

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ГосНИОРХ)

На правах рукописи

ГОЛОД Виктор Михайлович

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ
ПО ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ

03.00.10 - ихтиология

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

Санкт-Петербург - 1992

Работа выполнена в Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ).

Научный руководитель:

доктор биологических наук АНДРИЯШЕВА М.А.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Рыжков Л.П.
кандидат биологических наук Образцов А.Н.

Ведущая организация:

Институт цитологии РАН

Защита состоится "27" октября 1992 г., в 13 часов на заседании специализированного совета К И17.03.01 при Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства (199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГосНИОРХ.

Автореферат разослан "26" сентября 1992 г.

Ученый секретарь
специализированного совета

Дементьева М.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Задача улучшения снабжения населения рыбной продукцией в настоящее время уже не может решаться только путем увеличения вылова, но может — за счет развития товарного рыбоводства и особенно рыбоводства на теплых сбросных водах энергетических объектов. В тепловодных рыбхозах перспективный объект — радужная форель достигает товарного веса вдвое быстрее, чем в озерных хозяйствах. Фактором, сдерживающим развитие тепловодного форелеводства, является дефицит холодной воды при летнем выращивании. В таких реках как Волга, Волхов, Нарова, Кадуи и др., на которых расположены крупнейшие тепловодные форелевые хозяйства, вода может прогреться до 25–27°.

Повысить эффективность работы индустриальных тепловодных хозяйств можно путем создания породных групп, максимально приспособленных к конкретным условиям. Несомненно, что специфической особенностью тепловодных хозяйств является температурный режим выращивания рыб: большое суммарное годовое количество тепла, высокие летние температуры и отсутствие температур близких к 0° в зимние месяцы. Учитывая это следует предположить, что главным критерием отбора может быть отношение рыб к температуре среды, выраженное через теплоустойчивость организма.

В настоящее время известно два биологических закона, на которых может быть основан отбор, направленный на повышение теплоустойчивости организма: наличие зависимости организменной теплоустойчивости от теплоустойчивости сперматозоидов (Свинглин, 1961; Андроников, 1965) и изомного состава некоторых белков (Ролле, 1979, 1981). На первом принципе основан метод президентического отбора у рыб (Ролле, 1986 а, б). Оба эти способа обладают невысокой эффективностью из-за недостаточно тесных корреляционных связей между теплоустойчивостью разных уровней (молекулярной, клеточной, тканевой и организменной). В связи с этим нами предпринята попытка разработки схемы селекции радужной форели на повышение теплоустойчивости с использованием в качестве

основного критерия отбора организменной терморезистентности с целью решения актуальной проблемы тепловодного рыбоводства.

Цель работы. Цель настоящего исследования заключалась в разработке биологических основ направленного формирования терморезистентности у радужной форели.

Основные задачи работы:

1. Изучение индивидуального и межсемейного разнообразия радужной форели по теплоустойчивости организма.
2. Изучение динамики теплоустойчивости в онтогенезе.
3. Изучение корреляционных связей организменной теплоустойчивости с другими признаками.
4. Определение наследуемости теплоустойчивости у форели.

Научная новизна и теоретическое значение. Впервые определена величина наследуемости организменной теплоустойчивости у радужной форели и модельного объекта - веерохвоста. Исследована динамика терморезистентности радужной форели от выдуления до двухлетнего возраста. Впервые проведена типизация индивидов радужной форели по отношению к температурному фактору. Изучены рост и выживаемость различающихся по терморезистентности групп рыб. Показана различная зависимость темпа роста от температуры у рыб с высокой и низкой теплоустойчивостью. Разработана и научно обоснована схема селекции радужной форели на повышение теплоустойчивости на основе массового и комбинированного отбора по организменной теплоустойчивости.

Практическое значение. В результате проведенных исследований разработаны и внедрены способ формирования маточных стад форели для тепловодного рыбоводства (авт.свид. № I380704) и рационализаторское предложение "Способ подрачивания молоди радужной форели и стальноголового лосося" (удостоверение № I65/14). На основе предложенной схемы были сформированы ремонтное стадо стальноголового лосося на Волгореченском производственно-экспериментальном рыбоводном хозяйстве (ВПЭРХ) и ремонтно-маточное стадо радужной форели на Нарвском тепловодном рыбхозе (НТРХ).

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на научно-практической конференции молодых ученых и специалистов (Петрозаводск, 1983); совещании по интенсификации форелеводства (Ереван, 1987); III Всесоюзном совещании по генетике, селекции и гиб-

ридизации рыб (Тарту, 1986); III Всесоюзном совещании по рыбо-хозяйственному использованию теплых вод (Нарва, 1986); методико-консультативном семинаре "Использование теплых вод для выращивания форели и осетровых рыб" (Кострома, 1990).

Публикации. Основные результаты исследований изложены в 14 печатных работах, в том числе в описании к авторскому свидетельству на изобретение.

Объём работы. Диссертация изложена на 167 страницах машинописного текста, состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и практических рекомендаций, иллюстрирована 26 таблицами и 23 рисунками. Список литературы включает 382 названия, из них 153 иностранных авторов.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальную часть исследований, связанную с определением динамики теплоустойчивости в ходе онтогенеза и наследуемости терморезистентности у радужной форели, проводили на Центральной экспериментальной станции (ЦЭС) ГосНИОРХ "Ропша". Изучение связи теплоустойчивости с темпом роста и другими признаками осуществляли на ЦЭС "Ропша" и Волгореченском хозяйстве (ВПЭРХ). Отдельные опыты по определению связи теплоустойчивости с другими показателями и наследуемости этого признака ставили на модельном объекте (веерохвосте) в аквариумных условиях.

В качестве объекта исследований на ЦЭС "Ропша" использовали потомство производителей радужной форели, принадлежавших к ропшинской отводке. На ВПЭРХ работы проводили с радужной форелью и стальноголовым лососем, завезенными ранее из ЦЭС "Ропша".

Для оценки самок, использованных в скрещиваниях, определяли вес и длину тела (по Смитту), коэффициент упитанности (по Бульбонну), рабочую плодовитость и средний вес овулировавших икринок. При исследовании самцов определяли вес, длину тела, упитанность рыб, объём эякулята и концентрацию сперматозоидов. До нереста производителей индивидуально метили проционовыми красителями. Для определения коэффициента наследуемости теплоустойчивости у радужной форели использовали метод диаллельных скрещиваний по схеме $2\varphi \times 2\sigma$. Расчет коэффициента наследуемости теплоустойчивости проводили с помощью иерархической схемы дис-

персионного анализа (Рокицкий, 1974а; Рокицкий и др., 1977).

Постановку опытов по определению теплоустойчивости осуществляли в специально изготовленной установке с электрическим подогревом воды. Во всех случаях проведения опытов исследовали по 100 рыб, исходная температура была 7⁰, скорость подъема температуры - 0,1 град/мин, насыщение воды кислородом - 100 %, что обеспечивало корректность сравнения полученных результатов.

Теплоустойчивость небольших совокупностей (например, семей) характеризовали временем переживания при тестирующей температуре. За точку отсчета времени переживания брали момент достижения тестирующей температуры. Полученный материал обрабатывали статистически по общепринятым в биометрии формулам. Сравнение выборок осуществляли с помощью критерия Стьюдента (Рокицкий, 1974б; Лакин, 1980).

Для сравнения крупных генеральных совокупностей по терморезистентности использовали метод, разработанный при изучении теплоустойчивости мышц (В.Ушаков, 1974) - с помощью кинетического уравнения зависимости времени переживания от тестирующей температуры: $\lg t = At + B$, где t - срок переживания (мин), T - тестирующая температура (°C), A и B - постоянные.

В ходе работ было исследовано 230 шт. производителей, в опытах использовано около 5500 шт. личинок, 2000 сеголеток, 400 годовиков и 100 двухлетков. Осуществлено 44 варианта параллельных скрещиваний, 50 парных и 12 массовых.

Глава II. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ

Влиянию температуры на молекулы, клетки и ткани различных биологических объектов, а также на организмы, популяции и виды, посвящено большое количество исследований. При этом отношение к температуре выражают через предпочитаемую, избегаемую и оптимальную температуру, а также через теплоустойчивость.

Под теплоустойчивостью принято понимать способность организмов, тканей, белков переносить действие высокой температуры. В ходе работ у нас сложилась следующая уточненная формулировка теплоустойчивость - это количество тепла полученного до гибели при заведомо летальной температуре. Если температура постоянна то теплоустойчивость можно выражать в единицах времени. При решении вопросов эволюции и таксономии используют возможно быстрые

подъем температуры от исходной до тестирующей. При определении теплоустойчивости в акклиматизационных целях моделируют процессы, происходящие в природе — температуру повышают на несколько градусов в сутки. Теплоустойчивостью в этом случае называют температуру при которой происходит гибель половины (L_{50}) или всех (L_{100}) особей. По нашим представлениям, в данном случае правильнее употреблять термин "температурные границы существования", так как речь идет о зоне толерантности, а теплоустойчивость характеризует резистентность организма.

Широко распространено изучение отношения индивидов, популяций и видов к теплу через устойчивость клеток, белков и тканей. Эти показатели неразрывно, хотя и не всегда однозначно, связаны между собой, причем основные закономерности свойственны всем животным от гидр и низших ракообразных до обезьян. Одной из таких закономерностей можно считать соответствие теплоустойчивости клеток у близких видов животных температурным условиям их обитания. Вместе с тем обнаружилось, что вид обладает значительной консервативностью по теплоустойчивости клеток. Так, мышцы карасей из горячего источника и обычных водоемов обладают одинаковой теплоустойчивостью (Кусакина, 1962в). Видоспецифичность и консервативность теплоустойчивости позволили использовать этот показатель в качестве цитофизиологического критерия вида у пойкилотермных животных (Ушаков, 1958; 1959а, б).

В соответствии с белковой теорией повреждающего воздействия тепла межвидовые различия в теплоустойчивости белков непосредственно связаны с первичной структурой белка и имеют наследственно закрепленный характер (Ушаков, 1965; Александров, 1975). В основе повреждающего действия тепла на клетки лежит изменение наименее устойчивых к нагреву белковых комплексов протоплазмы. Вместе с тем, с температурными условиями существования видов коррелирует теплоустойчивость не только наименее стойких белков, но и многих других, уровни резистентности которых сопряжены друг с другом. Следует отметить, что гибель тканей и белков, инактивация ферментов происходят при температурах более высоких, чем те, с которыми вид может столкнуться в пределах своего нынешнего ареала. Возникает вопрос о механизме появления связи теплоустойчивости с условиями обитания. Мы рассматриваем этот вопрос в связи с процессом видообразования.

По расчетам геологов (Минский, 1974; Богданов и др., 1978) в девонский период, когда возникло большинство видов рыб, средняя температура воды была около 40° . Теплоустойчивость большинства белков лишь немного выше этого значения и колебания температуры могли приводить к отбору организмов непосредственно по их теплоустойчивости. Однако температура воды, по-видимому, не была одинаковой по всему Земному шару. Она зависела от широты местности, глубины океана, течений, залегания радиоактивных элементов, мест выхода на поверхность горячих источников и т.д. При этом у групп рыб, формировавшихся в разных регионах, мог возникать свой уровень терморезистентности. В дальнейшем, по мере снижения средней температуры воды и увеличения числа видов рыб происходило их расселение по всей планете. При этом виды с более высокими тепловыми потребностями занимали экваториальные области, вытесняя менее теплоустойчивые виды к северу или⁸ придонные слои океана.

Резюмируя, можно сказать, что, по нашему представлению, механизм образования связи теплоустойчивости с ареалом обитания вида заключается в следующем: теплоустойчивость формировалась в результате прямого отбора по резистентности белков и ее уровень зависел от конкретного района зарождения вида. Распространение вида в настоящее время определяется его теплоустойчивостью. Величина теплоустойчивости, выявляемая в острых опытах на тканевом и молекулярном уровне, отражает уровень терморезистентности, который существовал 300 млн. лет назад.

Высокая степень консервативности терморезистентности, предопределенная длительной историей формирования и закрепления этого признака, обязательно должна учитываться в прикладных рыбоводных и селекционных работах. С одной стороны, ее сложно преодолеть и направленное формирование теплоустойчивости рыб возможно, по-видимому, при применении комбинированного отбора с использованием в качестве одного из основных критериев непосредственно теплоустойчивости организмов. С другой – консервативность признака позволяет рассчитывать на его высокую наследуемость и, соответственно, на успешное ведение селекции.

Глава III. ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ

Основной задачей исследований, результаты которых приведены в данной главе, было изучение возможности использования теплоустойчивости в качестве селекционного признака при формировании стада на хозяйствах со специфическим температурным режимом. С этой целью определяли индивидуальное и межсемейное разнообразие радужной форели по теплоустойчивости и динамику этого показателя в онтогенезе.

Теплоустойчивость радужной форели ропшинского стада. Для описания теплоустойчивости стада с помощью кинетического уравнения использовали тестирующую температуру 28 и 29°. Среднее время переживания при этих температурах (суммарно по большому количеству опытов) составило 75,4 и 49,7 мин соответственно, логарифм времени — 1,86 и 1,70, то есть уравнение зависимости логарифма времени переживания от температуры, характеризующее теплоустойчивость рыб ропшинского стада, радужной форели, имеет вид:

$$\lg t = -0,16 T + 6,34$$

Для определения зависимости теплоустойчивости подопытных рыб от их возраста было поставлено 9 серий опытов: сразу после вылупления личинок, через 2 и 4 недели после вылупления, через 1, 2, 4, 6, 9 и 16 месяцев с начала активного питания. Во всех случаях гибели рыб до момента достижения тестирующей температуры (29°) не наблюдалось. В первой серии опытов гибель началась через 20 мин после выхода температуры на плато, а все личинки погибли за 15 мин. Результаты, полученные во второй серии опытов, были сходными. В последующие 2 недели произошло существенное повышение как теплоустойчивости, так и разнообразия рыб по этому показателю.

Через месяц после перехода молоди на активное питание выявилось значительное расслоение рыб по рыбоводно-биологическим показателям. Одновременно увеличилось и разнообразие рыб по теплоустойчивости. На втором месяце выращивания теплоустойчивость еще более возросла, а разнообразие рыб по этому признаку снизилось. Зимой теплоустойчивость рыб снизилась, разнообразие возросло, а двухлетки вновь имели сходные с сеголетками параметры теплоустойчивости (таблица).

Теплоустойчивость радужной форели в разном возрасте

Возраст, дней	Теплоустойчивость, мин.			
	Пределы колебания	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	σ	$\delta, \%$
2	20 - 35	30,7 \pm 0,12	1,2	4,1
14	20 - 37	32,8 \pm 0,17	1,7	5,3
28	25 - 55	41,5 \pm 0,46	4,6	11,2
60	25 - 65	49,9 \pm 1,57	15,7	31,5
90	35 - 75	54,0 \pm 0,89	8,9	16,5
150	35 - 75	55,7 \pm 0,96	9,6	17,2
210	35 - 75	52,3 \pm 0,83	8,3	15,9
300	25 - 75	42,9 \pm 0,90	9,0	20,9
510	35 - 75	57,5 \pm 1,07	10,7	18,5

Таким образом, минимальной теплоустойчивостью обладают (из изученных стадий) личинки сразу после вылупления, максимальной сеголетки и двухлетки; зимой происходит снижение теплоустойчивости. Минимальное разнообразие по терморезистентности наблюдается у личинок до перехода на активное питание. В течение первого месяца с момента начала активного питания происходит быстрый рост изменчивости, затем ее падение и стабилизация.

Теплоустойчивость радужной форели волгореченского стада.

При определении теплоустойчивости форели волгореченского стада применяли ту же методику, что и при работе с ропшинским стадом. Для расчета кинетического уравнения использовали температуру 28 и 29°. Время переживания при этом составило 75,4 и 48,5 мин соответственно, а уравнение имеет вид $\lg t = -0,20 T + 7,49$. Сопоставление уравнений, характеризующих теплоустойчивость молоди ропшинского и волгореченского стада, свидетельствует об отсутствии различий между ними по этому показателю, т.е. разведение радужной форели на ВПЭРХ не отразилось на ее теплоустойчивости несмотря на значительное отличие температурного режима от ропшинского. Таким образом, наше исследование подтвердило наличие физиологического гомеостаза рыб по теплоустойчивости и необходимость проведения специальных селекционных мероприятий для создания стада максимально приспособленных к конкретным условиям рыбных хозяйств.

Межсемейное разнообразие рощинской радужной форели по средней теплоустойчивости. Личинок 44 семей испытали по терморезистентности при переходе на активное питание. Теплоустойчивость сибсов колебалась от 39 до 59 мин. (при 29°). Распределение семей (потомств пар производителей) по терморезистентности соответствовало нормальному закону. 4 семьи (10%) имели теплоустойчивость 54 – 59 мин, что на 7 – 12 мин (в среднем на 20%) выше среднего значения. Потомство 4 пар имело терморезистентность 39 – 42 мин, что на 15% ниже среднего значения. Максимальная разница, таким образом, между наиболее и наименее устойчивыми сибсами составила 20 мин или 45%. Коэффициент вариации семей по средней теплоустойчивости оказался равен 8,1%.

Потомство 5 вариантов скрещиваний (2 с максимальной, 2 с минимальной и 1 со средней теплоустойчивостью) оставили для дальнейшего выращивания. На протяжении двух лет соотношение между семьями по теплоустойчивости в основном сохранялось. Темп роста семьи № 1 на всех этапах был низким, но в двухлетнем возрасте рыбы этой семьи почти сравнялись по весу тела с потомством пары № 5, которое неплохо росло в первое лето, но в дальнейшем его рост резко замедлился. Двухлетки семей № 2 и 3 не различались по весу тела между собой и были самыми крупными (рис. I).

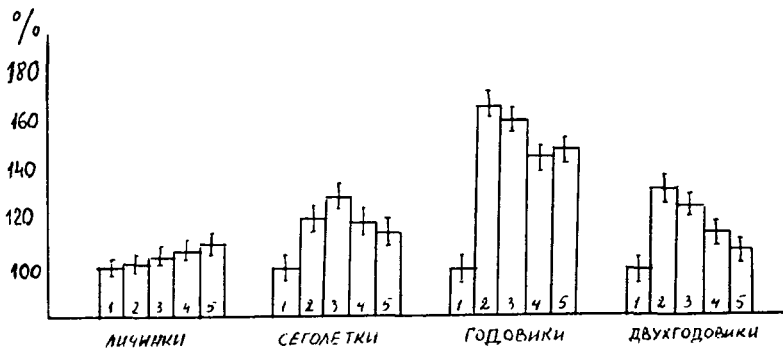


Рис. I. Средний вес тела 5 семей радужной форели в процентах от веса тела рыб семьи № 1 ($\bar{x} \pm 2m_x$)

Это является, на наш взгляд, следствием температурных условий выращивания: в первое лето температура воды была близка к оптимальной, а все остальное время — значительно ниже. В соответствии с этим нами было сделано предположение, что при оптимальной температуре воды лучше растут семьи со средней теплоустойчивостью, при низкой — с низкой резистентностью. Потомство пары № I с резко сниженной теплоустойчивостью во всех условиях росло плохо и имело самую низкую выживаемость, то есть в данном случае низкий показатель терморезистентности отразил вообще плохое качество данной семьи.

В дальнейшем изучение связи теплоустойчивость — температура содержания — темп роста провели в условиях тепловодного хозяйства и на модельном объекте при аквариумном разведении.

Глава IV. СВЯЗЬ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ С ДРУГИМИ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ

Для прогнозирования последствий ведения селекции по терморезистентности необходимо изучение связи этого показателя с другими признаками. Учитывая, что главным хозяйственно-полезным признаком является вес тела, особое внимание в своей работе мы уделили детальному выявлению связи именно этого признака и теплоустойчивости у радужной форели. На годовиках и двухгодовиках была рассмотрена также зависимость теплоустойчивости от пропорций тела и некоторых интерьерных показателей.

Динамика связи теплоустойчивости и веса тела у радужной форели в ходе онтогенеза. Опыты по определению теплоустойчивости ставили на личинках сразу после вылупления и при переходе на активное питание, 2-месячных мальках, сеголетках, годовиках и двухгодовиках. Подраживание проводили при 6° - 7° и при 11° . Во всех вариантах опытов у только что вылупившихся эмбрионов связь теплоустойчивости и веса тела отсутствовала, а при переходе на экзогенное питание выявлялась положительная взаимосвязь.

Выращивание сеголеток проходило при 7° - 11° и 15° - 17° . В обоих случаях мелкие рыбы обладали более низкой теплоустойчивостью. У сеголеток, содержащихся при температуре 15° - 17° , особи со средней и высокой теплоустойчивостью не различались между собой по весу тела, а у сеголеток, выращенных при 7° - 11° , наибольший вес тела имели рыбы в группе со средней теплоустойчивостью. Результаты опытов, поставленных в конце февраля на рыбах, выращи-

II

вавшихся на тепловодном и холодноводном хозяйствах оказались совершенно различными: если на первом наименее теплоустойчивые рыбы были самыми мелкими, то на втором — самыми крупными. Отрицательная взаимосвязь между теплоустойчивостью и весом тела у ропшинских годовиков оказалась довольно тесной — коэффициент корреляции составлял от $-0,6$ до $-0,8$. Также отрицательной, но несколько более слабой была связь терморезистентности с длиной и толщиной тела. Из относительных показателей выявлена слабая положительная связь с теплоустойчивостью индекса прогонистости.

Двухгодовики форели, выращенные в Ропше, с теплоустойчивостью выше среднего значения оказались мельче, чем менее стойкие. Лишь по толщине и наибольшей высоте тела не оказалось достоверных различий. Средний же вес тела более терморезистентных двухгодовиков был на 80 г или на 60 % ниже. Рыбы двух групп не различались по упитанности, но более теплоустойчивые имели индекс толщины тела ниже, а прогонистости выше, чем менее стойкие. По изученным интерьерным и меристическим признакам рыбы обеих групп не различались. Одинаковыми были и относительный вес сердца и гонад, а относительно более крупная печень была у более резистентных рыб.

Приведенные данные подтвердили, что при низких температурах лучше растут менее теплоустойчивые рыбы, а при оптимальных они отстают в росте. Исследования в более широком температурном диапазоне были проведены на модельном объекте.

Изучение связи теплоустойчивости и веса тела на модельном объекте. С помощью массового отбора по терморезистентности были созданы две линии верхохвоста, различающиеся по этому показателю. На полуторамесячной молоди был проведен отбор напряженностью 5 % в плюс- и минус- стороны. Для получения высоко- и низкорезистентных линий использовали по 2 самки и 2 самца, отобранных по морфологическим и репродуктивным признакам. Выращивание первого поколения селекции осуществляли при 19° , 26° и 32° . Оказалось, что при 32° лучше растут рыбы высокорезистентной линии, а при 19° — низкорезистентной (относительно высокорезистентной), что следует из данных приведенных ниже:

Температура выращивания	Вес тела, г		<i>t dif</i>
	высокорезистентная	низкорезистентная	
	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	
19°	9,3±0,14	10,4±0,15	5,4
26°	16,7±0,24	16,8±0,24	0,9
32°	24,1±0,29	15,3±0,38	18,4

В дальнейшем эта закономерность подтвердилась при работе с двумя группами стальноголового лосося на ВПЭРХ.

На основании данных об индивидуальном и межсезонном разнообразии, динамики теплоустойчивости в онтогенезе, связи этого показателя с весом тела в разном возрасте можно сделать следующий вывод: теплоустойчивость – это сущностное свойство организма, одна из характеристик его индивидуальности. Ее уровень определяет энергетические потребности организма и во многом детерминирует его индивидуальное развитие. Подчеркивая индивидуальность данного признака, особое внимание следует обратить на то, что можно выделить группы рыб со сходной теплоустойчивостью, т.е. провести типизацию. На наш взгляд достаточно четко выделяется 5 термотипов:

1. Рыбы с резко сниженной теплоустойчивостью. Таких рыб с отклонением от среднего значения более, чем на 3б, среди молодежи около 5%. На всем протяжении выращивания они обладают худшими показателями роста и выживаемости. Эту группу рыб, которую можно обозначить как сверхнизкорезистентный тип, следует на ранних этапах развития исключать из числа выращиваемых.

2. Рыбы с теплоустойчивостью в пределах $-1,5 \pm -3,0б$ ниже среднего значения. Эти рыбы обладают нормальными рыбопродуктивно-биологическими показателями, а в условиях хозяйств со стабильно холодной водой они имеют преимущество по темпу роста перед остальными. Это – низкорезистентный тип.

3. Рыбы со средней теплоустойчивостью ($\pm 1,5б$) лучше всех приспособлены к жизни при сильно колеблющейся температуре. Обозначим эту группу как среднерезистентный тип.

4. Высокорезистентный тип. Эти рыбы, с теплоустойчивостью превышающей среднюю на $1,5 \pm 3,0б$, имеют преимущество по темпу роста при температуре воды выше оптимальной. В условиях индуст-

риальных хозяйств они могут выживать при прогреве воды до 23–25°.

5. Сверхвысокорезистентный тип. Наиболее теплоустойчивые рыбы, мало отличающиеся по темпу роста от рыб предыдущего типа, но способные переносить температуру до 26–28°. Они остаются в живых при массовой (до 98%) гибели рыб в период сильного прогрева воды.

Количественное соотношение между термотипами с возрастом может меняться. Изъятие крайних вариантов происходит в результате действия искусственного и естественного отбора. В каждом новом поколении, однако, соотношение восстанавливается. Такой гомеостаз играет положительную роль при разведении рыб в термально непредсказуемых условиях. Специфические же условия некоторых хозяйств (температура воды в течение года 0–15° или 10–25°) требует формирования стад с доминированием низко- или высокорезистентного типа. Сформировать такие стада (или породные группы) можно путем отбора непосредственно по теплоустойчивости организма. Эффективность селекционных мероприятий при этом в существенной степени зависит от уровня наследуемости теплоустойчивости.

Глава V. ФОРМИРОВАНИЕ СТАД ФОРЕЛИ С ПОВЫШЕННОЙ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬЮ

I. Наследуемость теплоустойчивости у рыб. Наследуемость теплоустойчивости у радужной форели определяли с помощью дисперсионного анализа на основании полиаллельных скрещиваний. На инкубацию было заложено 44 варианта скрещиваний по типу 2♀ x 2♂. Гибель эмбрионов за инкубацию во всех случаях не превышала нормативной. Опыты по определению среднесемейной теплоустойчивости ставили при переходе личинок на активное питание. Средняя теплоустойчивость (время жизни при 29°) полных sibсов колебалась от 39 до 59 мин. Влияние самцов и самок на теплоустойчивость потомства оказалось достоверным: $F = 3,55$ и $F = 5,60$ при табличных значения $F = 2,31$ и $2,88$ соответственно (при $p=0,01$). Коэффициент наследуемости оказался равен 0,5 по самкам и 0,2 по самцам, то есть наследуемость теплоустойчивости у радужной форели находится на среднем уровне.

Для контроля определили реализованную наследуемость у вееврохвоста. Потомства, полученные от производителей высоко- и низкорезистентной линий, существенно отличались по теплоустойчивос-

ти, что видно из данных, приведенных ниже:

Группа	Теплоустойчивость, мин		
	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	σ	$\delta, \%$
Исходное стадо	115,6 ± 1,94	19,4	17
Высокорезистентная линия	129,9 ± 2,12	21,2	16
Низкорезистентная линия	87,3 ± 1,59	15,9	18

Изменение признака за одно поколение при отборе в "плюс" сторону составило 14,3 мин., в "минус" сторону - 28,3 мин. Коэффициент наследуемости при этом равен 0,40 и 0,56 соответственно, то есть наследуемость теплоустойчивости у верховоста находится на том же уровне, что и у радужной форели.

2. Массовый отбор рыб по теплоустойчивости. Прямой отбор по организменной теплоустойчивости не может быть рекомендован для применения в производственных масштабах из-за гибели в процессе отбора значительной части рыб. Поэтому нами был разработан и предложен способ косвенного отбора по терморезистентности (авт. свид. № 1380704).

Способ основан на взаимодействии положительного реотаксиса, имеющегося у форели, и реакции избегания высоких температур. Принцип заключается в том, что рыб помещают в термоградиентные условия с быстро нарастающим температурным фоном.

В ходе исследований мы использовали разные скорости течения воды (0,05-0,30 м/мин), скорости подъема температуры (0,04-0,20 град/мин.), максимальные температуры подаваемой воды (21-27°) и напряженности отбора (1-15%). Через сутки после проведения отбора ставили опыты по сравнению теплоустойчивости отобраных личинок и рандомной выборки. Оказалось, что рыбы у которых доминирует положительный реотаксис (они дольше всех остаются в области втока при повышении температуры подаваемой воды), обладают более высокой теплоустойчивостью.

При косвенном отборе напряженностью 5% успех селекции составил: $R = S \cdot h^2 = 6,7 \cdot 0,4 = 2,7$ мин. Это в 3 раза меньше, чем при использовании прямого отбора той же напряженности. Этот разрыв, однако, может быть снижен за счет большей возможности устачения отбора при использовании косвенного отбора. Так, при напряженности отбора 1% селекционный дифференциал (S) составил

9,0 мин, а R — 3,6 мин.

Селективная ценность гетерозигот и полигенная природа наследуемости теплоустойчивости позволяют предположить, что с помощью массового отбора можно добиться приблизительно 15%-ного повышения уровня терморезистентности. Для некоторых хозяйств этого может быть недостаточно. Большого эффекта можно добиться, используя индивидуальный отбор.

3. Индивидуальный отбор по теплоустойчивости. Работа по формированию ремонтно-маточного стада стальноголового лосося с повышенной теплоустойчивостью методом индивидуального отбора была проведена в 1980—1988 гг. на ВПОРХ.

Первый этап индивидуального отбора по теплоустойчивости, как и по другим признакам, заключался в оценке производителей исходного стада по рыбоводно-биологическим показателям и выборе производителей — основателей отводки. Для индивидуальной оценки выбрали производителей с весом тела несколько выше среднего (в пределах 1,06) и максимальной продуктивностью.

Второй этап работы по формированию стада с повышенной терморезистентностью методом индивидуального отбора заключался в постановке парных скрещиваний и выборе лучших семей. Личинок от 20 парных и одного массового скрещиваний сразу после завершения вытупления испытали по теплоустойчивости. Терморезистентность личинок контрольной группы (от массового скрещивания) оказалась $33,6 \pm 0,16$ мин, средняя теплоустойчивость потомства пар производителей колебалась от 25,7 до 38,9 мин. На племня были отобраны семьи со средней резистентностью $38,5 \pm 0,18$ мин, что на 4,9 мин или на 15% выше, чем потомства массового скрещивания.

Подращивание молоди в лотковом цехе, проходившее при $13-15^{\circ}$, не выявило различий по темпу роста между опытной и контрольной группами. В начале мая, в момент высадки рыб в садки, температура воды была $6,2^{\circ}$. На протяжении всего лета температура воды не опускалась ниже 18° , а в июле она была $24-25^{\circ}$. В это время рыб не кормили и темп роста был не очень высок.

В период максимального прогрева воды наблюдалась значительная гибель рыб в обеих группах, однако в племенной она была меньше — 27%, тогда как в контроле (и в целом по хозяйству) — 36%. Большей выживаемость в опытном варианте привела к повышенной, по сравнению с контролем, плотности посадки, однако средний вес племенных рыб в конце лета оказался существенно выше: $62,9 \pm 2,39$ г

против $38,4 \pm 1,57$ г. Дальнейшее выращивание шло при оптимальной температуре и в момент пересадки на зимнее выращивание навески в племенной и контрольной группах составляли $86,5 \pm 3,03$ г и $53,7 \pm 2,18$ г соответственно. Таким образом, средний вес тела племенных сеголеток был на 51% больше, чем контрольных, выживаемость на 12% выше, а конечная нагрузка на садок в опыте оказалась на 80% больше, чем в контроле. Скорость роста племенных рбб была меньше, чем контрольной группы при температуре воды ниже 12° (первая половина мая, октябрь и ноябрь), выше - при температуре более 18° и особенно при $24-25^{\circ}$ (рис.2). На сеголетках был проведен массовый отбор по весу тела напряженностью 50% и сформированное ядро ремонтно-маточного стада с повышенной теплоустойчивостью передано хозяйству.

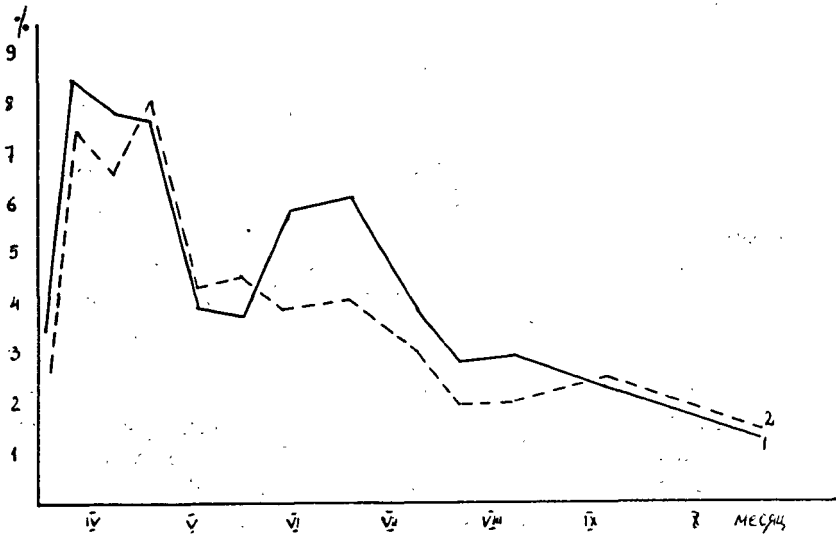


Рис.2. Динамика среднесуточных приростов сеголеток племенной (1) и контрольной (2) групп.

Максимального эффекта при формировании стада форели с заданной теплоустойчивостью можно добиться, по-видимому, применяя комбинированный отбор. При этом можно либо начать с косвенного отбора по терморезистентности личинок от массового скрещивания напряженностью I-5% и затем использовать индивидуальный отбор, либо сначала выбрать лучшие семьи, а затем провести на личинках прямой отбор по теплоустойчивости напряженностью 50%.

ВЫВОДЫ

1. Минимальной теплоустойчивостью характеризуются личинки радужной форели от вылупления до перехода на активное питание, затем происходит быстрое повышение уровня теплоустойчивости и стабилизация признака. Зимой терморезистентность рыб падает.
2. Вариабельность по теплоустойчивости составляет у личинок 4-10%, у мальков - 15-17%, у взрослых рыб (до наступления половой зрелости) - около 20%. Зимой и при плохом физиологическом состоянии рыб разнообразие может возрасти до 30%.
3. По отношению к высокой температуре выделяется 5 групп рыб (термотипов): сверхнизкорезистентный тип (индивиды, теплоустойчивость которых более, чем на 3С ниже среднего значения); низкорезистентный тип (рыбы с теплоустойчивостью в пределах -1,5÷-3,0С); среднерезистентный тип (+1,5С); высокорезистентный тип (1,5÷3,0С); и сверхвысокорезистентный термотип (более 3С).
4. Скорость роста рыб в различных температурных условиях определяется их теплоустойчивостью: температура воды ниже оптимальной дает преимущество рыбам низкорезистентного типа, выше оптимальной - высокорезистентного типа. При сильно колеблющемся температурном режиме предпочтительнее выращивание рыб со средней теплоустойчивостью.
5. На холодноводном хозяйстве у годовиков и двухгодовиков обнаруживается тесная отрицательная связь теплоустойчивости с весом и длиной тела, умеренная отрицательная с толщиной тела и положительная с индексом прогонистости.
6. Гибель рыб в период максимального прогрева воды и массовый отбор по весу тела при формировании ремонтно-маточного стада не сказываются на теплоустойчивости потомства: личинки радужной форели на холодноводном Ропшинском и тепловодном Волгореченском хозяйствах имеют одинаковую терморезистентность.

7. Паследуемость теплоустойчивости у форели находится на среднем уровне. Коэффициент наследуемости, вычисленный с помощью иерархической схемы дисперсионного анализа на основе полнотельных скрещиваний, равен 0,5 по самкам и 0,2 по самцам.

8. Для проведения массового отбора по теплоустойчивости разработан способ, основанный на взаимодействии положительного реотаксиса и реакции избегания высоких температур. На племя оставляют рыб, у которых доминирует положительный реотаксис.

9. Между потомствами разных пар производителей существуют различия по средней теплоустойчивости, сохраняющиеся в ходе выращивания. Разнообразие семей по средней теплоустойчивости находится на уровне 8-10%.

10. Индивидуальный отбор по теплоустойчивости позволяет за одно поколение добиться повышения уровня этого признака на 25%. Отбор по терморезистентности следует использовать в качестве одной из ступеней отбора наряду с массовым отбором молоди по весу тела и производителей - по репродуктивным показателям.

ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

1. Голод В.М. Опыт по теплоустойчивости личинок радужной форели // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.-1983.-Вып.203.-с.30-31.

2. Голод В.М. Селекция рыб по теплоустойчивости// Тез.докл. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов.- Петрозаводск -1983.-с.

3. Голод В.М. Теплоустойчивость. История изучения// Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.-1985.-Вып.229.- С. 72-79.

4. Голод В.М. Теплоустойчивость разноразмерных особей весрехвоста// Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.- 1985.- Вып.230.- С. 44-46.

5. Голод В.М. Теплоустойчивость радужной форели// Сб.научн. трудов ГосНИОРХ.- 1985.- Вып. 235.- С.

6. Голод В.М. Влияние теплового отбора на морфологические признаки двухгодовиков радужной форели// Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.- 1986.- Вып. 247.- С.

7. Голод В.М. Теплоустойчивость радужной форели как селекционный признак// Тез. докл. III Всес. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб.- Тарту.- 1986.- С. 46-47..

8. Голод В.М. Формирование стад радужной форели с повышенной теплоустойчивостью методом сиб-селекции // Тез. докл. III Всес. совещ. по рыбохозяйственному использованию теплых вод.- Нарва.- 1986.- С. 35-36.

9. Голод В.М. Задачи и пути селекционной работы с радужной форелью в тепловодном рыбоводстве // Тез. докл. Всес. сем. по интенсификации форелеводства.- Москва.- 1987.- С. 15-16.

10. Голод В.М. Способ формирования маточных стад форели. Авт. свидетельство № 1380704.

11. Голод В.М. Наследуемость теплоустойчивости у вехрохвоста // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.- 1987.- Вып. 262.- С. 34-37.

12. Голод В.М. Динамика теплоустойчивости радужной форели в ходе онтогенеза // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.- Вып. .-С.

13. Голод В.М. Задачи и пути селекционной работы с радужной форелью в тепловодном рыбоводстве // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.- 1988.- Вып. 274.- С. 82-98.

14. Голод В.М. Термотипическая характеристика особей в селекции рыб // Сб. научн. трудов ГосНИОРХ.- В печати.

