm 3,11	40,4 \pm 3,47	1668 \pm 95	19,8	453	95,5

кальными карпами 5-го поколения - 16,6%.

Результаты опытов показали, что местные зеркальные карпы положительно отвечают на отбор по весу (табл.5). Карпы 5-го поколения превосходят по массе контрольных рыб на 9%, карпов 4-го поколения на 13%.

Косвенным, на наш взгляд, но достаточно убедительным доказательством эффективности отбора по массе среди местных зеркальных карпов служат многолетние наблюдения за проявлением эффекта гетерозиса при скрещивании зеркальных карпов (М) с рогатскими карпами (Р). Гибридная комбинация (МхР) при сравнительном испытании исходных селекционных групп карпа на начальных этапах селекции обнаруживала значительный гетерозис по росту. Для гибридов МхР гетерозис составлял на первом году выращивания 50%, на втором - 25% (Киргичянск, Бабушкин и др., 1967).

Однако по мере осуществления отбора по массе среди зеркальных карпов эффект гетерозиса у гибридной группы постепенно снижается. Можно предположить, что селекционированные карпы лучше растут. В период с 1965 по 1980 гг., когда велся тщательное наблюдение за гибридами, получено четыре селекционных поколения. За это время гетерозис снизился с 50% до 20% на первом году жизни, с 20% до 8% на втором году жизни.

Данные однозначно говорят об эффективности проведенной селекции по массе тела и, как следствие, снижении проявления гибридной силы (табл.6,7).

Таким образом, работа по оценке эффективности селекции (с 1973 по 1985 гг.) показала, что отбор по темпу роста и на повышение устойчивости к краснухе среди внутривидовых групп сопровождается неоднозначным ответом (рис.2). Рогатские карпы поло-

Таблица 6

Гетерозисный эффект по росту на I-ом году жизни у гибридов от скрещивания местных зерновых карпов с ропшинскими карпами

Годы	Группы рпо	Посадка		Облов			Гетеро- зис. %
		шт	г	шт	г	прирост, %	
1965 ^{x)}	M-I	15300	0,002	5540	2,29	63,8 \pm 0,39	52,4
	MxP	14760	0,002	3852	3,49	73,8 \pm 0,36	
1969	M-2	1500	2,4	909	14,0	39,4 \pm 1,26	47,5
	MxP	1500	2,6	970	20,8	35,7 \pm 1,24	
1971	M-2	2325	3,3	1569	42,3	32,5 \pm 0,97	37,8
	MxP	1000	4,0	756	53,3	20,4 \pm 1,28	
1972 ^{xx)}	M-3	2670	4,5	2403	50,3	10,0 \pm 0,57	19,2
	MxP	350	8,3	329	69,0	6,0 \pm 1,27	
1976	M-4	850	7,4	639	52,7	25,7 \pm 1,49	14,4
	MxP	656	7,9	443	60,3	32,5 \pm 1,83	
1978	M-4	122	1,7	95	28,2	22,1 \pm 3,75	8,5
	MxP	202	1,3	150	30,6	25,5 \pm 3,06	
1980	M-5	800	2,8	582	47,3	25,5 \pm 1,56	21,6
	MxP	600	2,6	602	57,5	24,8 \pm 1,53	

Примечание: x) В 1965 г. преимущественно гибриды, выращенные у мальков, оскрещивались до осени: средние масса сеgetков M-I составила 74 г, гибридов MxP - 115 г, гетерозис - 52,7%.

xx) В опытах 1972 г. проводилась корректировка конечной массы с учетом различий по массе тела при посадке, поправочный коэффициент =2.

кительно отвечают на отбор по устойчивости к краснухе, но величина эффекта не превышает 4-5%, тогда как положительного сдвига по темпу роста не получено. Можно только отметить, что темп роста ропшинских карпов удавалось поддерживать на исходном уровне. Наблюдимый эффект повышения устойчивости к краснухе недостаточен для достижения производственных целей. Украинско-ропшинские карпы также положительно отвечают на отбор по устойчивости к краснухе. Эффект селекции очень высокий и составляет 10-12% за поколение. К 5-му поколению суммарный эффект селекции превышает 30% и достаточен для использования этой внутривидовой группы в производстве. В ходе селекции украинско-ропшинских карпов, несмотря на методичес-

Таблица 7

Гетерозисный эффект по росту на 2-ом году жизни у гибридов
от скрещивания местных зеркальных карпов с россинскими карпами

Годы	Группы рбс	Посадка		Отбор			Гетерозис, %
		шт	г	шт	г	Индикация, %	
1965	M-1	2177	65	1543	501	19,1 \pm 0,97	14,0
	MxP	2231	66	1796	571	22,9 \pm 0,87	
1967	M-1	747	58	544	322	27,2 \pm 1,62	27,0
	PxM	1005	65	591	409	41,2 \pm 1,55	
1970 ^{x)}	M-2	339	16	308	440	14,2 \pm 1,84	25,0
	MxP	315	22	294	560	6,7 \pm 1,41	
1971	M-2	556	51	60	837	89,4 \pm 1,30	7,5
	MxP	401	57	120	932	70,1 \pm 2,23	
1971 ^{x)}	M-2	2050	42	1422	339	30,6 \pm 1,01	4,4
	MxP	1000	60	705	448	29,4 \pm 1,44	
1973 ^{x)}	M-3	425	49	254	560	40,3 \pm 2,36	9,4
	MxP	98	71	42	783	57,1 \pm 4,99	
1977	M-4	500	63	182	1011	53,5 \pm 2,15	2,3
	MxP	300	61,5	63	1035	79,0 \pm 2,35	
1981	M-5	675	49,5	562	433	16,2 \pm 1,44	12,0
	MxP	150	52	125	485	16,0 \pm 2,99	
1981	M-5	525	51	324	565	17,0 \pm 1,64	4,2
	MxP	150	53	129	589	14,0 \pm 2,80	

Примечание: ^{x)} В опытах 1970, 1971, 1973 гг. проводилась корректура массы лоточной массы с учетом различий по массе тела при посадке, поправочный коэффициент =5 (Курячкинов, и др., 1965).

Этот отбор в ряду поведеный по темпу роста, их рост замедляется. Местные зеркальные карпы положительно реагируют на отбор по обьему потребления, но эффект селекцион на изменение урожайности и заболелание является больше, чем по скорости роста.

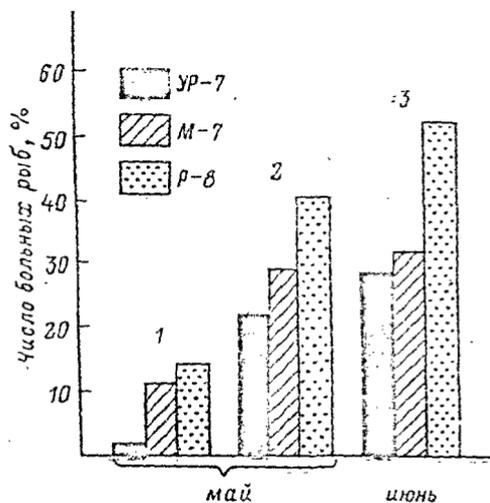


Рис.2. Уролевь заболевания годовиков карпа в разных внутрипородных группах. UR-7, M-7, P-8 - селекционные группы (см.рис.1). 1 - число рыб (в %) с сильной степенью поражения, 2 и 3 - общее количество больных рыб (в %).
Английский рибхоз, 1989 г.

БИОПРОБА

Селекцию внутривидовых групп краснухоустойчивого карпа проводили на фоне естественных эпизоотий или спроводированных вспышек заболевания краснухой. В работе не применяли инъекцию возбудителей заболевания в чистом виде (в виде культур). Спекну эффективности селекции проводили на естественном фоне. Однако, для установления специфичности повышенной резистентности отселекционированных карпов, дальнейшего совершенствования методов селекции рыб на устойчивость к заболеваниям имеет значение постановка биопробы с чистыми культурами возбудителей краснухи.

Биопроба была выполнена в 1986 и 1988 гг. Двухлетние эксперименты дали одинаковый результат. Отселекционированный материал (промышленные гибриды от скрещивания самок местных зеркальных карпов с самками украинско-ропшинских карпов) обнаружили явное преимущество по сравнению с контрольными рыбами как при вирусном, так и при бактериальном контактном заражении.

Преимущество отселекционированного материала при вирусном заражении в 1986 и 1988 гг. составило 58,7 и 65,0%, соответственно (табл.8). Отселекционированные карпы более восприимчивы к бактериальной инфекции, чем к вирусной. Преимущество отселекционированных рыб при бактериальном заражении составило в 1986 г. и 1988 г. 30,0 и 40,0%, соответственно (Кирпичников, Илясов, Шарт, 1988; Илясов и др., 1989).

Результаты биопроб в 1986 и 1988 гг. показали, что селекция сопровождается положительным эффектом. Отселекционированные карпы обнаружили преимущество по выживаемости в условиях контактного вирусного и бактериального заражения. Преимущество это значительно выше при вирусном заражении (рис.3,4).

Таблица 8
Результаты постановки биопробы в 1986 и 1988 гг.

Вариант опыта	Годы	Гибель рыб, %	
		заражение вирусом, штамм М2-9	заражение бактериями, штамм 77-18
Контроль	1986	76,7±14,4	97,6±2,33
	1988	72,5±7,06	92,5±4,16
Опыт (краснухоустойчивый карп)	1986	18,0±6,4	67,8±6,03
	1988	7,5±4,16	52,5±7,90

Краснукоустойчивые карпи имели менее выраженную клинику заболевания. Для оценки группового влияния на восприимчивость к заражению вирусом проведен одnofакторный дисперсионный анализ процента гибели рыб, преобразованного в величины "Фд":
 $(\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p})$.

Показано статистически достоверное влияние происхождения группы (табл.9) при контактном заражении вирусом М2-9 ($P < 0,01$).

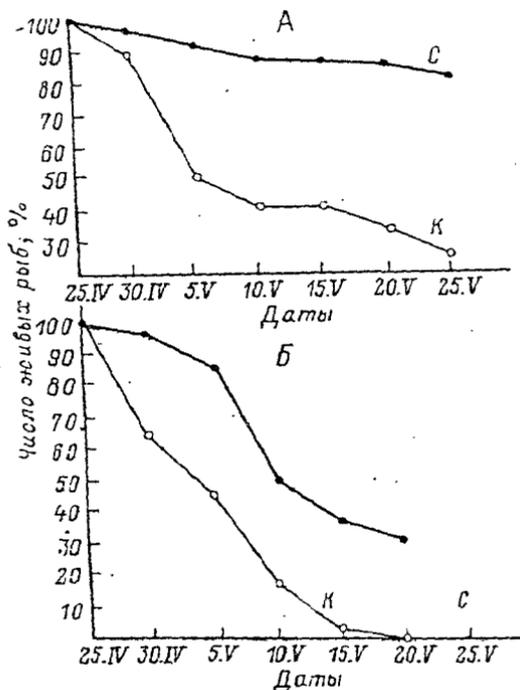


Рис.3. Динамика гибели рыб в аквариумах после заражения. Опыт 1986 г. А - заражение вирусом, Б - бактериальное заражение. С - отселекционированный материал, К - контрольные рыбы из Спихинского рыбхоза, завезенные личинками в 1985 г. на опытный участок Ангелинского рыбхоза.

Доля влияния группы оказалась очень высокой и составила 0,87. Это означает, что основная доля изменчивости по резистентности обусловлена происхождением группы, т.е. за этим стоит генетический компонент.

Для оценки группового влияния на восприимчивость и заражение вирусом или бактериями проводили двухфакторный дисперсионный анализ процента гибели рыб, преобразованного в величину "фи". И в данном случае отчетливо показано статистически достоверное

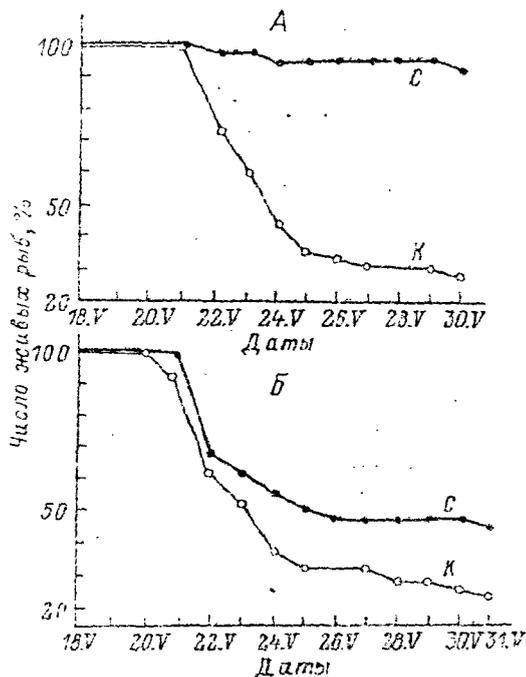


Рис. 4. Динамика гибели рыб в аквариумах после заражения. Опыт 1988 г. А - заражение вирусом, Б - бактериальное заражение. С - отселекционированный материал (гибриды МхУП, УРМ), К - контрольные рыбки из Амурского рыбхоза.

Таблица 9
Однофакторный дисперсионный анализ результатов биопробы
при контактном заражении карпа вирусом (1986 г.)

Изменчивость	SS	df	mS	F	F_{01}	σ^2	p^{in}
Общая	6097,6	5				1873,8	1,00
Межгрупповая	5145,1	1	5145,1	21,6	21,2	1635,7	0,87
Остаточная	952,5	4	238,1			238,1	0,13

Примечание: SS - сумма квадратов; df - число степеней свободы;
mS - средний квадрат, F - фактическое значение
критерия Фишера; F_{01} - стандартное значение крите-
рия Фишера; σ^2 - дисперсия; p^{in} - доля влияния.

Таблица 10
Двухфакторный дисперсионный анализ результатов биопробы
при контактном заражении карпа вирусом и бактериями (1988г.)

Изменчивость	SS	df	mS	F	F_{01}	σ^2	p^{in}
Общая	22,74	15				1,84	1,00
Межгрупповая	9,06	1	9,06	11,2	4,74	1,03	0,56
Возбудитель	3,63	1	3,63	4,5		0,00	0,00
Взаимодействие	0,35	1	0,35	0,4		0,00	0,00
Остаточная	9,70	12	0,81			0,81	0,44

Примечание: обозначения см.табл.9.

влияние происхождения группы (табл.10) при контактном заражении
вирусом М2-9 и бактериями штамма 77-18 ($p < 0,01$).

Доля влияния группы составила 0,56 - это ниже, чем в опытах
1986 года, но тогда очень высокое значение.

Результаты биопробы в 1986 году были подтверждены полевыми
исследованиями сравнительной восприимчивости к краснухе отселек-
ционированных рыб и контрольного карпа в опытных прудах Ангелин-
ского рыбхоза и производственных прудах Актарского рыбокомбината.
Необходимо отметить, что в Ангелинском рыбхозе контрольный карп и
отселекционированный материал был тот же, что и в биопробе, тогда

как в Ахтерском рыбокомбинате контрольный карп был получен из разных хозяйств края. Преимущество отселекционированных карпов в Ангелинском рыбхозе составило 78%, в Ахтерском рыбокомбинате — от 15 до 30% (табл. IIA, IС).

Степифакторный дисперсионный анализ балла поражения карпов краснухой в прудах опытного участка Ангелинского рыбхоза показал преобладавшее значение группы в интенсивности заболевания. Доля влияния группы составила 0,65 (табл. IIB).

Полученные результаты биопробы и полевых сравнительных испытаний не оставляют сомнения в наличии генетического компонента в резистентности к краснухе отселекционированных карпов (Ильцов, Симонов, Вихрен и др., 1989).

Таким образом, результаты, полученные при постановке биопробы в 1986 и 1988 гг., и опыта отселекционированного карпа в условиях промышленных хозяйств Краснодарского края, показали, что селекция сопровождается положительным эффектом. Отселекционированные карпы обнаружили преимущество по степени поражения краснухой и выживаемости в условиях эпизоотий и контактного заражения возбудителями заболевания. Принципиальное значение имеет совпадение результатов биопробы и полевых испытаний в условиях хозяйств края. Особенно важны результаты работ в Ахтарском рыбокомбинате, который несет тяжелые хозяйственные потери от краснухи, т.к. в данном хозяйстве на факт очаговости инфекции накладывается неблагоприятное хозяйство по водосточнику. В воде, снабжающей пруды комбината, много солей тяжелых металлов, высокая степень минерализации, что усугубляет течение эпизоотий.

Таблица II

А. Степень поражения контрольных и отселекционированных карпов краснухой в опытных прудах Ангелинского рыбхоза

Степень поражения краснухой	Категория рыб					
	Контрольные карпы			Краснухоустойчивые карпы		
	шт	!	%	шт	!	%
Здоровые	9		9,9	94		87,9
+	31		34,0	10		9,4
++	9		9,9	1		0,9
+++	17		18,5	1		0,9
++++	23		27,5	1		0,9
Общая степень поражения	82		50,1±3,13	13		12,1±3,15

Б. Однофакторный дисперсионный анализ балла поражения карпов краснухой в опытных прудах Ангелинского рыбохоза

Изменчивость	SS	df	MS	F	$F_{0.1}$	σ^2	p^{in}
Общая	416,8	197				3,12	1,00
Между группами	200,7	1	200,7	182,4	6,76	2,02	0,65
Остаточная	216,1	196	1,1			1,10	0,35

В Актарском рыбохозяйстве краснухустойчивого карпа испытывали неоднократно и эти испытания подтвердили его повышенную устойчивость. Преимущество отселекционированного материала по многолетним наблюдениям составило по сравнению с контрольными рыбами 19,7% (табл.12).

Таблица 12

Интенсивность заболевания краснухой и выживаемость карпов в прудах Актарского рыбохозяйства

Годы	Категории рыб	Интенсивность заболевания, %	Выживаемость, %
1983	Контроль	68,0	нет данных
	Краснухустойчивый карп	44,0	нет данных
1984	Контроль	58,0	14,4-25,1
	Краснухустойчивый карп	48,0	19,3-37,2
1986	Контроль	30-50	28,0
	Краснухустойчивый карп	15-20	45,5
Среднее	Контроль	51,5	22,5
	Краснухустойчивый карп	31,75	35,9

Результаты, полученные при постановке биопробы, позволили более строго и объективно проанализировать итоги трудоемкой многолетней работы по селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе - опасному инфекционному заболеванию. Эти результаты подтвердили справедливость выбранной более 30 лет тому назад по инициативе проф.Киршичинова В.С. стратегии в селекции карпа.

Уровень резистентности отселекционированных карпов колеблется от 15 до 50% в зависимости от интенсивности течения эпизоотий, уровня загрязнения водоемов, соблюдения режимов эксплуатации

маточного стада, но прямое сравнение краскухостойчивого карпа с неселекционированным контролем всегда показывало преимущество первого.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ПРИ СЕЛЕКЦИИ КАРПА НА ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К КРАСКУХЕ

I. Формирование гомозиготной линии украинско-роштинских карпов

Тип чешуйчатого покрова у карпа детерминирован двумя несцепленными аутосомными генами S и N. Основные фенотипические и генетические классы известны (Кирпичников, 1967):

- чешуйчатые карпы - SS_{ca}, Ss_{ca}
- разбросанные карпы - ss_{ca}
- линейные карпы - SS_{ln}, Ss_{ln}
- голые карпы - ss_{ln}

Ген N в гомозиготном состоянии дает летальный эффект: особа генотипа ss_{ln}, SS_{NN}, Ss_{NN} жизнеспособны и погибают на ранних стадиях развития. В нашей стране рекомендованы к промышленному разведению только чешуйчатые и разбросанные (зеркальные) карпы, линейные и голые встречаются только на базах НИИ как коллекционный материал.

Английский зеркальный карп - рецессивная дигомозигота (генотип - ss_{ca}). Чешуйчатый роштинский карп гомозиготен по гену сплошного чешуйчатого покрова (генотип - SS_{ca}) (Кирпичников, 1966). Обе внутрипородные группы расселения в потомствах на чешуйчатых и зеркальных не дают. В противоположность им среди украинско-роштинских чешуйчатых карпов встречается гетерозиготные производители Ss_{ca}, которые обуславливают расселение в потомствах на чешуйчатых и зеркальных карпов. Явление это неблагоприятно из-за несоответствия данной породной группы требованиям к стадам на консолидированности породы. Кроме того, расселение нежелательно при дуплицидном разведении из-за возможного смешения родитальских линий.

Украинско-роштинские карпы происходят от скрещивания самок украинского рамчатого карпа (генотип ss_{ca}) и самцов чешуйчатого роштинского карпа (генотип SS_{ca}) третьего поколения селекции. Постановка скрещиваний осуществлена в 1966 г. Толмачевой Н.В. в Дюпробкомбинате.

Гибриды I-го поколения от скрещивания рамчатого карпа и ропшинского карпа все были гетерозиготны по гену сплошного чешуйного покрова (генотип $Ssnp$). При разведении в себе украинско-ропшинские гибриды в F_2 , F_3 и последующих поколениях закономерно давали расщепление на чешуйчатых и разбросанных карпов. В каждом поколении, начиная с F_2 , рецессивных гомозигот $ssnp$ полностью выбраковывали и на размножение отбирали карпов со сплошным чешуйным покровом. Теоретически при такой форме отбора (интенсивность отбора равна 1) падение концентрации рецессивного аллеля s идет очень быстро в течение первых поколений, но в дальнейшем оно замедляется и, наконец, почти совсем приостанавливается, т.к. в маточном стаде мало гетерозигот $Ssnp$ и вероятность встречи их между собой низкая. Анализ расщепления по чешуйному покрову в 4-х последовательных поколениях (2-е, 3-е, 4-е, 5-е) отбора показал близкое соответствие теоретически ожидаемому (Ильсов, Кирпичников, Шарт, 1983).

С целью ускорения гомозиготизации селекционного стада украинско-ропшинских карпов по гену сплошного чешуйного покрова с 3-го поколения начали проверку самок и самцов на гетерозиготность. В F_3 было проверено 43 самца и 13 самок, в F_4 - 11 самцов. Благодаря подбору гомозигот $SSnp$ в маточном стаде удалось снизить в F_5 выщепление нежелательных разбросанных карпов до 1,5%, против ожидаемых 4%. Такая доля зеркальных карпов предполагает наличие в F_5 78% гомозигот $SSnp$, против ожидаемых 66,6% при условии выбраковки гомозиготных рецессивов. Работу по выбраковке зеркальных особей продолжили и в последующих поколениях. Однако, вопреки ожиданиям количество выщепляющихся зеркальных карпов - генотип $ssnp$, в F_6 не только не уменьшилось, а наоборот, возросло в 2,3 раза против ожидаемого количества. Последнее обстоятельство заставило нас проанализировать все материалы, накопленные по селекции украинско-ропшинских гибридов (табл. I3).

В F_2 , F_3 и F_4 имеется хорошее соответствие ожидаемых и наблюдаемых частот генотипа $ssnp$. Индивидуальная проверка самок и самцов на гетерозиготность по гену сплошного чешуйного покрова, по-видимому, сказалась в F_5 , где количество зеркальных особей значительно ниже (в 2,5 раза) ожидаемых частот. В F_6 , F_7 и F_8 , однако, доля зеркальных карпов, несмотря на методический отбор против генотипа $ssnp$, значительно возросла. Фактические величины в F_6 , F_7 и F_8 в 2,3, 1,8 и 3,5 раза превышали ожидаемое количество зеркальных карпов. Доля гомозигот $SSnp$ в маточном стаде украинско-

Таблица 13

Распределение по типу чешуйного покрова в последовательных поколениях отбора против рецессивных гомозигот

Поклоление украинско-рошинских гибридов	Количество проанализированных рыб			Ожидаемое количество зеркальных рыб, %
	Всего, шт	в том числе зеркальных		
		шт	%	
F ₂	7618	1834	21,4±0,49	25,0
F ₃	6919	801	11,6±0,38	11,1
F ₄	21473	864	4,0±0,13	6,3
F ₅	17948	287	1,6±0,09	4,0
F ₆	14757	957	6,5±0,20	2,8
F ₇	12958	478	3,7±0,16	2,0
F ₈	6354	354	5,6±0,29	1,6

рошинских карпов значительно возвысилась. Так, если в F₅ количество гомозигот (SSaa) составляло 76,9%, то в F₆ - 59,9% (табл.14).

Таблица 14

Ожидаемые и фактические частоты аллелей гена сплошного чешуйного покрова и доли гомозиготных производителей в ряду поколений отбора против рецессивных гомозигот (ssaa)

Поклоление украинско-рошинских гибридов	Частоты аллелей гена S		Доли гомозигот (SSaa), %	
	ожидаемые q ^s	фактические q ^s	ожидаемые	фактические
F ₃	0,67	0,65±0,0057	50,0	49,3±0,60
F ₄	0,75	0,80±0,0027	60,0	66,6±0,32
F ₅	0,80	0,87±0,0025	66,6	76,9±0,31
F ₆	0,83	0,75±0,0035	71,4	59,9±0,40
F ₇	0,86	0,81±0,0034	75,0	68,1±0,41
F ₈	0,875	0,76±0,0053	77,7	61,8±0,61

Не возросло количество гомозиготных производителей в стаде и в последующих поколениях, несмотря на продолжающийся отбор против рецессивных гомозигот ssaa.

В 1989-1991 гг. была вновь предпринята попытка путем индивидуальной проверки самок и самцов 7-го поколения селекции на гетерозиготность заложить выращивающуюся линию украинско-рошинских

карпов. За три года было проверено 95 особей (табл.15). Было выявлено 17 самок и 34 самца гомозиготных по гену сплошного чешуйного покрова (ssss).

Таблица 15

Проверка на гетерозиготность самок и самцов украинско-рошшинских карпов 7-го поколения селекции

Пол	Проверено особей, шт	Количество гомозигот (Ssss)	
		шт	%
Самки	41	17	41,5±7,69
Самцы	54	34	63,0±6,57
Всего	95	51	54,2±5,11

В 1991 году путем естественного нереста было получено нерасщепляющееся потомство украинско-рошшинских карпов 8-го поколения.

Интересно отметить, что индивидуальная проверка самок и самцов показала еще большее несоответствие между ожидаемым количеством гомозигот в 7-ом поколении, 54% против 75%. Обращает на себя внимание существенное (20%) различие в количестве гомозигот у самок и самцов. Среди самцов доля гомозигот значительно выше.

В результате выполненных работ показано, что несмотря на методический отбор против рецессивных гомозигот (ssss) в маточном стаде украинско-рошшинских карпов сформировать таким путем гомозиготную по гену S линию не удалось. В первых трех поколениях отбора (F₂, F₃, F₄) доля гомозиготных производителей ssss повысилась, но затем их количество в стаде стало уменьшаться. По нашим представлениям, причиной такого явления может быть отбор в пользу гетерозигот по гену сплошного чешуйного покрова (Ss).

Наличие преимущества у гетерозигот Ss было показано в 1956-1964 гг. при работе с гибридами карпа и амурского сазана в Рошше (Кирпичников, 1966).

Хотя это преимущество (гетерозисный эффект) и невелико, но оно может влиять на результаты селекционной работы, что и подтверждено в наших работах по формированию гомозиготной линии украинско-рошшинских карпов.

2. Биохимический полиморфизм внутрисородных групп краснухостойчивого карпа

Карпы всех трех внутрисородных групп были протестированы по полиморфным системам сыворотки крови: трансферринам, эстеразам, ИТ, МДГ, ксантиндегидрогеназе, ГУДГ, ФГМ (Щербенко, 1973; Ильясов, Шарт, 1978, 1979; Тихомирова, 1983). Изученные биохимические системы, включающие 2 или 3 аллеля, пригодны для характеристик внутрисородных групп по частотам аллелей. Лocus МДГ-4 оказался монсомным у чешучатых карпов, среди местных зеркальных карпов - полиморфным. Изученные полиморфные системы пригодны для осуществления генетического мониторинга в процессе селекции и массовой репродукции новой породы. Наиболее показательны в этом отношении исследования уровня полиморфизма трансферринов и эстеразы. Мониторинг уровня биохимического полиморфизма краснодарского карпа проводится с 1972 г. (Щербенко, 1973) и до настоящего времени (Шарт, Ильясов, 1979; Демкина, 1993). Тестировали преимущественно рыб младших возрастных групп (от семязеток до трехлетки), так как основной целью исследований был поиск корреляций между биохимическими маркерами и устойчивостью карпов к заболеваниям краснухой. Проведенный подробный анализ отдельно по каждой внутрисородной группе - местным зеркальным, рошинским и украинско-рошинским чешучатым карпам - по двум полиморфным локусам - трансферринам и быстрому эстеразам дал интересные результаты. На первых этапах селекции locus Tf среди рошинских и зеркальных карпов был представлен аллелями a, b, c, c' среди украинско-рошинских карпов встречались также единичные особи, несущие аллель d (табл.16-18). В каждой отводке было найдено по два аллеля Est-1: a и b (табл.19). Вместе с тем, различия по распределению частот аллелей и особенно частот фенотипов этих локусов были довольно значительны. Если у местных карпов наиболее часто встречались фенотипы Tf AA, AC, AB и BC (табл.16), то у рошинских карпов - CC и AC (табл.17), а у украинско-рошинских карпов - AA и AC (табл.18). У местных и рошинских карпов преобладал медленный аллель сывороточных эстераз и только у украинско-рошинских - быстрый аллель (табл.19).

Полученные данные свидетельствуют о значительных изменениях происшедших в ходе селекции. Так например, среди украинско-рошинских карпов от второго поколения селекции к восьмому значительно уменьшилась частота аллеля Tf a . При этом частота встречаемос-

Таблица 16

Частоты фенотипов и аллелей трансферрина у краснодарских карпов группа местных зеркальных карпов

Покло- нение селек- ции	Год	Воз- раст	N	Частоты фенотипов (%)										Частоты аллелей				Доля гетеро- зигот, %
				AA	BB	C'C'	CC	AB	AC'	AC	BC'	BC	CC'	q ^a	q ^b	q ^{c'}	q ^c	
M-2	1978	6+	14	14,3	-	7,1	-	28,8	-	21,4	-	28,6	-	0,380	0,270	0,040	0,310	78,6
M-3	1978	3-5	41	43,9	2,4	2,4	-	7,4	2,4	39,1	-	2,4	-	0,680	0,070	0,040	0,210	51,3
M-4	1977	I	132	28,0	3,8	-	5,3	16,7	3,8	24,2	1,5	15,2	1,5	0,504	0,205	0,034	0,257	62,9 ^x
M-4	1978	2	227	22,9	3,9	2,3	10,2	13,2	3,9	29,9	0,9	12,8	-	0,464	0,174	0,047	0,315	60,7 ^{xx}
M-4	1979	I	41	4,9	7,3	-	4,9	31,7	-	34,1	-	17,1	-	0,378	0,318	-	0,304	82,9 ^x ^{ss}
M-4	1979	I+	33	12,1	9,1	-	-	39,4	-	30,3	-	9,1	-	0,470	0,333	-	0,197	78,8 ^{xx}
M-6	1986	2	28	53,6	-	-	3,6	14,3	-	28,5	-	-	-	0,750	0,072	-	0,178	42,8
M-6	1986	3+	56	57,1	-	-	1,8	12,5	-	25,0	-	3,6	-	0,757	0,080	-	0,163	41,1
M-6	1986	4	64	23,4	-	-	12,5	9,4	-	42,2	-	12,5	-	0,492	0,109	-	0,399	64,2 ^x
M-6	1986	4+	28	17,9	-	-	10,7	10,7	-	39,3	-	21,4	-	0,429	0,160	-	0,411	71,4 ^{xx}
M-7	1987	I+	30	30,0	-	-	2,0	10,0	3,3	26,7	-	6,7	-	0,500	0,083	0,033	0,384	46,7
M-7	1988	2	30	23,3	6,7	-	10,0	16,7	-	36,7	-	3,3	3,3	0,500	0,166	0,016	0,318	60,0
M-8	1991	I+	50	38,0	-	-	14,0	2,0	-	46,0	-	-	-	0,620	0,010	-	0,370	48,0

Примечания: ^x - до отбора по краснухе, ^{xx} - выжившие.

Частоты фенотипов в отдельных трансформантах у краснодеревных карпов группы ретицинозных карпов

Номер группы образца	Пол	Воз- раст	N	Частоты фенотипов (%)								Частоты аллелей				Доля генеро- зигот, %		
				AA	BB	CC	AB	AC	BC	CC'	BC'	CC'	BC'	CC'	BC'			
P-5	1977	3-4+	40	7,5	-	2,5	27,5	-	2,5	60,0	-	-	0,387	-	0,038	0,575	62,5	
P-6	1977	I	105	7,6	-	25,5	15,2	-	31,4	19,3	-	-	7,7	0,300	-	0,440	0,260	52,4x
P-5	1978	2	55	16,4	-	18,2	14,5	-	38,2	12,7	-	-	-	0,420	-	0,370	0,210	50,9x
P-6	1978	I+	384	31,0	-	14,6	0,8	-	38,8	6,0	-	-	8,8	0,534	-	0,384	0,082	53,6x
P-3	1979	2+	124	42,7	-	15,3	-	-	30,6	6,5	-	-	4,8	0,613	-	0,331	0,056	41,9x
P-6	1979	I	63	45,1	-	-	-	-	9,7	45,2	-	-	-	0,725	-	0,049	0,223	54,9x
P-6	1979	I+	31	41,9	-	-	-	-	9,7	48,4	-	-	-	0,709	-	0,049	0,242	58,1x
P-8	1985	2	27	44,5	-	-	18,5	-	-	37,0	-	-	-	0,630	-	-	0,370	37,0
P-8	1985	3+	84	27,4	3,6	1,2	13,1	9,5	2,4	35,6	-	7,1	-	0,510	0,116	0,020	0,364	54,7
P-2	1987	I+	28	32,1	-	7,1	17,9	-	-	42,9	-	-	-	0,536	-	0,071	0,393	42,9
P-8	1988	2	30	15,7	-	10,0	30,0	-	6,7	33,3	3,3	-	-	0,366	0,016	0,067	0,449	43,3
P-9	1991	I+	50	35,0	-	-	26,0	-	-	38,0	-	-	-	0,550	-	-	0,450	38,0

Примечание: x - до отбора по красноте, xx - близкие.

Таблица 18

Частоты фенотипов и аллелей трансферрина у краснодарских карпов группы
украинско-ропшинских карпов

Покло- нение оелек- ции	Год	Воз- раст	N	Частоты фенотипов (%)								Частоты аллелей					Доля гетеро- зигот, %	
				AA	BB	C' C'	CC	AB	AC'	AC	BC	CD	q ^a	q ^b	q ^{c'}	q ^c		q ^d
УР-2	1971	0+	68	94,1	-	-	-	5,9	-	-	-	-	0,970	0,030	-	-	-	5,9
УР-2	1972	I+	126	84,2	-	-	-	7,1	-	8,7	-	-	0,920	0,036	-	0,044	-	15,8
УР-2	1976	I+	81	77,8	1,2	-	1,2	5,0	1,2	12,4	1,2	-	0,870	0,043	0,007	0,080	-	19,8
УР-3	1976	I+	56	62,5	-	-	1,8	1,8	-	32,1	-	1,8	0,795	0,009	-	0,187	0,009	36,3
УР-3	1978	4-5+	109	77,1	-	-	1,8	-	3,7	16,5	0,9	-	0,870	0,010	0,020	0,100	-	21,1
УР-4	1976	I+	68	80,9	-	1,5	-	-	1,5	13,2	-	2,9	0,882	-	0,022	0,081	0,015	14,7
УР-4	1977	I	121	59,5	-	-	0,9	-	32,2	7,4	-	-	0,793	-	0,171	0,043	-	39,6
УР-4	1978	I	149	82,5	-	0,7	0,7	-	12,1	4,0	-	-	0,905	-	0,068	0,027	-	16,1
УР-4	1979	I	50	58,0	-	-	6,0	-	28,0	8,0	-	-	0,760	-	0,140	0,100	-	36,0 ^x
УР-4	1979	I+	29	51,7	-	-	10,3	-	24,2	13,8	-	-	0,707	-	0,121	0,172	-	38,0 ^{xx}
УР-6	1986	4	57	68,4	3,5	-	1,8	3,5	-	22,8	-	-	0,815	0,053	-	0,132	-	26,3 ^x
УР-6	1986	4+	18	66,7	5,5	-	-	11,1	-	16,7	-	-	0,806	0,111	-	0,083	-	27,8 ^{xx}
УР-7	1987	I+	30	73,3	-	-	-	6,7	10,0	10,0	-	-	0,870	0,030	0,050	0,050	-	26,7
УР-7	1989	2	30	50,0	-	3,3	10,0	3,3	6,7	26,7	-	-	0,680	0,020	0,070	0,230	-	36,7
УР-8	1991	2+	55	36,4	-	-	1,8	5,5	3,6	49,1	3,6	-	0,655	0,045	0,018	0,282	-	61,8

Примечание: x - до отбора по краснухе, xx - выжившие.

Таблица 19

Частоты встречаемости фенотипов и аллелей
у краснодарских краснукоустойчивых карпов

Покло- ненне седек- ции	Год	Воз- раст	N	Частоты фенотипов (%)			Частота ал- леля Est-1a
				AA	AB	BB	
УР-2	1971	0+	76	36,8	36,8	26,4	0,553
УР-2	1972	1+	101	19,8	47,5	32,7	0,436
УР-2	1976	1+	76	27,6	50,0	22,4	0,526
УР-3	1976	1+	55	20,0	52,7	27,3	0,464
УР-4	1976	1+	63	28,6	44,4	27,0	0,508
УР-4	1977	1	106	37,7	38,7	23,6	0,570 ^x
УР-4	1978	2	153	41,8	47,7	10,5	0,660 ^{xx}
УР-7	1987	1+	30	13,3	35,7	50,0	0,380
УР-7	1988	2+	30	36,7	46,7	16,7	0,600
УР-8	1991	2+	53	52,8	39,6	7,5	0,726
Р-5	1977	3-4+	40	25,0	37,5	37,5	0,437
Р-6	1977	1	103	27,7	22,8	44,6	0,410 ^x
Р-6	1978	2	53	11,3	71,7	17,0	0,470 ^{xx}
Р-6	1978	1	149	16,1	49,7	34,2	0,410 ^x
Р-6	1978	1+	403	22,1	51,9	25,0	0,520 ^x
Р-6	1979	2+	124	21,0	58,1	21,0	0,500 ^{xx}
Р-6	1986	3+	104	18,3	53,8	26,9	0,457
Р-6	1987	1+	29	37,9	34,5	27,6	0,550
Р-6	1988	2	29	31,0	51,8	17,2	0,570
Р-9	1991	1+	49	24,5	55,1	20,4	0,521
М-4	1977	1	114	17,5	39,5	43,0	0,370 ^x
М-4	1978	2	231	20,8	52,4	25,8	0,470 ^{xx}
М-6	1986	3+	100	17,0	50,0	33,0	0,420
М-7	1987	1+	26	32,1	50,0	17,9	0,570
М-7	1987	2	25	60,0	24,0	16,0	0,720
М-8	1991	1+	49	59,2	34,7	6,1	0,765

Примечание: x - до отбора по краснухе; xx - выжившие.

ти фенотипа АА упала более чем вдвое. Соответственно увеличилась частота аллеля $t_f c'$. Изменения, наблюдаемые в двух других группах выражены гораздо меньше (табл. 16, 17). У рощинских карпов несколько увеличилась частота встречаемости фенотипов трансферрина АА и уменьшилась частота фенотипов АС. Наиболее стабильными как по набору трансферринов, так и по частотам аллелей оказались местные зеркальные карпы (табл. 16). Необходимо отметить, что колебания, иногда значительные, частот фенотипов и аллелей трансферринов и эстераз наблюдали во всех отводках как между селекционными поколениями, так и внутри них. По-видимому это связано с тем, что каждое селекционное поколение представлено несколькими генерациями. В закладке каждой генерации участвовало ограниченное число производителей (10 - 20 шт), что приводит к проявлению "эффекта основателя" и генетического дрейфа. Поэтому при анализе динамики частот фенотипов и аллелей принимали во внимание только четко выраженные изменения. Так, говоря об уменьшении частоты встречаемости фенотипа трансферрина АА среди украинско-рошинских карпов (табл. 18), мы имели в виду, что частота встречаемости фенотипа АА выше у карпов УР-2, чем у карпов каждого из последующих поколений. Значительно снизилось фенотипическое разнообразие по локусу t_f во всех отводках. Однако вряд ли возможно объяснить практически полное исчезновение аллеля $t_f c'$, имевшего достаточно высокую частоту встречаемости, исключительно генетическим дрейфом. Видимо, часть изменений вызвана проявлением "эффекта основателя", а другая - действием массового отбора.

В селекционных поколениях краснодарского карпа наибольшие изменения по локусу субстратной эстеразы произошли в отводках местных зеркальных и рощинских карпов - увеличилась частота быстрого аллеля $Est-1 a$, он стал преобладающим (в группе зеркальных его частота возросла вдвое). Среди украинско-рошинских карпов частота встречаемости быстрого аллеля также повысилась, хотя преобладал он и раньше. Если рассматривать распределение фенотипов $Est-1$, то во всех трех группах резко упала частота встречаемости гомозигот ВВ и увеличилась частота АА и АВ. У карпов УР-8 и М-8 гетерозиготы АВ занимает промежуточное положение по частоте встречаемости: $AA > AB > BB$. В породной группе Р-9 фенотипы АВ встречаются чаще всего: $AB > AA > BB$, хотя 15 лет назад в группе Р-6 преобладающим был фенотип ВВ, и частота его встречаемости здесь была максимальной по сравнению с другими отводками. Возможно, поэтому процесс нарастания частоты встречаемости $Est-1 a$

у рошшинских карпов идет медленнее, чем в других группах, в основном по пути уваличения количества гетерозигот.

Количества гетерозиготных фенотипов во всех отводках также очень сильно меняется как в разных поколениях селекции, так и в разных генерациях одного поколения, что несомненно связано с "эф-фектом основателя". Тем не менее, можно заметить, что отводки краснодарского карпа различаются между собой по уровню гетерозиготных фенотипов трансферрина (табл.16-18). Наиболее высокая доля гетерозигот отмечена в селекционных поколениях отводки местных зеркальных карпов, несколько ниже ее значения среди рошшинских карпов, и самые низкие у украинско-рошшинских карпов. Небольшие изменения по динамике типов трансферринов в ряду поколений произошли в гибридной по происхождению группе украинско-рошшинских карпов; у рошшинских карпов, как генетически более консолидированной группы, уже прошедшей несколько поколений селекции, изменения выражены меньше, и наконец, самым стабильным оказался генотип местных карпов, которые имели достаточно сбалансированный генотип и не должны были приспосабливаться к новым условиям обитания. Различия между отводками по доле гетерозиготных фенотипов локуса Est-1 невелики, наибольшее количество гетерозигот встречается среди рошшинских карпов (табл.19), причину этого мы видим в исходном своеобразии набора фенотипов Est-1 у них.

Изучение биохимического полиморфизма отводок краснодарского краснухостойчивого карпа проводили в большинстве случаев с целью выявления закономерных изменений в процессе отбора рыб на устойчивость к краснухе. Однако обнаружить прямые устойчивые связи исследованных полиморфных систем с заболеванием краснухой не удалось. Выполненные работы (Ильсов, Шарт, 1979; Шарт, Ильсов, 1979) показали наличие корреляций некоторых типов трансферринов и эстераз с устойчивостью к краснухе, но направление этих связей было различным в разных отводках. Селективная ценность аллелей этих локусов изменялась и при межлинейной гибридизации. Корреляционная связь оказалась варьирующей по величине и направлению.

Анализ данных, приведенных в таблицах 16-18 не дает оснований говорить о повторяющихся изменениях частот фенотипов и аллелей трансферрина в группах рыб, исследованных до отбора на устойчивость к краснухе (до вспышки заболевания) по сравнению с теми же группами после отбора (выжившие рыбы). Изменения количества гетерозигот по локусу трансферрина в группах до и после заболевания также не носят одностороннего характера. В то же время при

изучении аллельных частот локуса *Est-1* практически во всех случаях выявляя тенденция повышения частоты встречаемости быстрого аллеля этого локуса у рыб, выживших после вспышки краснухи во всех трех отводках краснодарского карпа (табл.19). Некоторое уменьшение частоты аллеля *Est-1a* отмечено только у трехлетков Р-3 (0,500) после вспышки заболевания по сравнению с двухлетками (0,520), но у годовиков Р-6 частота быстрого аллеля была наименьшей (0,410). Доля гомозигот *Est-1 AA* после заболевания повысилась в 3-х из 4-х случаев. В каждом изученном случае количество гетерозигот по локусу *Est-1* у выживших рыб было выше. Это свидетельствует о различной селекционной ценности фенотипов (и аллелей) *Est-1* и о преимуществе гетерозигот. Нам кажется, локус *Est-1* не влияет непосредственно на устойчивость к краснухе или выживаемость после заболевания, а находится в группе сцепления с генами, определяющими признак "устойчивость".

Чтобы яснее представить направление изменений, происходивших в отводках краснодарского краснухостойчивого карпа в процессе селекции, мы решили сравнить картину распределения фенотипов и аллелей *t1* и *Est-1* в 1977 году с данными 1991 года. 1977 год выбран потому, что имеются данные об одновозрастных рыбах всех трех отводок. Сравнение материалов, сведенных в таблицы, часто затруднено обилием цифр. Можно условно записать распределение фенотипов по частотам в виде неравенств. В данном случае это будет выглядеть так:

- Р-6: $AC' > C'C' > CC > AC > CC' > AA$
 1977 М-4: $AA > AC > AB > BC > CC = BB > AC' > BC' = CC'$
 УР-4: $AA > AC' > AC > CC$
 Р-9: $AC > AA > CC$
 1991 М-8: $AC > AA > CC > AB$
 УР-8: $AC > AA > AB > AC' > CC$

В этой записи выделены преобладающие фенотипы, хорошо заметно и сокращение фенотипического разнообразия в группах. Вместе с тем, значения частот фенотипов не приведены. Наиболее наглядным, с нашей точки зрения, является графический метод (Московский и др., 1974) (рис.5,6). Он дает возможность представить все фенотипическое (или аллельное) разнообразие исследуемых групп и частоты встречаемости каждого класса. Изучение фенотипического разнообразия лучше

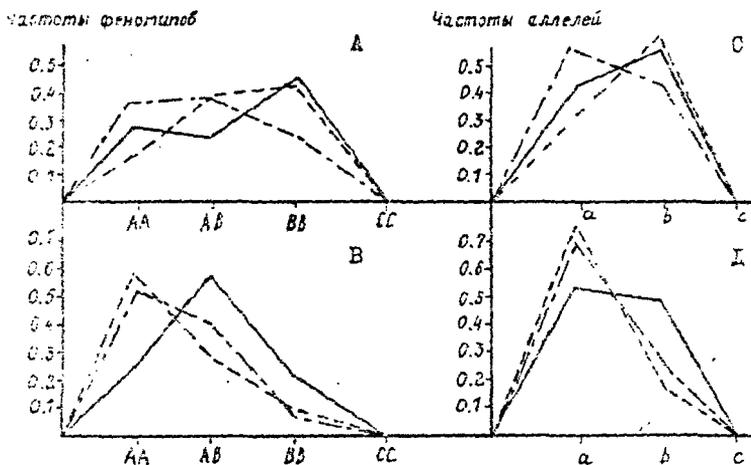


Рис.6. Распределение частот фенотипов и частот аллелей эстеразы-I у краснодереккого краснухостойчивого карла. А, С - данные 1977 года; В, Д - данные 1991 года. Обозначения: см. рис.5.

отражает специфику отдельных групп, особенно при малом числе исследуемых локусов и их большом аллельном разнообразии. Это отчетливо заметно на рисунках. Если различия в аллельных частотах локуса Tf в трех породных группах на последнем этапе селекции очень невелики (рис.5Д), то на графике, отражающем частоты фенотипов (рис.5В), можно выделить группу Р-9, как наиболее своеобразную (частота встречаемости гомозигот CC гораздо выше, чем в других группах). В целом изменения картины распределения частот фенотипов и аллелей Tf , произошедшие за последние 15 лет селекции, очень значительны. Можно говорить о почти полном совпадении частот аллелей Tf в разных породных группах

я о значительном снижении аллельного разнообразия в них: очень низки частоты Tf b, аллель c' сохранился только у карпов УР-8, полностью исчез Tf d, еще присутствовавший в группе УР-4. Наибольшая генетическая гетерогенность по локусу трансферрина в настоящее время присуща карпам УР-8 - они имеют 4 аллеля и 6 фенотипов Tf.

Увеличение степени генетического сходства внутрипородных групп краснодарского краснухоустойчивого карпа по частотам трансферрина (преобладание во всех отводах Tf a) отмечал еще В.С.Кирпичников (Kirpitschnicov et al., 1991).

Так же, как и по локусу Tf, данные по локусу Est-1 представлены в сравнении с результатами тестирования отводок в 1977 г. (рис.6). Картина распределения фенотипов Est-1 (рис.6 А,В) лучше отражает специфику каждой группы (например, дефицит гетерозигот у рошинских карпов в 1977 году), чем распределение частот аллелей (рис.6 С,Д). В настоящее время уже во всех трех породных группах, преобладает аллель Est-1 a, хотя в 1977 г. это наблюдалось только среди украинско-рошинских карпов. Учитывая данные об увеличении частоты встречаемости быстрого аллеля эстеразы в группах карпов, выживших после вспышек краснухи, можно предположить, что причиной преобладания аллеля Est-1 a у краснодарских карпов является отбор на устойчивость к краснухе. Д.А.Животовским (1976) показано, что независимо от того, находятся ли маркерные гены в группе сцепления с генами, контролирующими данный признак, или непосредственно влияют на него, они могут вовлекаться в селекционный процесс и информировать о характере микровольционных изменений.

Изменения, произошедшие в процессе селекции трех внутрипородных групп краснодарского карпа как по локусу Tf, так и по локусу Est-1 являются результатом выращивания этих групп в одинаковых условиях обитания под действием направленного отбора на повышение устойчивости к краснухе и, кроме того, свидетельствуют о консолидации породы по биохимическим маркерам.

Показатель генетического сходства рассчитанный по Нью для 12 групп карпа разного происхождения (Демкина, 1993), показал, что три внутрипородные группы краснодарского краснухоустойчивого карпа обособлены от всех остальных и имеют большую степень сходства между собой (рис.7).

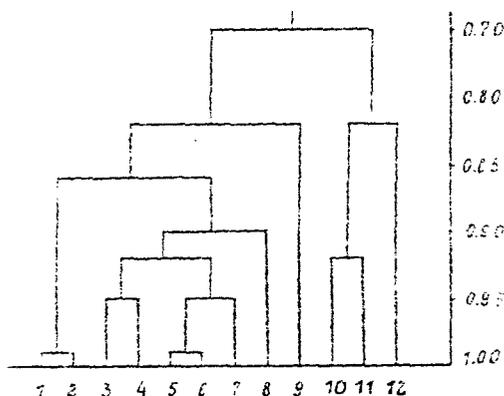


Рис. 7. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства разных групп карпа по частотам аллелей локусов трансферрина и астеразы сыворотки крови.

Группы карпа:

1. Контрольная популяция ЦЗБ "Якоть",
2. Гибриды с японским карпом "Коя",
3. Амурский Сазань,
4. Парский карп разбросанный,
5. Парский карп чешуйчатый,
6. Лахвинский карп рыбхоза "Ляхва" (Беларусь),
7. Трэмлинский карп рыбхоза "Трэмля" (Беларусь),
8. Немецкий зеркальный карп из коллекции ВНИИРХ,
9. Загорский карп из коллекции ВНИИРХ,
10. Красноухоустойчивый карп - ангелский зеркальный,
11. Красноухоустойчивый карп - рошлинский чешуйчатый,
12. Красноухоустойчивый карп - украинско-рошлинский чешуйчатый (10-12 из Ангелского рыбхоза).

3. Гетерозис при внутрипородных скрещиваниях краснухустойчивого карпа

Селекционированные группы краснухустойчивого карпа рассчитаны на организацию двухлинейного разведения и производство промышленных гибридов. На протяжении всего периода селекции проводили тщательное и всестороннее изучение гибридов от скрещивания породных групп и выявление наиболее удачных комбинаций, сочетающих в себе хороший темп роста, повышенную жизнеспособность и устойчивость к краснухе (Ильсов, Кирпичников, Шарт, 1983; Кирпичников, Ильсов; Шарт, 1988; Кирпичников, Ильсов, Шарт, Ганченко, 1987).

Сравнение внутрипородных групп (родительских форм) и гибридных комбинаций проводили по следующим показателям: (1) выживаемость и рост на ранних стадиях развития; (2) рост и выживаемость сагометков и двухметков; (3) устойчивость к краснухе.

При использовании трех родительских форм можно получить шесть гибридных комбинаций. Чаще всего испытывали три гибридные комбинации, из-за недостатка прудовой площади, но несколько раз были получены все шесть возможных гибридных групп. В садках проводили опыты по совместному и раздельному выращиванию родительских форм и гибридов, в прудах опыты проводили при совместном содержании.

Учитывая большой практический интерес к результатам работ по промышленной гибридизации приведем основные итоги для иллюстрации установленных закономерностей.

Практически все гибридные комбинации обнаруживали гетерозисный эффект по росту и выживаемости на ранних стадиях развития (до размеров мальков в I г). При совместном выращивании родительских форм и гибридов преимущество последних значительно увеличивается за счет конкуренции (табл.20).

Это установлено также, что при совместном выращивании родительских форм и реципрокных гибридов, только одна из двух гибридных форм обнаруживает преимущество, тогда как вторая уступает не только реципрокной группе, но и значительно родительским формам (табл.21).

Интересно отметить, что высокий темп роста лидирующей гибридной комбинации при условии совместного выращивания нескольких генетически различающихся групп не приводит к повышению общей рыбопродукции, а скорее наоборот. Рыбопродукция при выращивании гибридов в чистоте намного выше (табл.22).

Таблица 20

Величина гетерозисного эффекта по росту при раздельном и совместном выращивании мальков родительских форм и гибридных комбинаций в садках

Гибридная комбинация	Гетерозисный эффект, %			
	при совместном выращивании		при раздельном выращивании	
	штучный прирост	суммарный прирост	штучный прирост	суммарный прирост
М x P	43,1	42,8	17,9	23,2
УР x P	50,2	67,8	30,2	33,1
М x УР	42,6	42,5	34,4	25,9

Таблица 21

Величина гетерозисного эффекта по росту при совместном выращивании мальков реципрокных гибридов и родительских форм в садках

Гибридная комбинация	Гетерозисный эффект при совместном выращивании, %	
	штучный прирост	суммарный прирост
М x P	103,7	60,2
P x M	-21,7	-64,7
УР x P	39,0	136,3
P x УР	-26,0	-22,7
М x УР	53,0	293,7
УР x М	-23,9	-126,6

Таблица 22

Штучный прирост и рыбопродукция на садок при выращивании родительских форм и гибридов в условиях совместного и раздельного содержания

Годы	Категория рыб	Число садков шт	Штучный прирост		Суммарный прирост на садок	
			г	%	г	%
1976	P-формы	3	1,21±0,024	100	54,5±0,61	100
1976	P-I	3	1,53±0,042	126	68,6±0,99	126
1976	PI+PI+P2	3	1,35±0,082	112	48,2±10,42	88
1978	P-формы	3	1,05±0,043	100	19,9±5,94	100
1978	P-I	6	0,951±0,056	91	21,2±2,13	107
1978	PI+PI+PI+P2	3	0,794±0,030	76	16,8±5,05	84

Таким образом, опыты в садках показали: (1) практически все комбинации гетерозисны по темпу роста и выживаемости на ранних стадиях развития (личинка, малька); (2) при совместном выращивании родительских форм и гибридов преимущество последних увеличивается в 1,5–2 раза; (3) повышенный темп роста и выживаемость гибридов при совместном выращивании не приводит к повышению общей рыбопродукции.

Все гибридные комбинации обнаружили гетерозисный эффект по темпу роста на 1-м году жизни (табл.23). Максимальная величина гетерозисного эффекта была характерна для гибридов от скрещивания ропшинских карпов с украинско-ропшинскими карпами. Значительное преимущество по росту для этих гибридных комбинаций было отмечено и раньше.

В опытах 1978 года не выявлено гетерозисного эффекта для комбинации РхМ, хотя ранее для нее был показан значительный эффект (Ирпичников, Бабушкин и др., 1967).

Для гибридной комбинации РхУР в двух сериях опытов обнаружена пониженная жизнеспособность как в сравнении с другими гибридными комбинациями, так и по сравнению с родительскими формами.

Для всех гибридных комбинаций установили гетерозисный эффект по темпу роста на 2-м году жизни (табл.24). Максимальный эффект гетерозиса был характерен для одной из двух реципрокных комбинаций для МхР – 24,6–30,3%, против 7,8–12,7% для реципрокной группы РхМ; для УРМ – 17,1–18,1%, против 9,3–10,2% для реципрокной группы МхУР; для УРхР – 28,0–34,8%, против 17,8–24,1% для реципрокной группы РхУР.

В отсутствие вспышки краснухи выживаемость гибридных форм была на уровне родительских форм. Несколько выше выживаемость двух гибридных комбинаций РхУР и УРМ.

Оценку гибридных комбинаций на устойчивость к краснухе проводили многократно. Однако, (1) не всегда можно вызвать нужную интенсивность заболевания для истинной оценки резистентности сравниваемых групп; (2) по техническим причинам трудно провести сравнение большого числа комбинаций. В 1977–1980 гг. удалось преодолеть оба эти препятствия и получить сравнительную картину устойчивости к краснухе промышленных гибридов от скрещивания внутривидовых групп.

В 1977 г. совместно выращивали три родительские формы и три гибридные комбинации (МхУР, МхР, УРхР). Вспышка краснухи была вызвана контактным заражением, т.е. посадкой в пруды больных рыб.

Таблица 23

Гетерозисный эффект по росту у гибридов на I-ом году жизни

Годы	Породная группа	Посадка		Облов		Гетерозис, %
		шт	г	г	выживаемость, %	
1966	P-2	2000	1,7	56,9±2,03	71,9±1,00	-
	M-I	1500	1,7	73,7±2,99	69,2±1,19	-
	PxM	1500	1,7	76,4±2,65	71,4±1,16	16,9
1977	УР-4	51	1,2	73,5±6,88	68,0±6,53	-
	УРхР	62	1,0	87,7±5,85	74,0±5,57	19,2
	РхУР	117	1,0	97,1±8,50	14,5±3,73	32,1
	PxM	113	1,1	83,2±7,32	80,5±3,73	13,2
1978	P-6	152	1,1	23,1±1,61	63,8±3,90	-
	PxM	139	1,2	25,2±1,96	73,5±3,21	0,0
	MxP	202	1,3	30,6±2,23	74,5±3,06	21,1
	M-4	122	1,7	28,2±3,62	77,9±3,76	-
	MxУР	175	1,5	29,4±3,20	73,7±3,33	12,9
	УРxM	183	1,2	31,5±2,39	74,7±3,22	22,9
	УР-4	139	1,2	24,2±1,88	68,0±3,97	-
	УРхР	131	1,3	33,7±2,30	67,2±4,10	44,0
	РхУР	104	1,4	29,2±2,31	39,4±4,74	23,5

Вспышка краснухи была очень интенсивной и продолжительной (табл.25). Высокую восприимчивость к краснухе обнаружили гибриды УРхР и МхР, т.е. те комбинации, где в скрещиваниях участвовали ропшинские карпы, оказавшиеся в этих экспериментах наиболее восприимчивыми к краснухе. Повышенную устойчивость к краснухе (по числу здоровых рыб, %) и выживаемость в условиях эпизотии (выживаемость, %) обнаружили гибриды МхУР. По общим показателям и по всех трех повторностях был получен однозначный результат. Суммарная выживаемость за сезон по сравниваемым группам составила: P-6 - 10,3%; УР-4 - 27,0%; M-4 - 39,2%; УРхР - 9,1%; МхР - 21,4%; МхУР - 43,9%.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (факторы - породная группа, пруд) по выживаемости и доле здоровых рыб приведены в таблицах 26, 27. Проценты выживаемости и доли здоровых рыб предварительно преобразованы в величины "Фи" ($\psi = 2 \arcsin \sqrt{p}$).

Гетерозисный эффект по росту у гибридов на 2-ом году жизни

Породная группа	Посадка 2. IV. 79		Облов 2. X. 79		Выжи- вляе- мость, %	Гетерозис, %	
	кол- чество, шт	средняя масса, г	средняя масса, г	при- рост, г		исти- нный	гипоте- тический
P-6	88	23,5	475,3	451,8	45,5±5,30	-	-
PxM	135	24,7	561,2	536,5	43,0±4,26	7,8	12,1
MxP	149	31,3	648,7	617,4	56,4±4,06	24,6	30,3
M-4	73	29,4	520,6	491,2	52,1±5,84	-	-
MxUP	121	29,3	578,6	549,3	45,5±4,52	9,3	10,2
UPxM	132	31,7	620,0	588,3	59,1±4,28	17,1	18,1
UP-4	92	23,1	529,3	506,2	34,8±4,96	-	-
UPxP	90	33,7	677,3	643,6	48,9±5,27	28,0	34,8
PxUP	37	25,6	623,3	597,7	70,3±7,51	17,8	24,1
P-6	88	23,5	475,3	451,8	45,5±5,30	-	-

Примечание: истинный гетерозис соответствует преимуществу по сравнению с лучшей родительской формой, гипотетический — по сравнению со среднеродительским значением.

Таблица 25

Дисперсионный анализ данных о выживаемости по-
родных групп и гибридов карпа

Изменчи- вость	df	MS	F	F ₀₁	G ²	p in
Общая	17					1,00
Между группами	5	0,46	35,3	5,60	0,149	0,60
Между прудами	2	0,54	41,5	7,60	0,087	0,35
Остаточная	10	0,013			0,013	0,05

Видно, что оба фактора оказывают статистически достоверное влияние на изменчивость оцененных показателей. Доля влияния фактора "группа" — 0,60 и 0,83, фактора "пруд" — 0,35 и 0,13, соответствен-
но. Сравнение группских средних показало, что гибрид MxUP статисти-
чески достоверно превосходит остальные группы, кроме M-4.

Таблица 25

Интенсивность заболевания краснухой и выживаемость карпов (1.) летем
1977 г. (9.VI.77. - I,2 пруды, 16.VII.77. - 8 пруд)

Породные группы	Пруд № 1 (2000 шт./га с кормлением)			Пруд № 2 (2000 шт./га с кормлением)			Пруд № 8 (1250 шт./га без кормления)		
	посажено, шт	выживаемость, %	здоровых рнб, %	посажено, шт	выживаемость, %	здоровых рнб, %	посажено, шт	выживаемость, %	здоровых рнб, %
Р-6	300	14,7±2,05	1,3±0,65	200	10,5±2,17	2,5±1,10	400	1,8±0,66	0,5±0,35
УР-4	300	44,4±2,87	9,6±1,70	200	29,0±3,21	6,5±1,74	409	10,3±1,50	3,6±0,92
М-4	300	55,0±2,87	10,3±1,75	200	44,5±3,51	10,0±2,12	400	20,3±2,01	10,5±1,53
УРхР	150	12,7±2,72	1,3±0,92	150	7,5±2,15	1,3±0,92	102	5,9±2,33	1,0±0,98
МхР	150	26,3±3,59	5,3±1,83	150	20,0±3,27	2,7±1,32	113	6,2±2,27	0,9±0,88
МхУР	150	60,0±4,00	18,0±3,14	150	54,0±4,06	15,3±2,94	99	28,1±4,76	6,7±2,65

Таблица 27

Дисперсионный анализ процента здоровых рыб породных групп и гибридов карпа

Изменчивость	df	MS	F	F ₀₁	G ²	p ⁱⁿ
Общая	17					1,00
Между группами	5	0,15	65,2	5,60	0,050	0,83
Между прудами	2	0,045	19,5	7,60	0,007	0,13
Остаточная	10	0,002			0,002	0,04

В 1979 г. совместно содержали на провозащитном фоне три родительских формы и шесть гибридных комбинаций в безповторном эксперименте. Интенсивного заболевания краснухой вызвать не удалось, но умеренное заболевание краснухой было. Наблюдаемые различия по устойчивости групп рыб к краснухе оказались недостоверными. Только гибридной комбинация МхУР при сравнении со среднеродительскими значениями обнаружилась повышенная устойчивость к краснухе и выживаемость (табл.28).

Таблица 28

Интенсивность заболевания краснухой и выживаемость карпов (Г+) летом 1979 г. (18.УЦ-14.УЦ.79)

Породная группа и гибриды	Посадка		Облов	
	число рыб, шт	средняя навеска, г	здоровых рыб, %	гибель рыб, %
Рх6	51	249	67±6,6	22±5,7
РхМ	69	268	62±5,8	19±4,7
МхР	94	324	67±4,8	15±3,7
М-4	43	261	58±7,5	14±5,3
МхУР	57	311	81±5,3	4±2,4
УРхМ	95	299	66±4,8	19±4,0
УР-4	38	237	66±7,7	16±5,9
УРхР	56	326	57±6,6	21±5,5
РхУР	27	298	74±8,4	4±3,6

Таким образом, результаты серии экспериментов подтвердили повышенную устойчивость к краснухе гибридной комбинации МхУР. В последующие годы также удалось продемонстрировать повышенную устойчивость к краснухе именно этой гибридной комбинации, включая и опыты комиссионной оценки эффективности селекции (см. табл. 5).

Изучение комбинационной способности внутрипородных групп краснухустойчивого карпа позволило установить:

(1) повышенный темп роста для гибридов УРХР, РХУР, УРХМ, МХУР на 1-ом и 2-ом годах жизни;

(2) менее выраженный эффект гетерозиса по росту для группы МХУР, но зато повышенную устойчивость к краснухе и выживаемость в условиях эпизодии;

(3) менее изученной оказалась гибридная комбинация РХМ, гетерозис по росту в этой группе снижен или даже ниже, чем в группе МХУР, но она значительно уступает всем гибридным группам по устойчивости к краснухе.

4. Генетика устойчивости карпа к краснухе

Результаты селекционной работы и опыты по промышленной гибридизации краснухустойчивого карпа выдвинули на первый план задачу генетического контроля устойчивости.

Устойчивость к болезням является классическим примером пороговых признаков (Фальконер, 1960; Брайбекер, 1966; Кардаков, 1984). Пороговые признаки контролируются полигенами, но имеют прерывистое распределение обычно не два класса: устойчивые (живые) и чувствительные (мертвые), или три класса: здоровые, больные, мертвые. Возможность качественного генетического анализа таких признаков давно показана на примере устойчивости кшчей к вирусу желтой лихорадки (Sabín, 1952). В рыбоводстве подобных работ нет. В случае устойчивости карпа к краснухе ситуация осложнена из-за спорной этиологии заболевания. Международными организациями по контролю за заболеваниями рыб и водных беспозвоночных симпомплексом "краснуха карпа" разделена на три самостоятельных заболевания: весенний вирус (возбудитель - вирус), аэромоназ (возбудитель - бактерия рода *Aeromonas*), инфекционный некротоз (возбудитель - флуоресцентные бактерии рода *Pseudomonas*). Другое обстоятельство сильно ограничивающее возможность качественного подхода к решению проблем генетики устойчивости карпа к краснухе - отсутствие дифференцированных по устойчивости - восприимчивости линий карпа.

В этой ситуации наиболее определенным представляется путь математического моделирования системы "паразит-хозяин", с последующим определением численных параметров "хозяина" у большого числа особей родительских форм и гибридов. Подобная задача может быть решена с помощью вычислительных машин. Разработка математической модели динамики индивидуального балла поражения карпа краснухой составила существенную часть работы (Волчков, Ганченко, Антоник, Ильясов, 1986; Раденцкий, 1989; Волчков, 1994). За основу при разработке модели была взята модель вирусного заболевания (Мерчук, 1985). В случае краснухи карпов использованы три параметра возбудителя (численность возбудителя, эффективная скорость размножения, вирулентность возбудителя); пять параметров хозяина (количество антигенов, скорость синтеза антигенов, скорость восстановительных процессов, взаимодействие "антиген - антигено", относительное поражение хозяина (балл поражения). Балл поражения - единственный измеримый параметр хозяина. Для его оценки была использована шкала заболевания карпа краснухой, применяемая в селекции: 0 - отсутствие поражения (здоровые рыбы); 1 (+) - очень слабое поражение (единичные мелкие кровоизлияния или язвы); 2 (++) - слабое поражение (язвы или кровоизлияния захватывают 3-4 чешуйки); 3 (+++) - среднее поражение (язвы более крупные); 4 (++++) - сильное поражение (язвы более 3 мм, доходят до ребер); 5 (+++++) - гибель рыбы.

В 1982 г. проведен специальный опыт по анализу изменчивости параметров математической модели динамики индивидуального балла поражения у карпа в системе скрещиваний М и УР (родительские формы в себе, реципрокные гибриды, возвратные гибриды). После индивидуального мечення рыб разных групп помечали гудронителем (по 20 экз. в каждой группе) и определяли индивидуальные баллы поражения через каждые 5-7 дней. На первом этапе изучена структура изменчивости всех четырех параметров модели методом однофакторного дисперсионного анализа. Структура дисперсионного комплекса позволяла решать только один вопрос. Есть ли различия по данному параметру между группами и если есть то между какими группами? Показано, что различия между группами выявлены только по одному из четырех параметров - скорости взаимодействия антиген-антигено (табл.29,30). Низкая величина доли влияния фактора "группа" (0,17) и низкое значение коэффициента вариации (14,8%) показывают, что даже по этому единственному параметру разнообразие невелико, и речь идет, скорее всего, об отклонении одной или немногих групп.

Сравнение групповых средних значений этого параметра по количеству

Таблица 29
 Дисперсионный однофакторный анализ изменчивости параметра
 математической модели ("взаимодействие антиген-антитело")
 в различных внутривидовых группах карпа

Изменчи- вость	SS	df	MS	F	F ₀₅	σ^2	r^{in}	CV, %
Общая	80,2	86				0,95	1,00	
Между группами	16,8	6	2,80	3,54	3,04	0,16	0,17	14,8
Внутри группы	63,4	80	0,79			0,79	0,83	32,8

Примечания. SS - сумма квадратов, df - число степеней свободы,
 MS - средний квадрат, F - фактическое значение
 критерия Фишера, F₀₅ - стандартное значение критерия
 Фишера, σ^2 - дисперсия, r^{in} - доля влияния факто-
 ра, CV - коэффициент вариации.

Таблица 30
 Значение параметра "взаимодействие антиген-антитело"
 у сравниваемых групп

Группа	Среднее значение
УР	2,34
М	2,36
УРхМ	2,59
МхУР	<u>3,59</u>
УРхМхУР	2,43
МхУРхУР	2,42
МхМхУР	2,68

подтвердило это предположение (табл.30).

Результат дисперсионного анализа полностью определился преимуще-
 ством гибридов МхУР над всеми остальными, которые между собой по
 лимитирующему параметру не различаются.

Установленное в дисперсионном анализе значение лимитирующего
 параметра находится в хорошем соответствии с результатами полевых
 испытаний по оценке эффективности селекции, проведенных ранее.
 Повышенная устойчивость к краснухе была также характерна для группы
 МхУР.

Таблица 31

Дисперсионный двухфакторный анализ изменчивости параметра математической модели ("взаимодействие антиген-антитело") в различных группах карпа (УР, М, УРхИ, МхУР, МУРхУР, УРхМУР)

Изменчивость	SS	df	MS	F	F ₀₅	σ^2	p^{in}	CV, %
Общая	74,56	76				1,04	1,00	
Мать	4,99	1	4,93	5,94	3,93	0,11	0,10	12,1
Отец	6,81	2	3,40	4,10	3,13	0,10	0,10	11,6
Взаимодействию	4,21	2	2,10	2,53	3,13	0,00	0,00	0,00
Остаточная	58,70	71	0,83			0,83	0,80	33,4

Примечание. См. обозначения как в табл. 29

Результаты анализа изменчивости параметров функциональной модели в совокупности с результатами полевых испытаний устойчивости к краснухе, по-существу, не оставляют сомнений в том, что скорость взаимодействия антиген-антитело является лимитирующим параметром устойчивости. Наличие модели позволяющей оперировать лимитирующим фактором устойчивости и соответствующего обеспечения ее (алгоритмы и ЭВМ-программы) означает наличие экспресс-метода оценки искомого параметра устойчивости. Возможность объективной оценки большого числа особей открывает перспективу детального генетического анализа признака, а в селекционном плане означает наличие эффективного метода выявления желательных генотипов.

Предварительные заключения о способе генетической детерминации лимитирующего параметра можно сделать на основе уже имеющихся данных. В таблице 31 приведены результаты двухфакторного дисперсионного анализа параметра взаимодействия антиген-антитело.

Данные таблицы показывают, что параметр принадлежит к категории относительно редких признаков, генетическая система которых включает только факторы с аддитивными эффектами. Если учесть, что этот параметр лимитирующий в системе устойчивости, то становится понятным успех массового отбора на повышенную устойчивость карпа к краснухе.

В плане реализации разработанных способов подготовки мето-

дких сравнения групп (семей) по оценке устойчивости к краснухе и методам индивидуального описания течения заболевания, что открывает новые возможности в селекции карпа на повышение устойчивости. Разработанные методы проходят патентную экспертизу (Ильясов, Волчков, Радецкий, 1993).

Селекционные эксперименты и генетические исследования позволили выдвинуть предположение, что устойчивость карпа к краснухе контролируется небольшим числом генов с аддитивным эффектом. Гены эти рецессивны по характеру своего действия, отбор внутривидовых групп (местных зеркальных карпов и украинско-рошинских карпов) идет по разным генетическим системам (Ильясов, 1981, 1986).

Аддитивность взаимодействия и рецессивный характер наследования устойчивости к краснухе приводят к важным выводам при промышленной эксплуатации отселекционированных групп. Во-первых, нельзя скрещивать внутривидовые группы краснухостойчивого карпа с карпами, не подвергавшимися целенаправленному отбору на повышенные резистентности к заболеванию.

Во-вторых, внутривидовые гибридные комбинации не в равной мере устойчивы к краснухе, что подтверждает опять же промышленной гибридизации, следовательно, для достижения эффекта повышенной устойчивости к краснухе нужны определенные скрещивания.

Полученные результаты позволили сделать следующее теоретическое заключение:

- адекватный задачам генетического анализа в селекции подход к изучению системы "паразит-хозяин" состоит в функциональном ее моделировании, позволяющем выделить характеристику рыб, лимитирующую устойчивость к краснухе;
- моделирование должно подходить для анализа индивидуального балла пораженности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Долгосрочная селекционная программа создания породы карпа с наследственно-повышенной устойчивостью к опасному инфекционному заболеванию – краснухе успешно завершена.

На основе материалов по селекции, проведенному испытанию и внедрению, накопленных за 30 лет работ, подготовлена заявка на новое селекционное достижение в области прудового рыбоводства (породу) – краснодарский краснухустойчивый карп.

Порода имеет сложную внутривидовую структуру, которая включает три гомозиготные по генам чешуйчатого покрова группы.

Росшинские чешуйчатые карпы, прошедшие отбор на протяжении 9 поколений, выдвинуты на присвоение статуса внутривидовой группы краснодарского краснухустойчивого карпа – росшинский краснухустойчивый карп.

Местные зеркальные карпы, прошедшие отбор на протяжении 7 поколений, выдвинуты на присвоение статуса внутривидовой группы краснодарского краснухустойчивого карпа – зеркальный краснухустойчивый карп.

Украинско-росшинские чешуйчатые карпы, прошедшие отбор на протяжении 7 поколений, выдвинуты на присвоение статуса внутривидовой группы краснодарского краснухустойчивого карпа – чешуйчатый краснухустойчивый карп.

Внутрипородные группы рассчитаны на получение промышленных гибридов, сочетающих в себе хороший рост, выживаемость и повышенную устойчивость к краснухе.

Работы по внедрению, выполненные в 1986–1990 гг. на семи предприятиях (Апшеронский рыбхоз, Ахтарский рыбхоз-совхоз, Кубанский асептический рыбопитомник, Голубицкий рыбхоз – 6 зона рыбоводства, Армавское карповое хозяйство – 7 зона рыбоводства, Новочеркасский рыбхоз-совхоз – 5 зона рыбоводства, Нарское охотничье хозяйство – индустриальное хозяйство), выявил ряд ценных рыбохозяйственных качеств краснухустойчивого карпа как на 1-ом году жизни, так и на 2-ом году жизни. Промышленные гибриды от скрещивания внутривидовых групп краснухустойчивого карпа обладают на 1-ом году жизни лучшими показателями выживаемости (15%) и продуктивности (3 ц/га); на 2-ом году жизни лучшими показателями выживаемости (15–20%), продуктивности (2–7 ц/га), более низкими кормовыми затратами (на 13%), повышенной устойчивостью к краснухе (30–50%) по сравнению с неселекционированными контрольными карпа-

ни из хозяйств Краснодарского края (Ильясов, Мотенков, Ганченко, 1968; Ильясов, Симонов, Вихман и др., 1989; Ильясов, Барт, Кириличников и др., 1991; Kirpichnikov, Ilyasov et al., 1993).

Существующие различия в восприимчивости рыб к заболеваниям были с успехом использованы в практике рыборазведения. Долгосрочные программы селекционно-генетического улучшения пород рыб в ряде стран (США, Румынии, Германии), основным содержанием которых было повышение устойчивости к распространенным заболеваниям, дали положительный результат. Селекция на повышение резистентности идет быстро, сопровождается значительным повышением рыбопродуктивности. Обязательным условием эффективности селекционных мероприятий является создание провокационного фона, который чаще всего достигается за счет отмены лечебных процедур во время вспышек заболевания на селекционной станции (Donaldson, Olson, 1955; Neal, 1972; Таразевыч, 1993).

При наличии провокационного фона достаточно эффективным оказывается массовый отбор на протяжении нескольких поколений отбора. На завершающем этапе в селекции необходимо использовать более сложные приемы селекции — семейную селекцию, комбинированный отбор. Достигнутый эффект селекции трудно сохранить при массовой репродукции селекционных достижений. Причины утраты достигнутых результатов носят как объективный характер, так и субъективный. Однако, повторяемость результатов высокая. Так, дважды селекционеры добились положительного результата при селекции гольца на устойчивость к фурункулезу (Emboday, Hayford, 1925; Hayford, Emboday, 1930; Ahlanger, 1964, 1977), карпа к краснухе (Schäperclaus, 1933, 1955; Pojoga, 1967, 1972; Costea, Cristian, Matei, 1980).

В Российской Федерации в результате продолжительной селекции создана порода карпа, обладающая наследственно повышенной устойчивостью к опасному инфекционному заболеванию — симптомокомплексу "краснуха карпов". Цикл работ по оценке эффективности проведенной работы показал, что отбор по темпу роста и на повышение резистентности к краснухе среди внутривидовых групп сопровождается неоднозначным ответом. Румынский карп положительно отвечает на отбор по устойчивости к краснухе, но величина эффекта селекции не превышает 4–5%, тогда как положительного результата отбора по темпу роста не получено. Благодаря отбору по массе рыб на 1-ом и 2-ом годах жизни удалось поддерживать скорость роста на исходном уровне. Украинско-румынский карп (челушчатый краснухостой-

тивней карп) положительно отвечает на отбор по устойчивости к краснухе. Эффективность селекции очень высокая и составляет за одно поколение 10-12%. К 6-му поколению отбора суммарный эффект селекции составляет от 30 до 50%. Колебания урожая резистентности зависят от интенсивности вспышки заболевания. В ходе селекции этой внутривидовой группы, несмотря на методический отбор в ряду последовательных поколений, рост карпов замедляется. Местные зеркальные карпы (зеркальный краснухостойчивый карп) положительно отвечают на отбор по общим признакам, но эффект селекции по устойчивости значительно выше, чем по скорости роста. Разнообразный ответ внутривидовых групп при одноступенчатой методике отбора в одинаковых условиях обитания свидетельствует о существовании генетическом разнообразии исходных селекционных групп карпа.

В опытах при испытании внутривидовых групп на комбинационную способность было показано, что повышенная резистентность к краснухе передается по наследству. Промышленные гибриды от скрещивания самок зеркальных карпов с самцами чешуйчатых карпов наиболее устойчивы к краснухе. Повышенная резистентность промышленных гибридов краснухостойчивого карпа доказана в специальных опытах (биопроба) и в полевых условиях (прудовые хозяйства зоны Северного Кавказа). В этих же опытах было показано, что устойчивость к краснухе контролируется преимущественно рецессивными генами с аддитивным эффектом (Илисов, 1981). Об аддитивном характере взаимодействия генов, обуславливающих повышенную устойчивость к краснухе, свидетельствуют также результаты оценки эффективности селекции в ряду последовательных поколений селекции чешуйчатых краснухостойчивых карпов (Илисов, Кирпичников, Шарт, 1983).

Факторы иммунитета, обуславливающие повышенную резистентность карпов к краснухе, возникшую в ходе селекции, установить не удалось. Это обстоятельство в сочетании со сложной этиологией симптомокомплекса "краснуха карпа" привело к формальному пути решения задачи генетического анализа повышенной устойчивости - математическому моделированию системы "паразит-хозяин". Удалось показать, что математическое моделирование с последующим выделением параметров, лимитирующих устойчивость, адекватно задачам генетического анализа. Математическая модель, разработанная применительно к краснухе карпа, "срабатывает" при учете единственного доступного учету показателя - балла поражения особи. Анализ структуры изменчивости лимитирующего параметра подтвердил аддитивный характер взаимодействия генов, обуславливающих повышенную устойчи-

дость к краснухе.

Условнонаправленная селекция по одному или двум признакам намного эффективнее, чем отбор по комплексу признаков. Но направленная селекция, как правило, сопровождается нежелательными коррелированными последствиями. Так, значительное повышение устойчивости к фурункулезу гольца и форели, привело к восприимчивости обеих видов к каверному заболеванию (Ehlinger, 1977), высокая плодовитость форели Динальдсона сопровождается уменьшением выживаемости и снижением жизнеспособности молоди (Kerschberger et al., 1976), высокопродуктивные породы карпа поражаются ожогами и чаще болеют воспалением плавательного пузыря. Отрицательных корреляций между повышенной резистентностью к краснухе и рыбохозяйственными показателями или другими признаками у краснухостойчивого карпа не обнаружено. Скорее даже наоборот, по некоторым показателям (например: плодовитость, жизнеспособность) он превосходит нормативные требования или показатели неселекционированного контрольного карпа. Следовательно в селекции на повышение к устойчивости к заболеваниям важно добиться определенного уровня резистентности, достаточного для получения экономического эффекта от использования селекционного достижения в производстве, но не сопровождающегося отрицательными коррелированными последствиями от одностороннего отбора. Кроме того, необходимо разработать систему поддержания достигнутого результата при массовом размножении материала - нормативную базу для ведения племенной работы и осуществления генетического мониторинга (Михайлова, 1992; Тюрин, Волчков, Радецкий и др., 1992).

Большой опыт работы в сельскохозяйственном производстве с резистентными сортами культурных растений и породами животных показывает, что селекция резистентных форм должна проводиться по непрерывной программе.

Несоблюдение этого требования в рыбоводстве приводит к быстрой утрате достигнутого результата, наиболее очевидно это в случае ручьиной породы карпа "Думбрава Сиблу" (Rejoga, 1967, 1972; Ильясов, 1983).

Как показали продолжительные селекционные эксперименты в США (Ehlinger, 1954, 1977), Германии (Schäferclaus, 1956, 1966), Румынии (Costea, Cristian, Matei, 1980), России (Ильясов, Мриличников, Март, Ганченко, 1986) существенного повышения резистентности к заболеваниям можно добиться за 5-6 поколений направленного отбора. Необходимо отметить, что все работы были начаты

при полном отсутствии данных с генетическом контроле признаков устойчивости. Сведения о генетической детерминации повышенной устойчивости могут значительно ускорить процесс селекции. Как показано на примере устойчивости карпа к краснухе, наиболее приемлемый и экономичный путь изучения генетики устойчивости рыб к заболеваниям — математическое моделирование системы "паразит-хозяин", выявление параметров лимитирующих повышенную устойчивость (Радзюк, 1989).

Возможность повышения резистентности рыб к заболеваниям путем селекции (генетической профилактики) не умаляет значения методов санитарии и лечения болезней, разрабатываемых ихтиопатологами. Но существует ряд заболеваний у рыб, для профилактики которых селекционно-генетические методы предпочтительнее. К категории таких заболеваний следует причислить природные стагонные инфекции (краснуха, воспаление плавательного пузыря у карпа), остроточечные инфекции (плавниковая гниль у угря), конституциональные заболевания (вздувка затылочного мешка у гольцов), узкоспецифичные паразитарные заболевания (дактилогироз у растительноядных рыб).

Селекционный процесс на приспособленность к заводской технологии и по признакам продуктивности обязательно должен сопровождаться контролем генетических и иммунологических параметров в ходе селекции. Иначе положительные результаты селекции по комплексам признаков могут быть сведены к нулю за счет повышенной восприимчивости отселектированных рыб к заболеваниям или повышенной толерантности рыб к воздействию неблагоприятных факторов среды (Симонов, Илцов, 1988). В этом отношении демонстративна работа по селекции карпа на уменьшение внутримышечных костей (т.е. "бескостный" карп). Отселектированные карпы имеют рыхлый костный скелет, который после технологической обработки мяса не ощущается как кости, но эти карпы высоко восприимчивы к заболеваниям и требовательны к качеству воды.

В Венгрии возникла проблема при одомашнивании обихованного европейского сома (*S. glanis*). После нескольких поколений воспроизводства сома в заводских условиях молодь его стала погибать в массовом количестве от заболеваний с признаками септицемии. В программу разведения сома включены специальным разделом работы по селекции на устойчивость к ряду заболеваний (Krasznai, Marjan, 1986, 1987). Аналогичная картина сложилась в Норвегии при реализации программы селекции атлантического хосса (*Salmo salar*).

Повышение продуктивности, наблюдаемое в ходе селекции, сопровождается повышением чувствительности к вибриозу, фурункулезу, и поэтому проблема отбора на повышенную резистентность вышла на первый план в селекционной программе (Refstie, 1982; Gjedrev, Sylte, Gjea, 1991). Причины ослабления иммунных функций и повышения восприимчивости рыб к заболеваниям связаны также с инбридингом, неизбежно возникающим при заводском способе воспроизводства.

Все большее значение в аквакультуре придается генетической профилактике болезней рыб и моллюсков. Практически в каждой крупной национальной программе разведения объектов аквакультуры резистентность к болезням относится к категории важнейших селекционных признаков, имеющих большое экономическое значение. Работы по селекции на резистентность, генетической профилактике заболеваний охватывают наиболее распространенные и массовые инфекции у лососевых рыб – вибриоз, фурункулез, бактериальное заболевание почек, перитомикоз, инфекционный панкреатический некроз, вирусную геморагическую септицемию; у карпа – краснуху, воспаление плавательного пузыря; у канального сома – вирусное заболевание; у европейского сома – септицемия; у американской устрицы – галлоспоридиоз. В некоторых странах начата работа по профилактике заболеваний методами геной инженерии.

В литературе появилось ряд фундаментальных сводок по проблеме селекции гидробионтов на повышение резистентности к заболеваниям (Ильсов, 1983, 1987; Price, 1985; Refstie, 1989; Shourrout, Chevassus, Guymard, 1986; Chevassus, Dorson, 1990; Kirpichnikov, Ilyasov, Shart et al., 1993).

Между национальными программами селективного повышения устойчивости к заболеваниям прослеживаются общие этапы и подходы, которые, по-видимому, будут полезны при разработке новых и реализации существующих программ.

Принципиальные моменты, которые необходимо учитывать при формировании и реализации программы селекции на повышенную резистентность к заболеваниям, с учетом опыта накопленного при селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе, изложены в разделе доклада "Практические рекомендации".

ВЫВОДЫ

1. В результате продолжительной селекции в России создана порода, обладающая наследственно-повышенной устойчивостью к сложному симптомокомплексу "краснуха карпа". Порода включает три внутриспородные группы, предназначенные для разведения в районах Северного Кавказа — естественном очаге краснухи.

2. Цели работ по оценке эффективности проведенной селекции показал, что отбор по темпу роста на повышение устойчивости к краснухе сопровождается неоднозначным ответом среди трех внутриспородных групп. В целом эффективность селекции на повышение устойчивости к краснухе значительно выше. Отсеleccionированные карпы устойчивы к бактериальному и вирусному контактному заражению при постановке биопробы, при этом устойчивость к вирусной инфекции в 2 раза выше, чем к бактериальной инфекции.

3. Повышенная резистентность отсеleccionированных карпов передается по наследству, но контролируется преимущественно рецессивными генами. Промышленные гибриды от скрещивания зеркальных и чешуйчатых карпов устойчивы к краснухе (гибриды МхУР и УРхМ), что доказано в специальных смотрах (биопроба) и в полевых условиях прудовых хозяйств. Уровень резистентности отсеleccionированных карпов колеблется от 15 до 50% в зависимости от интенсивности эпизоотий, уровня загрязнения водоемчиков, соблюдения технологической дисциплины на производстве, но прямое сравнение краснухустойчивого карпа с неселеccionированным контролем всегда показывало преимущество первого.

4. Использование промышленных гибридов краснухустойчивого карпа в промышленных хозяйствах Северного Кавказа приводит к значительному повышению рыбопродуктивности, снижению затрат на производство товарной продукции, повышению рентабельности хозяйства.

5. Отрицательных корреляций между повышенной устойчивостью к краснухе и рыбохозяйственными показателями внутриспородных групп карпа не обнаружено. По многим характеристикам они превосходят нормативные требования для 6 зоны рыбозводства или показатели неселеccionированного контроля. Высокие эксплуатационные качества производителей краснухустойчивого карпа и его гибридов подтверждены многолетними работами на Кубанском зональном рыбопитомнике и Голубицком рыбхозе.

6. В ходе селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе наблюдаются значительные генетические преобразования. Уровень

близкородственного полиморфизма трансферринов и эстераз трех внутрипородных групп краснухустойчивого карпа свидетельствует о повышении генотипического разнообразия, частоты встречаемости отдельных аллелей в процессе селекции и происходящей консолидации породы под действием отбора на повышение резистентности, проводимого в сдвинутых условиях обитания.

7. Коллекционное маточное стадо краснухустойчивого карпа содержится на опытной площадке прудов Ангелинского рыбхоза, является собственностью ВНИИРХ. Численность стада составляет 150 гнезд. Стадо включает все три внутрипородные группы двух последних поколений селекции. Пользовательное маточное стадо краснухустойчивого карпа содержится на Кубанском зональном рыбопитомнике, является долевой собственностью ВНИИРХ и Кубанского зонального рыбопитомника. Численность стада поддерживается на уровне 750 гнезд. Маточное стадо включает две внутрипородные группы: украинско-рошинские карпы и ангелинские зеркальные карпы 7 и 8-го поколений селекции. Кубанский зональный рыбопитомник производит промышленных гибридов между двумя этими линиями.

8. Сформулированы основные требования к программам создания селекционных достижений в аквакультуре, основным отличительным признаком которых должна быть повышенная устойчивость к заболеваниям и воздействию неблагоприятных факторов среды на организмы гидробионтов. Реализация программы подобного типа должна предусматривать участие специалистов разного профиля.

9. Различия в восприимчивости к заболеваниям у рыб существуют как среди диких популяций, так и среди одомашненных форм. Изменчивость по восприимчивости у рыб существует в отношении вирусных (инфекционный некроз поджелудочной железы лососевых рыб, вирусное заболевание канального сима, инфекционных некроз гемопоэтической ткани лососевых рыб, вирусной геморрагической септицемии радужной форели), бактериальных (краснуха карпов, фурункулез лососевых, вibriosis), незаразных болезней (газовая эмболия, водянка желточного мешка у голцов, алиментарные заболевания печени у форели), паразитарных заболеваний (миксоболоз карпа, цератомикоз лососевых, паразитарные заболевания растительноядных рыб).

10. Повышенная резистентность к заболеваниям у рыб проявляется и как доминантный, и как рецессивный признак. Предварительный генетический анализ устойчивости карпа к краснухе показал, что повышенная устойчивость контролируется преимущественно рецессивными генами с аддитивным эффектом. Статистическими методами показано, что вклад отцовского и материнского генотипов в устойчивость по-

тмств составляет 0,10. Установлено, что наиболее приемлемый путь генетического изучения устойчивости рыб к заболеваниям, особенно в случае неясной этиологии заболевания или сложности этиологического комплекса, как в случае краснухи карпов. — математическое моделирование системы "паразит-хозяин", с выделением параметров хозяина, лимитирующих устойчивость.

11. Селекционные работы, направленные на повышение резистентности рыб к заболеваниям, дают положительный эффект. Результат селекции значительный, повышение устойчивости наблюдается за 5-6 поколений направленного отбора. Неизменное условие эффективности отбора — создание провокационного фона за счет неприменения лекарственных препаратов во время проведения селекции. На первых этапах селекции эффективен массовый отбор по фенотипу.

12. Достигнутый успех в селекции трудно сохранить при массовой репродукции. Многие созданные в ходе селекции линии и штаммы, резистентные к тому или иному заболеванию, утеряны, но повторяемость результатов селекции высокая. Дважды селекционеры добивались повышения устойчивости гольца и ручьевой форели к фурункулезу и октомитозу, и неоднократно — карпа к краснухе.

13. Разработка генетических методов профилактики заболеваний у рыб не умаляет методов санитарии и лечения, разрабатываемых ихтиопатологией. В первую очередь методы генетической профилактики должны применяться в отношении очаговых инфекций, быстротечных заболеваний, конституциональных болезней рыб и многочисленных уродств, узкоспецифичных паразитарных заболеваний.

14. Селекционные достижения в аквакультуре должны быть представлены в виде натурального образца и нормативно-технологической документации по его сохранению и эксплуатации. В качестве натуральных образцов селекционных достижений в аквакультуре должны признаваться — генетические коллекции, породы, промышленные гибриды и новые гибридные формы. Натуральные образцы могут иметь внутреннюю структуру любой степени сложности, которые оцениваются и признаются в качестве селекционного достижения как единое целое. В качестве нормативно-технологической базы к натуральным образцам селекционных достижений должны представляться — инструкции, рекомендации, нормативы.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Важнейшим условием успешной реализации селекционных программ, направленных на повышение резистентности к заболеваниям, следует считать создание провокационного фона для отбора. На селекционной станции, где проводятся работы, следует изменить применение лекарственных препаратов для лечения заболеваний.

2. При формировании и сравнительном изучении исходного стада в его состав необходимо включать и восприимчивые штаммы, т.к. именно среди них отбор может быть наиболее эффективным.

3. Генетические параметры, определяющие повышенную устойчивость к заболеваниям, целесообразно определять в исходном стаде, т.к. это позволит выбрать адекватные целям селекционной программы методы селекции. В качестве подхода к решению генетических задач можно рекомендовать математическое моделирование системы "паразит-хозяин" и очень удачную систему балльной оценки степени поражения группы особей, а лучше отдельных особей, которая дает возможность разложить дисперсию на компоненты.

4. На первых этапах селекции, в течение первых двух-трех поколений, нужно проводить массовый отбор по внешним признакам заболевания, т.е. выбраковывать из маточного стада всех пораженных заболеванием особей. После определения генетических параметров, определяющих повышенную устойчивость, целесообразно перейти к более сложным приемам селекции - комбинированный отбор или семейную селекцию. Полезно определить экспериментально или рассчитать теоретически необходимый и достаточный уровень резистентности, чтобы избежать отрицательных коррелированных эффектов от одностороннего отбора.

5. В процессе селекции необходимо постоянно контролировать эффекты по основному признаку - повышенной резистентности, путем сравнения селекционного стада с неселекционированным контролем. Хорошие результаты должен давать сравнительный анализ устойчивости в ряду последовательных поколений отбора. Наряду с мониторингом за изменениями основного признака, предусмотренного селекционной программой, необходимо постоянно контролировать генетические преобразования в стаде, комбинационную способность внутривидовых групп, хозяйственные характеристики, включая и устойчивость к заболеваниям, не относящимся к тем, которые заданы селекционной программой.

6. На завершающем этапе селекции кроме рекомендаций по промышленному использованию целесообразно разработать мероприятия по поддержанию достигнутого уровня резистентности при массовой репродукции племенного материала.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ильясов Ю.И., Киричников В.С., Факторович К.А., Шарт Л.А. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе// Селекция в прудовом рыбоводстве/ Тезисы докл. на Всесоюзном семинаре (Киев, 8-11 июля 1975 г.). - М., 1975. - С.22-24.
2. Ильясов Ю.И., Шарт Л.А., Факторович К.А. Методы и эффективность селекции карпа на устойчивость к краснухе// III съезд ВСГЭС им.Н.И.Вавилова. Тезисы докл. II (I)/ Генетика и селекция животных. Генетика человека и медицинская генетика. - Л.:Наука, 1977. - С.85-86.
3. Киричников В.С., Ильясов Ю.И. Повышение устойчивости карпа к краснухе путем межпородных промышленных скрещиваний и отбора// Науч.-техн. реферативный сб., сер. Промысловая ихтиология. - М.:ВНИИРХ, 1977. - Вып.II. - С.3-4.
4. Ильясов Ю.И. Проблемы селекционно-племенной работы: для повышения устойчивости к краснухе// Рыбоводство и рыболовство. - 1977. - № 4. - С.17-18.
5. Ильясов Ю.И., Киричников В.С., Шарт Л.А. Генетические основы селекции карпа на устойчивость к краснухе// XIV Международный генетический конгресс. Секционные заседания. Тезисы докл. Ч.1. - Секция 13-20. - М.:Наука, 1978. - С.512.
6. Ильясов Ю.И., Шарт Л.А. О корреляции титров трансферрина и сывороточной эстеразы карпа (*Cyprinus carpio* (L.)) с устойчивостью к краснухе// XVI Международная конференция по группам крови и биохимическому полиморфизму животных, 14-18 августа 1978г./ Тезисы докл. - Л., 1978. - С.169.
7. Ильясов Ю.И., Шарт Л.А. Полиморфные генетические системы сыворотки крови и их связь с селекционными признаками у карпа// II Всесоюзное совещание по биохимической генетике, кариологическому полиморфизму и мутагенезу у рыб, 14-17 марта 1978 г./ Тезисы докл. - М., 1978. - С.30-31.
8. Шарт Л.А., Ильясов Ю.И. О типах трансферрина и эстераз у карпа, селекционируемых на устойчивость к краснухе// II Всесоюзное совещание по биохимической генетике, кариологическому полиморфизму и мутагенезу у рыб, 14-17 марта 1978 г./ Тезисы докл. - М., 1978.- С.54-55.
9. Киричников В.С., Ильясов Ю.И., Шарт Л.А. Методы и результаты селекции карпа на устойчивость к краснухе// Профилактика и меры борьбы с болезнями рыб при интенсивных методах выращивания/

Материалы Всероссийского совещания 3-6 октября 1978 г. - Краснодар, 1978. - С.67-69.

10. Кирпичников В.С., Илясов Д.И., Факторович К.А., Шарт Л.А. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе// Сб. науч.тр./ Генетика и селекция рыб. М.:ВНИИРХ, 1978. - Вып.20. - С.78-98.

11. Илясов Д.И., Кирпичников В.С., Шарт Л.А. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе// Международный семинар/ Повышение продуктивности прудовых рыб с помощью селекции и гибридизации. 19-23 сентября 1978 г. - Сарваж, Венгрия. - 1978. - С.18-20.

12. Илясов Д.И., Кирпичников В.С., Шарт Л.А. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе// Международный семинар/ Повышение продуктивности прудовых рыб с помощью селекции и гибридизации, 19-23 сентября 1978 г. - Сарваж, Венгрия. - 1978. - С.195-210.

13. Илясов Д.И., Шарт Л.А. О корреляции типов трансферрина и сывороточной эстеразы карпа (*Cyprinus carpio* (L.)) с устойчивостью к краснухе// Материалы XVI-й Международной конференции по группам крови и биохимическому полиморфизму животных. - Л., 1979 г. - Т.4. - С.216-231.

14. Шарт Л.А., Илясов Д.И. О типах трансферрина и эстераз у производителей карпа (*Cyprinus carpio* (L.)), селекционируемых на устойчивость к краснухе// Сб. ст./ Биохимическая и популяционная генетика рыб. - Л., 1979. - С.147-151.

15. Илясов Ю.И., Шарт Л.А. Полиморфные генетические системы сыворотки крови и их связь с селекционными признаками у карпа (*Cyprinus carpio* (L.)) // Сб.ст./ Биохимическая и популяционная генетика рыб. - Л., 1979. - С.152-156.

16. Щеглова Н.В., Илясов Д.И. К вопросу об эстеразах у карпа (*Cyprinus carpio* (L.)). // Сб.ст./ Биохимическая и популяционная генетика рыб. - Л., 1979. - С.176-180.

17. Илясов Д.И., Шарт Л.А. Мечание мальды карпа подрезанием плазмиков// Рыбоводство и рыболовство. - 1981. - № 4. - С.

18. Илясов Ю.И. Селекция рыб на устойчивость к заболеваниям// Генетика, селекция и гибридизация рыб/ Тезисы докл. II Всесоюзного совещания. - Ростов-на-Дону, 16-20 марта 1981 г. - С.90-91.

19. Кирпичников В.С., Илясов Д.И., Шарт Л.А. Методы и эффективность селекции карпа на устойчивость к краснухе// Генетика,

селекция и гибридизация рыб/ Тезисы докл. II Всесоюзного совещания. - Ростов-на-Дону, 16-20 марта 1981 г. - С.96-98.

20. Илясов Ю.И. Генетические основы селекции рыб на устойчивость к заболеваниям// Материалы СЗВ по теме "Выращивание посадочного материала рыб промышленными методами". - Сазхаломбатта, 1981. - С.63-73.

21. Илясов Ю.И., Кирличников В.С., Шарт Л.А. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе (итоги работ за 1976-1980 гг.)// IV съезд ВОГиС им.Н.И.Вавилова, Кишинев 1-5 февраля 1982 г./ Тезисы докл., Ч.4. - Кишинев:Итизияда, 1982. - С.204.

22. Катасонов В.Я., Боброва Ю.П., Бружинская И.В., Илясов Ю.И., Тмыляк В.Г., Сарсембаев Р.С., Чутаева А.И., Хретьян А.Н. Передовой опыт племенной работы в рыбоводстве// Экспресс-информация. Сер. Рыбхозяйственное использование внутренних водоемов. - М.:ЦНИИТЭИРХ, 1983. - Вып.11. - 26 с.

23. Илясов Ю.И. Генетические основы селекции рыб на устойчивость к заболеваниям// Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции/ Сер. Биологические ресурсы гидросферы и их использование. - Л.: Наука, 1983. - С.120-129.

24. Илясов Ю.И., Кирличников В.С., Шарт Л.А. Методы и эффективность селекции карпа на повышенную устойчивость к краснухе// Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции/ Сер.Биологические ресурсы гидросферы и их использование. - Л.:Наука, 1983. - С.130-146.

25. Илясов Ю.И., Бычков О.В. К вопросу создания автоматизированной системы управления (АСУ) функциональной подпрограммой "Амур-Селекс"// Сб.науч.тр./ Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.:ВНИИРХ, 1983. - Вып.38. - С.150-161.

26. Илясов Ю.И. Селекция и племенная работа с растительноядными рыбами// Биологические основы и производственный опыт рыбохозяйственного и мелiorативного использования дальневосточных растительноядных рыб/ Краткие тезисы докл. к X Всесоюзному совещанию по проблемам освоения растительноядных рыб (г.Славянск, октябрь, 1984 г.). - М., 1984. - С.96-97.

27. Волчков Ю.А., Гвяченко М.В., Решетников С.И., Радецкий В.П., Илясов Ю.И. Методика сравнения растительноядных рыб по темпу роста при прудовом выращивании// Сб.науч.тр./ Вопросы интенсификации прудового рыбоводства. - М.:ВНИИРХ, 1985. - Вып.45.

- С.76-81.

28. Волчков Д.А., Илясов Ю.И., Гапченко М.В. Влияние плотности выращивания на рост белого амура на первом году жизни// Сб.науч.тр./ Растительоядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - М.:ВНИИПРХ, 1985. - Вып.44. - С.72-74.

29. Алтуков В.П., Илясов Ю.И. Информация о международном симпозиуме по генетике, селекции и гибридизации рыб и других водных животных// Пригласительный билет к программе школы "Методы количественной генетики и селекции рыб"/ Тезисы лекций. - М.:ВДНХ СССР, 1986. - С.8-9.

30. Илясов Ю.И. Методические подходы к изучению генетики устойчивости рыб к заболеваниям// Пригласительный билет к программе школы "Методы количественной генетики и селекции рыб"/ Тезисы лекций. - М.:ВДНХ СССР, 1986. - С.18-20.

31. Илясов Ю.И., Попова А.А. Задачи отраслевой науки по селекции и использованию импортированных пород карпа// Интенсификация товарного рыбоводства Молдавии/ Тезисы докл. Республиканской научно-технической конференции 7-8 августа 1986 г. - Кишинев, 1986. - С.125-126.

32. Кирпичников В.С., Илясов Ю.И., Шарт Л.А. Выведение краснухоустойчивой породы карпа// Тезисы докл. III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб, 9-11 сентября 1986 года, г.Тарту. - М., 1986. - С.106-107.

33. Попова А.А., Илясов Ю.И., Щербенко Ю.И. Импортированные породы карпа в СССР и проблема сохранения генофонда// Тезисы докл. III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб, 9-11 сентября 1986 года, г.Тарту. - М., 1986. - С.174-176.

34. Симонов В.М., Илясов Ю.И. Межсезонные различия по толерантности к лимиту кислорода у белого толстолобика в острых шок-тестах// Тезисы докл. III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб, 9-11 сентября 1986 года, г.Тарту. - М., 1986. - С.209-210.

35. Осадчук Л.А., Капура С.Н., Крапунов С.Н., Бердихев Г.Д., Илясов Ю.И., Луценко Н.А. Способ определения качества половых продуктов у семцов карповых рыб// Авторское свидетельство № 1200869, заявка № 3706861, зарегистрировано 1 сентября 1985 г.

36. Волчков Ю.А., Илясов Ю.И., Радецкий В.П. Задачи и методы селекции растительноядных рыб с позиций генетики// Сб.науч. тр./ Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбо-

водство. - М.: ВНИИРХ, 1986. - Вып. 48. - С. 24-36.

37. Волчков Д.А., Ганченко И.В., Ильясов Ю.И., Антоник Г.К. Использование математического моделирования системы "возбудитель-хозяин" в изучении генетики устойчивости карпа к краснухе// Сб. науч. тр./ Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбководстве. - М.: ВНИИРХ, 1986. - Вып. 48. - С. 67-70.

38. Ильясов Ю.И., Попова А.А., Шербенко Э.И. Сравнительная характеристика импортированных пород карпа по некоторым экстерьерным и интерьерным признакам// Сб. науч. тр./ Совершенствование технологии и племенной работы в рыбководстве. - М.: ТСХА, 1986. - С. 37-46.

39. Кирпичников В.С., Ильясов Ю.И., Шарт Л.А., Ганченко И.В. Выведение краснухоустойчивых пород карпа// Тр. зоологического института АН СССР/ Вопросы паразитологии и патологии рыб. - Л., 1987. - Т. 171. - С. 33-46.

40. Кирпичников В.С., Ильясов Ю.И., Шарт Л.А. Проблемы селекции животных на повышение устойчивости к заболеваниям// Сельскохозяйственная биология. - 1988. - №4. - С. 22-27.

41. Симонов В.М., Ильясов Ю.И. Методические указания по оценке толерантности растительноядных рыб к неблагоприятным факторам среды. - М.: ВНИИРХ, 1987. - 8 с.

42. Симонов В.М., Ильясов Ю.И. Генетические основы селекции рыб на толерантность к неблагоприятным факторам водной среды// Депонир. ЦНИИТЭИРХ. - № 7 (201) реферат в ВНИИТИ депонированные научные работы (Естественные и точные науки, техника). - М.: ВНИИТИ, 1988. - № 925-рх. - 131 с.

43. Ильясов Ю.И. Эколого-генетический мониторинг доместикации и процессов искусственного воспроизводства растительноядных рыб в новых объектах промышленного рыбководства// Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб/ Тезисы докл. II-го совещания (г. Казань, август 1988 г.). - М.: ВНИИРХ, 1988. - С. 5-6.

44. Ильясов Ю.И. Положение о внедрении селекционных достижений в рыбководстве// Положения по организации селекционно-племенного дела в рыбководстве: - М., ВНИИРХ, 1988. - С. 28-31.

45. Ильясов Ю.И. Типовое положение о коллекционном рыбководном хозяйстве// Положения по организации селекционно-племенного дела в рыбководстве. - М.: ВНИИРХ, 1988. - С. 32-33.

46. Волчков Д.А., Радецкий В.П., Веригин Б.В., Шубникова Н.Г., Ганченко И.В., Решетников С.И., Ильясов Ю.И. Морфометричес-

- кий анализ в селекции и племенной работе с растительноядными рыбами// Рекомендации. - М.:ВНИИПРХ, 1988. - 32 с.
47. Радюцкий В.П., Волчков Ю.А., Ганченко М.В., Решетников С.И., Ильясов Ю.И., Михайлова С.Ш. Сравнение групп растительноядных рыб по скорости роста// Рекомендации. - М.:ВНИИПРХ, 1988. - 17 с.
48. Ильясов Ю.И., Катасонов В.Я. Значение генетики и селекции для развития аквакультуры// Сб.науч.тр./ Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбководстве. - М.:ВНИИПРХ, 1986. - Вып.48. - С.3-6.
49. Воронин В.М., Ильясов Ю.И. О перспективах хозяйственного использования продуктивных возможностей водных экосистем// Проблемы экологии Прибайкалья/ Тезисы докл. к III Всесоюзной научной конференции. Иркутск, 5-10 сентября 1988 г. - Иркутск, 1988. - С.103.
50. Ильясов Ю.И., Киричичников В.С., Факторович К.А., Шарт Л.А. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе// Науч. тр. ВАСХНИЛ/ Селекция прудовых рыб. - М.:Колос, 1979. - С.16-28.
51. Ильясов Ю.И., Порода как единица классификации в аквакультуре// III школа-семинар по генетике и селекции животных, II научные чтения-памяти академика Д.К.Балаяна (12-19 сентября 1989 г.) Новосибирск, 1989. - С.48.
52. Ганченко М.В., Волчков Ю.А., Ильясов Ю.И. Описание и статистический анализ структуры осевого скелета как сигнального признака в селекции растительноядных рыб// Рекомендации. - М.: ВНИИПРХ, 1988. - 16 с.
53. Храпунов С.Н., Кадуря С.Н., Ильясов Ю.И. Использование белков-маркеров и фрагментируемости ДНК хроматина нуклеазами в определении качества половых продуктов самцов белого амура// Рекомендации. - М.:ВНИИПРХ, 1988. - 19 с.
54. Симонов В.М., Ильясов Ю.И. Оценка жизнестойкости молоди рыб по признакам морфотипа// Тезисы докл. I Всесоюзной конференции по рыбохозяйственной токсикологии. Декабрь, 1988, Юрмала. 4.И. - Рига, 1988. - С.
55. Попова А.А., Ильясов Ю.И. Основы формирования генетических коллекций в сельском хозяйстве и пути организации коллекционного дела в карповодстве// Материалы III Всесоюзного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб, 9-11 сентября 1986 года, г.Тарту/. Том 2 "Селекция рыб". - М., 1989, с.197-221.

56. Ильясов Ю.И. Международный симпозиум. Рыбоводство, 1987, вып.6, с.16-17.

57. Ильясов Ю.И., Мотенков Ю.М., Ганченко И.В. Результаты внедрения краснухустойчивого карпа в 1986 году в Голубицком рыбхозе// Сб.науч.тр./ Вопросы интенсификации прудового рыбоводства.- М., 1988, вып.53, С.155-160.

58. Ильясов Ю.И., Симонов В.М., Влхман А.А., Осташевский А.Л., Шарт Л.А. Оценка эффективности селекции карпа на устойчивость к краснухе в экспериментальных и полевых условиях// Сб.науч.тр./ Селекция и племенное дело в рыбоводстве. - М., 1989, вып.58, с.34-40.

59. Ильясов Ю.И., Кирпичников В.С., Шарт Л.А. Краснодарский краснухустойчивый карп// Научные разработки селекционно-генетического центра. Предложения к внедрению. - М., 1989, с.5.

60. Ильясов Ю.И., Попова А.А., Доманчук В.И., Сержант Л.А., Дубовик Н.Ф. Импортированные породы карпа// Научные разработки селекционно-генетического центра. Предложения к внедрению. - М., 1989, с.6.

61. Ильясов Ю.И., Попова А.А., Гелецкий Н.Е., Доманчук В.И., Куркубет Г.Х., Сержант Л.А., Щербенко Л.И., Дубовик Н.Ф. Рекомендации по формированию коллекций пород рыб на примере карпа// Рекомендации. М., 1990, с.15.

62. Дубовик Н.Ф., Ильясов Ю.И., Михайлова С.Ш., Петин В.Н. Использование альбиносов канального сома для двулинейного разведения// Рекомендации. М., 1990, с.8.

63. Волчков Ю.А., Решетников С.И., Ильясова В.А., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И. Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб// Рекомендации. М., 1990. с.32.

64. Волчков Ю.А., Решетников С.И., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И., Ильясова В.А. Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб// Приложение. ЭВМ-программа дискриминантного анализа (Фортран). М., 1990. С.7.

65. Ильясов Ю.И., Шарт Л.А., Кирпичников В.С., Мотенков Ю.М., Тихонов Г.Ф., Ганченко М.В., Осташевский А.Л. Разведение и промышленное использование краснодарского краснухустойчивого карпа// Методические рекомендации. М., 1991. с.29.

66. Куркубет Г.Х., Доманчук В.И., Ильясов Ю.И., Каховский А.Е. Селекция рамчатых карпов породной группы "Фресинет" на устойчивость к аэромонозу// Сб.науч.тр./ Болезни рыб - М.:ВНИИПРХ, 1991-

Вып.63. - С.82-91.

67. Волчков Ю.А., Турин В.В., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И., Михайлова С.Ш. Методика оценки группы рыб по комплексу признаков-компонент продуктивности//Рекомендации/М., 1922. - 9с.

68. Волчков Ю.А., Турин В.В., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И., Михайлова С.Ш. Методика оценки группы рыб по комплексу признаков-компонент продуктивности//Приложение/ М., 1992. - 13с.

69. Ильясов Ю.И. Селекция рыб на устойчивость к заболеваниям// Тезисы докл. VI съезда ВОГиС им.Н.И.Вавилова/ Минск, 1992. - С.56.

70. Ильясов Ю.И., Юхименко Л.Н., Осипова Л.Н. Восприимчивость к заболеваниям радужной форели и форели Дональдсона//Сб.науч.тр./ Корма и кормление ценных объектов аквакультуры. - М.:ВИНИПРХ, 1992, вып.67, - с.80-90.

71. Ганченко М.В., Ильясов Ю.И., Шарт Л.А., Тихонов Г.Ф. Динамика остеологических характеристик трех внутривидовых групп краснорусого карпа разных генераций одного поколения селекции// Сб.науч.тр./ Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбоводства. - М.:ВИНИПРХ, 1992, вып.68, С.12-16.

72. Таразевич Е.В., Ильясов Ю.И. Рыбохозяйственная характеристика лавинского карпа// Сб.науч.тр./ Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбоводства. - М.:ВИНИПРХ, вып.68, С.30-39.

73. Ильясов Ю.И., Волчков Ю.А., Турин В.В., Ганченко М.В., Михайлова С.Ш. Альбинизм канального сома и его возможности его использования в двулинейном разведении//Сб.науч.тр./ Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбоводства. - М.:ВИНИПРХ, вып.68, с.56-62.

74. Таразевич Е.В., Ильясов Ю.И. Рыбохозяйственная характеристика лавинского карпа// Тезисы докл./ Всерос.научно-произ.совещания по проблемам развития пресноводной аквакультуры 15-19 ноября 1993 г.- М.:ВИНИПРХ, 1993. - с.99-100.

75. Иванова З.А., Ильясов Ю.И., Морози И.В., Цак К. Исследования алтайского карпа// Тезисы докл./ Всероссийского науч.-произв. совещания по проблемам развития пресноводной аквакультуры 15-19 ноября 1993 г. - М.:ВИНИПРХ, 1993 г. - С.100.

76. Деманчук В.И., Лобчанко В.В., Ильясов Ю.И., Куркубет Г.М. Направления и методы селекции карпа "Зрешинет" в условиях республики Молдова//Тезисы докл./ Всероссийского науч.-произв. совещания по проблемам развития пресноводной аквакультуры 15-19 ноября 1993 г.-

ВНИИРХ, 1993, С.106.

77. Шарт Л.А., Ильясов Ю.И., Тихонов Г.Ф., Ганченко М.В. Селекция карпа на повышение устойчивости к краснухе//Тезисы докл./ Всероссийского науч.-произв.совещания по проблемам развития пресноводной аквакультуры 15-19 ноября 1993 г. - М.:ВНИИРХ, 1993, С.107.

78. Куркубат Г.Х., Доманчук В.И., Ильясов Ю.И. Селекция карпа на устойчивость к аермонхозу//Тезисы докл./ Всероссийского науч.-произв.совещания по проблемам развития пресноводной аквакультуры 15-19 ноября 1993 г. - М.:ВНИИРХ, 1993, С.107-108.

79. Ильясов Ю.И., Шарт Л.А., Тихонов Г.Ф. Селекция карпа на устойчивость к краснухе//Тезисы докл./ Международный симпозиум "Карп" 6-9 сентября 1993 г. - Будапешт, Венгрия, 1993, С.28.

80. Ильясов Ю.И., Волчков Ю.А., Радецкий В.П. Методика селекции карпа на повышение устойчивости к краснухе путем семейного отбора//Информационный пакет. Сер.:Аквакультура. - М.:ВНИИРХ, 1993. - Вып.1. - С.5-19.

81. Kirpichnikov V.S., Factorovich K.A., Ilyasov You.I., Shart L.A. Selection of common carp (*Cyprinus carpio* (L.)) for resistance to dropsy// Report of the FAO Tech. Conf. on Aquaculture, Rome, FAO. FTR: AQ/Conf/76/ E.63. - 1976. - 13 p.

82. Kirpichnikov V.S., Ilyasov You.I., Shart L.A. Selection of carp to increase the resistance against dropsy// Inter. Semin. "Increasing the productivity fishes by selection and hybridisation", с Sarvas, HUNGARY. - 1978. - P.37-39.

83. Kirpichnikov V.S., Factorovich K.A., Ilyasov You.I., Shart L.A. Selection of common carp (*Cyprinus carpio* (L.)) for Resistance to dropsy// In: Advances in Aquaculture/edited by T.V.R. Pillay and W.A. Dill, Farnham. - 1979. - P.628-633.

84. Ilyasov You.I. Bases genetiques de la selection des Poissons en vue de renforcer leur resistance a des Maladies// EIFAC/86 /Symp. E73/.-M.: 1986. - 16 p.

85. Ilyasov You.I. Genetic principles of fish selection for disease resistance// EIFAC/86/Symp. E73. Abat. Symp. CIEPI Bordeaux. - 1986. - P.32.

86. Ilyasov You.I. Genetic principles of fish selection for disease resistance// From Proc. World Symp. on Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture, Bordeaux 27-30 May. - 1986. - Vol.1. BERLIN. - 1987. - P.455-469.

87. Kirpichnikov V.S., Ilyasov You.I., Schart L.A. Heraus-
zuchtung einer Karprenrasse mit erhöhter Resistenz gegen die
infektiöse Bauchwassersucht// Fortschr. Fisch. wiss. - 1987. -
1.3/6. - P.115-120.

88. Ilyasov You.I., Ostashevsky A.L., Tichonov G.F. Classifi-
cation and legal protections of selection achievements in Aqua-
culture// Symp. on carp genetics. CEARVAS, HUNGARY - 3-7 sep. -
1990. - P.26.

89. Ilyasov You.I., Kurkubet G.Kn., Domanchuk V.I. Selec-
tion of frame carps of "FRHSINET" breed group for resistance to
aeromonosis// Symp. on carp genetics. CEARVAS, HUNGARY - 3-7 sep. -
1990. - P.12.

90. Kirpichnikov V.S., Ilyasov You.I., Schart L.A., Vikhman A.A.,
Ganchenko K.V., Ostashevsky A.L., Simonov V.M., Tichonov G.F.,
Tjurin V.V. Selection of Krasnodar common carp (*Cyprinus carpio*
(L.)) for resistance to dropsy: principal results and prospects//
aquaculture. - 1993. - # III. - P.7-20.

ОГЛАВЛЕНИЕ

стр.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ	3
СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ. ВВЕДЕНИЕ	7
СЕЛЕКЦИЯ КАРПА НА УСТОЙЧИВОСТЬ К КРАСНУХЕ	9
1. Материал и методы исследований	9
2. Результаты селекции	14
БИОПРОБА	25
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ПРИ СЕЛЕКЦИИ КАРПА НА ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К КРАСНУХЕ	31
1. Формирование гомозиготной линии украинско- ропшинских карпов	31
2. Биохимический полиморфизм внутрипородных групп краснухоустойчивого карпа	35
3. Гетерозис при внутрипородных скрещиваниях крас- нухоустойчивого карпа	47
4. Генетика устойчивости карпа к краснухе	54
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	59
ВЫВОДЫ	65
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	68
СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	69

Мини
18.03.94