

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ПО ВЫСШЕМУ ОБРАЗОВАНИЮ

Санкт-Петербургский государственный университет

На правах рукописи

УДК 597:638.082.22:591.4:519.237

ВОЛЧКОВ Юрий Андреевич



СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ
В СЕЛЕКЦИИ РЫБ

Специальность: 03.00.15 - генетика

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург-1994

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ПО ВЫСШЕМУ ОБРАЗОВАНИЮ

Санкт-Петербургский государственный университет

На правах рукописи

УДК 597:639.032.22:591.4:519.237

ВОЛЧКОВ Юрий Андреевич

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ
В СЕЛЕКЦИИ РЫБ

Специальность: 03.00.15 - генетика

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург-1994

Работа выполнена на кафедре генетики и микробиологии
Кубанского государственного университета

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук М.А. Андрияшева
доктор биологических наук, профессор И.А. Захаров
доктор биологических наук, профессор Л.З. Кайданов

Ведущее учреждение - Всероссийский научно-исследовательский
институт прудового рыбоводного хозяйства

Защита состоится "31" "марта" 1994 г. в "16" час.
на заседании Специализированного совета Д 063.57.21 по за-
щите диссертаций на соискание ученой степени доктора биоло-
гических наук при Санкт-Петербургском государственном уни-
верситете по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университет-
ская наб. д. 7/9, Биолого-почвенный факультет, кафедра гене-
тики и селекции, ауд. 1

С диссертацией можно ознакомиться в центральной научной биб-
лиотеке СПбГУ

Автореферат разослан "11" февраля 1994 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета

Л. А. Мамон

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы Развитие теории и методов искусственного отбора остается наиболее важной составляющей процесса становления генетики как научной основы и практического руководства селекции. Когда цели селекции объекта выявлены опытом его хозяйственного использования, именно генетические исследования должны адекватно оценить исходный материал и проложить путь к их достижению.

"Стать более эволюционной, более физиологической, более близкой к запросам практической селекции", - так в 40-х годах определил Н.И.Вавилов условия успеха прикладной генетики. Два первые из них уже обеспечены. Но тезис "селекция - не синоним генетики" еще и сегодня указывает на узел проблемы. Нельзя рассчитывать, что готовые к использованию разработки появятся без специальных генетических исследований, предмет и актуальность которых определяет селекция.

Уже получен ряд важных результатов. Генетика нашла подход к оценке перспективности отбора через разложение фенотипической дисперсии признака и измерение её генотипической компоненты в исходном материале. В рамках параллельного анализа предложила методы общей характеристики генетической системы признака и методы оценки комбинационной способности в селекции, использующей гетерозис. Определила пути оптимизации подбора родительских форм для гибридизации. Оформила и воплотила в методы концепцию ассоциативного отбора. Для решения одного из наиболее сложных вопросов селекции - идентификации ценных генотипов по фенотипу - предложила и реализовала плодотворную идею использования фоновых признаков.

Однако при всех достоинствах каждой из этих разработок они в совокупности не составляют системы - генетически обоснованной технологии селекции. Целостность селекционного процесса, весьма условно разделенного на этапы, ставит непреодолимое условие его эффективности. Оно заключается в единстве генетических принципов, на которых должны осуществляться изучение исходного материала, селекционное моделирование, выбор оптимального метода отбора, идентификация ценных генотипов и стабилизация селекционного результата.

Выбирая такие принципы, естественно обратиться к опыту наук, изучающих "рабочие методы природы" - естественный отбор. Исследования в этой области всегда были проникнуты духом системного анализа. Теперь от становится здесь ведущим методологическим направлением.

Перспективу определения точек приложения селектирующих факторов связывают с эколого-генетическим синтезом. Но если в учении о микроэволюции это центральный вопрос теории, то в селекции - ключевой вопрос практики, от верного решения которого зависит эффективность селекционных мероприятий. Отсюда уверенное становление эколого-генетического подхода и системного анализа в целом и в современной теории селекции.

Стремление реализовать потенции системного анализа изменчивости в разработке генетических основ селекции рыб и послужило стимулом к постановке данного исследования. Хотя изучалась частная генетико-селекционная ситуация - семейная селекция растительноядных рыб, ее планомерная проработка позволила выявить некоторые общие проблемы генетической теории и практики искусственного отбора в рыбоводстве.

Цель исследования На основе системного анализа изменчивости разработать целостный комплекс методов, обеспечивающий процесс семейной селекции от изучения исходного материала до стабилизации результата отбора.

На пути к её достижению встали следующие задачи:

определить принципы анализа изменчивости комплекса признаков в генетико-селекционных исследованиях;

оценить с генетических позиций преимущества семейной селекции и предпосылки отбора по основным селекционно значимым признакам;

выявить ключевые генетические проблемы организации семейной селекции и предложить их решение;

разработать генетически обоснованные методы меж- и внутрисемейного отбора по главным категориям селекционируемых признаков растительноядных рыб (компонентам продуктивности, скорости полового созревания, устойчивости к болезням).

Научная новизна Определены три принципа работы с комплексом признаков в генетических и селекционных исследованиях: системности, адекватности, эквивалентности.

Предложена и испытана новая для генетики фенотипическая характеристика объекта, адекватная задаче идентификации селекционно ценных генотипов - линейная комбинация комплекса признаков со специализированной целевой функцией.

Предложен общий принцип построения информативной селекционной оценки объектов отбора - апостериорная минимизация эффекта факторов, содействующих генетическим в определении изменчивости признаков.

Показаны огромные потенции системного морфометрического анализа в организации косвенного отбора по селекционно значимым признакам рыб.

Практическая значимость исследования нашла отражение в нескольких методиках, рекомендованных ВНИИПРХ для использования в специализированных хозяйствах, занимающихся разведением и селекцией растительноядных рыб, а также в учебном процессе при подготовке специалистов-рыбоводов в области генетики, селекции и племенного дела. В число методик вошли:

Сравнение групп растительноядных рыб по скорости роста (рекомендации). - М.: ВНИИПРХ. - 1988.

Описание и статистический анализ структуры осевого скелета как сигнального признака в селекции растительноядных рыб (рекомендации). - М.: ВНИИПРХ. - 1988.

Морфометрический анализ в селекции и племенной работе с растительноядными рыбами (рекомендации). - М.: ВНИИПРХ. - 1988.

Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб. - М.: ВНИИПРХ. - 1990.

Методика сравнения групп рыб по продуктивности при прудовом выращивании. - М.: ВНИИПРХ. - 1992.

Положения, относимые на зачету

Системный анализ изменчивости предполагает адекватную фенотипическую характеристику объектов, которой может быть линейная комбинация комплекса признаков. В роли индивидуальной оценки она позволяет отразить специфику группы в характеристике принадлежащей к ней особи; в роли групповой - учесть эффекты среды на изменчивость селекционно значимых признаков.

Постановка индивидуальных скрещиваний и комплексная оценка

полученных семей позволяют соединить в единую генетико-статистическую процедуру вскрытие потенциала генотипической изменчивости в исходном материале, количественную его оценку и фиксацию генетически обусловленного преимущества отдельных групп рыб за счет отбора лучших семей.

Перспектива оптимизации сравнительного эксперимента в рыбоводстве открывается не в совершенствовании его схемы, а в разработке методов анализа данных, реализующих обычное разнообразие условий конкретных опытов в селекционно информативные оценки сопоставляемых групп.

Соответствующие методы могут работать по принципу апостериорной минимизации эффекта факторов, сопутствующих генетическим в определении изменчивости селекционно значимых признаков; статистическая база методов - многомерный анализ комплекса характеристик системы "объект - условия выращивания".

Системный морфометрический анализ позволяет выявить в пределах семьи генотипически различные группы рыб. Эти его потенции успешно реализуются в организации комбинированного отбора и могут быть использованы в племенной работе для поддержания породного стандарта.

Апробация работы Материалы настоящей диссертации были доложены и обсуждались или представлены на научно-методических советах Комплексной целевой программы "АМУР" (1981 - 1988 гг.), Всесоюзных школах-семинарах по методам количественной генетики рыб (Москва, июль, 1986; Борок, март, 1987; Москва, июль, 1988); Всесоюзных совещаниях по проблемам освоения растительноядных рыб (Славянск, октябрь, 1984; Кислинов, август, 1988); Всесоюзном совещании "Микроэволюция пресноводных животных" (Борок, март, 1988); 5-ом Всесоюзном Съезде ВОГиС (Москва, ноябрь, 1987); Ихтиологической комиссии МРХ СССР (Москва, июнь, 1990).

Публикации По материалам диссертации опубликовано 23 работы в соавторстве с членами научного коллектива кафедры генетики и микробиологии Кубанского государственного университета. В период с 1981 по 1990 гг. коллектив под научным руководством автора диссертации выполнял НИР по генетическим основам селекции растительноядных рыб в рамках КЦП "АМУР" (N ГР 01850127915). Вклад автора в эти исследования состоял в определении задач, планировании экспериментов и участии в их выполнении, анализе данных, подготовке публикаций.

Структура и объем работы Диссертация состоит из введения,

обзора литературы, описания материала и методов исследования, трех глав, излагающих основные результаты работы, и заключения.

Работа представлена на 310 страницах текста; содержит 69 таблиц и 17 рисунков. Описание и обсуждение части результатов внесены в 26 приложений.

Список цитированной литературы содержит 442 наименования (335 отечественных и 107 иностранных).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная часть исследований выполнена на видах рыб китайского равнинного комплекса: белом толстолобике (БТ) - *Hypophthalmichthys molitrix* Val., белом амуре (БА) - *Steopharyngodon idella* Val., пестром толстолобике (ПТ) - *Aristichthys nobilis* Rich. К обсуждению отдельных аспектов проблемы привлекались данные, полученные в опытах на карпе.

Материал для исследования получен в результате комплексного описания семей - потомств от индивидуальных скрещиваний. Получены и исследованы 4 генерации семей: 1981, 1984, 1987 и 1988 г.г. Скрещивания выполнены на осетрово-рыбцово-шемайном заводе объединения Краснодаррыбпром (ОРТБ); отделении "Дарина поляна" Экспериментального рыбопроизводного завода "Торячий ключ" (ЭРПЗ); Кубанском зональном рыбопитомнике (КЗРП); ЭРПЗ "Краснодарский" в оптимальные сроки.

Из семей генерации 1981 г. выращены и прошли комплексное изучение семьи БТ А2, А4, А5, В2, В3, В7, С4, С9, С10 (буквой обозначены самки, цифрами - самцы); семьи ПТ D1, D2, E3, E4, F5, F6; семьи БА H1, H2, K1, K2, L3, J4.

Скрещивания 1984 г. выполнены как попарные. По схеме "3 самки x 3 самцы" получены 9 семей БТ: M1, M2, M3, N1, N2, N3, O1, O2, O3. Из этих семей выполнен наиболее полный цикл исследований: рыбопродуктивных, морфометрических, остеологических, гистологических, паразитологических. У БА в этой генерации изучены семьи b1, b2, b3, n1, g1, g3; у ПТ - семьи U4, Z2 и Z4.

В нерестовой кампании 1987 г. производители происходили из семей генерации 1981 г. У БА из H1 получено 12 семей (первым следуют номер самки, вторым - самца): 4.3, 8.3, 10.3, 18.3, 4.7, 8.7, 10.7, 18.7, 4.9, 8.9, 10.9, 18.9. У БА из K1 семьи - 14.21,

18.21, 16.21, 14.13, 18.13, 16.13. От производителей из семьи БТ ВВ получены 8 семей: 2.9, 4.9, 5.9, 12.9, 2.11, 4.11, 5.11 и 12.11.

В 1988 г. скрещивания у БТ выполнены по схеме "4 самки x 2 самца", у ПТ - "4 самки x 2 самца". Семьям БТ присвоены индексы: А2, А3, А4, В2, В3, В4, С2, С3, С4, D2, D3, D4. Семьям ПТ - 2.2, 2.1, 4.2, 4.1, 5.2, 5.1, 7.2 и 7.1.

Возраст производителей 6 - 7 лет. Общее число изученных семей - 85.

Материал по БТ дополнен выборками из ремонтных стад ряда рыбозаводов, где исходная генетическая структура вида - акклиматизанта претерпела разную степень изменения в связи с одновременным завозом молоди из р. Амур или рек Китая, различием числа поколений воспроизводства, разной интенсивностью эксплуатации маточных стад. Исследованы выборки годовиков БТ на ЗРРЗ "Горячий Ключ", Курском РЗ и двухгодовиков из стад Теленевского рыбхоза (Молдова) и ЗПОРП "Балыкчи" (Узбекистан). Общий объем выборок из ремонтных стад около 230 особей.

При постановке скрещиваний изучали развитие рыб на ранних стадиях. Процент нормального развития икры определяли на стадии 8 - 16 бластомеров в выборках из инкубационных аппаратов спустя 2 час после осеменения. Процент выклева личинок определяли в выборках из 50 нормально развивающихся икринок. Через сутки от начала опыта учитывали число живых личинок. При оценке всех показателей повторность опыта трехкратная.

Потомства от индивидуальных скрещиваний на первом году жизни выращивали раздельно. Основная часть материала выращена в прудах 0,10 - 0,35 га селекционно - племенного участка (СПУ) КЗРП. Гидрохимический и гидробиологический режим этих прудов по данным за ряд лет отвечал технической норме.

В опытах с сеголетками БА генерации 1987 г. одна из повторностей заложена также в прудах ЗРРЗ "Краснодарский". Цель - достичь к концу сезона разнонаправленных сдвигов исходной генетической структуры семей за счет выращивания в различных условиях. Средняя навеска рыб ко времени осенних обловов составила 8,6 г на КЗРП и 21,6 - на ЗРРЗ "Краснодарский".

На втором году жизни семьи в зависимости от цели эксперимента выращивали в раздельной или совместной посадке после груп-

пового мечения. Плотности посадки в пределах нормативных для товарного выращивания.

Результат выращивания характеризовали комплексом показателей, который включал: средние по семье начальную (п0) и конечную (пк) массу тела, прирост (Δm), скорость роста (V), а также выживаемость (ft), плотность посадки (pp), плотность по выходу (pV) и продуктивность (pr) - выход рыбы данного вида с единицы площади пруда, кг/га.

К концу второго года выращивания, кроме оценки продуктивности, приурочивали исследование семей и по другим категориям признаков: морфометрическим, строению осевого скелета, гистологической картине гонад, зараженности паразитами, толерантности к дефициту кислорода и пестицидному загрязнению.

В смысле морфометрического описания положена схема промеров, рекомендованная для карповых рыб И.Ф.Правдиным /1966/. С учетом особенностей объекта в нее внесены отдельные изменения и дополнения /Волчков и др., 1988/.

Полный список морфометрических признаков включал: длину тела, длину головы, длину рыла, диаметр глаза, заглазничное (посторбитальное) расстояние, межглазничное (интерорбитальное) расстояние, наибольшую высоту тела, наименьшую высоту тела (высоту хвостового стебля), антедорсальное расстояние, постдорсальное расстояние, антевентральное расстояние, пектовентральное расстояние, длину грудных плавников, вентроанальное расстояние, длину брюшных плавников, длину спинного плавника, высоту спинного плавника, длину анального плавника, высоту анального плавника, длину хвостового стебля, массу тела, толщину тела, обхват тела.

Особенностью морфометрического анализа в данной работе было использование только абсолютных значений признаков при полном отказе от индексов. Основание к этому дало предварительное испытание их эффективности в решении двух классов задач: оценке сходства групп по средним значениям и по корреляционной структуре комплексов признаков. Показано, что при нормировании признаков на длину тела оценки сходства по векторам средних теряют в устойчивости к изменению условий выращивания, а операции сравнения корреляционных матриц осложняются возникающей при нормировании мультиколлинеарностью. Следствием ее оказываются большие погрешности при вычислении межгрупповых расстояний по корреляционной структу-

ре признаков.

Интерес к изменчивости строения осевого скелета определился потенциально высокой разрешающей способностью остеологических характеристик в установлении генетически обусловленных межгрупповых и индивидуальных отличий. Причина коренится в особой природе средней компоненты изменчивости. Действительно, время, когда внешние условия способны влиять на развитие остеологических признаков, ограничено определенными, чувствительными периодами эмбрионального развития. Позднее источник средней межиндивидуальной изменчивости пресекается полностью, а еще возможное становление межгрупповых различий уже не связано с модификационной изменчивостью.

В основу методики описания осевого скелета положено исследование А.Я.Таранца /1946/, изучившего особенности строения передних позвонков карповых рыб. Структуру осевого скелета характеризовали общим числом позвонков (О) и их количеством в грудном (Г), переходном (П) и хвостовом (Х) отделах. "Формулу" осевого скелета записывали как соотношение О:Г:П:Х, например 40:16:7:17.

Гистологическое исследование гонад преследовало две цели:

- количественную характеристику степени зрелости самок для сравнения семей по скорости полового созревания и выбора лучшей;
- анализ системы корреляций между морфометрическими признаками и гистологическими характеристиками развития гонад для последующей оценки степени зрелости по морфотипу и внутрисемейного отбора будущих племенных самок.

Обе задачи решались в результате исследования случайных выборок по 25-30 рыб из каждой семьи. Проводили морфометрическое описание рыб, вскрытие, определение пола и фиксацию гонад. Для приготовления препаратов гонад использована стандартная гистологическая техника /Ромейс, 1953/.

Общее число рыб, подвергнутых гистологическому исследованию для оценки степени зрелости в возрасте 1+ или 2+, составило по семьям БТ и БА около 450.

По итогам предварительных исследований в качестве адекватной оценки скорости полового созревания самок - двухлеток, т.е. темпа прохождения ими II стадии зрелости, выбран средний диаметр ооцитов старшей генерации (VI - VII фазы протоплазматического роста).

Полное паразитологическое вскрытие рыб, сбор и фиксацию их-

тиопаразитологического материала проводили по методике В.А.Догеля /1933/ и И.Е.Быховской-Павловской /1969,1985/. Учеными некоторые новые методы фиксации и изготовления тотальных препаратов для отдельных групп паразитов, которые в условиях проведения работы относились к категории массовых. Из моногенной готовили глицерин-желатиновые препараты по методике А.В.Гусева /1983/. Метациккарий рода *Diplostomum* фиксировали и окрашивали уксуснокислым кармином по методу В.Е.Сударикова и А.А.Шигина /1965/. Паразитических рачков фиксировали 70° - ным спиртом после предварительного изучения живого материала.

Круг использованных в работе математико - статистических методов определился ее ориентацией на генетическое обоснование семейной селекции РЯР и системный анализ изменчивости.

Структуру изменчивости отдельных признаков в семьях исследовали с использованием ряда моделей дисперсионного анализа: однофакторной, двухфакторной смешанной /Глотов, Рахман,1989/, двухфакторной "без повторений" с оценкой дисперсии взаимодействия по методу Тьюки /Рао,1968/. Изменчивость комплекса признаков характеризовали по итогам одно- и двухфакторного многомерного дисперсионного анализа /Аренс, Лейтер, 1985/.

Задача сравнения семей по ряду селекционно значимых признаков осложнялась их зависимостью, кроме "семейного" генотипа и условий выращивания, еще от некоторых показателей, величина которых подлежит контролю, но не регуляции. Примером может быть зависимость степени зрелости гонад от массы тела рыбы. Снятие эффекта таких "сопутствующих" переменных достигалось в ковариационном анализе /Аффи, Эйзен, 1982/.

Сходство семей оценивали, используя как признаки с дискретной изменчивостью (параметры осевого скелета), так и непрерывной (морфометрические). В первом случае вычисляли показатель сходства популяций и критерий идентичности по Л.А.Животовскому /1982/. Во втором - расстояние Махаланобиса /Некдалл, Стюарт, 1982/. Для измерения внутрисемейной изменчивости по дискретным признакам использовали показатель внутрипопуляционного разнообразия /Животовский, 1982/.

Корреляционную структуру признаков, свойственную семье или иной родственной группе, описывали матрицей парных корреляций (или ковариаций). Оценкой парных связей количественных признаков

служил выборочный коэффициент корреляции, качественных - коэффициент сопряженности (по Чупрову). В целях наглядного представления корреляционной структуры применяли метод максимального корреляционного пути /Выханду, 1964/. Сходство групп по корреляционной структуре признаков оценивали с помощью критерия Бартлетта /Кэндалл, Стьюарт, 1982/.

Ориентация на системный анализ изменчивости предполагала характеристику объектов численными значениями комплекса признаков с учетом системы их связей. Это были комплексы индивидуальных характеристик, например, морфометрических признаков, или комплексы групповых показателей, отражающих состояние системы "объект - условия выращивания". Следствием стало широкое использование в работе многомерных статистических методов, основанных на построении и исследовании свойств линейных комбинаций признаков.

В работе использованы четыре различные типа линейных комбинаций, обеспечивающие:

- дифференциацию групп и определение расстояний между ними в условиях минимизированной внутригрупповой изменчивости (дискриминантный (синоним - канонический) анализ);
- выявление закономерностей изменчивости объектов по комплексу коррелированных признаков (метод главных компонент);
- выявление корреляционной структуры признаков (факторный анализ);
- прогнозирование признака-функции по значениям комплекса независимых переменных (множественный регрессионный анализ).

Вычисления выполнены в ВЦ Кубанского государственного университета на ЭЕМ ЕС-1045 с использованием оригинальных программ кафедры генетики и микробиологии /В.П.Раденцкий/, включающих отдельные элементы БМОР. Значительная часть работ выполнена на ПЭЕМ "Искра" 1031 с использованием интегрированных пакетов STATGRAPHICS 3.0 и CSS Intergraph 2.20.

3. ПРИНЦИПЫ АНАЛИЗА КОМПЛЕКСА ПРИЗНАКОВ В СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Системный анализ - методология исследования объектов посредством представления их в качестве систем и анализа этих сис-

тем... В отличие от операций исследования, системный анализ направлен как бы вовне системы, поэтому его нередко связывают с обоснованием целей принятия решений.

В данной работе наиболее детально исследованы две системы, называемые далее "морфотип" и "объект - условия выращивания". Первая соответствует организменному уровню, и ее элементами являются индивидуальные морфологические характеристики рыб - промеры тела и его частей. Вторая отвечает чисто рыбоводному аспекту описания искусственного ценоза, каким является зарыбленный пруд. Состав ее элементов ограничивается традиционными рыбоводными показателями.

В селекции системный анализ изменчивости преследует цель организации эффективного отбора. Иными словами он должен обеспечить распознавание тех групп или особей, сохранение которых на племя обеспечивает закрепление в ряду поколений выявленного фенотипического преимущества и, тем самым, преобразование генетической структуры селекционируемого материала в нужном направлении.

Системное исследование предполагает использование фенотипических характеристик отличных от признаков классической генетики. Эти новые характеристики должны, по нашему мнению, обладать следующими свойствами:

- включать в себя некоторое множество признаков, неформально объединяемых в комплекс, отвечающий определенному уровню организации;
- отражать специфику группы в индивидуальной характеристике принадлежащего к ней объекта;
- обеспечивать оценку вклада генетических факторов и условий среды в фенотипическую изменчивость.

Переход от анализа единичных признаков к их комплексам является с этих позиций лишь предпосылкой, но не достаточным условием системного исследования изменчивости. Соответствия фенотипических характеристик указанным требованиям можно достичь за счет установления некоторых исходных принципов анализа комплекса признаков. Нами вводятся три таких принципа: системности, адекватности и эквивалентности.

Принцип системности предполагает характеристику объекта определенными значениями комплекса признаков в единстве с системой

их связей.

Принцип вытекает из фундаментального положения о целостности организма в индивидуальном и историческом развитии [Шмальгаузен, 1942/], и остается лишь определить его место в селекции и, главное, пути реализации.

Расчленение значений признаков и системы их связей как целого оказывается, по нашему мнению, основным препятствием для распознавания генотипов по фенотипу. Путь к их объединению в фенотипической оценке индивида открывается при построении линейных комбинаций (L):

$$L = b_1 x_1 + \dots + b_i x_i + \dots + b_p x_p$$

где x_i - численные значения признаков;

b_i - коэффициенты линейной комбинации;

p - число признаков.

Индивидуальность генотипа находит отражение в значениях множества признаков, связанных определенным "законом". Этот закон - система корреляций, свойственная группе, если она не случайное собрание особей, а генетически определенная совокупность - вид, популяция, порода, семья. Иными словами, система связей - категория групповая, только на группе открытая изучению, но реализующая себя и у каждого индивида в соотношении признаков. Коэффициенты линейной комбинации, отражающие вклад в ее значения соответствующих признаков, определяются с учетом их корреляции. Подстановка этих коэффициентов в вектор значений признаков индивида наполняет вектор информацией о системе связей свойственной группе. Выражаясь фигурально, с этого момента мертвый ряд чисел обращается живым членом популяции.

Преимущества системного описания морфотипа продемонстрируем на примере прижизненной идентификации пола рыбы в раннем возрасте. Это хорошая модель общей задачи распознавания генотипа по фенотипу. Она достаточно проста - дифференцируются только две группы объектов, и, главное, не оставляет сомнений в генетической обусловленности различий между этими группами.

Распознавание пола по морфотипу в возрасте 1+ - 2+ представ-

ляет и существенный практический интерес. Количество получаемой молоди лимитируется, как правило, количеством и качеством половых продуктов самок. Идентифицировать самок и создать для них максимально благоприятные условия уже в раннем возрасте означало бы повысить экономическую эффективность производства посадочного материала.

Самцы и самки (двулетки) из семей БТ генерации 1984 г. описаны по комплексу из 20 морфометрических признаков. Пол рыб установлен при вскрытии по внешнему виду гонад. Сравнение самцов и самок по средним значениям каждого из признаков ни в одном случае не выявило статистически достоверных различий. Иными словами, ни по одному из признаков в отдельности определить пол рыбы в этом возрасте невозможно.

В рамках анализа изменчивости "морфотипа" задача нашла удовлетворительное решение. Дискриминантный анализ позволил получить линейную комбинацию признаков (дискриминантную функцию), которая максимизировала различия между группами разного пола относительно внутригрупповых.

Эффективность подхода ясна уже из сравнения распределений по отдельному признаку, с одной стороны, и значению дискриминантной функции - с другой (рис.1). Если в первом случае распределения для самцов и самок в значительной части перекрываются, то во втором - обобщенное распределение отчетливо бимодально.

По значению дискриминантной функции, вычисленному для каждой особи, определяли ее пол. Средняя по четырем семьям ошибка отнесения в группу самок составила 13%, что открывает возможность практического использования метода.

Достоинства линейных комбинаций признаков не исчерпываются возможностью объединить необходимую информацию об объекте в единую меру. Еще более существенно, что линейной комбинацией можно придать определенное целевое значение. Это позволяет реализовать второй из введенных принципов анализа комплекса признаков - принцип адекватности. Он постулирует необходимость соответствия способа построения линейной комбинации и различаемых в ней признаков селективной задаче.

Цель определяет способ построения линейной комбинации, который и должен быть адекватен задаче исследования. От него зависят величины коэффициентов, т.е. вклады, вносимые каждым из призна-

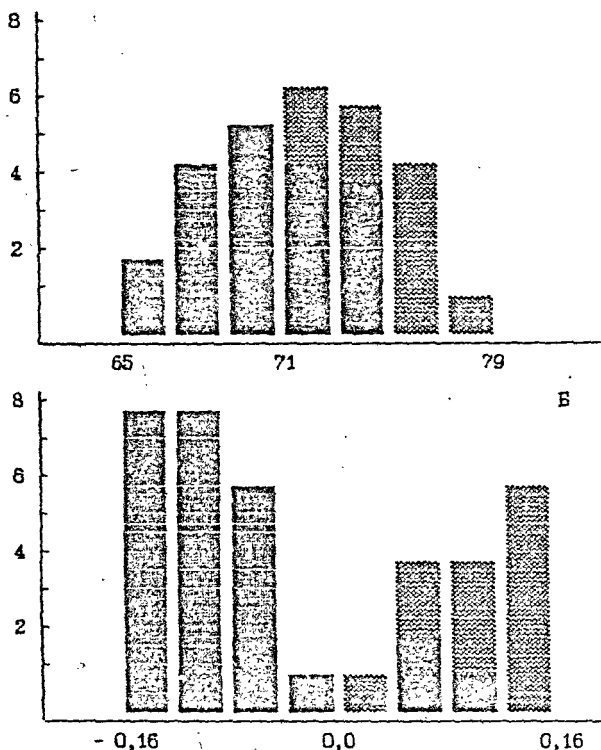


Рис. 1 Гистограмма распределения самок и самцов БТ по величине морфометрического признака и значению дискриминантной функции (двулетки семьи W2 генерации 1984 г.)

А - длина грудных плавников, Б - дискриминантная функция. По абсциссе - значение признака (или функции), ординате - число рыб.

□ - самки, ▨ - самцы, ▩ - зона перекрывания распределений

ков. Обычно они велики лишь у части признаков, у остальных - малы или нулевые. В соответствии с принципом адекватности это позволяет ввести понятия "информативного комплекса признаков" и "информативной линейной комбинации".

Понятие "информативной комбинации" лежит в русле важного поло-

ления о репрезентативном наборе признаков, развитого Л. А. Животовским /1982/ при обсуждении проблем анализа комплекса признаков в популяционно-генетических исследованиях, но более узко по объему. Такой комплекс определяется среди признаков одного уровня, одной подсистемы фенотипа, и по единственному критерию - величине вклада в распознавание генотипов по фенотипу. К "информативной линейной комбинации" предъявляются два требования: максимум информативности в характеристике объектов отбора по комплексу селекционно значимых признаков и минимум средней компоненты в структуре изменчивости ее значений.

В теории селекции, естественно ориентированной на практическое использование, ценность вводимых понятий во многом определяется их операциональностью - наличием адекватной процедуры анализа изменчивости. Предлагаемое решение иллюстрируем на примере двух задач системного анализа, вставших в семейной селекции рыб. Первая состоит в оперативной оценке генетического сходства семей по легко доступным для измерения признакам и решена в исследовании системы "морфотипа". Вторая связана с оценкой семей по признакам-компонентам продуктивности и потребовала исследования системы "объект-условия выращивания".

Оценка генетического сходства семей по морфотипу возможна, если в системе морфометрических признаков существует и может быть выявлен некоторый комплекс характеристик, который отражает специфику семей - различие их генетической структуры. Другие признаки своей экологической пластичностью обеспечивают устойчивость "информативного комплекса" и при оценке генетического сходства выполняют функцию "слежения за средой".

В одном из экспериментов двухлетки 4 семей БТ выращены совместно в двух повт. рядах (однотипные пруды 14 и 15 на СВУ КЗРП). По морфотипу описаны в общей сложности около 230 особей. Учен комплекс из 16 признаков. Для последующего обсуждения важно, что облов и описание рыб на разных прудах выполнены с интервалом в два месяца, что привело к различию средней наземки рыб примерно в 1,5 раза. В последующем это позволило избавиться от опасения, что выявляемые межсемейные различия по морфотипу ограничиваются размерно-весовыми характеристиками рыб.

Изученный морфометрический комплекс в целом отчетливо реагировал на генетические факторы и условия среды. Об этом свиде-

тельствуют результаты многомерного дисперсионного анализа, который выявил достоверные эффекты как "семейного" генотипа, так и условий выращивания (табл. 1). Но доля "межсемейной" в общей

Таблица 1
Многомерный дисперсионный анализ изменчивости комплекса
морфометрических признаков в семьях двухлеток БТ

Изменчивость	ldf 1	ldf 2	λ -критерий Уилкса	R - критерий Пао	pH_0
Между семьями	48	619	0,336	5,7	0,00
Между прудами	16	208	0,316	28,1	0,00
"Семья x пруд"	48	619	0,812	0,9	0,60

дисперсии отдельно исследованных признаков различалась на порядок величин: от 4% для высоты анального плавника до 40% для постдорсального расстояния.

В двух вариантах канонического анализа был введен вклад признаков в распознавание "семейных" генотипов. В А-варианте, 4 группы сформированы по семейной принадлежности рыб. Изменчивость "между прудами" в этой ситуации оказалась внутригрупповой, а межсемейная - межгрупповой. В В-варианте сформированы 2 группы из совместно выращенных рыб четырех семей. Здесь межсемейные различия стали внутригрупповыми, а различия "между прудами" - межгрупповыми. С учетом свойства канонических компонент максимизировать межгрупповую дисперсию относительно внутригрупповой, смысл параллельных анализов сводился к оценке относительной информативности признаков в разграничении генетически различных групп - семей. Признаки со значительными вкладами в линейные комбинации А-варианта по определению относятся к информативным, В-варианта - к экологически подвижным, в первую очередь реагирующим на изменение условий выращивания.

Кластеризация признаков в пространстве первых компонент А- и В-вариантов канонического анализа выявила "информативный комплекс" (рис.2). В него вошли признаки "А" и "С" кластеров: пост-

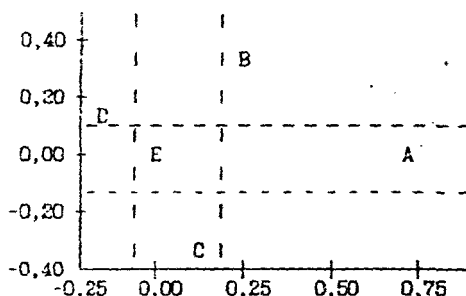


Рис.2 Распределение центров кластеров морфометрических признаков на плоскости первых компонент А- и В- вариантов анализа. Состав кластеров: А - постдорсальное расстояние; В - наибольшая высота тела, антевентральное расстояние, длина спинного плавника; С - длина грудных плавников, вентроанальное расстояние, высота спинного плавника; D - длина головы, наименьшая высота тела, антедорсальное расстояние, длина хвостового стебля; Е - длина тела, длина рыла, пектоанальное расстояние, длина анального плавника, высота анального плавника. Пунктиром ограничен интервал в 0,5 сигмы для среднего вклада признаков в первые компоненты.

дорсальное расстояние, длина грудных плавников, вентроанальное расстояние и высота спинного плавника. В число относительно пластичных признаков вошли составившие кластер "D": длина головы, наименьшая высота тела, антедорсальное расстояние и длина хвостового стебля. Эти две категории признаков обозначены как "G"- и "E"-комплексы.

Показательны результаты дисперсионных анализов, где на одной и той же выборке двухлеток БТ оценивались в сравнительном плане потенции G- и E-комплексов в различении семей (табл. 2).

Видно, что G - комплекс, включающий только 4 признака, дифференцирует семьи успешно: на долю дисперсии "между семьями" приходится 47,2% от общей дисперсии значений канонической компоненты, а на долю дисперсии "между прудами" - 10,0%. При использовании в тех же целях E-комплекса структура изменчивости иная. Вклад межсемейной дисперсии в общую снижается до 27,2% и оказывается равным возрастному до 30,9% вкладу межпрудовой.

Аналогичное исследование выполнено на базе данных эксперимента по совместному выращиванию семей ПТ. Схема опыта "3 семьи x

Таблица 2

Дисперсионный анализ значений канонических компонент, дифференцирующих семьи двухлеток БТ по G- и E-комплексам признаков

Именчивость	df	mS	F	Дисперсия	Доля от общей дисперсии, %
G - комплекс признаков					
Между семьями	3	64,50	64,5 *	1,10	47,2
Между прудами	1	28,04	28,0 *	0,23	10,0
"Семья x пруд"	3	1,38	1,4	0,00	0,0
Остаточная	223	1,00	-	1,00	42,8
E - комплекс признаков					
Между семьями	3	38,37	38,4 *	0,65	27,2
Между прудами	1	86,08	86,1 *	0,74	30,9
"Семья x пруд"	3	2,01	2,0	0,00	0,0
Остаточная	223	1,00	-	1,00	41,9

2 пруда" соответствовало изучение 6 групп двухлеток. Это были выборки из семей 2.2; 5.1 и 5.2 генерации 1988 г., выращенных в двух прудах ЗРРЗ "Краснодарский".

Анализ распределения признаков ПТ в пространстве первых канонических компонент, подобный описанному для БТ, выявил группу из 4 признаков с искомыми характеристиками: вклад в А-компоненту больше среднего по изученному комплексу, в В-компоненту - меньше среднего. Они и рассматриваются как информативный морфометрический комплекс. Это межглазничное расстояние, наименьшая высота тела, длина спинного плавника, высота спинного плавника.

Два канонических анализа, в одном из которых дифференцируются генетически различные группы (семьи, линии, отводки, генерации), а в другом - группы, выращенные в разных условиях (прудах, хозяйствах, зонах), можно рассматривать как стандартную процедуру классификации признаков на экологически подвижные и, напротив, устойчиво отражающие генетическую специфику групп в изменяющихся условиях среды. Вторая категория признаков может, по нашему мнению, представить интерес не только для оценки генетических рас-

тояний, но и в племенной работе для поддержания породного стандарта. При использовании таких признаков в качестве "опорных точек" морфотипа можно наладить достаточно оперативный отбор нужных генотипических вариантов. Метод мог бы состоять, например, в определении нескольких индексов, составленных из признаков информативного комплекса. Небольшое число входящих сюда признаков способствует разработке технологичной методики.

Основными компонентами продуктивности справедливо считать скорость роста и выживаемость. Но опыт прудового рыбоводства свидетельствует, что выявляемое в сравнительном эксперименте разнообразие групп по продуктивности может быть связано с условиями их выращивания не в меньшей мере, чем с генетически обусловленными различиями по способности к массонакоплению и общей приспособленности. Результирующий рыбоводный показатель оказывается, таким образом, функцией многих переменных, но эффект только одной из них - "группового генотипа" - представляет интерес и требует количественной оценки. Влияние прочих переменных жадательно не столько учесть, сколько исключить. Построение линейных комбинаций с адекватной целевой функцией позволяет решить эту задачу, не выходя за рамки измерения традиционных рыбоводных показателей.

Выращивание выборки рыб данной семьи (линии, породы) в одном пруду назовем "опытом"; выборки из одной и той же семьи в нескольких прудах - "группой опытов".

Описание результатов опыта 8-ю показателями (см. список на с. 7) геометрически эквивалентно определению его координат в 8-мерном пространстве. Одному опыту здесь отвечает точка, совокупности опытов - облако точек. Для каждой группы опытов в качестве ее общей характеристики может быть определен центр распределения соответствующих точек. Координаты центра - средние значения показателей в группе. Аналогично определяется общий центр для всей совокупности опытов.

В силу корреляции между показателями - осями многомерного пространства последнее всегда косоугольно. Рационален переход из исходного косоугольного пространства в новое, ортогональное. Оно оптимально для определения расстояний между точками или центрами, поскольку все эти расстояния связаны постоянными соотношениями.

Расстояние между точками является оценкой сходства опытов по учтенному комплексу показателей. Рассеяние точек около цент-

ра "своей" группы отражает внутригрупповую дисперсию комплекса показателей, а рассеяние центров групп около общего центра - межгрупповую дисперсию.

Для минимизации эффекта "условий выращивания" оси нового пространства необходимо ориентировать таким образом, чтобы межгрупповая дисперсия оказалась максимально большой в сравнении с внутригрупповой. Действительно, расстояния между центрами групп опытов отражают в данном случае различия между семьями. Они и требуют корректной оценки. Напротив, расстояния между точками в пределах группы подлежат минимизации. Они отражают различия между опытами, где один и тот же материал выращивается в различных условиях, складывающихся в разных прудах.

Пространство с требуемыми свойствами можно получить в каноническом анализе, поскольку здесь оси нового пространства (дискриминантные функции, канонические компоненты) выбираются именно по критерию максимума отношения межгрупповой дисперсии к внутригрупповой.

Канонический анализ изменчивости комплекса характеристик действительно достигает цели. Для этого достаточно вовлечь в него данные сравнительного эксперимента, организованные по "группам опытов". Количество групп соответствует числу оцениваемых семей.

Показатели, чьи вклады в линейную комбинацию должны быть минимизированы (pr, pV, pr, mO) формируют единую группу, расположенную в "нулевой зоне" по значениям обеих компонент (рис.3). Напротив, все селекционно значимые показатели: dm, v, mk , - представлены здесь с большими весами (вклад ft оказался малым из-за сильной корреляции с mO).

Выполняется и второе требование, предъявляемое к информативной линейной комбинации. Действительно, в структуре изменчивости значений первой канонической компоненты дисперсия "между прудами" неизменно нулевая. Табл. 3 демонстрирует это на семьях БТ, БА и ПТ генерации 1981 г., но тот же результат был зафиксирован в дисперсионном анализе данных еще минимум десяти опытов с РЯР и карпом.

Уже показано, что получение информативной селекционной оценки объектов связано с преобразованием исходного пространства признаков в пространство линейных комбинаций и последующей оценкой компонент дисперсии их значений. Последнее возможно, если ис-

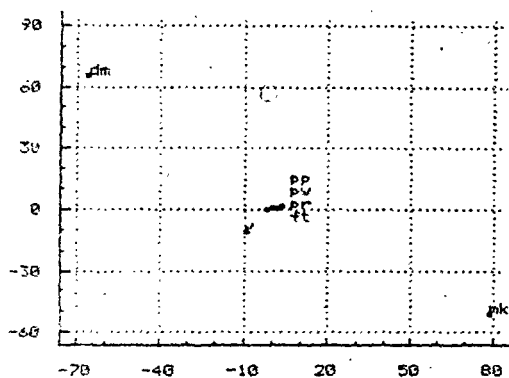
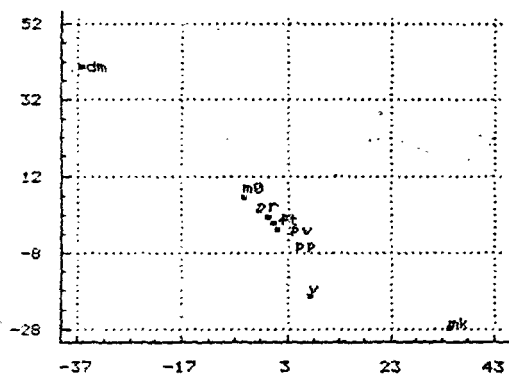


Рис.3 Распределение показателей системы "объект-условия выращивания" на плоскости I и II канонических компонент

А - белый амур, В - белый толстолобик

Здесь и далее: dm - прирост; v - скорость роста; m0, mk - начальная и конечная массы тела; pp - плотность посадки; pv - плотность по выходу; ft - выживаемость.

Таблица 3

Структура изменчивости отдельных показателей продуктивности и значений первой канонической компоненты в семьях двухлеток РЯР (генерация 1981 г.)

Показатель	% от общей дисперсии для компоненты:		
	"между семьями"	"между прудами"	"остаточной"
Белый толстолобик			
Выживаемость	0,0	0,0	100,0
Прирост	11,3	83,7	5,0
Скорость роста	12,9	80,2	6,4
Выход рыбы	20,3	70,8	8,9
Первая компонента	61,6	0,0	38,4
Белый амур			
Выживаемость	0,0	55,3	44,7
Прирост	0,0	66,3	33,7
Скорость роста	0,0	88,6	15,4
Выход рыбы	24,3	53,9	21,8
Первая компонента	93,5	0,0	6,5
Пестрый толстолобик			
Выживаемость	0,0	0,0	100,0
Прирост	0,0	96,7	3,3
Скорость роста	28,0	55,5	16,5
Выход рыбы	0,0	72,3	22,7
Первая компонента	73,2	0,0	26,8

ходное и новое пространства эквивалентны.

Эквивалентность исходного пространства признаков и пространства, обеспечивающего информативную селекционную оценку объектов - третий из вводимых принципов анализа комплекса признаков в селекционно - генетических исследованиях.

Традиционным методом исследования структуры изменчивости признаков является дисперсионный анализ. Вместе с адекватной системой скрещиваний он позволяет количественную оценку генотипической и средовой компонент фенотипической дисперсии, а при использовании некоторых специальных методов и общую характеристику ге-

нетической системы признака. Сочетание возможностей дисперсионного анализа с конструкцией информативных линейных комбинаций и представляется нам наилучшим решением важнейшей задачи организации искусственного отбора. Эта задача может быть определена как соединение оценки генотипической изменчивости в исходном материале и идентификации селекционно ценных генотипов в единую генетико-статистическую процедуру.

Принцип эквивалентности соблюдается, если переход в новое, ортогональное пространство основан именно на линейных преобразованиях исходного пространства признаков. Важным в этом контексте результатом работ К. Рао /1968/, Дж. Кендалла и А. Стиয়ারта /1976/, Г. Шеффе /1920/, Х. Аренса и Ю. Лейтера /1985/ явилось положение, что многомерный дисперсионный анализ должен основываться не столько на r -мерном пространстве признаков, сколько на r -мерном пространстве их линейных комбинаций.

При условии линейности преобразований исходного пространства признаков решается проблема исследования структуры изменчивости комплекса признаков при многофакторной классификации, поскольку обеспечивается эквивалентность межгрупповых матриц ковариаций по уровням каждого из факторов в отдельности, а также их сочетаниям. Только при этом условии для значимых линейных комбинаций, учитывающих хотя и большую часть, но не всю исходную дисперсию, выполняется правило аддитивности дисперсий. Иллюстрацией этого положения могут служить результаты анализа структуры изменчивости комплекса показателей развития на ранних стадиях.

В одном из одностильных опытов с различными видами РНР процент нормального развития икры, выклева и выживаемости личинки оценивали в потомстве от скрещивания производителей БТ из семей N1 и K1 генерации 1981 г. Задача состояла в вычленинии общих закономерностей изменчивости этого комплекса показателей в группах разной степени родства (полуд- и полных сибсов), что требовало сохранности исходного соотношения меж- и внутригрупповой изменчивости. Решение такой задачи требует построения линейных комбинаций методом главных компонент на основе межгрупповой матрицы ковариаций. Поскольку уже первая главная компонента учла 97% исходной дисперсии, ее значение и принято в качестве интегральной оценки семьи по выживаемости на ранних стадиях развития. Все три показателя вошли в нее с вкладом одного порядка: 0,20; 0,75 и 0,61, соответственно.

Главным аргументом в пользу адекватности полученной интегральной оценки выживаемости является, по нашему мнению, полное соответствие результатов выбора лучшего самца - производителя, лучшей самки и лучшей семьи - их потомства. Действительно, наибольшим средним значением линейной комбинации отличаются полусибсы самки 4, самца 3 и, соответственно, семья 4.3 (см. табл. 4).

Таблица 4

Средние значения интегрального показателя выживаемости на ранних стадиях развития в семьях БА и группах полусибсов, усл.ед.

Номер самца	Номер самки				Среднее
	4	8	10	18	
3	41,89	35,51	31,74	41,83	37,74
7	39,16	36,18	33,50	35,28	36,03
9	40,47	2,55	31,98	31,98	26,74
Среднее	40,51	24,75	32,41	36,36	

Соответствие результатов сравнения групп полусибсов и семей по интегральной оценке свидетельствует, что предложенный метод ее построения обеспечивает эквивалентность матриц ковариации по уровням обоих факторов и их сочетанию и, как следствие, аддитивность соответствующих дисперсий.

4. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ СЕМЕЙНОЙ СЕЛЕКЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЫБ

Сложившийся опыт промышленного освоения рыб китайского равнинного комплекса привел к дестабилизации генетической структуры этих видов-акклиматизантов. Заводское воспроизводство, практически исключившее стабилизирующую функцию естественного отбора, привело к ряду нежелательных сдвигов в биологии видов. Одним из основных оказалось смещение сроков полового созревания с возрастом и в нерестовом сезоне. Итог - снижение рыболовных качеств производителей, недостаточная приспособленность к заводскому воспроиз-

водству, поздние сроки получения личинки, никакая выживаемость на первом году жизни. Безотлагательность селекционных мероприятий стала очевидной, и в число важнейших селекционируемых признаков вошли темп полового созревания, выживаемость, скорость роста как существенная составляющая продуктивности, приспособленность к условиям прудового выращивания и устойчивость к заболеваниям.

Ни теория, ни практика селекции не рассматривают массовый и индивидуальный отбор как взаимноисключающие стратегии. Свидетельство тому - формирование прогрессивной методологии комбинированного отбора, соединяющего в себе надежность индивидуального с относительно высокой интенсивностью массового, которая у рыб может быть доведена до очень больших значений. Принципиальными различия между массовым и индивидуальным отбором представляются только с позиций генетики, и, поэтому, именно генетические соображения должны определить их роль и время проведения при организации комбинированного отбора.

Постановка индивидуальных скрещиваний как общий принцип вскрытия генетической гетерогенности в исходном материале, в данном случае - маточных стадах РЯР, подсказывалась всем опытом популяционной генетики. Уже первое поколение потомств от разных пар производителей оказалось достаточно разнообразным, чтобы составить базу семейной селекции. Об этом свидетельствуют, прежде всего, итоги оценки генетических расстояний между семьями с использованием информативного комплекса морфометрических признаков. Результат кластерного анализа семей БТ генерации 1984 г. (рис.4)

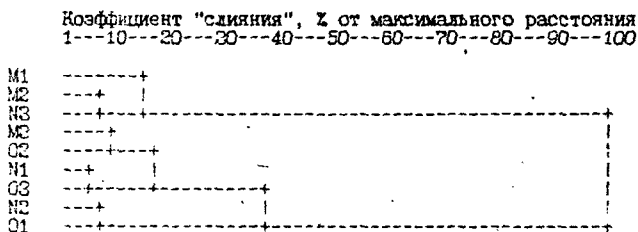


Рис. 4 Дендрограмма сходства семей БТ по информативному комплексу морфометрических признаков

свидетельствует о различии семей и, одновременно, практической

предварительной оценки их сходства по морфотипу. Когда в совокупности семей выявляются группы генетически близких, нецелесообразно включать в последующую оценку по продуктивным качествам весь материал. Генетически и экономически разумно ограничить список изучаемых семей теми, где можно ожидать различий по селекционно значимым признакам.

Межсемейные различия установлены у всех видов РЯР и по всем исследованным категориям селекционно значимых признаков (табл.5).

Таблица 5

Оценки межсемейных различий и прогнозируемой интенсивности отбора по селекционно значимым признакам у различных видов РЯР

Категория характеристик: показатель	Вид, возраст (генерация)	Доля межсемейной дисперсии в общей, %	Интенсивность отбора, условн.ед.
1	2	3	4
Выживаемость на ранних стадиях:			
высвев личинки	БА(Н1) (1987)	46,4	0,70
	БА(К1) (1987)	24,3	0,90
	БТ (1988)	73,6	0,78
	ПТ (1988)	55,7	1,19
выживаемость личинки	БА(К1) (1987)	45,4	0,78
	БТ (1988)	86,1	0,99
	ПТ (1988)	35,7	0,69
Компоненты продуктивности:			
прирост	БТ, 1+ (1981)	11,5	1,52
	БТ, 2+ (1981)	56,4	1,49
	БТ, 1+ (1988)	56,4	1,60
	БА, 1+ (1981)	84,0	1,14
	ПТ, 1+ (1988)	8,9	0,97
скорость роста	БТ, 1+ (1981)	10,8	1,52
	БТ, 1+ (1984)	4,5	1,22
	БТ, 1+ (1988)	79,5	0,94
	БА, 1+ (1981)	43,0	1,21
	ПТ, 1+ (1981)	27,5	1,43
выживаемость	ПТ, 1+ (1988)	10,1	1,13
	БА, 1+ (1981)	25,9	1,63
	БТ, 2+ (1981)	81,8	1,62
продуктивность	БТ, 1+ (1981)	20,3	1,32
	БТ, 2+ (1981)	6,0	1,23
	БТ, 1+ (1988)	9,7	1,22
	БА, 1+ (1981)	32,4	1,10
	ПТ, 1+ (1988)	11,7	1,04

Таблица 5 продолжение

1	2	3	4
Темп полового созревания:			
коэффициент зрелости самок	БТ,1+ (1981)	36,0	0,68
диаметр социтов	БТ,1+ (1984)	19,0	1,72
старшей генерации	БТ,2+ (1984)	14,2	1,37
	ЕА,1+ (1987)	19,4	1,51
Толерантность:			
к дефициту кислорода	БТ,1+ (1981)	55,5	
	БТ,1+ (1984)	38,0	
к пестицидному загрязнению	БТ,1+ (1984)	57,0	
Устойчивость к паразитарным заболеваниям:			
интенсивность	БТ,1+ (1984)	53,4	0,89
инвазии трематодой	БТ,2+ (1981)	37,3	1,04
интенсивность инвазии синергизидосом	БТ,1+ (1984)	29,0	1,03
Примечание. Оценка семей по толерантности к неблагоприятным факторам среды выполнена В.М.Симоновым, 1989			

Прогнозируемая интенсивность отбора при сохранении лучшей семьи не слишком высока, но нужно учесть, что она соответствует нижней границе оценок. В расчет селекционного дифференциала и дисперсии семейных средних взяты данные по небольшому числу семей (3-7), прошедших испытание по полной схеме совместного выращивания "семья к пруд" и, поэтому, включенных в двухфакторный дисперсионный анализ.

Общим итогом оценки генетических расстояний между семьями по морфотипу и межсемейных различий по признакам, слагающим продуктивность, у различных видов РНР стало заключение об адекватности индивидуальных скрещиваний задаче вскрытия генетической гетерогенности в искусственных популяциях и организации эффективного отбора. Действительно, семья оказывается тем уровнем направленно создаваемой дискретности в исходном материале, на котором надежно дифференцируются группы с генетически обусловленными различиями по комплексу селекционно значимых признаков. Она и должна стать объектом отбора.

Когда оптимальная с генетических позиций стратегия селекции определена, остается решить основные проблемы ее реализации. В семейной селекции рыб такими, "ключевыми" проблемами представлялись: учет эффектов естественного отбора, оптимизация сравнительного эксперимента и организация внутрисемейного отбора.

К оценке давления естественного отбора в условиях выращивания удалось подойти, используя признак, лишенный паратилической изменчивости на постэмбриональных стадиях развития - строение осевого скелета. В его генетической системе у БА и БТ выявлены два фактора с регуляторной функцией - определяющие соотношение числа позвонков в грудном, переходном и хвостовом отделах. Это решило проблему идентификации генотипов по фенотипу и позволило установить факт существенного преобразования генетической структуры семей на первом году жизни за счет дифференциальной выживаемости генотипов.

19 вариантов строения ("формул") осевого скелета, встречаемые в семьях БТ, преобразованы в линейные комбинации параметров Γ , Π , X . В пространстве линейных комбинаций (канонических компонент) формулы образовали 5 ясно различных кластеров (рис.5). Достоверное различие расщеплений в потомствах от скрещивания производителей из равноименных кластеров дало основание считать их генетически различными. Фенотипические различия особей из разных классов специфичны. Так, например, при общем числе позвонков 40 классам С, А, В отвечают формулы $(\Gamma+\Pi):X$ - (23:17), (22:18) и (21:19). При общем числе позвонков 41 - (24:17), (23:18) и (22:19). Классы расщепления, различающиеся по соотношению $\Gamma:\Pi$, обозначены X, Y, Z, W.

Первое доказательство преобразования генетической структуры искусственных популяций за счет дифференциальной выживаемости "классов строения осевого скелета" получено при сравнении годовиков и четырехлеток "вьетнамского" БТ. Его популяция берет начало от личинок, импортированных из Вьетнама в 1982 г., и в течение последующих лет выращивалась в одном пруду без каких-либо селекционных или рыбоводных мероприятий (профилактических обработок, сезонных обловов и т.д.). В этих условиях естественный отбор оставался единственной причиной изменения ее генотипического состава.

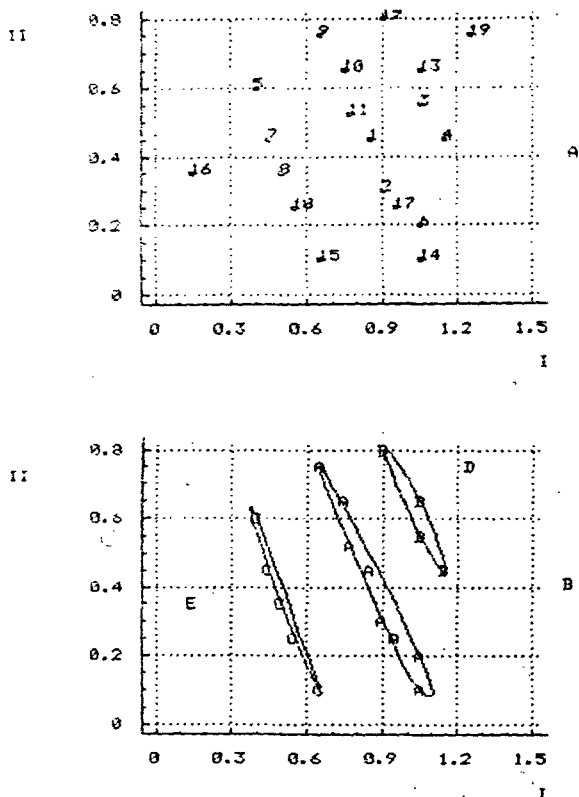


Рис.5 Распределение "формул" осевого скелета (А) и результаты их кластеризации (В) на плоскости I и II канонических компонент (объединенные данные по семьям БТ генерации 1984 г.)

Распределения частот классов, определяемых регуляторными факторами, у годовиков и четырехлеток не совпали. Критерий идентичности, вычисленный по частотам классов E,C,A,B, равен 22,2 ($p < 0,01$), по частотам классов X,Y,Z - 10,4 ($p < 0,01$). С возрастом достоверно снижился и показатель внутривидового разнообразия. По классам E-D с $4,13 \pm 0,246$ до $3,18 \pm 0,300$ ($t = 2,5$; $p < 0,05$); по классам X-Z с $2,56 \pm 0,128$ до $1,69 \pm 0,134$ ($t = 4,5$; $p < 0,01$).

Причиной различий в генетической структуре семей БА генерации 1987 г., выращенных на первом году жизни в резко различных условиях двух питомников (КЗРП и ЗРРЗ "Краснодарский"), вновь оказалась дифференциальная выживаемость генотипов. Но наиболее важный в практическом плане результат получен при исследовании разновозрастных выборок рыб из семей БТ генерации 1984 г. (табл.6).

Таблица 6
Возрастная динамика частот классов C,A,B строения осевого скелета в группах семей БТ

Возраст рыб	Индекс класса	Группа "А"	Группа "В"	Критерий Стьюдента
Сеголетки	C	10 (12,0)	3 (3,3)	2,2*
	A	73 (88,0)	77 (85,5)	0,5
	B	0 (0,0)	10 (11,2)	4,5*
Двухлетки	C	23 (15,3)	18 (9,7)	1,5
	A	126 (84,0)	164 (88,6)	1,2
	B	1 (0,7)	3 (1,7)	0,9

Примечание. В скобках - частота класса, %.

Шесть семей распределились в две группы по сходству стартовой генетической структуры. В "А"- группу вошли 01, 03, M1 ($\chi^2 = 0,3$; $p > 0,05$), "В"- группу - семьи N2, M2, M3 ($\chi^2 = 3,8$; $p > 0,05$). Стартовые межгрупповые различия распределений по трем классам C, A, B статистически достоверны ($\chi^2 = 13,7$; $p < 0,01$).

Расчет критерия идентичности для выборок первого и второго года выращивания показал, что исходная генетическая структура преобразуется с возрастом лишь в одной группе семей. Для А-группы его значение составило 2,5 ($p > 0,05$), В-группы - 14,5 ($p < 0,01$). Данные табл. 6 раскрывают направление отбора. Частота С-класса возрастает с 3,3% до 9,7% ($t = 2,1$; $p < 0,05$) за счет избирательной гибели рыб В-класса. Его частота снижается с 11,2% до 1,7% ($t = 3,3$ $p < 0,01$). Характерно, что разные на первом году частоты С и В классов к концу второго сезона в сопоставляемых группах выравниваются. Иными словами, семьи В-группы "приходят" к генетической структуре, свойственной А-семьям на старте. Показатель сходства популяций, вычисленный для А-группы на первом и В-на втором году выращивания, оказался близким к единице: $g = 0,99$ ($J = 2,2$; $p > 0,05$). В этом смысле исходную генетическую структуру "А"-семей можно назвать оптимальной.

Из приведенных материалов вытекают два следствия важные для практики семейной селекции. Первое связано с выбором возраста рыб оптимального для сравнения семей по продуктивности. В литературе рекомендуется проведение межсемейного отбора "преимущественно в возрасте, соответствующем товарному" /Кирпичников, 1987/. Факт существенного преобразования генетической структуры семей на первом году выращивания превращает эту рекомендацию в непереносимое условие. Генетически обусловленные различия семей, выявленные в раннем возрасте, могут быть нивелированы естественным отбором уже ко второму сезону выращивания. В этой ситуации польза от получения каких-либо селекционных оценок на сеголетних практически сводится к нулю.

Второе следствие состоит в возможности оценки приспособленности семей к условиям выращивания на основе остеологического теста, а не прямого измерения выживаемости. Из табл. 5 видно, что список случаев, когда удалось зафиксировать достоверные различия семей по выживаемости, выглядит более, чем скромно, в сравнении с такими же для других компонент продуктивности. Причина кроется во множестве источников расхождения результатов повторных измерений, многофакторности изменчивости этого показателя. Величина сдвига генетической структуры за один-два сезона выращивания дает, по существу, ту же характеристику семьи, но свободную от влияния целого ряда факторов, способных сместить оценку доли выживших рыб.

Эти факторы, безусловно, продолжают действовать, но не реализуются в дифференциальной выживаемости генотипов.

Остеологический тест на приспособленность может состоять в определении частот уже известных классов строения осевого скелета в выборках рыб первого и второго года выращивания и отборе в качестве лучших тех семей, где "расстояние" между разновозрастными выборками оказалось наименьшим. Действительно, в начальной близости генетической структуры семьи к оптимальной заключается определенная гарантия высоких показателей выживаемости и в последующих возрастах.

Адаптивно-преимущество определенных "остеологических классов" - факт уже известный из популяционно-генетических исследований карповых рыб /Измиков, Касьянов, 1971; Яковлев и др., 1982; Измиков и др., 1983/. У карпа и радужной форели отмечалась корреляция общего числа позвонков и выживаемости /Цей, 1971; Бабушкин, 1978/. По нашим данным очевидна связь скорости роста БТ и БА со строением осевого скелета. Анализ изменчивости этого признака оказался полевым и в разработке генетических основ двухлинейного разведения канального сома, где нами показана возможность идентификации гетерозигот по локусу альбинизма с помощью "остеологических" маркеров.

Путь оптимизации сравнительного рыбоводного эксперимента найден не в совершенствовании его традиционной схемы, а в разработке новых методов анализа данных. В ситуации, когда для многих признаков дисперсия "между прудами" и взаимодействия "семья x пруд" иногда на порядок величина превосходят "мехсемейную" предпочтительно говорить не о повторностях опыта, а о разных опытах. В каждом из них складывается "свой" вариант системы "объект - условия выращивания", накладывающий отпечаток на все индивидуальные и групповые характеристики рыб.

Детальный анализ "парадоксальных" результатов ряда опытов с РЯР и карпом убедили в абсолютной необходимости системного анализа данных. Речь идет, например, об экспериментах, где статистически достоверные межсемейные (или межпородные) различия по результирующему показателю - выходу рыбы с единицы площади пруда - устанавливаются в отсутствии таковых по всем раздельно исследованным компонентам продуктивности. Или, наоборот, при достоверных межсемейных различиях по скорости роста, приросту, конечной массе тела

и нулевой дисперсии " между прудами" неожиданно "исчезают" различия между семьями по результирующему показателю.

Выяснено, что ситуация немедленно улучшается при вовлечении в анализ комплекса характеристик системы, например, в рамках ковариационного анализа, снимающего эффект различий опытов по начальной массе рыб, плотности посадки, плотности по выходу. Необходимость соответствующей коррекции фактических значений признаков для оценки межсемейных различий показана не только для характеристик массонакопления, но и других признаков, например, гистологических оценок скорости полового созревания, интенсивности инвазии актопаразитами. Тем самым обоснован принцип апостериорной минимизации эффекта факторов, сопутствующих генетическим в определении изменчивости селекционно значимых признаков.

Описанный выше метод реализации этого принципа (см. с. 20) - конструкция "информативных линейных комбинаций признаков" практически решает проблему. Основной контраргумент семейной селекции - "необходимы большие серии одинаковых прудов" /Головинская, 1973/ снимается, поскольку для генетически корректной оценки межсемейных различий можно обойтись немногими разными.

Организация внутрисемейного отбора - наиболее сложная из генетических проблем семейной селекции, и может быть определена как распознавание индивидуальных ценных генотипов по фенотипу.

Оценки признаков, обеспечивающие внутрисемейный отбор, обязаны быть прижизненными. В связи с этим, разработка его методов естественно ориентируется на изучение морфометрических признаков как наиболее доступных характеристик этой категории. Тем самым задача переводится в плоскость организации эффективного косвенного отбора, где морфотипу отводится роль комплексного маркера ценных генотипов.

Представлялось принципиально важным показать силу возможность выявления внутри семей генетически различных групп рыб на основе исследования их морфотипа. Решение этой задачи стало своего рода "пробным камнем" разрешающей способности системного морфометрического анализа.

Успех обеспечивала следующая последовательность статистических процедур: нормирование значений морфометрических признаков, конструкция линейных комбинаций поразнозначных отклонений методом

главных компонент, определение евклидовых расстояний в пространстве главных компонент как оценок сходства особей, кластерный анализ по методу Уорда.

Основания считать выделенные таким образом группы генетически различными классами появились в завершающем туре кластерного анализа, где классификации подлежали уже не отдельные особи, а сами внутрисемейные группы, характеризованные средними значениями главных компонент. Анализ выявил совпадение числа и морфометрических характеристик групп, найденных в каждой семье в выборках из разных прудов, а также гомологичность групп из разных семей.

Возможность "увидеть" генетически различные классы рыб открылась при построении полиграфов (рис.6). Для простоты и наглядности ограничимся пятью признаками, вошедшими в информативный комплекс. Он определен по итогам пошагового регрессионного анализа и включил признаки с наибольшими модулями коэффициентов уравнения: длину тела, антедорсальное расстояние, длину грудных плавников, длину спинного плавника, длину анального плавника. Выделенные 6 классов рыб оказались различными как по размеру, так и пропорциям тела. Генетическая специфика семей нашла отражение в различии набора встречающихся в них классов и их частоты.

Б. ОПТИМИЗАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ОЦЕНКИ СЕМЕЙ В СИСТЕМНОМ АНАЛИЗЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В принятой технологической схеме генетического улучшения РЯР сравнительная характеристика семей по всем категориям признаков приурочена к одному и тому же, а именно второму году выращивания рыб. Для одних признаков, таких как показатели массонакопления, это общий возраст оценивания, отвечающий, как и положено, товарному выращиванию /Кирпичников, 1987/. Для других, например, темпа полового созревания, - целенаправленно смещенный, чтобы обеспечить одновременность комплексной характеристики семей.

Когда стандартные рыбоводные (размерно-весовые), морфометрические, гистологические, остеологические, паразитологические характеристики снимаются с одних и тех же выборок рыб, возникает идеальное условие для количественного изучения связей между признаками разных категорий и разработки методов косвенного отбора. В

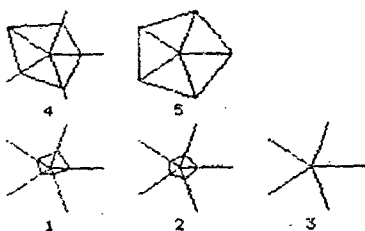
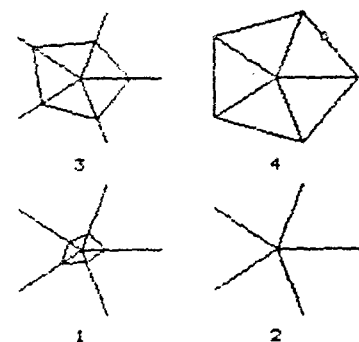


Рис.6 Полиграфы морфометрических классов рыб А,В,С,Д,Е,
выделенных в семьях БТ N2 и О1

4 верхние полиграфа соответствуют классам семьи N2 (1 - В,
2 - С, 3 - Д, 4 - Е), 5 нижних - О1 (1 - А, 2 - В, 3 - С,
4 - Д, 5 - Е)

работе, ориентированной на системный анализ изменчивости, обеспечить такие условия представлялось абсолютно необходимым.

Предложенная в работе интегральная оценка выживаемости на разных стадиях развития, получаемая как линейная комбинация (главная компонента) процента нормального развития икры, выклева и выживаемости личинок, уже описана. Изложены и основы подхода к оценке продуктивности при товарном выращивании. Это позволяет в данном разделе уделить основное внимание методам оценки семей по скорости полового созревания и устойчивости к паразитарным заболеваниям.

В предложенной методике оценки продуктивности не рассмотрен только критерий выбора лучшей семьи. Линейные комбинации (канонические компоненты) характеристик системы "объект - условия выращивания" информативны в том смысле, что отличаются оптимальным соотношением вкладов показателей (см. рис. 3), но не дают возможности представить системную характеристику объекта в физическом масштабе результирующего признака - суммарного прироста массы рыб за определенный промежуток времени с единицы площади. Его в рыбоводстве и называют продуктивностью. Рациональный подход к получению искомой оценки семей состоит, по нашему мнению, в их сравнении со специально введенным "фигурным" объектом. Заимствуя термин у селекционеров-растениеводов /Donald, 1968; Хангильдик, 1978/ его можно назвать "моделью" семьи. Модели следует придавать наиболее высокие из зафиксированных в эксперименте значения селекционно значимых признаков (показателей массонакопления и рыбопродуктивности), одновременно обеспечивая ее соответствие условиям конкретного эксперимента за счет средних значений сопутствующих переменных (начальной массы, плотности посадки). Получив распределение центров семей в ортогональном пространстве канонических компонент, можно измерить их евклидовы расстояния до точки "модели". По наименьшему из расстояний и выйдется лучшая семья.

Предложенная "Методика сравнения групп рыб по продуктивности при прудовом выращивании" /Волчков и др., 1992/ предполагает, таким образом, следующий порядок работы:

- характеризовать каждый опыт по выращиванию рыб комплексом показателей в составе: начальная масса тела, конечная масса тела, продолжительность выращивания, плотность посадки, плотность по

выходу, рыбопродуктивность; вычисление скорости роста и выживаемости предусмотрено прилагаемой ЭВМ-программой;

- подготовить данные для анализа в соответствии с указанными в "Методике" правилами; определение параметров "модели" предусмотрено программой;

- получить оценки семей (или групп иной категории) в виде евклидовых расстояний до модели.

Образец оценки семей по предложенной методике представлен в табл. 7 на примере опыта с двухлетками БТ генерации 1981 г., где выборки из 7 семей: Б2, Б3, Б7, Б8, С4, А4, А5, - выражались совместно в 3 различных прудах.

По результатам анализа данных в число лучших семей следует включить Б7, А4, А5, чьи расстояния до модели составляют 0,30-0,40 против 2,30-2,40 для худших в изученной совокупности.

В основу метода экспресс-оценки скорости полового созревания, не требующего гистологического исследования гонад, положен факт сопряженной изменчивости морфотипа и степени зрелости самок. Множественный коэффициент корреляции показателя степени зрелости и комплекса морфометрических признаков в разных группах семей определялся в пределах $0,91 + 0,99$. Это открывало перспективы прижизненной оценки степени зрелости самок по морфотипу.

Для разработки метода оказалось существенным, что выраженность морфологических различий между самцами и самками в семьях второго года выращивания неодинакова. С общих биологических позиций было естественно ожидать, что мера морфологических различий между полами - "морфометрическое расстояние" - покажет связь со степенью зрелости рыб. Действительно, при становлении пола в онтогенезе его дифференциация на анатомическом и цитологическом уровнях осуществляется у РЯР много раньше, чем на морфологическом. Определить пол рыбы при исследовании гонад можно уже в возрасте 1+ /Виноградов, Ерохина, 1973/, в то время как морфологические различия по отдельным признакам устанавливаются только в половозрелом /Шубникова, 1979/. Однако различие сроков дифференциации на разных уровнях еще не означает отсутствия связи между этими процессами. Различия семей по скорости полового созревания, т.е. гистологической дифференциации гонад, могут отразиться и на становлении морфологических различий между полами. Достаточно чувствительные методы морфометрического анализа в состоянии это

Таблица 7

Распечатка результатов анализа данных по выращиванию
двулеток БТ из различных семей

БТ, ВОЗРАСТ 1+, СОВМЕСТНАЯ ПОСАДКА, 1982Г.

СЕЛЕКЦИОННАЯ ОЦЕНКА ГРУПП РЫБ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ

ОТНОСИТЕЛЬНЫЕ ДИСПЕРСИИ КОМПОНЕНТ(%)

*** 1 ----- 95.05
*** 2 ----- 4.29
*** 3 ----- .50
*** 4 ----- .18

НАГРУЗКИ ПРИЗНАКОВ В КОМПОНЕНТАХ
КОМПОНЕНТА

ПРИЗНАКИ

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
1	.06	.04	-.29	.12	-.21	.19	.90
2	.01	.01	-.01	-.14	.20	-.07	-.97
3	.00	-.05	.02	-.48	.45	.04	-.76
4	.11	-.31	.68	-.06	.22	-.05	-.61

КООРДИНАТЫ ГРУПП В ПРОСТРАНСТВЕ КОМПОНЕНТ
ГРУППА КОМПОНЕНТЫ РАССТ. ДО МОДЕЛИ (°)

	1.	2.	3.	4.
1	.881	-.981	-.771	-.020
2	.799	-.970	-.772	-.021
3	.789	-.977	-.773	-.019
4	.748	-.971	-.771	-.015
5	.884	-.970	-.772	-.013
6	.793	-.986	-.772	-.015
7	.793	-.982	-.770	-.016
МОДЕЛЬ	.775	-.982	-.793	-.019

*****КОНЕЦ ОЦЕНКИ ГРУПП*****

Примечание. Под порядковыми номерами 1-7 следуют показатели
(признаки): mO, mK, pp, pV, pr, V, ft.

уловить.

Необходимой разрешающей способностью обладает, как выяснилось, дискриминантный анализ групп разного пола по комплексу морфометрических признаков. Мерой морфологического различия полов выступает здесь расстояние Махаланобиса, геометрически интерпретируемое как расстояние между центрами групп самцов и самок в пространстве дискриминантных осей.

Прямая оценка корреляции степени зрелости самок в семье с морфометрическим расстоянием между полами выполнена на материале двухлеток БТ генерации 1984 г. Она оказалась достаточно высокой для практического использования в оценке скорости созревания (табл.8).

Таблица 8
Степень зрелости самок и морфометрическое расстояние
между полами в семьях двухлеток БТ

Индекс семьи	Расчетный средний диаметр ооцитов, мкм	Морфометрическое расстояние, усл.ед.
О1	112,4 ± 2,76	0,38
МЗ	105,5 ± 2,01	0,22
Н1	104,2 ± 1,52	0,27
М2	101,6 ± 1,46	0,17
Н2	100,8 ± 1,83	0,13
О3	97,7 ± 2,12	0,11

Примечание. Выборочный коэффициент корреляции равен 0,97;
ранговый - 0,94 ($p < 0,05$).

Предложенный в результате этих исследований экспресс-метод сравнения семей по скорости полового созревания включает следующие последовательные операции:

- вскрытие рыб в случайных выборках из сопоставляемых семей (до 30 особей) и идентификацию пола по внешнему виду гонад;
- морфометрическое описание тех же особей по комплексу признаков;
- дискриминантный анализ групп разного пола и определение

морфометрического расстояния (Махаланобиса) между ними;

- выбор семей с относительно высокой скоростью созревания по наибольшим значениям расстояния Махаланобиса.

Среди результатов исследования полового созревания БТ и БА особого внимания заслуживает высокий уровень внутрисемейной изменчивости. По оценкам на семьях разных генераций на долю внутрисемейной дисперсии приходится до 70-80% от общей. Ясны перспективы внутрисемейного отбора, который в сочетании с выбором лучших семей мог бы повысить эффективность селекции в целом.

Данные табл. 9 на примере трех семей БТ генерации 1984 г.

Таблица 9

Комплексы морфометрических признаков информативные в прогнозе степени зрелости самок для различных семей БТ

Число признаков, включенных в уравнение регрессии	С е м ь я					
	N2		N1		M2	
	номер признака	коэффициент детерминации	номер признака	коэффициент детерминации	номер признака	коэффициент детерминации
1	12	0,282	17	0,242	20	0,266
2	10	0,376	18	0,489	10	0,438
3	8	0,504	10	0,663	13	0,563
4	17	0,671	4	0,746	16	0,797
5	7	0,773	13	0,803	2	0,904
6	1	0,824	-	-	9	0,982
7	16	0,852	-	-	8	0,996
8	19	0,960	-	-	-	-
...	-	-	-	-	-	-
18		0,992		0,970		0,999

Примечания: 1) информативный комплекс выявлен по правилу остановки пошагового регрессионного анализа (ей соответствует прочерк); 2) 2-длина головы, 8-наименьшая высота тела, 9-антедорсальное расстояние, 10-постдорсальное, 12-пектоцентральное, 13-длина грудных плавников, 16-длина спинного плавника, 17-высота спинного плавника, 18-длина анального плавника, 20-длина хвостового стебля

убеждает в возможности определить (прогнозировать) степень зрелости самки по ее морфотипу, предварительно выявив информативный комплекс из относительно немногих признаков. Надежность индивидуального прогноза достаточно высока. Коэффициент детерминации, оценивающий долю дисперсии показателя зрелости, "объясненную" регрессией на морфометрический комплекс, во всех трех семьях значителен: 0,960; 0,803 и 0,998, соответственно. Однако для селекции характеристика каждой самки не требуется. Задачу приращенной оценки степени зрелости здесь можно ограничить выявлением в семье группы самок с повышенной, против остальных, скоростью созревания. Их и следует включить в племенное ядро.

Понятно, что практическую ценность может представить только методика, позволяющая объединить процедуру идентификации таких самок с распознаванием пола особи. Семью необходимо, таким образом, разделить на три группы рыб: самцов, самок с относительно высоким темпом полового созревания ("племенных") и прочих самок. Эту задачу предлагается решать в двух последовательных дискриминантных анализах. В первом из них рыбы из "обучающей" выборки дифференцируются по полу, во втором - самки разделяются на племенных и подлежащих выбраковке.

Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб /Волчков и др., 1990/ предусматривают следующий порядок работы по отбору племенных самок в семье:

- взятие обучающей выборки объемом 25-30 особей;
- вскрытие рыб и определение пола по внешнему виду гонад;
- морфометрическое описание тех же экземпляров рыб по комплексу признаков;
- гистологическое исследование гонад самок с определением среднего диаметра ооцитов старших генераций в качестве количественной характеристики скорости полового созревания;
- распределение рыб обучающей выборки в три группы: самцы, самки "племенные" и прочие;
- первый дискриминантный анализ для определения информативности признаков в разделении групп разного пола;
- второй дискриминантный анализ для определения информативности признаков в разделении групп самок разной степени зрелости;

- расчет среднего ранга информативности признаков и выбор комплекса, подлежащего измерению в массовых анализах;
- последовательные дискриминантные анализы групп по полу и групп по степени зрелости на информативном комплексе морфометрических признаков; определение коэффициентов и констант двух дискриминантных функций;
- морфометрическое описание рыб в полевых условиях, определение знака двух дискриминантных функций и отбор племенных самок.

Паразитологическое обследование материала, выращиваемого в прудах Кубанского зонального рыбопитомника проводилось систематически в период 1982-1987 г.г. и выявило у БТ в общей сложности 18 видов паразитов, у БА и ПТ - по 9 видов. У БТ, на котором выполнена основная часть исследований, высокую степень инвазии, достаточную для оценки межсезонных различий, показали три вида: из монотроф - *Dactylogyrus hypophthalmichthys*, из трематод - *Diplostomum spathaceum*, из паразитических рачков - *Sinergasilus lienii*.

Интенсивность инвазии представляет собой интегральный результат взаимодействия элементов системы "паразит-хозяин-среда", и генетико-статистический анализ ее изменчивости остается формальной процедурой до выяснения характеристик "хозяина", определяющих устойчивость. Это пока нерешенная задача паразитологии рыб, и база для изучения генетики признака отсутствует. Но следует подчеркнуть и другое. Хотя прояснить соотношение "степень зараженности - устойчивость" в паразитологическом и генетическом плане крайне важно, селекционный аспект проблемы требует избежать только одной опасности: принять за различия по устойчивости расхождение групп по каким-либо иным характеристикам, влияющим на интенсивность инвазии.

Совместное выращивание, безусловно, снимает ряд проблем при сравнении семей по зараженности паразитами. Но, как следует из анализа связей интенсивности инвазии с другими показателями, по крайней мере, два из них и в этих условиях могут повлиять на результаты оценки. Это масса тела рыб и плотность посадки (табл. 10).

Таблица 10

Корреляция интенсивности инвазии, плотности посадки и массы тела рыб у двухлеток БТ (совместное выращивание семей)

Индекс показателя	A	B	C	D
A	-	-0,29	0,51*	0,23
B	0,29	-	-0,67*	-0,93*
C	0,47	-0,54*	-	0,53*
D	-0,05	-0,90*	-	-

Примечания: 1) A - интенсивность инвазии рачком-синергазиллосом, B - то же трематодой, C - средняя масса тела рыб, D - плотность посадки; 2) выше главной диагонали матрицы - парные коэффициенты корреляции, ниже - частные.

При оценке связи "интенсивность инвазии - масса тела рыб" различия в плотности посадки исключены в ходе статистической обработки, но достоверными остались и частные коэффициенты корреляции. И положительная для инвазии синергазиллосом, и отрицательная - для инвазии трематодой корреляции с массой рыб одинаково важны и требуют учета при сравнительной оценке семей по степени зараженности. В обоих случаях необходима коррекция фактически полученных значений интенсивности на различие по весовым характеристикам рыб. Показано, что адекватный задаче подход заключается в проведении ковариационного анализа изменчивости по интенсивности инвазии с массой тела рыб как сопутствующей переменной. Он принципиально не изменяет структуру изменчивости показателя: межсемейные различия по интенсивности инвазии синергазиллосом сохраняются, хотя вклад их в общую дисперсию уменьшается.

Отрицательная корреляция между массой тела и интенсивностью инвазии трематодами свидетельствует о большей сложности ситуации. Положительная слагаемая этой связи, безусловно, присутствует, но поглощается более тесной отрицательной, отражающей патогенный эффект паразита. Известно, что снижение скорости роста является одним из основных проявлений хронических диплостомозов [Шингин, 1982]. Отрицательная компонента связи проявляется со всей

очевидностью, когда положительная искусственно нивелируется за счет вычисления "удельного индекса обилия" /Литин, 1980/ - числа паразитов на единицу массы тела. Так, например, для семей МЗ, О1, М2, и М2 генерации БТ 1984 г. коэффициенты корреляции "масса тела - интенсивность инвазии" и "масса тела - удельная интенсивность" составили, соответственно: -0,12 и -0,41*; -0,28 и -0,52*; -0,30 и -0,66*; 0,10 и -0,29. В этой ситуации введение поправки на различие массы тела уже не решает проблемы, и информативная оценка семей по устойчивости требует совместного анализа изменчивости минимум трех показателей: интенсивности инвазии, начальной и конечной массы тела. Если учесть пользу от вовлечения в анализ и сведений о выживаемости, плотности посадки, становится ясно, что единственно верный путь состоит во включении показателей зараженности в комплекс характеристик системы "объект - условия выращивания". Именно это обеспечивает учет эффекта устойчивости к заболеваниям как компоненты продуктивности.

Успех в решении рассмотренных прикладных задач полностью определен новым для селекции рыб подходом к изучению изменчивости, ориентированным на раскрытие целостности объектов отбора. Здесь особь - объект массового отбора - не характеризуется более значением одного признака, а только их коррелированным комплексом, отражающим связь признаков в развитии. Аналогичным образом, семья - объект индивидуального отбора - оценивается с учетом смещения ее характеристик, обусловленных различием условий конкретных опытов по выращиванию. Иными словами, речь идет об исследовании объектов отбора как систем, описанных комплексом признаков, соответствующим изучаемому уровню организации.

Обсуждение проблем семейной селекции рыб с генетических позиций выявило настоятельную потребность в специальных понятиях. И это естественно. Опыт совместного решения теоретических или практических значимых вопросов разными науками всегда требовал разработки таких понятий как необходимого условия их подлинного синтеза. Убедительный пример тому - понятие "генетической структуры популяции", ставшее центральным в теории микроэволюции, и генетически ясно определенное в параметрах частоты генотипов и частоты генов. Того же требует и генетическая теория искусственного отбора.

В данной работе, как нам представляется, определились контуры ряда понятий, необходимых для эффективного развития генетических основ селекции. Это "селекционно ценный фенотип", "информативная селекционная оценка" и "информативный комплекс признаков". Пока все они жестко связаны с соответствующими статистическими процедурами в анализе экспериментальных данных, но операциональность в чисто практическом плане представляется даже положительным качеством.

Теоретическая база этих понятий пока очевидно недостаточна. Но ясен путь ее совершенствования. Он безусловно связан с прогрессом теории и методов системного анализа изменчивости, который так же ограничен изучением реализации генотипа, как менделевский принцип анализа отдельных признаков - изучению его структуры. Системный анализ и должен стать универсальным инструментом генетики, работающей на селекции.

6. ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Индивидуальные скрещивания адекватны задаче вскрытия генетической гетерогенности в исходном материале - маточных стадах белого амура, белого и пестрого толстолобиков - и организации эффективной селекции по комплексу признаков, слагающих продуктивность растительноядных рыб как объектов промышленного рыбоводства.

2. В форме межсемейных различий, обусловленных разнокачественностью производителей - родоначальников, у этих видов реализуется 15% - 50% фенотипической изменчивости селекционируемых признаков основных категорий, что обещает высокую эффективность семейной селекции.

3. Интенсивный на первом году жизни рыб естественный отбор существенно преобразует исходную генетическую структуру семей; свидетельство тому - преобразование "семейных" распределений по генотипическим классам строения осевого скелета вследствие их дифференциальной выживаемости. Это практически обесценивает характеристику сеголеток по каким-либо селекционно значимым признакам, кроме приспособленности к прудовому выращиванию, отодвигая оценку по другим на второй и последующие годы, когда выбор лучшей семьи фиксирует уже сложившиеся генетические различия.

4. Исследование возрастной динамики структуры семей по классам строения осевого скелета - эффективный путь оценки приспособленности к условиям выращивания. В отличие от обычно определяемой выживаемости, "остеологический тест" не чувствителен к различию качества посадочного материала. Отсутствие паритетической изменчивости на постэмбриональных стадиях развития рыб и простота идентификации генотипов по фенотипу обеспечивают выявление семей с исходно оптимальной генетической структурой, которые и выбираются в качестве лучших.

5. Перспектива оптимизации сравнительного эксперимента в рыбоводстве открывается не в совершенствовании его схемы, а в разработке методов анализа данных, использующих обычное разнообразие условий конкретных опытов для генетически и селекционно информативной оценки сопоставляемых семей. Общий принцип их построения - апостериорная минимизация эффекта факторов, сопутствующих генетическим в определении изменчивости селекционно значимых признаков.

6. Информативную оценку объектов отбора (групп или особей) обеспечивает системный анализ фенотипической изменчивости. Комплекс признаков - элементов системного описания объектов выбирается в соответствии с изучаемым уровнем организации и объединяется в линейную комбинацию с заданной целевой функцией, отвечающей селекционной задаче.

7. Для описания системы "семья - условия выращивания" с целью оценки продуктивности достаточен обычный набор рыбоводных показателей: начальная и конечная массы тела, прирост за сезон, выживаемость, плотность посадки, выход рыбы с единицы площади пруда. Информативной оценкой семьи служит ее "расстояние" от селекционной модели, измеренное в пространстве линейных комбинаций, построенных в каноническом (дискриминантном) анализе. Последний и обеспечивает "снятие" эффектов различий в условиях разных прудов, рыбоподном режиме выращивания и качестве посадочного материала.

8. Система "морфотип рыбы" удовлетворительно описывается стандартным набором морфометрических признаков - промеров тела. Построение их линейных комбинаций на основе внутритрупповой (семейной) матрицы корреляций и последующая кластеризация особей по евклидовым расстояниям в пространстве главных компонент выявляют генетическую гетерогенность семей и создают необходимую предпосылку для организации внутрисемейного массового отбора.

9. Тесная корреляция скорости полового созревания самок (темпа прохождения II стадии зрелости) с их морфометрическими характеристиками позволяет прикинутую оценку степени зрелости двухлеток и организацию внутрисемейного отбора будущих племенных самок. Предложена соответствующая методика.

10. Та же корреляция позволяет определить пол двухлеток по морфотипу с целью формирования оптимальной структуры стада по соотношению самцов и самок и произвести экспресс-оценку семей по скорости полового созревания. Предложенный метод выявляет относительно быстро созревающие семьи по наименьшему "морфометрическому расстоянию" между полами, не требуя трудоемкого гистологического исследования гонад.

11. Оценку устойчивости семей растительноядных рыб к паразитарным заболеваниям (дактилогирозу, диплостомозу, синергазмозу) рационально строить на определении интенсивности инвазии. Необходимая коррекция семейных оценок на различие размерно-весовых характеристик рыб и плотности выращивания достигается за счет интеграции индивидуальных и групповых показателей зараженности в комплексную оценку семей (линейную комбинацию), наряду с другими признаками - компонентами продуктивности.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Волчков Ю.А., Ильясов Ю.И., Ганченко М.В. Влияние плотности выращивания на рост белого амура на первом году жизни // Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. - Сборник научн. трудов ВНИИПРХ, М., 1985. Вып. 44. - С. 72-74.
2. Волчков Ю.А., Ганченко М.В., Решетников С.И., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И. Методика сравнения растительноядных рыб по темпу роста при прудовом выращивании // Вопросы интенсификации прудового рыбоводства. - Сборник научн. трудов ВНИИПРХ, М., 1985. Вып. 45. - С. 76-81.
3. Количественная генетика признаков продуктивности растительноядных рыб и других новых объектов рыбоводства и акклиматизации // Отчёт о НИР. ВНИИП, 1985. N 81072238/ Научн. рук. Волчков Ю.А. Краснодар, 1985. - 94 с.
4. Генетические основы селекции карпа на устойчивость к краснухе

- Отчёт о НИР. ВНИИД, 1985. N 02860019477 / Научн. рук. Волчков Ю.А. Краснодар, 1985. - 33 с.
5. Волчков Ю.А., Илясов Ю.И., Радецкий В.П. Задачи и методы селекции растительноядных рыб с позиций генетики // Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбоводстве. - Сборник научн. трудов ВНИИРХ, М., 1986. Вып. 48. - С. 24-37.
 6. Волчков Ю.А., Ганченко И.В., Илясов Ю.И., Антоник Г.К. Использование математического моделирования системы "возбудитель х хозяин" в изучении генетики устойчивости карпа к краснухе // Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбоводстве. - Сборник научн. трудов ВНИИРХ, М., 1986. Вып. 48. - С. 67-69.
 7. Радецкий В.П., Волчков Ю.А., Ганченко М.В., Решетников С.И., Синченко С.Д. Анализ комплексов признаков в селекционной и племенной работе с растительноядными рыбами // 5 Всесоюзный Съезд ВОГиС им. Н.И. Вавилова, Москва, 24-28 ноябр., 1987: Тезисы докл. Т. 3. Генетика и селекция животных. - М., 1987. - С. 173.
 8. Волчков Ю.А., Радецкий В.П., Веригин Б.В., Щубникова Н.Г., Ганченко М.В., Решетников С.И., Илясов Ю.И. Морфометрический анализ в селекции и племенной работе с растительноядными рыбами: (рекомендации). - М., ВНИИРХ, 1988. - 32 с.
 9. Ганченко М.В., Волчков Ю.А., Илясов Ю.И. Описание и статистический анализ структуры осевого скелета как сигнального признака в селекции растительноядных рыб (рекомендации). - М., ВНИИРХ, 1985. - 16 с.
 10. Радецкий В.П., Волчков Ю.А., Ганченко М.В., Решетников С.И., Илясов Ю.И., Михайлова С.Ш. Сравнение групп растительноядных рыб по скорости роста (рекомендации). - М., ВНИИРХ, 1988. - 17 с.
 11. Радецкий В.П., Ганченко М.В., Волчков Ю.А. Сравнительная характеристика белого толстолобца из четырёх регионов СССР по комплексу морфологических и остеологических характеристик // 2 Всесоюзное совещ. "Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб", Киселёв, авг., 1988: Тезисы докл. - М., 1988. - С. 173-180.

12. Турин В.В., Радецкий В.П., Волчков Ю.А. Изменчивость комплекса признаков продуктивности в семьях растительноядных рыб // 2 Всесоюзное совещ. "Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб", Киселёв, авг., 1988: Тезисы докл. - М., 1988. - С. 58-59.
13. Турин В.В., Сипченко С.И., Радецкий В.П., Волчков Ю.А. Разработка генетических основ селекции растительноядных рыб в прудовых хозяйствах Кубани // Актуальные вопросы изучения экосистемы бассейна Кубани. - Краснодар, 1988. - С. 229-231.
14. Волчков Ю.А., Ганченко М.В. Система генетического контроля структуры осевого скелета у белого толстолобика и белого амурского карпа // Сборник научн. трудов ВНИИРХ, М., 1989, № 58. - С. 109-115.
15. Волчков Ю.А., Решетников С.И., Ильясова В.А., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И. Методические указания по оценке темпа полового созревания растительноядных рыб. - М., ВНИИРХ, 1990. - 32 с. (приложение 7 с.)
16. Ганченко М.В., Волчков Ю.А. Генетический контроль структуры осевого скелета белого толстолобика и белого амурского карпа // 2 Всесоюзное совещ. "Генетика развития", Ташкент, 29-31 авг., 1990: Тезисы докл. . Т. 1. Ч. 2. - Ташкент, 1990. - С. 209-211.
17. Турин В.В., Ганченко М.В., Радецкий В.П., Волчков Ю.А. Селекционная оценка продуктивности семей красных хвостовых карпов // Актуальные вопросы экологии и охраны природы Азовского моря и Восточного Приазовья. - Краснодар, 1990. - С. 141-142.
18. Волчков Ю.А., Турин В.В., Радецкий В.П., Ильясов Ю.И. Методика сравнения групп рыб по продуктивности при прудовом выращивании. - М., ВНИИРХ, 1992 - 11 с. (приложение 18 с.)
19. Ильясов Ю.И., Волчков Ю.А., Турин В.В., Ганченко М.В., Михайлова С.Ш. Альбинизм карпового осевого скелета и возможности его использования в двухлинейном разведении // Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбного хозяйства. - Сборник научн. трудов ВНИИРХ, М., 1992. Вып. 68. - С. 56-62.

20. Радецкий В.П., Волчков Ю.А., Сержант Л.А., Тюрин В.В. Анализ комплекса признаков продуктивности у импортированных пород карпа // Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбоводства. - Сборник научн. трудов ВНИИРХ, М., 1992. Вып. 68. - С. 63-71.
21. Тюрин В.В., Волчков Ю.А., Радецкий В.П., Сержант Л.А. Информативная селекционная оценка пород карпа по признакам продуктивности при прудовом выращивании // Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбоводства. - Сборник научн. трудов ВНИИРХ, М., 1992. Вып. 68. - С. 72-88.
22. Тюрин В.В., Волчков Ю.А., Радецкий В.П. Системный подход к оценке продуктивности пород рыб // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем малых рек. - Краснодар, 1992. - С. 97-101.
23. Тюрин В.В., Волчков Ю.А. Оценка продуктивности при прудовом выращивании рыб по принципу апостериорной минимизации эффекта факторов среды. Деп. в ВНИТИ 14.07.93, N 1973-В93, 11 с.

Формат 60x90/8

Тираж 100 экз.

Объем 2,4 п.л.

Подписано к печати

16.12.93г.

Заказ № 22

Участок оперативной полиграфии ВНИИРХ, д. Рыбное,
Дмитровского р-на, Московская обл.