

НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

ПИЩЕНКО Елена Витальевна

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ И
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ГОМЕОСТАЗ
АЛТАЙСКОГО ЗЕРКАЛЬНОГО КАРПА

06.02.01 - разведение, селекция, генетика и воспроизводство
сельскохозяйственных животных

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

МОСКВА 2009

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
1.1. Эволюция и основные факторы эволюции в природных популяциях	8
1.1.1. Мутации.....	12
1.1.2. Естественный отбор	15
1.1.3. Изоляция.....	18
1.1.4. Случайный дрейф генов.....	22
1.1.5. Генетический груз популяции.....	23
1.2. Микроэволюция и процесс видообразования.	24
1.3. Порода и породообразование.....	25
1.4. Основные направления микроэволюционных процессов при работе с карпом (<i>Cyprinus carpio</i> L.)	27
1.5. Общие закономерности оценки количественных признаков у рыб... 32	
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	55
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	66
3.1. Микроэволюция признаков в стадах алтайского зеркального карпа F ₃ -F ₇ в процессе породообразования	66
3.1.1. Сеголетки.....	66
3.1.2. Двухгодовики.....	72
3.1.3. Трехгодовики	78
3.1.4. Самки	86
3.1.5. Самцы.....	112
3.2. Формирование воспроизводительных признаков у карпов в процессе породообразования	146
3.2.1. Особенности темпа роста и развития гонад у племенных двух-, трехлетков	147
3.2.2. Воспроизводительные признаки самок.....	158
3.2.3. Воспроизводительные качества самцов.....	167

3.2.4.	Биохимические показатели спермы самцов АЗК.....	175
3.3.	Популяционный гомеостаз алтайского зеркального карпа.....	179
3.3.1.	Гематологические показатели.....	179
3.3.2.	Изменение структуры белой и красной крови молодняка карпа в разные периоды зимовки.....	182
3.3.3.	Остеологические признаки.....	185
3.3.4.	Белковый полиморфизм крови и мышц.....	193
3.4.	Адаптивные способности сеголетков алтайского зеркального карпа при продолжительном воздействии низких температур.....	200
3.4.1.	Изменение экстерьерных показателей.....	202
3.4.2.	Интерьерные признаки.....	204
4.	ОБСУЖДЕНИЕ.....	208
	Выводы.....	229
	Сведения о практическом использовании научных результатов.....	231
	Библиографический список.....	233
	Приложения.....	269

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований.

Общемировые тенденции производства рыбной продукции свидетельствуют о существенном увеличении объемов потребления водных гидробионтов, полученных в аквакультуре. Каждая третья рыба, съедаемая в мире, является продукцией рыбоводства. Общий объем производства рыбы в мире составляет 47,5 млн т, стоимость продукции – более 72 млрд. долларов США. Экспертами ФАО прогнозируется, что к 2030 г. производство продукции аквакультуры в мире превысит объемы вылова рыбы из естественных водоемов.

Карпа традиционно выращивают в рыбоводных хозяйствах различных типов. В настоящее время в мире насчитывается около 50 пород этой рыбы. Создание породы – сложная и трудоемкая работа, занимающая не одно десятилетие. Однако после создания породы наступает следующий этап: её поддержание и совершенствование, направленные на повышение продуктивных качеств, при товарном и индустриальном разведении. Особое внимание при этом следует уделять сохранению разумного баланса между гомо- и гетерозиготностью племенного стада, а также поддержанию стабильности и однородности.

В конце прошлого столетия на территории Западной Сибири в результате планомерной селекционной работы под руководством З.А. Ивановой (А.с. № 6135, 1994) была создана порода рыб - алтайский зеркальный карп (АЗК).

Уникальность породы состоит в том, что на протяжении селекции скрещиваний с другими породами (популяциями) не проводили. Исходным материалом послужили одичавшие потомки галицийского карпа, длительное время (около 40 лет) жившие в одном пруду степной зоны Алтайского края. При селекции породы удалось создать предпосылки для успешного процесса включения коадаптированного комплекса генов в генофонд репродуктивно изолированной популяции карпа. Это привело к тому, что рыбы этой породы хорошо приспособлены к резко континентальному климату и характеризуются устойчивым наследованием хозяйственно полезных признаков. В настоя-

щее время порода находится на этапе генетического гомеостаза по признакам адаптационного потенциала в условиях существования в прудовых хозяйствах юга Западной Сибири.

Цель и задачи исследований. Целью настоящего исследования было изучить роль массового направленного отбора в процессе породообразования у рыб, а так же установить интерьерный статус алтайского зеркального карпа при выращивании в зоне разведения. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Изучить микроэволюционные процессы в стадах алтайского зеркального карпа.
2. Изучить закономерности формирования адаптивных и продуктивных качеств карпа при породообразовании.
3. Выявить влияние отбора на направление и степень связи экстерьерных и продуктивных качеств у разных возрастных групп.
4. Изучить влияние различных биотических и абиотических факторов на рост, развитие и созревание алтайского зеркального карпа разных возрастов.
5. Оценить динамику совершенствования и взаимосвязь морфометрических признаков алтайского зеркального карпа в процессе микроэволюции.
6. Выявить особенности популяционного гомеостаза рыб породы алтайский зеркальный карп.

Научная новизна. Впервые изучен экстерьер рыб в процессе микроэволюции выраженный в увеличении массы тела в разные возрастные периоды и в изменении формы тела, связанные с улучшением мясных качеств карпа.

Доказано, что высокая интенсивность массового направленного отбора по ряду признаков эффективна в стадах рыб, при создании пород без применения скрещивания. Этот метод позволил создать породу карпа, имеющую высокие адаптивные способности, и вести её совершенствование в направлении повышения скорости роста, плодовитости и раннеспелости в условиях II зоны рыбоводства.

Впервые изучено влияние возраста на количество и качество половых продуктов у самцов и самок алтайского зеркального карпа. Для самок определены оптимальные сроки нереста. Для самцов установлено, что качество спермы обусловлено температурой воды, возрастом и введением гонадотропного гормона.

Определены физиологические границы и возрастные адаптивные нормы характеризующих гомеостаз породы по гематологическим и морфобиологическим признакам.

Выявлена межпородная дифференциация по генетическим полиморфным системам (трансферрины, миогены, эстеразы) при сохранении высокого генетического сходства между внутривидовыми популяциями алтайского зеркального карпа.

Установлен полиморфизм популяций алтайского зеркального карпа по строению осевого скелета.

Впервые определены адаптивные изменения морфобиологических признаков у рыб породы алтайский зеркальный карп, к продолжительному воздействию низких температур, а также сезонные изменения картины белой и красной крови.

Практическая значимость. В настоящее время реализуется программа селекции на создание скороспелого типа алтайского зеркального карпа обладающего высокими откормочными качествами. Разработаны рекомендации по формированию и реализации селекционно-племенных программ в рыбоводстве. Реализация этих мероприятий ведется при работе с двумя породами карпа сибирской селекции – алтайским зеркальным и сарбоянским. Основные результаты научных исследований применены при составлении селекционно-племенных планов хозяйств, лицензировании хозяйств-оригинаторов, сертификации племенной продукции и рекомендаций по рациональному использованию племенных маточных стад алтайского зеркального карпа. Материалы диссертации используются в лекционном курсе «Рыбоводство» для студентов и групп специализации «Рыбоводство» биолого-

технологического института Новосибирского государственного аграрного университета, лекционном курсе «Ихтиопатология» Алтайского государственного аграрного университета и Томского государственного университета.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Формирование адаптивной генетической структуры популяций карпа методом направленного отбора позволяет достичь высокого уровня развития продуктивных признаков в процессе породообразования.

2. Основные параметры, характеризующие популяционный и организменный гомеостаз породы алтайский зеркальный карп.

3. Фенотипическая и генетическая изменчивость признаков, характеризующих адаптивные качества породы.

4. Изменение параметров и силы связей морфологических и морфо-биологических признаков при длительной зимовке, как адаптивная реакция к условиям резкоконтинентального климата.

Апробация работы. По материалам диссертации опубликовано 60 научных работ, 4 учебно-методических пособия, 2 монографии.

Результаты исследований, составляющих основу диссертации, обсуждались на научно-техническом совете Росрыбхоза (Москва, 1998); на первом конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997); на 5-й международной конференции «Научное обеспечение АПК Сибири, Монголии и Казахстана, Белоруссии и Башкортостана» (Абакан, 2002); на международной научно-практической конференции «Актуальные аспекты экологической, сравнительно-видовой, возрастной и экспериментальной морфологии», посвященной 100-летию профессора В.Я.Суетина (Улан-Удэ, 2004); на международной конференции «Развитие аквакультуры в условиях XXI века» (Минск, 2004); на международной научно-практической конференции «Научное наследие П.Н. Кулешова и современное развитие зоотехнической науки и практики животноводства», посвященной 150-летию со дня рождения профессора П.Н. Кулешова (Москва, 2005); на международной научно-практической конференции «Стратегия развития аквакультуры в современных условиях», по-

священной 80-летию развития рыбохозяйственной науки в Беларуси и 50-летию создания Института рыбного хозяйства Беларуси, (Минск, 2008), а также на научно-практических и научных конференциях проводимых в ФГОУ ВПО Новосибирский государственный аграрный университет с 1996 по 2008 гг.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, обзора литературы, результатов собственных исследований и их обсуждения, выводов, практических предложений, списка литературы. Работа изложена на 268 страницах компьютерного текста, содержит 93 таблицы, 39 рисунков, 7 приложений. Библиографический список включает 379 источников.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Эволюция и основные факторы эволюции в природных популяциях

Эволюция – развитие организмов во времени, историческая трансформация живого на Земле – существует в окружающем нас мире и её результатом является многообразие форм живого (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977). Иногда эволюцию определяют как «изменение генетического состава популяции» (Dobzhansky, 1951). Но ещё до сих пор человечество не пришло к полному пониманию основных законов и движущих сил эволюции. В то же время эволюционный подход дает большие преимущества при изучении ряда биологических наук, таких как биохимия, генетика, физиология, зоология и др.

Теория эволюции считается одной из наиболее общих теорий в биологии. Для этого существует ряд различных предпосылок. Универсальность данной теории, а также многогранность самого понимания эволюции придают ряду явлений определенный смысл.

Многие ранние эволюционные теории подчеркивали преимущественное или исключительное значение одного единственного фактора – эволю-

ционного процесса. Современная синтетическая теория эволюции отобрала то лучшее, что было в ранних гипотезах, и объединила все это новым оригинальным способом (Майр, 1974). По своему существу это двухфакторная теория, которая рассматривает разнообразие и гармоничное приспособление органического вида как результат постоянной изменчивости и селективных воздействий окружающей среды.

Эволюция представляет собой постепенное изменение наследственной структуры вида (Дарвин, 1907), или точнее, изменение частоты генов - основного популяционно-генетического параметра (Алтухов, 1989). В то же время эволюция меняет не только число генов, но и их свойства, связи, частоту и направление изменчивости (Берг, 1993).

В современном понимании эволюционного процесса лежит понимание того, что имеется не один основополагающий фактор, а ряд факторов, служащих движущими силами процесса эволюции, изменяющих структурные единицы всего живого в ту или иную сторону.

В «Кратком очерке теории эволюции» Н.В. Тимофеева-Ресовского с соавторами (1977) сформулированы требования, которым должна удовлетворять элементарная эволюционная единица:

- она должна быть как таковая далее неподразделима, т.е. выступать во времени и в пространстве как некое единство;
- она должна быть как таковая способна во времени — т.е. в чреде биологических поколений — наследственно изменяться;
- она должна реально и конкретно существовать в природных условиях.

В современной эволюционной теории принято считать элементарной структурной единицей *популяцию*.

В связи с неоднозначностью понимания термина «эволюция», и её философской многогранностью ряд авторов (Шмальгаузен, 1946, 1983; Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Алтухов, 2003 и др.), внесших свой вклад в создание эволюционной теории, имеет своё взаимодополняющее по-

нимание факторов эволюции, и, как следствие своё определение термина «популяция».

Например, по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др. (1977) «...популяцией является совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство (территорию или акваторию), внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких совокупностей особей данного вида и той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции». По Э. Майру (1974), популяция «...сообщество способных к скрещиванию особей, обитающих в одной местности...».

Несложно заметить, что все определения термина популяция – в понятиях популяционной генетики и современной систематики – в итоге можно свести к предложенному Th. Dobzhansky в книге «Genetics of the evolutionary process» (1970): «популяция – это совокупность свободно скрещивающихся особей с общим генным фондом».

Популяция – это единая целостная система: изменение отдельных генотипов влияет на общий генофонд популяции, но и изменение генофонда изменяет роль отдельных генотипов и даже отдельных генов в развитии системы. Отсюда следует заключение: элементарной единицей эволюционного процесса являются не отдельные особи, а популяции (С.С.Шварц, 1980).

В каждой популяции на протяжении всего времени её существования действуют различные механизмы поддержания определенного равновесия между наследственностью и изменчивостью.

С точки зрения эволюционной теории различают два типа биологической изменчивости: групповую изменчивость, под которой понимаются различия между популяциями, и индивидуальную изменчивость, под которой понимаются различия между особями одной популяции (Майр, 1974)

С точки зрения популяционной генетики в совокупности особей, в первом приближении называемой популяцией, существует равновесное соотно-

шение генотипов. Не следует забывать, что идеальные популяции практически не встречаются в природе, так как всегда существуют естественные факторы, нарушающие их стабильность, так называемые факторы эволюции (Алтухов, 2003).

По определению Н.Ф. Реймейрс данному в «Популярном биологическом словаре» (1991): фактор эволюции – движущая сила, вызывающая и закрепляющая изменения в популяциях как элементарных единицах эволюции. Важнейшие факторы эволюции – мутационный процесс, изоляция, популяционные волны, естественный отбор.

С. Райт (Wright, 1948, 1955, 1959) подчеркивает, что эволюция определяется действием ряда факторов: мутаций, отбора, случайных факторов. Наиболее эффективным «механизмом эволюции» он считает подразделение видовой популяции на частично изолированные локальные популяции, дифференциация которых происходит под совместным действием случайных процессов (принцип основателя) и индивидуального и межпопуляционного отбора. Еще более определен в своих суждениях Э. Майр (Mayr, 1954). «Изоляция немногих индивидов ("основателей") из изменчивой популяции, расположенной по пути потока генов, медленно протекающего по ареалу любого вида, производит внезапное изменение генетической среды большинства локусов. Это изменение — действительно наиболее сильное генетическое изменение (за исключением полиплоидии и гибридизации), которое может возникнуть в популяции, так как оно может воздействовать на все локусы одновременно. Действительно, оно может принять характер "генетической революции". В дальнейшем эта "генетическая революция", возникающая благодаря изоляции популяции-основателя, может приобрести свойства цепной реакции. Изменение в любом локусе в свою очередь воздействует на селективную ценность во многих других локусах, пока система не достигнет нового состояния равновесия» (цит. по: Шварц, 1984).

На современном этапе развития популяционной генетики нет общего мнения, какие факторы считать превалирующими, а какие второстепенными.

Конечно, нет никакого сомнения, что эволюция – это следствие двух генетических процессов наследственности и изменчивости, но в каких границах проявляется их действие, и какое выражение находит их действие, в этом современные авторы не единогласны.

В то же время все авторы называют наиболее важными факторами эволюции естественные факторы, сдвигающие точку равновесия, нарушающие стабильность популяции (Майр, 1974; Алтухов, 2003 и пр.): мутации¹, рекомбинации, миграции и пр., и факторы, снижающие генетическую изменчивость популяций: случайный дрейф генов, естественный отбор (Майр, 1974). Кроме того, существует ряд факторов, считающихся превалирующими только одним или несколькими авторами.

Не вызывает сомнения, что популяции сельскохозяйственных животных должны подчиняться тем же факторам эволюции. В то же время особенности содержания и разведения видов и пород домашних животных не могут не накладывать свой отпечаток на эволюционные процессы.

1.1.1. Мутации

Изменчивость и наследственность являются основными предпосылками эволюционного процесса (Шмальгаузен, 1983). Оба эти противоположные свойства неотделимы от друга и входят в обязательную характеристику как растительного, так и животного организмов. Их противоположные и в то же время взаимосвязанные отношения прекрасно охарактеризованы Ф.Энгельсом: «Можно рассматривать наследственность как положительную, сохраняющую сторону, а приспособление — как отрицательную сторону, постоянно разрушающую унаследованные признаки; но с таким же правом можно рассматривать приспособление как творческую, активную, положительную деятельность, а наследственность — как оказывающую сопротивление, пассивную, отрицательную деятельность».

Таким образом, изменчивость является источником мутаций, а наследственность позволяет закрепить их действие в поколениях.

¹ Мутации и модификации по И.И.Шмальгаузену (1946)

И.И. Шмальгаузен в своих трудах (1946, 1983 и др.) рассматривает два типа наследственных изменений: модификации и мутации. Под *мутациями* он понимает «...*новое* изменение организма, которое сразу оказывается в полной мере наследственным и может иметь значение положительного приобретения или (чаще) известного дефекта», а под *модификацией* – «реакция, обусловленная унаследованной, или старой структурой организма». Обычно модификации имеют приспособительный характер и закономерно повторяются у различных особей данного вида организмов. Чаще всего модификации имеют обратимый характер и не являются движущими факторами эволюции.

По Ю.П. Алтухову (1974, 2003) мутации – это ненаправленные, случайные изменения генетического материала, происходящее спонтанно или под влиянием особых физических, химических и биологических факторов. Спонтанный мутационный процесс – главный источник появления новых аллелей, приводящий к увеличению генетического разнообразия популяций.

Термин «мутация» употребляется для обозначения мутантных признаков, процесса возникновения мутантной формы, а особи – носители конкретного мутантного признака называются мутантами.

Мутационный процесс спонтанно и постоянно протекает у всех изученных животных и растений (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). По своей природе мутации могут быть весьма различными, являясь дискретными изменениями разных единиц общего кода наследственной информации живых организмов: генными мутациями (единицами изменения являются отдельные гены или локусы в хромосомах), хромосомными мутациями (единицами изменения являются структурные перестройки отдельных хромосом), геномными мутациями (единицами изменения является число отдельных хромосом или число наборов хромосом у данного вида, и, наконец, дискретными изменениями некоторых константных и более и менее автономных внеядерных ДНК-содержащих структур цитоплазмы (например, пластид растений).

Каждая мутация связана с конкретными изменениями, реакциями организма на изменение внешних условий. Иногда, будучи гетерозиготными по природе, мутации могут проявиться не сразу, а через несколько поколений.

Общая частота возникновения мутаций у разных видов различна, различны и относительные частоты разных типов мутаций. Некоторые мутации возникают чрезвычайно редко, другие появляются довольно часто. Установленная частота возникающих мутаций (процент гамет, содержащих вновь возникшие мутации на одно поколение) составляет у разных достаточно хорошо генетически изученных живых организмов от нескольких процентов до нескольких десятков процентов на одно поколение. Например, для хорошо изученных видов рода *Drosophila* общая частота всех спонтанных мутаций составляет около 25%; у львиного зева – около 15% (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977). Установлено, что при некоторых вирусных инфекциях частота мутаций возрастает в 10 раз. Даже если принимать самые низкие оценки, то у вида, состоящего из нескольких миллионов особей, должно происходить около двух мутаций на локус в каждом поколении (Майр, 1974).

Мутационными процессами охватываются различные наследственные изменения признаков и свойств живых организмов. Разные мутации могут обладать различной «биологической ценностью». Ряд мутаций, а возможно и их большая часть действуют отрицательно, вызывая патологические изменения и нередко приводя к летальному исходу при гомозиготном состоянии, в таких случаях наблюдается снижение жизнеспособности по сравнению с исходной формой, но в некоторых случаях мутации могут внести полезные качественные изменения и усилить способность отдельных особей и вида в целом к выживанию. Мутации, несомненно, служат основным источником генетических изменений видов и являются сырьем для действия естественного отбора. Таким образом, мутационный процесс как эволюционный фактор поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций и яв-

ляется фактором поставщиком эволюционного материала (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977).

1.1.2. Естественный отбор

Естественный отбор – главная движущая сила эволюции. В современном понимании теории эволюции естественный отбор рассматривается как важнейший фактор, вызывающий адаптивные изменения в генетической структуре популяции. Эти изменения – результат относительных вкладов разных генотипов из размножающейся части популяции в генофонд следующего поколения за счет их дифференциального воспроизведения или выживаемости (Алтухов, 2003).

Естественный отбор действует посредством любого фактора, влияющего на различия в воспроизводстве. Эти факторы включают все факторы, определяющие смертность в период до размножения, а также факторы, определяющие смертность в период до размножения, но не связанные со смертностью (Майр, 1974). Объектами отбора являются определенные индивиды или группы индивидов – носители определенных признаков и свойств.

Не вызывает сомнения, что основной единицей естественного отбора является популяция, в её пределах отбор действует, отбирая (или отменяя) те или иные входящие в её состав генотипы. Кроме того, можно говорить о межвидовом отборе, связанном с трофическими и конкурентными взаимоотношениями между видами в пределах биогеоценоза. Необходимо также понимать, что естественный отбор влияет на генотипы только косвенно, через посредство фенотипов (особей), которые продуцируются генотипами (Майр, 1970).

Необходимым условием эволюции путем естественного отбора является высокая генетическая изменчивость в популяции (Солбриг, 1982). Генетическая изменчивость способствует выживанию в резких колебаниях условий среды, способствует полному использованию среды, противодействует специализации и придает пластичность (Майр, 1974). Именно степень изменчи-

ности по приспособленности в популяции определяет характер происходящих изменений.

Современный взгляд на факторы и влияние естественного отбора сформирован на основании математического анализа, проведенного Р.Фишером в 1930, 1941 гг., Ч. Ли в 1967 г. (Li, 1967), С. Райтом (Wright, 1948, 1955, 1959), и огромной массы данных о влиянии среды на популяции, собранных благодаря деятельности различных наблюдателей.

Р. Фишером в 1930 г. была сформулирована и в 1941 г. отредактирована так называемая фундаментальная теорема естественного отбора: «Скорость увеличения средней приспособленности популяции равна генетической вариации приспособленности этой популяции» (цит. по: Алтухов, 2003).

Р.Фишер обосновал это положение для моделей с непрерывным временем и логарифмической приспособленностью. Ч. Ли (Li, 1967) распространил его на модели популяций с неперекрывающимися поколениями.

В литературе существует целый ряд различных классификаций *форм естественного отбора*, в настоящее время описаны следующие: направленный или линейный, балансирующий, дисруптивный или разнообразящий, стабилизирующий, нормализующий и т.д. (Шмальгаузен, 1946; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977; Алтухов, 2003).

Все природные популяции представляют собой совокупность особей, являющихся носителями различных генотипов; популяция является генотипической смесью. При этом разные генотипы представлены различными численностями. Более или менее резкие колебания от средней, как правило, отмечаются отбором, такой отбор был назван *стабилизирующим* (Шмальгаузен, 1946). Стабилизирующий отбор сохраняет и восстанавливает норму, присущую данному виду или популяции.

При смене абиотических и биотических условий среды может возникнуть ситуация, при которой потребуются новый вектор отбора, ведущий к замене одного количественно преобладающего генотипа другим, такая форма отбора названа *прямой* или *ведущей* (Fisher, 1930; Шмальгаузен, 1946). В

конкретных условиях среды ведущий и стабилизирующий эффекты естественного отбора сказываются одновременно.

Эффективность отбора зависит от его *давления и направления*, в котором он действует. Под эффективностью отбора понимается степень достижения к определенному моменту времени той «цели» отбора, которая определяется совокупностью положительно отбираемых генотипов и, естественно, связанных с ними морфофизиологических свойств организма. Давлением отбора называется степень преимущества или недостатка тех форм в основном генотипе, на которые, в смысле определения вероятности достижения ими репродукционного возраста, действует рассматриваемый положительный или отрицательный отбор. Под направлением отбора понимают путь к той биологической «цели», которая достигается положительным отбором определенного генотипа или генотипов в ущерб другим (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Отбор работает двояким образом: устраняя из популяции генотипы с пониженной жизнеспособностью и плодовитостью (отрицательный отбор) и повышая концентрации генотипов, обладающих повышенной жизнеспособностью и плодовитостью (положительный отбор). Их разграничение всегда условно и зависит от того, на что направлено внимание в том или ином случае.

Общепринятым считается тезис о том, что естественный отбор включает в себя не только борьбу за существование, но и борьбу за вклад в следующее поколение (Меттлер, 1972). Таким образом, основным условием реализации генетических потенций для особи и для популяции в природной среде выступает приспособленность. В более широком смысле приспособленность имеет две составляющие – выживание и воспроизводство (Левонтин, 1978).

Признаки, повышающие приспособленность (адаптации), накапливаются из поколения в поколение и таким образом меняют генетический состав популяции (Меттлер, 1972). По Н.В. Тимофееву-Ресовскому с соавторами (1977), «...адаптациями должно называться возникновение и развитие определенных конкретных морфофизиологических свойств, значение которых

для организма однозначно связано с теми или иными общими и частными условиями среды». К таким признакам (адаптациям) можно отнести длительность жизни, скорость развития, предел роста, способность накапливать резервы, общая активность, приспособительное поведение, плодовитость и т.д. (Ланкин, 1996; Шмальгаузен, 1946). Всем адаптациям присущи общие черты: повышение вероятности выживания особи или её потомства; увеличение эффективности использования ресурсов; ухудшение каких-то признаков как плата за приспособленность (Солбриг, 1982).

Адаптивная модификация появляется всегда на базе выработанной в процессе развития популяции наследственной структуры, т.е. является результатом унаследованной нормы реакции. Приспособительные реакции животных и растений на изменение факторов внешней среды приводят к существованию различных форм одних и тех же признаков у представителей одного вида. Такого рода пластичные «приспособления» легко обратимы.

Индивидуальная приспособляемость имеет огромное значение для жизни животных и растений. Она позволяет менять им свою организацию, свои функции и, наконец, своё поведение соответственно изменчивой внешней обстановке. Такого рода адаптивные модификации в обычном смысле слова не наследственны. Однако при очень долгом воздействии измененного фактора они могут закрепиться в популяции в процессе эволюции (Шмальгаузен, 1983).

1.1.3. Изоляция

Различного рода механизмы, препятствующие скрещиванию популяции (субпопуляции) с другими популяциями (субпопуляциями), называются изолирующими механизмами. Еще Ч. Дарвин придавал изоляции большое значение в протекании эволюционного процесса, подробно изучив характерные особенности изолированных островных форм. Однако понимание изоляции как важного эволюционного фактора произошло после того, как Th. Dobzhansky ввел термин "изолирующие механизмы" и посвятил им главу в

своей книге «Genetics and the origin of species» (1937). По Э. Майру (1970) изолирующие механизмы – это биологические свойства особей, которые предотвращают скрещивание действительно или потенциально симпатрических популяций.

Изоляция, нарушая панмиксию, закрепляет возникшие как случайно, так и под влиянием отбора различия в наборах и относительных численностях различных генотипов в разных изолирующихся частях популяции. Изоляцию подразделяют на два основных типа: *территориально-механическую* (пространственную, географическую), при которой популяция разделяется на субпопуляции изолирующими барьерами, лежащими «вне её» (не связанными с биологическими различиями между входящими в её состав индивидами) и *биологическую*, при которой та или иная степень изоляции между различными индивидами или совокупностями индивидов в пределах популяции основывается на возникновении соответствующих биологических различий (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Форм *территориально-механической* изоляции может быть огромное количество – водные барьеры для сухопутных видов, барьеры суши для гидробионтов, миграции и т.д.

Биологическую изоляцию можно достаточно четко разделить на три основные формы: эколого-этологическую, морфофизиологическую и собственно генетическую. Эти формы, как правило, связаны с наследственными особенностями самих организмов, образующих рассматриваемую популяцию. Очень подробная классификация форм биологической изоляции дана Э. Майром (1970) в книге «популяции, виды и эволюция».

Классификация изолирующих механизмов (по Э. Майру, 1970)

1. Механизмы, предотвращающие межвидовые скрещивания, — прекопуляционные механизмы (premating mechanisms):

- а) потенциальные брачные партнеры не встречаются (сезонная или биотопическая изоляция);
- б) потенциальные брачные партнеры встречаются, но не спариваются

- ся (этологическая изоляция);
- в) предпринимаются попытки к копуляции, но осеменения не происходит (механическая изоляция).
2. Механизмы, уменьшающие успешность межвидовых скрещиваний, – посткопуляционные механизмы (postmating mechanisms):
- а) осеменение происходит, но яйца не оплодотворяются (гибель гамет);
- б) яйцо оплодотворяется, но зигота погибает (гибель зигот);
- в) зигота дает гибрид F_1 , обладающий пониженной жизнеспособностью (нежизнеспособность гибридов);
- г) гибридная зигота F_1 вполне жизнеспособна, но частично или полностью стерильна либо дает неполноценных потомков F_2 (стерильность гибридов).

В то же время, несмотря на множество разнообразных изолирующих механизмов, за исключением случаев крайней изоляции, любая популяция в конечном итоге не является замкнутой биологической системой, а взаимодействует с другими популяциями путем обмена мигрантами. Относительная численность мигрантов за поколение является важнейшим фактором популяционной динамики и называется скоростью миграции генов (Алтухов, 2003, 2004).

При математическом моделировании генетически подразделенных популяций С. Райтом в 1943 г. (Wright, 1943) предложены две оригинальные модели популяций: «островная модель» и «изоляция расстоянием».

Известны два варианта островной модели популяции: 1) подразделенность вида на множество скрещивающихся внутри себя популяций генетически эффективного объема N , каждая из которых с равной вероятностью и с одинаковой интенсивностью m обменивается генами с любой другой; 2) большая панмиктическая популяция («материк»), окруженная множеством изолированных, генетически дифференцированных малых колоний («острова»), каждая из которых получает гены с «материка» и интенсивностью m на поколение (рис.1) (Алтухов, 2003, 2004).

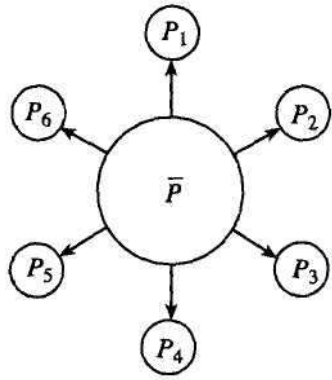


Рис.1. Один из вариантов «островной» модели популяционной структуры (Алтухов, 2003).

В островной модели интенсивность миграции не зависит от степени удаленности популяций. На практике для многих природных популяций миграция отдельных особей чаще происходит на небольшие расстояния, и эти расстояния несравненно меньше протяженности ареала большой популяции. С. Райт, впервые обративший внимание на этот эффект, назвал его *изоляцией расстоянием*. С. Райт (Wright, 1943) и Малеко (Malecot, 1955; 1967) математически исследовали также популяцию, в которой интенсивность обмена между субпопуляциями зависит от расстояния. Эта модель носит название «изоляция расстоянием» и предполагает популяцию, непрерывно распределенную на большой территории существенно превышающей радиус индивидуальной активности особи в репродуктивный период. Особенности локальной дифференциации в такой системе зависят от эффективной репродуктивной величины или «соседства», откуда случайно происходят родители, а также от размерности ареала.

Особенностью модели изоляции расстоянием является предположение об однородности распределения особей в ареале их обитания. В природных популяциях панмиктические единицы, как правило, представляют собой компактно расположенные популяции. С учетом этой особенности М. Кимура (Kimura, 1953; Kimura, Weisse, 1964) предложил другую модель популяционной структуры. Она носит название «лестничная модель» и представляет собой ситуацию, промежуточную между первыми двумя. Как и в островной модели, в ступенчатой модели миграции рассматривается совокупность распределенных в пространстве популяций со случайным скрещиванием. Одна-

ко обмен особями происходит только между соседними колониями, как показано на рис. 2 (Алтухов, 2003, 2004).

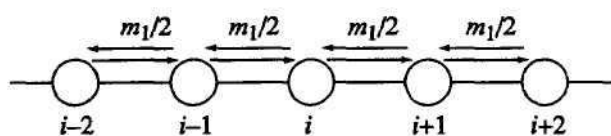


Рис. 2. Ступенчатая модель миграции генов – одномерный случай (Алтухов, 2003).

1.1.4. Случайный дрейф генов

Чаще всего под случайным дрейфом генов понимают генетические изменения в популяциях, вызванные скорее случайными явлениями, чем отбором (Майр, 1977).

Предсказание явления дрейфа генов принадлежит С. Райту (Wright, 1921, 1931). Это явление было описано при математическом моделировании эволюционных процессов, выявлении наиболее общих закономерностей эволюции и при экспериментальном изучении стохастических процессов изменения генных частот (Wright, 1921; Дубинин, 1931, Дубинин, Ромашов, 1932). Такого рода «случайный дрейф генов» – математический факт, вытекающий из явления конечности численности любой реальной популяции. Особенно важно существование разрыва между общей численностью популяции и той её частью, которая передает генофонд следующему поколению: репродуктивная, а тем более генетически эффективная величина популяции и вида в целом практически всегда и чаще всего существенно меньше её общей численности (Алтухов, 2004).

При математическом моделировании эволюционных процессов стало ясно, что определенные явления эволюционного процесса, например существенные различия между теоретически полученной генетически эффективной численностью и общей численностью популяции, вероятнее всего объясняются случайными явлениями.

Изменение частоты гена, обусловленное ошибкой выборочности при формировании гамет, носит стохастический характер. Поэтому в оценке влияния дрейфа генов на генетическую структуру популяции возможен лишь вероятностный подход, позволяющий определить только вероятность локализации изменения в том или ином диапазоне генных частот (Алтухов, 2004).

Процесс случайного генетического дрейфа был впервые смоделирован Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым (1932). Они использовали статическую модель популяции и показали весь ход утраты (или фиксации) аллелей при генетическом дрейфе в зависимости от эффективной величины популяции.

Колебания генных концентраций при дрейфе совершенно случайны. Вместе с тем, этот процесс после ряда поколений приобретает «направленность»: концентрации более редких аллелей постепенно уменьшаются, а частых аллелей увеличиваются. Эти закономерности прослежены Я.Я. Рогинским [1965] при анализе пространственных распределений по земному шару частот эритроцитарных антигенов человека.

1.1.5. Генетический груз популяции

Постоянное давление мутаций и миграций большого числа разнообразных генов, а также выщепление биологически менее приспособленных генотипов создают проблему так называемого генетического груза.

Понятие генетического груза введено Г. Меллером в работе «наш груз мутаций» [Muller, 1950]. Он показал, что «...слабо вредящие мутантные гены способны нанести популяции большой ущерб, чем мутантные гены с сильным негативным эффектом». Концепция генетического груза представляет принципиальный интерес в количественной оценке интенсивности отбора и как параметр, связанный с приспособленностью популяции.

На данный момент времени существует ряд различных концепций как отвергающих, так и поддерживающих идею генетического груза.

1.2. Микроэволюция и процесс видообразования.

Микроэволюционное направление в изучении эволюции сформировалось к концу 1930-х годов. Оно развилось на стыке классического эволюционного учения с современной генетикой, её результатами и представлениями. Микроэволюция охватывает сравнительно небольшие отрезки времени, её процессы разыгрываются на ограниченных территориях и включают явления протекающие в популяциях и низших таксонах (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Под микроэволюцией понимают внутривидовые преобразования, под макроэволюцией – комплекс процессов, ведущих к формированию таксонов высокого ранга. Процесс видообразования связывает микро- и макроэволюцию в единый процесс видообразования (Шварц, 1980).

По мнению Ю.П. Алтухова (1989), нативные популяции, существующие сегодня, уже достигли максимума адаптации на прошлых этапах эволюции и с тех пор поддерживают динамическое равновесие с окружающей средой. Совокупность таких адаптаций записывается в их генетической структуре и обеспечивает «запас их генетической прочности» в изменяющейся среде. Таким образом, процессом изучения становится уже не эволюция, а микроэволюция – изменения генных частот, происходящие за относительно небольшой промежуток времени. Макро- и микроэволюционные процессы тесно связаны и, вероятно, сводимы к потере качественных различий к процессам, протекающим именно на популяционном уровне.

С.С. Шварц в своей книге «Экологические закономерности эволюции» (1980) подчеркивает, что микроэволюционные преобразования генетических структур популяций являются необратимыми. Их необратимость определяется не внутренними, а внешними причинами. Одной из важнейших причин является репродуктивная изоляция, особенно на обширных территориях. В основе преобразований лежит изменение реакции вида на изменение условий среды. Этот процесс начинается внутри вида и заканчивается видообразованием.

На данном этапе развития эволюционного учения считается, что процесс видообразования возможен двумя путями (Алтухов, 2003):

- постепенное видообразование за счет накопления изменений в генотипе;
- скачкообразное видообразование за счет резкого изменения генотипа.

Пути и механизмы микроэволюционных процессов, приводящих к видообразованию, могут у целого ряда форм быть с большой точностью изучены путем комплексного применения различных описательных (таксономических, морфофизиологических, биогеографических, и популяционных) и экспериментальных методов (Тимофеев-Ресовский, и др., 1977).

Таким образом, учение об эволюции дает ключи для понимания микроэволюционных процессов в популяциях животных.

1.3. Порода и породообразование.

В свете современных представлений породообразование и селекция осуществляются на основе трех факторов эволюции: наследственности, изменчивости и искусственного отбора (Слущкий, 1978).

Опираясь на классические работы по популяционной генетике, можно утверждать, что *порода* – это искусственно созданная популяция, в которой человек задает граничные параметры генетической системы, руководствуясь необходимыми в данное время хозяйственными требованиями. В таких «искусственных популяциях» зачастую влияние естественного отбора дополняется влиянием искусственного. При создании породы человек заведомо ограничивает генетическое разнообразие по тому или иному признаку. Последующее уменьшение количества генов и локусов в желаемую сторону происходит при дальнейшем разведении создаваемой породы в процессе стабилизирующего отбора, т.е. при разведении «в себе». Нередко при таком разведении используются различные степени инбридинга. Такой подход заведомо увеличивает генетический груз популяций, в том числе груз летальных генов.

Кроме того, в процессе породообразования невозможно исключить такие факторы эволюции, как случайный дрейф генов и мутационный процесс,

несмотря на тщательный отбор и подбор, находящиеся под контролем специалистов.

Вопрос о подразделенности искусственной популяции закономерен только при рассмотрении пород с достаточно большим ареалом разведения или же для пород, при создании которых произошло специальное разделение выводимой породы на несколько групп. Крайним проявлением этого подхода можно считать разведение пород по генетически разным линиям в птицеводстве.

В таком случае при разведении этих групп «в себе», без привлечения генетического материала от других групп животных этой породы формируется несколько популяций. При необходимости или вследствие каких-либо причин возможен обмен генетическим материалом между этими репродуктивно изолированными группами.

В сущности, структура сформировавшейся породы может рассматриваться как один из вариантов островной модели популяционной структуры, но с учетом того, что исключается свободное скрещивание и обмен генов между ними происходит только при вмешательстве человека.

Не следует забывать о том, что при искусственном отборе приспособленность накладывается на хозяйственную ценность признака. Чем меньше частный аспект фенотипа связан с общей приспособленностью, тем больше вероятность того, что фенотип отреагирует на давление отбора по этому признаку (Майр, 1974). Благоприятна ситуация, когда направление естественного отбора соответствует требованиям человека (Ланкин, 1996). К сожалению, в большинстве случаев отбор более жизнеспособных особей не вполне совместим с отбором более продуктивных линий (Шмальгаузен, 1946). Таким образом, естественный отбор может быть причиной отсутствия успеха в селекции (Левонтин, 1978).

Кроме того, направленный отбор по продуктивности вызывает отклонения характеристик жизнеспособности и воспроизведения от средних устойчиво оптимальных функциональных значений (Ланкин, 2004). При высо-

кой напряженности отбор ведет к биологическим лимитам селекции. Встает проблема определения адаптивной нормы по основным хозяйственно полезным признакам, специфичной для разных пород животных (Коваленко, 1990). В процессе отбора по одним признакам происходит ухудшение других (плата за селекцию). Так, например, повышение приспособленности может привести к увеличению смертности на ранних стадиях онтогенеза. Нарушается эволюционно сложившаяся авторегуляция соотношения гомо- и гетерозиготных генотипов, характерная для нативных самовоспроизводящихся популяционных систем (Алтухов, 1995).

В условиях искусственного отбора устанавливаются неслучайные связи между полигенными и моногенными признаками. Происходят определенные сдвиги в биологической структуре популяции: снижение гетерозиготности по аллозимным локусам, нарушение оптимального соотношения полов и т.д. (Алтухов, 1995). Устанавливаются новые взаимосвязи между признаками (Корочкин, 2002).

Задача селекции - на первом этапе процесса породообразования осуществить процесс коадаптации, включения гармонично сотрудничающих генов в генофонд; на втором этапе - на фоне генетического гомеостаза по признакам адаптационного потенциала добиться устойчивой положительной динамики продуктивных признаков.

1.4. Основные направления микроэволюционных процессов при работе с карпом (*Cyprinus carpio* L.)

На современном этапе развития карповодства в мировой аквакультуре насчитывается более 35 пород карпа (Илясов, 1989; Balon 1995; Богерук и др., 1997; Богерук и др., 2001; Богерук, 2004).

Судя по палеонтологическим данным, как вид сазан существует с верхнетретичного периода. В доледниковый период этот вид имел непрерывное распространение в умеренной зоне Евразии (Лебедев, 1959; Никольский, 1980), позднее распался на две части, и ныне представлен двумя подвидами:

европейским (*Cyprinus carpio carpio* L.) и амурским (*Cyprinus haematopterus* T&S) (Берг, 1948; Решетников и др., 2002)

Европейский сазан в Дунае как подвид сформировался 8-10 тыс. лет назад (Balon, 1995; Hanko, 1932; Богерук, 2004), а первые упоминания о доместикации амурского сазана относятся примерно к 2 тыс. лет назад, когда китайские рыбаки-рыбоводы начали проводить работы по отлову, перевозке, выращиванию и наблюдению за нерестом.

Карповодство как предмет сельскохозяйственной деятельности упоминается в китайских трактатах V в. до н. э. В Европе в XIII в. карпа активно выращивали в Чехии, а во второй половине XIV в. существовали карповые хозяйства и в других странах Европы. В XV в. карп появился на Украине, в XVI в. в Англии, Дании и России. В США карпа завезли в 1880 г. (Кирпичников, 1966; Богерук, 2004, Dunham et al, 2001).

Племенная работа с карпом особенно активно проводилась на территории Германии и Польши в конце XIX – начале XX в. Европейские карпы подразделялись на 5 рас: галицийская, айшgrundская – высокоспинные, франкская, богемская и лаузинская – широкоспинная (Schaperclaus, 1955) . Однако они не рассматривались как породы, так как не представляли что-то единое и устойчивое по своим признакам (Кирпичников, Балакшина, 1935) . После Второй мировой войны практически не осталось производителей, отвечающих требованиям племенных, поэтому селекционную работу пришлось начинать сначала (Muller, 1975; Schaperclaus, 1958).

Теоретические основы селекции в Германии были разработаны U. Lieder (1956, 1969) и G. Merla (1972) и основаны на применении метода чистопородного разведения и скрещивания. Этот метод предполагал совершенствование уже имеющихся селекционных стад карпа на повышение продуктивности и устойчивости к краснухе. С этой целью проводили положительный массовый отбор из большого числа особей и выращивали их до производителей. Индивидуальный отбор вели с учетом проверки по продуктивности потомства, принимая во внимание фенотип, устойчивость к заболева-

нию краснухой, происхождение (Schaperclaus 1958; 1961). Отбор рекомендовалось начинать среди подращиваемой молодежи. Выращивание отобранных рыб проходило в близких условиях и проверялось по продуктивности.

Первые упоминания о племенной работе с карпом в Польше относятся к XVI в. Во второй половине XIX в. на её территории описаны разные расы карпа, в их числе галицийский или малопольский карп. Он достигал на 3-м году 2-3 кг и по своим хозяйственным признакам значительно превосходил другие расы (Владовская и др., 1977; Wlodek, 1973).

В исследованиях по селекции карпа в качестве основного признака при отборе была принята индивидуальная способность к росту в первые 3-4 года по отношению к среднему росту популяции в определенной возрастной группе. В маточное стадо отбирают особей, коэффициент роста которых больше 1 (Kempinska, 1974; Stegman, 1969). Селекцию проводят прежде всего по способности к росту, являющейся результатом действия ряда факторов: интенсивное и полное выедание естественного и искусственного кормов, способность быстрому перевариванию и усвоения составных частей корма. Индивидуальную оценку роста проводят не по массе, а по её приросту.

Чешская школа селекционной работы с карпом имеет давние традиции. До 50-х годов основным направлением была селекция по системе многочисленных экспериментальных промеров: общая длина рыб (L), длина головы (C), длина тела до хвостового плавника (l), длина хвостового плавника, расстояние от конца рыла до основания грудного, брюшного, спинного и хвостового плавников, окружность головы, окружность тела, окружность хвостового стебля и др. На основе статистических расчетов устанавливали средние величины и на их основе вели отбор.

Селекция проводилась с помощью массового негативного отбора, когда выбраковываются все особи, не соответствующие хозяйственным целям, прежде всего по фенотипу; позитивный массовый отбор по фенотипу, индивидуальный отбор производителей, составляющих племенное стадо, с последующей оценкой их по потомству (Smisek, 1970).

В Венгрии систематические работы по генетике и селекции рыб начаты в 1962 г. в опытном хозяйстве «Сарваш», куда были завезены производители из 8 лучших хозяйств разных районов страны. Отбор и оценка производителей велись по качеству потомства. Критериями оценки были взяты выживаемость после оплодотворения, через 30 дней, через 1 и 2 года; темп роста на 2-м году жизни; усвоение естественного и искусственного кормов; соотношение съедобных и несъедобных частей тела (до 65%); содержание жира в мясе; экстерьер.

В настоящее время в Венгрии выращивают несколько новых пород карпа: в западных областях страны – бихаруграйского, в восточных – хартобадьского, приспособленного к жизни в водоемах на солончаковых почвах (Csani, Horvath, 1976).

В Румынии селекционные работы направлены на получение высокопродуктивных пород карпа с высоким темпом роста, большей питательной ценностью и устойчивостью к заболеваниям. До 1917 г. в стране выращивали несколько пород, самые старые из них – лаузитская и галицийская – завезены еще в XVIII в. (Costea, 1971).

В результате многолетней селекционной работы, проводимой с 1940 г., выведена новая порода местных карпов Думбрава-Сибю (Rojoaga, 1972). Основными исходными формами были лаузитский, галицийский карпы и сазан из реки Olt, которые отличались высокой жизнеспособностью. Селекция была направлена на повышение продуктивности и устойчивости к краснухе. В 80-х годах выведена породная группа карпов Фресинет. Породная группа чешуйчатых и рамчатых карпов создана путем синтетической селекции на основе местных карпов Чефа, украинской, рамчатой и венгерской пород для южных и западных районов Румынии (Томиленко, 1983).

В России традиционно разводили галицийского карпа. В конце XIX в. он обитал в помещичьих и монастырских прудах, а после революции в государственных и колхозных хозяйствах. При этом в отсутствие селекционной работы, карпы частично утратили свои высокопродуктивные качества. По-

этому в конце XIX в. появилась и начала реализовываться идея более широкого распространения карповодства по всей территории страны. Первый этап её реализации связан с именем О.А. Гримма .

Первые работы по генетике и селекции прудовых рыб на территории бывшего СССР относятся к 30-40-м годам XX в. Огромное значение имели исследования по генетике чешуйного покрова, выполненные В.С. Кирпичниковым, Е.И. Балакшиной, К.А. Головинской (1936, 1966). Результаты этих работ сразу же нашли применение в практике селекционной работы с карпом.

На Украине работа по селекции карпа была начата в 30-40-е годы под руководством А.И. Куземы [1953] в результате там созданы две высокопродуктивные породы украинских карпов: рамчатый и чешуйчатый. Исходным материалом для создания украинских пород карпа послужило местное стадо госрыбозаповедника «Антонинский». В дальнейшем были использованы карпы из других рыбхозов Украины.

Основным методом селекции украинских карпов являлся массовый отбор с высокой интенсивностью в младших возрастных группах. Важнейшими признаками при отборе были форма тела, живая масса в 4-летнем возрасте, максимальный прирост на второе лето, крепость конституции. Группы для размножения отбирали по принципу, «лучшие к лучшим», при этом обращали внимание на здоровье, экстерьер, мясистость, размер головы, высоко- и широкоспинность.

В 60-80-е годы прошлого столетия в различных республиках Советского Союза были проведены работы по выведению новых пород карпа.

Второй зарегистрированной породой рыб (1993), после украинских карпов, на территории бывшего СССР стал сарбоянский карп. Порода создавалась в Западной Сибири с 1972 г. В.А. Коровиным и А.С. Зыбиным. Конечной целью было создание породы сочетающей приспособленность к суровым климатическим условиям Западной Сибири с повышенной плодовитостью и жизнестойкостью молоди на первом году жизни (Коровин, 1984).

При формировании селекционного стада применялась следующая система отбора. Рыб оценивали в два этапа: по комплексу признаков, характеризующих телосложение и соответствие желательному типу в период разгрузки зимовальных прудов, и по собственной продуктивности производителей, включающей выход личинок в пересчете на одно гнездо, выход сеголетков (в процентах к посадке). На основании комплексной оценки определяли суммарный класс особи. К воспроизводству допускались самки и самцы не ниже класса элита и первый.

Третьей породой зарегистрированной в СССР стал алтайский зеркальный карп (А.с. №6135). Порода была утверждена в 1994 г. В это время в хозяйствах репродукторах содержалось шестое поколение селекции.

В настоящее время в России зарегистрировано шесть селекционных достижений по карпу (Каталог пород, кроссов и одомашненных форм рыб России и СНГ, 2001).

1.5. Общие закономерности оценки количественных признаков у рыб

С точки зрения популяционной генетики, акклиматизация – это адаптация к новой среде. О её успешности можно судить лишь после того, как сформируется самовоспроизводящаяся популяция с устойчивым интегрированным генным фоном, способная к неограниченно долгому существованию в ряду поколений (Алтухов, 2003).

Существует ряд примеров из многочисленных акклиматизационных мероприятий, относящихся к рыбам, достоверно приведших к возникновению новых видов. Около 3000 лет назад р. Чу потеряла связь с р. Сырдарья. Чуйский сазан в 1885-1890 гг. был завезен на пруды под Алма-Атой, оттуда в 1905 г. проник в р. Или, а к 1913 г. достиг оз. Балхаш. Чуйский сазан морфологически достоверно отличается не только от сырдарьинско-аральского, но и от балхашского. За 50-65 лет у балхашских сазанов увеличилось число жаберных тычинок и ветвистых лучей в спинном плавнике, сократилось количество чешуй в боковой линии. Быстрые морфологические изменения, про-

изошедшие за несколько поколений, характерны и для акклиматизированной в оз. Иссык-Куль севанской форели *Salmo ischchan* (Никольский, 1954).

При акклиматизации карпа в Алтайском крае и 32-летнем естественном отборе, как и в природе при свободном скрещивании шла непрерывная внутривидовая гибридная гибридизация со сложным расщеплением, возникновением сложных гомозигот и гетерозигот (Иванова и др., 2002). В процессе микроэволюции создавалась многообразная гетерозиготность, сложная генетическая структура популяции. В таких популяциях, наряду с широко представленными смешанными генетическими гетерозиготами, существуют и гомозиготные особи. По мнению ряда авторов, такие популяции стойко сохраняют своё генетическое разнообразие на основе перевода в гетерозиготное состояние массы рецессивных изменений (Дубинин, 1976).

Каждая особь в популяции оказывается гетерозиготной по большому числу генов. Это генетическое разнообразие сохраняется и развивается в течение длительного времени, обеспечивая популяции очень высокую наследственную изменчивость. Эффективность отбора в таких популяциях общеизвестна и теоретически обоснована еще в 1903 г. В.Л. Иоганнсенем (1935).

На громадное значение отбора при создании пород сельскохозяйственных животных указывал еще Ч. Дарвин (1887). Он отмечал, что породы создавались на основе пластичности животных. Роль отбора заключается в громадных результатах, получаемых накоплением в одном направлении у следующих друг за другом поколений различий, совершенно незаметных для непривычного глаза. «...Улучшение ни в коем случае не достигается скрещиванием различных пород: все лучшие животноводы решительно высказываются против этого приема, практикуя его только в применении к близким между собой подпородам. А в тех случаях, когда было произведено скрещивание, самый строгий отбор оказывается еще более необходимым, чем в обычных случаях...» (Дарвин, 1887). Современные методы селекции дополняют и объясняют классическую форму отбора описанную Ч. Дарвиным.

Массовый направленный отбор как метод селекции обоснован с генетических позиций многими авторами. Подчеркивается его важное значение для установления генетического полиморфизма. Этот метод селекции в сочетании с индивидуальным подбором самок и самцов для воспроизводства с наиболее выраженными признаками породы позволяет сформировать типы с более устойчивой наследственностью (Горин, Русяев, Сперанский и др., 1979).

В.С. Кирпичниковым (1967) на основе обобщения обширных материалов по расам и породам карпа, зоогеографии и систематике его дикого предка сазана установлена высокая наследственная изменчивость (гетерогенность) популяций сазана и карпа. Выявлена высокая наследуемость ряда признаков экстерьера. Наследственная природа различий по скорости роста установлена при изучении темпа роста сазана (дикого предка карпа) в естественных водоемах. У этого вида рыб выявлены наследуемые различия по зимостойкости, уровню обмена веществ и другим признакам. Высокая изменчивость сазана и карпа предполагает возможность быстрых эволюционных преобразований в пределах вида *Cyprinus carpio* L.

Е.С. Слущким (1978) выполнено фундаментальное обобщение исследований фенотипической изменчивости рыб, положенное в основу теоретического обоснования принципов массового отбора по этапам селекционной работы с рыбами. Отмечена ведущая роль массового направленного отбора в стабилизации породных качеств в созданных породах рыб. Массовый отбор по фенотипу рассматривается как взаимодействие «генофонд – фенотипическое разнообразие – отбор». В конкретных условиях преимущество получают только некоторые фенотипы с особенностями, определяемыми генотипическим разнообразием. При этом подчеркнута, что определяющей причиной общей изменчивости является разнообразие, сложившееся из накопленных за многие поколения мутаций, на основе которого при формирующем действии среды и складывается общая фенотипическая изменчивость. Наряду с другими видами рыб охарактеризована изменчивость ряда признаков ропшинского

карпа при селекции (Слущкий, 1978, 2004). Отмечен высокий коэффициент вариации массы тела карпа разных возрастных групп, а также рабочей плодовитости самок. Выявлена взаимосвязь массы тела с другими признаками. Особенно высок коэффициент корреляции, со значением более 0,7, общей массы рыбы с высотой и толщиной тела.

При изучении наследуемости признаков у карпа В.С. Кирпичниковым (1987), Г.А. Ненашевым [1966, 1969] и другими авторами отмечена малая наследуемость массы тела у личинок и мальков, у сеголетков она не превышает 0,2-0,3 и увеличивается с возрастом. Это подтверждают данные по имеющей место корреляции массы производителей и потомства. Массовый отбор среди производителей должен быть более эффективным, чем среди молодежи. Выявлен матроклиный характер наследования прогонистости тела. Вероятна матроклиния и по толщине тела.

Известно также, что наследуемость темпа роста у карпа при групповом отборе лежит в пределах от 0,25 до 0,75 (Moav et al., 1964).

В исследованиях по форели установлено, что у одомашненных видов рыб в результате селекции накапливаются доминантные гены, способствующие ускоренному росту (Reisenbishler, McIntyre, 1977).

Более плотная водная среда накладывает отпечаток на внешние отличия пород рыб. Например, она не способствует появлению большого количества окрасок, и поэтому различать породы рыб по этому признаку нецелесообразно. Как правило, при идентификации ныне существующих пород рыб используются различные экстерьерные признаки (коэффициент упитанности, показатель широкоспинности, индексы ширины тела, наибольшего обхвата и т.д.). Каждый из этих признаков может изменяться в значительных пределах, в связи с чем четкие отличия по ним можно установить лишь между крайними вариантами, как, например, украинские и ропшинские карпы (Богерук и др., 1997). Различия между такими породами могут быть выявлены только после серии специальных экспериментов с достаточным числом повторностей.

Большое значение для оценки породы имеют также *однородность и стабильность*. При этом требования по однородности предъявляются к каждой из популяций или групп породы. Показателем степени однородности для количественных признаков может служить коэффициент вариации. В отселекционированном стаде карпа коэффициент изменчивости массы тела (в товарном возрасте) обычно не превышает 20, экстерьерных показателей – до 7-8, коэффициент упитанности – до 12-13, плодовитости самок – до 15%. О степени однородности стада можно судить и по особенностям биохимического полиморфизма.

Порода считается стабильной, если ее характерные признаки стойко наследуются. В связи с длительным периодом полового созревания у карпа практически невозможно проводить непосредственную оценку стабильности методом сравнения родителей и потомства. Поэтому о стабильности обычно судят по степени однородности и повторяемости (Илясов, Богерук, 1997).

Достаточно высокий уровень однородности и стабильности достигается путем отбора в ряде поколений. Скорость этого процесса зависит от ряда факторов: генетической природы признака, исходного генетического разнообразия, интенсивности отбора. Чем выше интенсивность отбора, тем быстрее достигается стабилизация признаков, по которым ведется селекция.

Важнейшим критерием хозяйственной ценности пород является продуктивность. В рыбоводстве понятие селекции на продуктивность заключается не столько в увеличении рыбной продукции, сколько в улучшении экономических показателей ее производства. Особенность понятия продуктивности у рыб состоит также в том, что этот показатель носит групповой характер. Продуктивность рыб напрямую зависит от таких показателей, как рост и жизнеспособность (Богерук и др., 1997).

В связи с тем что, плодовитость животных является показателем приспособленности, одним из наиболее важных параметров при отборе является *индивидуальная продуктивность животных*, в том числе и по признакам плодовитости. К таким признакам у самок рыб относятся рабочая плодови-

тость (абсолютная и относительная), выход жизнеспособной молоди из икры в возрасте 3, 5 и 7 дней. У самцов – качество спермы: объем единовременной порции эякулята, концентрация, длительность подвижного состояния, соотношение живых и мертвых сперматозоидов.

По данным ряда авторов, качество спермы производителей зависит от возраста самцов (Жукинский, 1965; Новоженин, 1972). С возрастом сильно возрастает объем единовременной порции, при снижении концентрации сперматозоидов (Жукинский, 1964, 1965; Турдаков, 1968, 1972; Бабушкин, Севастьянова, Чапская, 1971; Бабушкин, 1972, 1974в, 1974г; Булатович 1979; Ходжер, 1981; Микодина, Норвилло, 1983; Мухина 1985; Колтакова, 1987), увеличивается длительность подвижного состояния сперматозоидов, достигая наибольшего значения у рыб среднего возраста. Это все оказывает сильное влияние на оплодотворяющую способность (Мухина, 1985; Бабушкин, 1974г).

В то же время, по данным Л.Э. Мухиной (1985) М.А. Булатович (1979), малый объем эякулята у двухлетних самцов объясняется сравнительно небольшим их размером. Так, у семилетних самцов форели объем спермы в среднем в 11 раз выше, чем у двухлетних. Этими же авторами отмечена положительная корреляция между массой тела и объемом единовременной порции эякулята ($r=0,32$; $P=0,05$).

Л.И. Колтакова (1987) отмечает зависимость объема от породной принадлежности самцов. Этот признак у чешуйчатых самцов карпа тепловодного Беловского рыбхоза в возрасте 3+ составил в среднем 10,62 мл, у разбросанных – 6,20 мл, причем у отдельных особей величина этого признака достигала 30 мл и более.

При исследовании на самцах разных групп радужной форели *Salmo gairdneri* Rich., выращенных в условиях Куйбышевской области (Мухина, 1985) установлена положительная корреляция между массой тела и объемом единовременной порции спермы ($r=0,32$; $P=0,05$).

В исследованиях В.Н. Жукинского (1964, 1965) на примере тарани и частично красноперки отмечено изменение с возрастом рыб количества нежизнеспособных спермиев в семенной жидкости. Максимальное количество мертвых половых клеток было зарегистрировано у впервые созревающих рыб. Оно тем выше, чем моложе самцы (у 1—2-летних 65,6—72,8%, у 3-летних 33,6%, у 4-летних 26,3%). Далее по мере старения рыб увеличивается число мертвых и ослабленных сперматозоидов. Зависимость количества нежизнеспособных сперматозоидов от возраста самцов отчетлива, но криволинейна. Корреляционное отношение связи этого показателя с возрастом рыб достоверно как при рассмотрении по годовым интервалам ($P \geq 0,99$), так и при группировке данных по возрастным группам ($P \geq 0,999$), причем в последнем случае достоверность вывода возрастает.

На активность движения сперматозоидов оказывают влияние ряд факторов внешней среды, такие как температура, химический состав воды, а также возраст животного.

Так как энергетические запасы спермия ограничены, с увеличением скорости движения при повышении температуры укорачивается период подвижности. Для сперматозоидов щуки, исык-кульского чебачка, белого амура, рыбца, голого османа, исык-кульской форели, сига, пеляди и некоторых других видов показано сокращение времени их движения при повышении температуры (Смирнова, Кузьмина, 1966; Попова, 1968; Гинзбург, 1968; Кузьмин, Чуватова, 1970; Турдаков, 1972; Hochman, Penaz, 1970). Причем верхний предел температур, в которых возможна активация сперматозоидов, как у рыб (Бушуев, 1971; Турдаков, 1972; Турдаков, Аминова, 1973), так и у других хладнокровных животных (Андроников, 1965), зависит от температурных условий нереста или обитания данных видов.

При изучении спермы 3- и 4-годовалых самцов карпа, выращенных в садках на искусственном корме, выявлено, что инъектирование самцов гипофизарной вытяжкой не оказывает влияния на подвижность сперматозоидов ($P \geq 0,05$) (Изюмов, 1979).

Важнейшим показателем продуктивности является оплата корма (затраты кормов на единицу прироста массы рыбы). Преимущество определенных пород по этому показателю обычно связано с лучшими показателями роста и жизнеспособности, а также может быть результатом специально проведенной селекции.

Гомеостаз – постоянство внутренней среды – вместе с постоянством структуры и включаемых механизмов управления есть гарант выполнения жизненных процессов во всем их непостоянстве и многообразии (Дементьев, 1990). Функционирование систем какого-либо уровня (например, организменного) во многом представляет собой механизм формирования гомеостаза следующего более высокого уровня организации - популяционного. Чем выше уровень организации биосистем, тем более выражен гомеостаз.

Для определения адаптивной нормы по основным хозяйственно полезным признакам, специфичной для разных видов и пород животных (Коваленко, 1990), у рыб изучают интерьерные показатели, связанные с продуктивностью, жизнестойкостью и иммунной устойчивостью организма: уровень сывороточного белка и гемоглобина в крови, лейкоцитарную формулу, устойчивость к дефициту кислорода, качественный состав жирных кислот и другие (Сорвачев, 1982; Лукьяненко и др., 1991; Морузи, 1995).

Селекция рыб и животных базируется в основном на анализе различных морфометрических признаков. Все они характеризуются высоким уровнем изменчивости в процессе роста организма. Поэтому возникает необходимость найти признаки, сигнальные по отношению к селекционным, мало подверженные влиянию среды. Osteологические признаки полностью удовлетворяют этим требованиям. Будучи тесно скоррелированными с некоторыми селекционно важными признаками, они рано закладываются в онтогенезе и, исключая самые ранние его стадии, не подвержены модификационной изменчивости. Использование osteологических признаков оправдано существенным преобладанием генотипической изменчивости над средовой, что по-

зволяет проводить объективное сопоставление разных генераций одного поколения селекции (Ганченко, 1989; Ганченко и др. 1992).

Обстоятельные исследования изменчивости по числу позвонков были проведены на сельдях (Heincke, 1898; Schnakenbeck, 1927, 1931), на бельдюге (Schmidt, 1917, 1920, 1921), на треске (Schmidt, 1930), на форели (Taning, 1952) и на нескольких видах зубастых карпов (Kok Leng Tay, Garside, 1972; Harrington, Grossman, 1976). В систематике рыб остеологическая характеристика нередко используется как признак, позволяющий выявлять локальные подвиды и расы (Schmidt, 1930, Дементьева и др., 1932).

Сигнальное значение параметров осевого скелета по отношению к плодовитости было впервые показано Ю.Г. Изюмовым и др. (1983) при анализе плотвы Рыбинского водохранилища. Ими были выделены две морфы плотвы: высоко- и низкоплодовитая. Высокоплодовитые самки отличались повышенной частотой гена ЛАА переходного отдела, низкоплодовитые – ЛЛА. Достоверные различия установлены и по частотам встречаемости особей с 16 позвонками в туловищном отделе.

Имеются отдельные указания на возможность использования остеологических параметров в качестве сигнальных по отношению к темпу роста. В.Н. Яковлев и др. (1981) считают, что многопозвонковые щуки растут быстрее малопозвонковых при идентичных условиях.

Проведенный В.М. Ганченко (1989) анализ результатов естественного отбора в популяции вьетнамского белого толстолобика за два года позволил предположить, что структура осевого скелета может являться сигнальным признаком в отношении такого важного селекционного показателя, как выживаемость. За время опыта (годовики – трехлетки) число вариантов строения осевого скелета (формул) сократилось вдвое. В популяции трехлетков численно преобладали два варианта – 40:15:6:19 и 39:15:6:18, на долю которых приходилось 72,2% от общего количества рыб.

В исследования, проведенных Н.В. Ганченко и др. (1992) на двухлетках трех внутривидовых групп – ропшинской (Р), украинско-ропшинской (УР),

местной(М) краснухоустойчивого краснодарского карпа, были выявлены качественные различия между последовательными генерациями при сопоставлении по частотам встреченных формул осевого скелета. У двух групп (Р и УР) произошла смена модальной формулы. При неизменном общем числе позвонков произошло перераспределение числа позвонков между отделами – уменьшилось в переходном и увеличилось в хвостовом. Аналогичное перераспределение числа позвонков у белого амура обозначало принадлежность рыб к разным генетическим классам (Волчков, Ганченко, 1989).

По результатам исследования внутривидовой изменчивости показано, что количественную характеристику индивидуальной и групповой изменчивости (межсемейной, межпопуляционной) в строении осевого скелета следует основывать на описании полной его структуры, а не численных значений отдельных параметров (Ганченко, 1986). Предложен способ описания структуры осевого скелета, объединяющий значения параметров и систему их связей в единую меру, линейная комбинация параметров.

С использованием линейной комбинации параметров на материале индивидуальных полиаллельных скрещиваний охарактеризована генетическая система признака «структура осевого скелета» (Яковлев и др., 1981). В её составе выделены независимые элементы с регуляторным фенотипическим эффектом, определяющие соотношение числа позвонков в грудном, переходном и хвостовом отделах. Показана эффективность использования линейных комбинаций параметров, названных феноиндексами, в фенетике популяций рыб как информативных фенотипических характеристик особи, обеспечивающих вскрытие генетической структуры материала.

У сазана (*Cyprinus carpio* L.), обитающего в различных ареалах отмечается различие в количестве позвонков. Л.С. Берг (1948) приводит данные по сазану из разных водоемов расположенных на территории бывшего СССР. Наименьшее количество позвонков отмечено у сазана р.Или (Казахстан) – 32-38, в среднем 34,5 (Берг Л.С., 1948; Никольский и др. 1940а, б), среднее - у рыб Аральского моря – 36 (Берг Л.С., 1948; Айюбов, 1941), у Балхашского

сазана из оз. Чаны 34-38, в среднем 36,1 (Никольский Г.В., Евтюхов Н.А., 1940а, б). Наиболее интересны данные, приводимые в работах С.Г. Зуссер (1938) для сазана р. Волга, где различают жилую и ходовую форму сазана. У ходового сазана, добытого на Оранжевом и Самойловском промыслах 35-38 позвонков, в среднем 36,1, у жилой формы из ильменя Байбак - 35-39, в среднем 37,1. Таким образом, признак колеблется в пределах от 32 до 39 фенов.

У амурского сазана (*Cyprinus carpio haematopterus*, *Temminck et Schlegel*) по Л.С. Бергу (1949), позвонков 34-37, в среднем 36,2. У гибридов, полученных в результате скрещивания *Cyprinus carpio* L. и *Carassius carassius* L. при исследовании 120 экземпляров установлено 33-36, чаще 37 фенов, у большинства рыб 35-36, в среднем 35,1. Н.И.Николюкин (цит. по: Берг, 1949) отмечает, что помеси промежуточны в отношении большинства признаков, но по числу позвонков ближе к матери.

Параметры осевого скелета могут служить одним из сигнальных признаков при характеристике пород и внутривидовых типов. В исследованиях, проведенных в селекционных стадах краснухоустойчивого карпа, племенная работа с которым проводится в Краснодарском крае (Ганченко и др., 1992), установлено, что у трех внутривидовых групп: ропшинской (Р), украинско-ропшинской (УР) и местных (М) – существуют разные фенотипы осевого скелета, характеризующиеся разным количеством позвонков в выделенных отделах позвоночника и описанные формулами. Число отмеченных формул колеблется от 5 до 11. Модальные формулы имеют вид: у М – 37:15:5:17, Р – 38: 15: 6:17 и 38:15:5:18, УР – 37:15:6:16 и 37:15:5:17. Отмечено, что снижение интенсивности отбора увеличивает степень разнообразия параметров осевого скелета.

Ю.А. Волчков и М.В. Ганченко (1989), М.В. Ганченко (1986, 1989), изучая фенотипы осевого скелета у белого амура при семейной селекции выявили материнский эффект в наследовании структуры осевого скелета, при отсутствии достоверного эффекта по фактору «самец». Выявлено влияние

возраста рыб на изучаемые параметры скелета. При этом отмечено, что «препятствием к проведению генетического анализа является описание изменчивости потомств от индивидуальных скрещиваний в двухлетнем возрасте, когда истинное соотношение классов могло быть искажено за счет элиминации».

Существует ряд счетных признаков, имеющих большое значение при исследовании видообразования. Их считают наиболее надежными для разграничения таксономических единиц (Правдин, 1966).

Чешуйчатый покров – важный внешний признак рыб. Он включает характер чешуйчатого покрова тела, характеристику чешуек (форма, строение, толщина и т.д.), их количество в боковой линии, количество их продольных рядов. Характер чешуйчатого покрова «рубашки» культурного карпа, по данным В.С.Кирпичникова (1967), оказался связанным с такими свойствами, как рост и выживаемость особей. Число чешуек в боковой линии рыб одного вида, как правило, колеблется в небольших пределах. Например, у ропшинских карпов (сеголетков) коэффициент вариации этого признака равен 4,3 (Слущкий, Тищенко, 1978а), у сазана оз. Далайнор – 2,7% (Световидова, 1961).

Форма, размеры и количество жаберных тычинок на жаберных дужках – важный систематический признак (функционально связанный с питанием рыб). В разных популяциях одного вида число жаберных тычинок может более или менее колебаться. Например, по данным разных авторов, у карпа и сазана оно составляет 21-29 (Берг, 1946; Правдин, 1966). В общем же у карповых изменчивость по этому признаку не превышает 6-7. Число жаберных тычинок в большинстве случаев не коррелирует с другими признаками, а если связь обнаруживается, то оказывается слабой (Слущкий, 1978).

Еще в самом начале разработки биотехники прудового рыбоводства с использованием методов интенсификации в СССР ряд авторов указывали, что в её основе должно лежать изучение физиологии рыб [Пучков, 1954; Привольнев, 1959; Карзинкин и др., 1967; Смитт, 1986].

Важной проблемой современной биологии является приспособление организма к меняющимся условиям. При этом наименее изученной областью остается система крови (Колаев, Соболева (ред.), 1980). Поэтому изучение пределов количественных колебаний показателей крови у здоровых карпов разных пород, районированных в определенной географической зоне, при биотехнике, обеспечивающей нормативные показатели прироста массы тела, по технологическим этапам содержания рыб (размножение, нагул, зимовка) имеет и практическую значимость.

Сведения по отдельным характеристикам морфологии и биохимии крови здоровых карпов, как основному объекту разведения в прудовых и озерных рыбхозах России, приводятся в работах многих авторов. Остановимся лишь на некоторых из них.

Гематологические показатели. Значительное количество работ в области физиологии рыб посвящено вопросам гематологии. Кровь – наиболее лабильная ткань организма рыб. Являясь внутренней средой организма, она обеспечивает жизнедеятельность клеток и тканей. Её жизненно важное значение определяется основными функциями: транспорт кислорода к клеткам и тканям, участие в нервной регуляции, выработка защитных антител, участие в физико-биохимических процессах. Поэтому гематологические показатели не только характеризуют физиологическое состояние рыбы, но и используются для характеристики жизнестойкости и продуктивности выращиваемых объектов (Коржуев, 1964; Леоненко, 1968; Hisatomi et al., 1993).

Гематологические показатели отражают интенсивность обменных процессов в организме рыб и других животных и имеют коррелятивные связи с их возрастом, ростом, развитием и продуктивностью.

Известно, что в организме рыб крови меньше, чем в организме наземных животных. Общее количество крови у разных видов рыб составляет в среднем от 2 до 5% от массы тела (Коржуев, Никольская, 1951; Радзинская Л.И., 1961; Коржуев, 1964).

Количество крови в организме рыб не постоянно, оно зависит от комплекса внешних и внутренних факторов. Воздействие температуры на концентрацию гемоглобина в крови, содержание эритроцитов и насыщение их гемоглобином показано на осетре, сеголетках карпа и др. (Коржуев, 1964; Остроумова и др., 1973). При адаптации к низким температурам у рыб увеличивается содержание глюкозы и гликопротеидов (Проссер, 1964; Хогачка, Сомеро, 1977).

Биологическое значение гемоглобина рассматривается в работах П.А. Коржуева (1949, 1964, 1968), И.Н. Остроумовой (1957), Н.С. Строганова (1962), Е.П. Леоненко (1968), А.А. Кудрявцева и др. (1969). Анализ данных по молекулярной структуре, функциям, формированию фракционного состава, внутривидовой и внутривидовой изменчивости и другим особенностям этого уникального белка у рыб приводится в монографии В.И. Лукьяненко и др. (1991).

В.К. Домбровский [1953] отметил повышение концентрации гемоглобина до 80-84% в крови карпов вследствие недостатка кислорода при транспортировке. Общая закономерность – повышение в крови рыб количества эритроцитов и гемоглобина при понижении концентрации кислорода в воде прослежено рядом исследователей.

Совокупное воздействие температуры, особенностей питания, биологических особенностей приводит к сезонным изменениям характеристик крови. Многие авторы указывают на увеличение в предзимний период количества эритроцитов и концентрации гемоглобина у рыбца, жереха, налима, лососевых, у сеголетков карпа (Ивлев, 1955; Смирнова, 1962; Маляревская, 1962; Спасская, 1973; Серпунин, 1980). А. Кирспуу (1983) связывает уменьшение концентрации гемоглобина в крови рыб зимой с уменьшением общего количества плазмы. Е.П. Леоненко (1968), считает это реакцией на неблагоприятные условия. При этом отмечается, что лучше переносят зимовку рыбы тех групп, кровь которых лучше оснащена гемоглобином.

По данным Л.И. Смирновой (1966) зимой число эритроцитов и концентрации гемоглобина значительно падает, а в начале весны эти показатели у сазана, леща начинают возрастать. Повышение содержания кислорода в воде уменьшает выброс в периферическую кровь, имеющихся в запасе в селезенке эритроцитов (Ассман, 1960; Остроумова, 1957; Steffens 1955).

Большое влияние на состав крови оказывает количество и состав пищи. При уменьшении количества пищи число эритроцитов и концентрация гемоглобина в крови рыб уменьшаются. Особенно сильно это проявляется при длительном голодании (Штурбина, 1951; Никитина, 1954; Кобрина, 1957; Лебедева, 1959; Ассман, 1960, Кудряшова, 1974). При неполноценном искусственном корме в крови куриного лосося, осетра, севрюги снижаются концентрация гемоглобина и количество эритроцитов, а также наблюдаются различные стадии анемии (Драбкина, 1953; 1956).

На разных видах рыб показано изменение показателей красной крови рыб в зависимости от возраста, массы и пола (Павлов, Кролик, 1936; Калашников, Скадовская, 1948; Лысая, 1951; Драбкина, 1953; Домбровский, 1964; Тимофеева, 1960; Гамаюн, 1966; Марьяновская, 1974).

Значение форменных элементов крови в организме рыб очень велико. Форменные элементы белой крови выполняют фагоцитарную функцию, принимают активное участие в пищеварении (Пучков, 1954, Смирнова, 1962, 1966), в образовании иммунных систем (Вихман, 1976).

Общее количество разных форм лейкоцитов и их соотношение в крови рыб связано с различными факторами (физиологическими и внешними). Обнаружена прямая зависимость количества лейкоцитов в крови рыб от температуры воды (Белова, 1965; Смирнова, 1966) и от интенсивности питания (Смирнова, 1966; Кудряшова, 1974). Возрастные изменения в крови леща, судака, осетровых наблюдали Антипова П.С. (1954), Г.Г. Голодец (1954).

Морфологии клеток крови рыб посвящены исследования З.М. Калашниковой (1976), А.Е. Ellis (1977). Значительный вклад в изучение этой проблемы внесен Н.Т. Ивановой (1983). Ею выделены и конкретизиро-

ваны основные типы клеток красной и белой крови рыб, что позволяет избежать путаницы в номенклатуре.

Обобщенные данные по морфологии и функциям форменных элементов, белка и других компонентов крови карпа приведены в работах Стребковой Т.П. (1968); А.А. Яржомбека и др. (1982, 1986), Н.А. Головиной, И.Д. Тромбицкого (1989). Ими и многими другими авторами отмечена зависимость показателей крови от климата, сезона и условий выращивания. Зависимость этих показателей от возраста рассматривается в основном у младших возрастных групп (сеголетки, двухлетки, редко трехлетки).

В.А. Павлов и В.Г. Кролик (1936) изучали красную кровь карпов от 1 до 8 лет.

Содержание белка в сыворотке крови ряд авторов рассматривают как тестовый показатель физиологического состояния рыб, дающий представление о белковой оснащённости и жизнестойкости организма (Nagel, 1977; Сорвачев 1982; Лиманский, Бекина, 1984). Количественная «нормативная» концентрация общего белка в сыворотке крови осенью у сеголетков-двухлетков карпа, обеспечивающая благополучную зимовку, должна быть не менее 3% (Сорвачев, 1982).

Фракционный состав белков и их роль в обмене исследовали многие авторы (Drilhon, 1954; Сорвачев, 1957; Задворнов, Сорвачев, 1959; Кирсипуу, 1965). Влияние сезона, пола, условий выращивания, зимнего голодания и истощения на белковую картину крови выявили К.Ф. Сорвачев (1967; 1982), З.А. Иванова, Л.А. Батурина (1970; 1973), J.H.J. Yuren, J. Nutting (1978), Н. Ковачева (1988), Е.В.Пищенко, О.С.Ерёмина (2004). Изменения, происходящие в процентном соотношении белковых фракций сыворотки крови мальков галицийского карпа, исследованы J. Stefan (1978).

Гематологические показатели разновозрастных карпов во II и IV зонах рыбоводства России изучали З.А. Иванова (1973) и О.П. Попов (1986). Ими установлены ряд особенностей в картине крови в зависимости от возраста, зрелости гонад, сезона, пола рыб, условий кормления и содержания.

И.Н. Остроумовой (1977) выявлена группа показателей крови наиболее чувствительная к неполноценной пище. Среди них – содержание гемоглобина, число эритроцитов, белок сыворотки крови и др.

На отсутствие гематологических «норм» по породам рыб указывают Н.А. Головина, И.Д. Тромбицкий (1989) и другие авторы. Имеются лишь данные по некоторым показателям пород фресинет, рамчатому карпу в сравнении с местным карпом в Молдавии (Лобченко, Доманчук, 1985).

Кроме показателей крови, породные качества характеризуют и другие интерьерные признаки.

Биохимический полиморфизм белков крови и мышц. Первые работы в области биохимической генетики популяций связаны с описанием аномального электрофоретического поведения гемоглобина при серповидной анемии у человека (Pauling et al., 1949). Благодаря достижениям в области теории гена и механизмов действия и взаимодействия генов вскрыты основные закономерности, лежащие в основе обнаружения и трактовки проявлений наследственного полиморфизма белков (Динамика..., 2004).

Первые работы по генетике и селекции прудовых рыб на территории бывшего СССР относятся к 30-40-м годам. Огромное значение имели исследования по генетике чешуйного покрова, выполненные В.С. Кирпичниковым, К.А. Головинской и Е.И. Балаксиной (1953). Результаты этих работ сразу же нашли применение в практике селекционной работы с карпом.

Данные по генетике менделирующих качественных признаков находят большое применение в практической селекции. Существуют три области их практического применения:

- прямой отбор по генам, положительно влияющим на хозяйственно-ценные признаки;
- контроль над изменением генетической структуры стада (популяции) в процессе селекции;
- генетическое маркирование.

Одним из наиболее важных вопросов современной селекции представляется генетическое маркирование, или использование биохимических маркеров.

Известно, что без постоянного генетического контроля стада рыб засоряются нежелательными межвидовыми гибридами, теряют гетерогенность, а, следовательно, и устойчивость к неблагоприятным воздействиям среды. Бесконтрольное близкородственное разведение может служить одной из причин значительной гибели и низкого качества рыбопосадочного материала.

Решение этих проблем требует таких методов контроля за чистотой маточных стад и ремонтных групп разных видов, которые позволили бы идентифицировать генотипы отдельных особей. Наиболее простой и удобный способ контроля – это использование строго наследуемых генетических меток, среди которых наиболее приемлемыми являются генетические маркеры. Они должны удовлетворять следующим требованиям (Черфас, Цой, 1984):

- четко передаваться от родителей к потомкам;
- проявляться у всех особей носителей гена независимо от условий внешней среды;
- идентификация особей по метке должна проводиться прижизненно либо визуальным обследованием, либо с помощью дополнительного анализа, например электрофореза.

С помощью биохимических маркеров можно:

- анализировать изменения генотипической структуры видов в процессе их акклиматизации и одомашнивания в разных эколого-географических зонах;
- следить за изменениями генотипического состава стад, с которыми ведется селекционная работа;
- прижизненно индивидуально идентифицировать межвидовые гибриды и устранять их от воспроизводства, чтобы избежать неблагоприятных последствий межвидовой гибридизации (Гречковская, Туранов, 1982).

В качестве биохимических маркеров, можно использовать полиморфные белки крови и мышц.

В середине 50-х годов были разработаны методы электрофоретического разделения генетически детерминированных и отличающихся зарядов вариантов молекул одного белка. Для электрофореза использовали гели-носители (из агара, крахмала и т.д.) с последующим гистохимическим окрашиванием геля, выявляющим ферментативную активность или другие специфические свойства белковой молекулы (Hunter, Markert, 1957). Такой анализ позволяет идентифицировать белки, отличающиеся только по одной аминокислоте.

Молекулярной основой биохимического полиморфизма являются мутации генов, которые ведут к изменению последовательности аминокислот в полипептидной цепи, составляющей первичную структуру белковой молекулы. В результате этого образуются белки, сходные по своей основной функции, но различающиеся некоторыми свойствами - теплоустойчивостью, ферментативной активностью, электрическим зарядом и т.д. Генетически детерминированные молекулярные формы одного и того же фермента, отличающиеся по первичной структуре, получили название изоферментов, или изозимов (Hunter, Markert, 1957; Markert, Moller, 1959; Корочкин и др., 1977). Изоферменты, кодируемые аллелями одного и того же гена и отражающие внутривидовой полиморфизм, предложено называть аллозимами (Prakash et al., 1969).

Одной из характеристик аллозимов белка является их относительная подвижность (ЭФ) в электрофоретическом поле, определяемая по взаимному расположению отдельных фракций на фореграмме. У одного и того же полиморфного белка различают медленные, быстрые, сверхбыстрые и другие фракции.

Разные аллозимы полиморфного белка обычно обозначают заглавными буквами латинского алфавита: А, В, С, D и т.д. (в порядке возрастания их электрофоретической подвижности), а кодирующие их аллельные гены в ви-

де сокращенного названия белка (на английском языке) с индексом, обозначающим конкретный аллель.

Изучению биохимического полиморфизма у рыб посвящена обширная литература. У карпа из 43 исследованных белковых локусов полиморфным оказался 21 (48%). В практике чаще всего используются локусы трансферрина (Tf), преальбумина (Prealb), мышечной эстеразы (Est) и миогена (My) (Кирпичников, 1987).

В практике популяционной генетики данные по белковому полиморфизму используются для изучения межпопуляционного генетического разнообразия различных видов дальневосточных лососей (Алтухов, 1974, 2003, 2004; Салменкова и др., 1986, 1992; Seeb, Crane, 1999 и др.) и других видов животных.

Биохимический полиморфизм карповых рыб изучен достаточно хорошо. Наибольшее число работ посвящено описанию полиморфных белковых локусов у карпа, серебряного карася, белого и пестрого толстолобиков.

Изучение биохимического полиморфизма, проводимое на протяжении нескольких десятилетий учеными ВНИИПРХ, продемонстрировало снижение генетической гетерогенности в некоторых селекционируемых стадах карпа. В тоже время анализ динамики частот генотипов *Est-1* в четырех отводках среднерусского карпа выявил повышение доли гетерозиготных особей в процессе селекции от первого к пятому поколению (Дёмкина, 2005).

Отбор по признакам продуктивности у карпа приводит к увеличению в онтогенезе количества особей, гетерозиготных по трансферринам и сывороточным эстеразам. У производителей карпа отмечено повышение доли гетерозигот по локусам *Tf* и *Est-1* по сравнению с рыбами младших возрастных групп во всех отводках среднерусского карпа. Аналогичная тенденция имеет место у белорусских карпов (Дёмкина, 2005).

Трансферрины. Среди β -глобулинов сыворотки крови важную роль играют трансферрины, переносящие железо, необходимое для построения молекул гемоглобина. Трансферрин - это мономерный белок, первичная

структура которого представлена одной полипептидной цепью. Синтез трансферрина кодируется одним геном (Катасонов, Черфас, 1986). На электрофореграммах гомозиготы представлены, как правило, одной полосой, а гетерозиготы - двумя.

В геноме всех рыб обычно только один локус трансферрина, часто с несколькими аллелями. Полиплоидные виды не составляют исключения. Это можно объяснить большим постоянством основной функции трансферрина - переноса железа. Второй локус, если он возникает (в результате удвоения генома или региональной дупликации), оказывается ненужным и рано или поздно разрушается или перестает работать. Наличие нескольких аллельных форм трансферрина у большинства рыб явно не случайно. Некоторые исследователи связывают это со второй нагрузкой данного белка, а именно, с его бактерицидными свойствами (Manwell, Baker, 1970; Hegenauer, Saltman, 1975), которые сильнее проявляются у гетерозигот.

В литературе описано восемь аллозимов трансферрина. Основные формы трансферрина по электрофоретической подвижности распределяются следующим образом (Черфас, Трувеллер, 1978): В – 0,80; С - 0,90; А - 1,00; Z - 1,05.

Для карпа наиболее частыми являются трансферрины А, В, С (особенно А и С). Более редок медленный трансферрин D, который встречается обычно у карпов, имеющих примесь наследственности амурского сазана. Сверхбыстрые фракции (Y, Z и др.) обнаружены у потомков японских карпов. Помимо указанных основных фракций, в карповых стадах встречаются промежуточные типы трансферрина, например трансферрин C_F (более подвижный, чем типичная фракция) (Кирпичников, Илясов, 1987).

Генетический анализ, проведенный различными исследователями, показывает точное менделевское наследование всех вариантов трансферрина. Простота наследования и методическая легкость обнаружения трансферрина на электрофореграммах позволяют использовать трансферриновые локусы в качестве генетических маркеров.

Альбумины и преальбумины. Генетическая вариация по альбуминам обнаружена у очень многих видов рыб. Не всегда удается расшифровать наблюдаемую при электрофорезе картину распределения альбуминовых фракций, иногда они расплывчаты и не образуют четких полос (Кирпичников, 1987). Полиморфные системы альбуминов имеются у лосося, радужной форели и кеты (Numan, 1967; Алтухов, 1974, 2004). Не менее 7-8 фенотипов альбумина наблюдается у карпа.

Двухаллельные простые системы преальбуминов найдены у леща, карпа и некоторых других карповых рыб (Балахнин, Галаган, 1972; Таммер, Паавер, 1981).

У карпа различают три фенотипа по преальбуминам со скоростью движения при электрофорезе 1,00; 0,98 и гетерозиготный 1,00/0,98.

Эстеразы. Под названием эстеразы объединяются различные по своим функциям ферменты, общим свойством которых является способность расщеплять эфирные связи карбоновых кислот с нафтолом (Корочкин и др., 1977). Эти ферменты обычно делят на четыре главные группы: карбоксил-, арил-, ацетил- и ацетилхолинэстеразы (Holmes, Masters, 1967; Manwell, Baker, 1970; Корочкин и др., 1977). У рыб сывороточные и тканевые эстеразы обычно являются продуктами нескольких локусов. По многим из них наблюдается индивидуальная изменчивость. Она обнаружена у представителей самых различных семейств. Число видов рыб, у которых выявлены полиморфные системы эстераз, превышает 100 (Кирпичников, 1987; Алтухов, 1974).

Определен ряд локусов эстераз у дальневосточных лососей кеты, чавычи, горбуши (Алтухов, 2003, 2004) и т.д.

У карпа на фореграммах эстераз мышц и крови выявлены две зоны эстеразной подвижности – медленная и быстрая. Они кодируются двумя аутосомными генами: *Est-1* (быстрая) и *Est-2* (медленная). Оба гена полиморфны.

Ген *Est-1* (быстрая) имеет шесть аллелей, в том числе один нулевой (Московкин и др., 1973; Щербенок, 1973; Трувеллер и др., 1974; Паавер, 1979). Наиболее изученными являются *Est-1^b*, *Est-1^c* и *Est-1^{c'}*.

Фенотип гомозигот (BB, CC и C'C') характеризуется наличием в зоне быстрых эстераз интенсивно окрашенной полосы и идущей впереди нее слабой полосы («тени»). У гетерозигот на фореграмме три полосы: две основных, соответствующих кодоминантно наследуемым фракциям, и третья «тень».

Локус *Est-2* имеет три аллеля – *Est-2^B* (доминантный) и *Est-2^b* (рецессивный), а также нулевой. У гомозигот по рецессивному (нулевому) аллелю соответствующая фракция на фореграмме отсутствует; у гомо- и гетерозигот (BB и Bb) присутствует одна полоса, но разной интенсивности (более яркая у гомозигот) (Катасонов, Черфас, 1986).

Наследование аллелей эстеразы происходит в полном соответствии с законом Менделя, то есть по доминантно-рецессивному типу (Трувеллер и др., 1974; Щербенок, 1976; Черфас, Трувеллер, 1978; Паавер, 1980).

Миогены. Белки скелетных мышц – миогены – у многих видов рыб мономорфны и видоспецифичны. Однако у карпа два полиморфных локуса миогена. Лучше изучен полиморфизм быстрой фракции, *My-3*. У значительной части особей с европейским происхождением эта фракция отсутствует (нулевой аллель). В выборках представлены лишь два фенотипа: А и а (Трувеллер и др. 1973; Паавер, 1979, 1983). Наследование происходит по доминантно-рецессивному типу: тип А – доминантный, тип а – рецессивный (Черфас, Трувеллер, 1978).

Гомо- и гетерозиготы AA и Aa различаются довольно легко по количеству белка, выявляемого при окраске гелей, у – гомозигот его значительно больше (Кирпичников, 1987).

Второй, более «медленный» локус, *My-4*, представлен двумя кодоминантными аллелями, С и D. «Медленный» аллель D найден только у израильских карпов, гомозиготные носители этого аллеля (DD) отстают в росте и к шестимесячному возрасту вымирают практически полностью. Полиморфизм, очевидно, поддерживается за счет лучшей выживаемости гетерозигот (Dobrovlov et al., 1981).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основной моделью для исследований послужила приобская популяция алтайского зеркального карпа (АЗК) в процессе породообразования, дополнительной чумышская. Основная часть работ выполнена в племенных хозяйствах-оригинаторах Алтайского края – АОЗТ «Зеркальное» и ГУП «Племенном рыбноводном хозяйстве "Рыбное"». Исследования проводили по схеме отраженной на рис.3.

Регион создания породы алтайский зеркальный карп – юг Западной Сибири. Для региона характерны резкая континентальность климата, значительное разнообразие природных условий и связанные с ними различия продуктивных качеств в пригодных для рыбноводства водоемах. Созданная в этих условиях порода представлена двумя репродуктивно изолированными стадами в I и II зонах рыбноводства.

Рыбу выращивали при повышенных и малых плотностях посадки с применением комбикормов и удобрений по биотехнике, разработанной для алтайского зеркального карпа в процессе селекционно-племенной работы (Иванова, 1985; Морузи, 1995). Плотности посадки при выращивании сеголетков в прудах составляли от 10 до 50 тыс/га, двухлетков – 0,5 - 6,0 тыс/га, производителей и старшего ремонтного молодняка – 200 экз/га. При малой плотности посадки рыб кормление не применяли. Скорость прироста массы тела укладывалась в нормативы для племенных рыб (Иванова, Морузи, Пищенко, 2003) (табл. 1, 2, 3 и 4).



Рис. 3. Схема исследований

Племенные особи имеют зеркальный чешуйчатый покров разбросанного типа, отличаются повышенной скоростью роста, эффективным использованием кормов на прирост массы, обладают высокими репродуктивными качествами, жизнестойкостью на стадиях сеголеток-годовик.

В I рыбоводной зоне с коротким вегетационным периодом создается чумышский внутривидовый тип алтайского зеркального карпа для пастбищного содержания и невысокоинтенсивных технологий. Во II зоне - приобский внутривидовый тип для интенсивных и интегрированных технологий рыбководства.

Контролируемыми признаками служат указанные породные свойства. Их параметры определены целевыми стандартами создаваемых экологических типов породы. Племенные стада оцениваются по величине разнообразия селекционных и рыбоводно-биологических признаков, экстерьеру, интерьеру и характеру наследования признаков. Эффект по стабилизации и совершенствованию признаков достигается массовым направленным улучшающим отбором.

Отбор по комплексу признаков и подбор групп по принципу «лучшие к лучшим», выполняли так же, как и при создании породы. Скрещивания с другими породами и популяциями карпа не проводили. Предполагаемое присутствие в популяции гомозигот по некоторым полиморфным белковым системам вызвало необходимость строгого планирования и повышения интенсивности селекции, особенно на ранних этапах развития организма рыб.

С целью предотвращения вероятности проявления инбридинга при возможном переходе рецессивных аллелей в гомозиготное состояние была применена повышенная системность отбора. Значимость такого отбора выявлена при селекции рыб и других животных (Schaperclaus, 1961; Эйсер, 1981; Головинская, Боброва, 1982). Признаки для отбора ремонтного поголовья и производителей выбирали с учетом положительной корреляции их с желательными свойствами создаваемых внутривидовых типов и с достигнутыми величинами у породы.

Отбор ремонтного молодняка начинали с определения средней массы и ее вариабельности у рыб в данном возрасте. По их величинам определяли интенсивность отбора, селекционный дифференциал и ориентировочную массу тела рыбы после отбора.

Известно, что в генной системе на ранних этапах развития относительно сильным является эффект генов общего роста, определяющий также размеры и пропорции тела рыб. С возрастом большее значение приобретают системы генов контролирующие репродуктивные признаки (Тищенко, 1985). Поэтому коэффициент напряженности отбора по массе был наиболее высоким у младших возрастных групп.

При отборе годовиков использовали коэффициент роста, применяемый рыбоведами Польши (Wlodek, 1972). Отношение массы тела после и до отбора более 1.

Весной отбор вели из стад рыб высокой численности с известным происхождением (как правило, это население 1-3 зимовальных прудов численностью 300-500 тыс. экз. в каждом). Осенью отбирали потомство рыб классов элита и первый с наиболее высоким темпом роста.

Возрастная раннеспелость гонад у приобского стада достигается отбором и подбором рыб для воспроизводства. В селекционное стадо включали самок четырехгодовиков и самцов трехгодовиков с наиболее выраженными признаками половой зрелости. Их оценивали по плодовитости и качеству потомства, особенно на ранних стадиях онтогенеза, с повторной оценкой тех же рыб в последующие возрастные периоды.

При создании экологических типов интенсивность отбора ниже, чем при создании породы. Рыб в возрасте 1-3 года отбирают только по массе с одновременным контролем показателей экстерьера, имеющим прямую положительную связь с селекционными признаками породы и типа.

У приобского типа селекционируемые признаки при отборе выше стандартов для племенных рыб, предусмотренных инструкцией по бонитировке и нормативами (Инструкция по бонитировке карпа, 1988; Справочник

нормативно-технологической документации по товарному рыбоводству, 1986). Выше и интенсивность отбора. Годовиков оставляют в племенном стаде от 1 до 10%, четырехгодовиков – 45-50% (табл.1).

Таблица 1

Показатели отбора ремонтного молодняка при создании приобского типа алтайского зеркального карпа

Показатель	Возраст			
	годовики	двухгодовики	трехгодовики	четырёхгодовики
Коэффициент отбора, %	1-10	20-30	35-40	45-50
Селекционный дифференциал по массе тела (среднее в разные годы), г	50-70	300-500	300-700	400-800
Масса тела рыб в данном возрасте после отбора, г	120-160	1200-1700	2500-3000	3000-4000
Индексы телосложения				
обхвата тела		93-100	88-97	88-97
широкоспинности		20-22	20-24	21-25

По чумышскому типу значения признаков для отбора выбраны в пределах стандартных величин (табл. 2).

Таблица 2

Показатели отбора ремонтного молодняка при создании чумышского типа

Показатель	Возраст		
	двухгодовики	трехгодовики	четырёхгодовики
Коэффициент отбора, %	20-30	35-40	45-50
Селекционный дифференциал по массе тела (среднее в разные годы), г	200-300	200-400	300-600
Масса тела рыб в данном возрасте после отбора, г	600-900	1600-2200	2500-3000
Индексы телосложения			
обхвата тела	80-90	78-92	78-92
широкоспинности	16-20	16-22	17-22

Отбор в этом стаде начинают с двухгодовиков с напряженностью 20-30%. У старшего ремонтного молодняка интенсивность отбора снижается до 45-50%.

В процессе исследований минимальная численность половозрелых рыб была достаточной для «разведения в себе». При заводском и естественном воспроизводстве она составляла не менее 300 полных гнезд. Предусмотрена ежегодная замена 25% производителей.

На каждого племенного производителя при заводском воспроизводстве, замененного в процессе селекции, в племенном стаде оставляют 2700 годовиков, 14 двухгодовиков, 4 трехгодовиков, 2 четырехгодовиков. При размножении в нерестовых прудах численность ремонтного поголовья возрастает за счет изменения соотношения самок и самцов в стаде рыб.

Принятая напряженность отбора позволяет устранить нежелательные генотипы уже в раннем возрасте и сохранить в стадах рыб с признаками и свойствами, отвечающими задачам селекции.

В настоящее время в племенное стадо производителей половозрелые самки приобской популяции переводятся в возрасте 4 года, чумышской – в 5 полных лет, а самцы – на 1 год раньше.

В племенных стадах заменяли рыб, не соответствующих стандарту породы по темпу роста, возрасту, травмам, пригодности к заводскому воспроизводству и другим признакам. Племенные стада производителей ежегодно пополняли особями классов элита и первый. В племенные стада переводили в два этапа. На первом проводили классную оценку самок и самцов по разработанным шкалам, включающим возраст рыб, массу тела в данном возрасте, морфологические признаки (индексы широкоспинности, сбитости, прогонистости) и определяли соответствие желательному типу.

При разработке шкал классной оценки учитывали существующие отличия самок и самцов в приобском и чумышском стадах. У самок приобской популяции в отличие от чумышской минимальная масса тела в данном возрасте выше на 500-1000 г.

В обоих стадах не включаются в племенную группу самки и самцы с общей суммой произведений количества баллов на число значимости признака, равное 60.

На первом этапе классификации проводили индивидуальное мечение рыб красителями по общепринятым методикам.

На втором этапе самок оценивали по плодовитости по 3-балльной шкале. Из стада выводили самок, имеющих рабочую плодовитость менее 100 г икры на 1 кг массы тела при заводском воспроизводстве и менее 50 тыс. личинок от самки при естественном размножении.

Самцов оценивали по шкалам классной оценки, разработанным также для каждого стада по достигнутым показателям.

При эксплуатации племенных рыб кроме признаков, включенных в шкалы оценки, контролировали показатели продуктивности - скорость роста и затраты корма на прирост массы, жизнестойкость. С этой целью проводили научно-хозяйственные опыты и обобщали производственные данные.

Особей для размножения подбирали с учетом их классной принадлежности, возраста, пола и зрелости гонад по известным методикам (Правдин, 1966; Мартышев, 1973; Иванова и др., 1989). При подборе групп для размножения класс самок мог быть выше, чем у самцов.

При воспроизводстве учитывали репродуктивные признаки (количество, качество икры и молок, выход разновозрастных личинок, мальков) по общепринятым методикам.

Морфологический анализ рыб выполняли по руководству И.Ф. Правдина (1966) с использованием схемы измерений карповых рыб Л.С. Берга (1948). При отборе были выбраны промеры, связанные с направлением селекции – масса рыбы в данном возрасте, длина тела, длина тушки, наибольшая высота, обхват и толщина тела. Изучены некоторые интерьерные признаки: относительная масса гонад, сердца, печени, селезенки, интенсивность дыхания. Вскрывали рыб и взвешивали внутренние органы по ме-

тодике В.В. Смирнова и др.(1972). Остеологический анализ осуществляли по методике В.Н.Яковлева и др.(1981).

Морфологический анализ проводили в мае-июне, во время весенней бонитировки племенных стад. Для изучения скорости роста применяли общепринятые методики (Шмальгаузен,1938; Шпет, 1971).

Сравнение рыб разных поколений селекции выполнено по указанным признакам. Для сравнения седьмого поколения с более ранними использовались первичные данные полученные сотрудниками СибНИИПТИЖ в 1975-1990 гг. любезно предоставленные авторами породы. Данные обработаны с использованием современной вычислительной техники.

Абсолютную и относительную плодовитость определяли по общепринятым методикам, ежегодно во время нереста (Иоганзен, 1955а, 1955б; Правдин,1966; Анохина,1969 и др.).

Исследования по раннеспелости проводили на рыбах младших возрастных групп (сеголетках, двухлетках и трехлетках) в ОАО «Племрыбхоз «Зеркальный» (ОАО «Маяк») весной и осенью при бонитировке стада.

Оценка качества спермы самцов проводилась в возрасте от 3 до 5 лет. Сперму брали во время заводского воспроизводства. Самцам ставили разрешающую инъекцию гипофиза из расчета 1,2 мг на самца. Отбирали сперму в специальный градуированный бюкс для учета количества эякулята. Путем глазомерной оценки под микроскопом на предметном стекле определяли концентрацию сперматозоидов в семенной жидкости. Подсчет сперматозоидов в сперме, разбавленной 5%-м раствором NaCl, проводили в камере Горяева по общепринятой в рыбоводстве методике (Казаков, 1978). Соотношение живых и мертвых сперматозоидов устанавливали по методике, усовершенствованной В.Н. Жукинским (1964). На обезжиренное предметное стекло наносили каплю семенной жидкости, затем туда добавляли 2-3 капли 5%-го водного эозина. Далее эту суспензию в течение 2 секунд перемешивали специальной стеклянной палочкой и при помощи шлифованного покровного стекла наносили на предметное стекло.

После того как мазки высохали, их просматривали под микроскопом. Сперматозоиды, которые в момент окраски находились в живом состоянии, не окрашивались, а мертвые были окрашены в красный цвет. Далее осуществляли подсчет сперматозоидов, отмечая при этом количество окрашенных, и после этого вычисляли процент мертвых и живых. Объем наблюдений представлен в таблице 3.

Таблица 3

Общая характеристика исследований

Виды исследований	Повторность	Общее количество материала (проб, рыб, анализов)
Экстерьерные признаки:		
общая масса рыбы, Q	2 раза в год: май и сентябрь	3000
абсолютная длина рыбы, L		3000
длина тела, l		3000
наибольшая высота тела, H		3000
наибольшая толщина тела рыбы, B		3000
наибольший обхват тела рыбы, U см		3000
абсолютная рабочая плодовитость, г икры или количество икринок от 1 самки при заводском воспроизводстве, АРП	Ежегодно в мае-июне	150-250
относительная рабочая плодовитость, г икры или шт. икринок на 1 кг массы самки, ОРП		130
Интерьерные признаки:		
- гематологические показатели	Ежегодно в сентябре и мае	150
- полиморфные белки крови и мышц (трансферрины, альбумины, преальбумины, эстеразы, миогены)		60
- остеологические показатели	Ежегодно в октябре, январе, апреле	400
- гематологические показатели для определения особенностей зимовки		270

Биохимический анализ проведен по руководству П. Т. Лебедева, А. Т. Усовича (1976).

В нашей работе принято считать интактными – самцов без гипофизарной инъекции.

Показатели крови определяли у здоровых особей в возрастном интервале от сеголетков до пятилетков. Наряду с показателями крови исследовали характер возрастных изменений индексов кроветворных органов.

Исследования крови для определения гематологического статуса породы и поколений проводили по известным методикам (Пучков, 1954; Alexander, Ingram, 1980; Мусселиус, 1983 и др.) в октябре, при температуре воды в прудах 6...10°C .

Для анализа брали чистую кровь, полученную прямым уколom в сердце или хвостовую артерию. Общее количество красных и белых кровяных телец определяли в камере Горяева. Лейкограммы выводили по общепринятой методике в окрашенных по Гимза-Романовскому мазках крови.

Анализ полиморфных белковых локусов делали методом вертикального диск-электрофореза в полиакриламидном геле по прописям Р.Мауера (1971) с некоторыми модификациями. Электрофорез проводили в блоках 7,5%-го полиакриламидного геля, в камере К.А. Трувеллера, Г.Н. Нефедова (1974). Растворы и буферные смеси готовили по прописям Б.Дэвиса (Davis, 1984). Окраску на трансферрины и миогены проводили в 0,25%-м растворе амидочерного 10Б или кумасси блау в 10%-й трихлороуксусной или 7%-й уксусной кислоте. Эстеразы окрашивали прочным красным TR в присутствии альфанафтилацетата. Гели отмывали и хранили в 7%-й уксусной кислоте. При выявлении и идентификации белковых локусов буквенные названия присваивали в соответствии с системой обозначения трансферринов Н.Б. Черфас, К.А. Трувеллера (1978) и системой эстераз Н.В. Щегловой, Ю.И. Илясова (1979).

Для расшифровки фореграмм дополнительно использовали пробы крови и мышц сеголетков казахского карпа и среднерусского карпа отводки З-НК (Дёмкина, 1993), которые вводили в качестве контрольных в первую и последнюю лунки геля. Частоту генотипов рассчитывали по уравнению Харди-Вайнберга, ошибки частот генов – по формуле, приведенной в книге В.Н. Тихонова (1967). Степень соответствия ожидаемых (теоретических) геноти-

пов наблюдаемым (фактическим) определяли по критерию χ^2 (Рокицкий, 1973):

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^K \frac{(f - f')^2}{f'} = \sum_{i=1}^k \left(\frac{d^2}{f'}\right),$$

где f – эмпирические частоты; f' – теоретические.

Индекс генетического сходства рассчитывали по формуле М. Нея (Кирпичников, 1987; Катасонов, Гомельский, 1991):

$$I = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^3 \sum y_i^2}},$$

где, x_i, y_i – частоты аллеля данного гена в двух сравниваемых группах рыб.

По результатам проведенных опытов и измерений создана компьютерная база данных.

Статистическую обработку материала проводили с помощью пакета прикладных программ Microsoft Excel. Вычисляли среднее значение (\bar{x}), ошибку средней величины ($S_{\bar{x}}$), стандартное отклонение (σ), коэффициент фенотипической вариации (Cv). Разницу средних величин оценивали по критерию Стьюдента и вероятности P, которую признавали статистически значимой при $P \geq 0,95$.

Соответствие полученных данных Гауссовому распределению оценено с использованием визуальной проверки с помощью гистограммы с наложением кривой нормального распределения и критерия согласия Колмагорова-Смирнова, результаты которого показали, что отклонение от нормального распределения не существенно – P во всех случаях значительно больше 0,95, то есть вероятность ошибки не является значимой; поэтому значения переменных полученных в результате исследования достаточно хорошо подчиняются нормальному распределению.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Микроэволюция признаков в стадах алтайского зеркального карпа F₃-F₇ в процессе пороодообразования

3.1.1. Сеголетки

Интенсивная селекция сельскохозяйственных животных, сопровождающаяся неравномерным использованием либо изъятием генотипов, ведет к разрыву корреляций, «автомизирующих» онтогенез (Шмальгаузен, 1946), нарушению генетической структуры и, как следствие, к снижению генетической устойчивости популяций продуктивных видов животных (Алтухов, 2003). В этих условиях существенное значение приобретает вопрос генетического мониторинга в популяциях сельскохозяйственных животных в процессе пороодообразования. Это влечет за собой анализ изменчивости ряда признаков телосложения с одновременным учетом признаков продуктивности.

По данным ряда авторов, у карпа определенный облик, свойственный данной породе рыб, складывается к концу первого сезона выращивания. В это же время стабилизируются до определенной степени и соотношения между признаками организма (Кирпичников, 1948; Wlodek, 1967; Слуцкий, 1971, 1972). При проведении селекционной работы с карпом в ряде случаев массовый отбор по размерам тела (длина, масса, высота, толщина) осуществляется на сеголетках во время осеннего облова.

Массовый отбор, направленный на повышение темпа роста в племенных стадах алтайского зеркального карпа, начинается в конце первого (сеголетки) или в начале второго (годовики) сезона выращивания (Иванова и др., 1998, Пищенко, 1998).

Сеголетки третьего поколения приобской популяции племенной группы имели массу в среднем 18,9 г (табл. 4). Их сверстники седьмого поколения селекции при сходной упитанности превышали этот показатель на 74,9 % ($P \geq 0,999$).

У рыб в этом возрасте коэффициент вариации по показателю масса тела достаточно велик. Так, коэффициент вариации массы тела у карпа разных пород составил от 20 до 30% в группах рыб единовременной посадки и до 53 – при выращивании разновозрастной молоди (Слуцкий 1970, 1972; Слуцкий, и др., 1976). В одновозрастных sibсовых группах и гетерогенных скрещиваниях карпа уровень изменчивости составил 21-29% (Слуцкий, Тищенко, 1978а, б). У других видов рыб, например, у радужной форели различных племенных групп, этот показатель еще выше – от 34 до 77% (Савостьянова, 1969, 1971; Бабушкин, 1974а, б).

Таблица 4

Экстерьер сеголетков F₃ и F₇

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	Высота	толщина	обхват
F ₃					
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	18,89±1,20	9,39±0,20	3,22±0,08	1,54±0,04	7,82±0,18
σ	7,79	1,33	0,50	0,24	1,18
Cv	41,2	14,1	15,5	15,5	15,0
F ₇					
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	33,04±1,21	10,44±0,15	4,14±0,06	1,91±0,04	10,00±0,13
σ	8,57	1,08	0,44	0,28	0,94
Cv	25,9	10,3	10,8	14,7	9,4

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

У сеголетков алтайского карпа F₃ коэффициент вариации по массе тела составлял 41,2% (Иванова, 1980). К седьмому поколению селекции уровень изменчивости у сеголетков по данному показателю снизился до 25,9%.

Исследование динамики изменчивости у сеголетков алтайского зеркального карпа показало, что одновременно с увеличением массы тела произошло увеличение таких показателей, как длина, высота, толщина и обхват

тела. Наиболее значительно увеличились высота тела – на 28,5, обхват – на 27,9 и толщина – на 24,0%. Длина тела возросла на 11,2% – меньше, чем по другим признакам. Одновременно произошло снижение на 37% коэффициента вариации по признаку обхват тела. Также значительно понизился уровень изменчивости по высоте и длине тела – на 30,7 и 27,0% соответственно. Значение коэффициента вариации для толщины тела изменилось незначительно.

Из индексов прогонистости, широкоспинности и обхвата тела наибольшие изменения наблюдаются для обхвата. Произошло возрастание его значения на 15,7% (табл. 5). В то же время снизился индекс прогонистости на 14,3% и увеличился индекс широкоспинности на 11,5%. В совокупности эти изменения говорят о значительном изменении внешнего вида сеголетков. Они становятся менее длинными и более широкими.

Таблица 5

Индексы телосложения сеголетков F₃ и F₇

Показатель	Коэффициент упитанности	Индексы		
		прогонистости	широкоspинности	обхвата тела
F ₃				
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2,26±0,10	2,94±0,0,05	16,45±0,30	83,82±1,52
σ	0,64	0,36	1,97	9,86
Cv	28,4	12,1	12,0	12,0
F ₇				
$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2,89±0,06	2,53±0,03	18,34±0,29	96,99±0,72
σ	0,43	0,21	2,07	5,10
Cv	14,9	8,2	11,3	5,3

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Достоверно снизился коэффициент вариации для индекса обхвата тела (с 12,0 до 5,3%), индекса прогонистости (с 12,0 до 8,2) и коэффициента упитанности (почти в 2 раза).

Изучение динамики взаимосвязи между основными признаками характеризующими телосложение рыб показало, что наибольшая взаимосвязь в третьем и седьмом поколении наблюдается между массой тела сеголетков и обхватом тела ($r=0,9$) (табл. 6). В третьем поколении наиболее низким ($r=0,65$) был коэффициент корреляции между длиной тела и обхватом. Однако к F_7 он возрастает до $0,82$, что вероятнее всего является следствием отбора.

Из других пар признаков наиболее тесно взаимосвязанными в F_7 оказались масса и обхват, масса и высота, длина и обхват тела.

Таблица 6

Коэффициент корреляции между признаками у сеголетков
по поколениям селекции

Показатели телосложения, см	Масса, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
F_3				
Длина	$0,66 \pm 0,12^*$			
Обхват	$0,90 \pm 0,07$	$0,65 \pm 0,06$	$0,69 \pm 0,6$	$0,70 \pm 0,7$
F_7				
Длина	$0,79 \pm 0,09$			
Высота	$0,82 \pm 0,08$	$0,69 \pm 0,10$		
Толщина	$0,73 \pm 0,10$	$0,57 \pm 0,12$	$0,69 \pm 0,11$	
Обхват	$0,90 \pm 0,06$	$0,82 \pm 0,08$	$0,79 \pm 0,09$	$0,77 \pm 0,09$

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

За пять поколений селекции масса сеголетков значительно повысилась: если в F_3 разнообразие рыб по массе тела было от 9 до 42, то в F_7 – от 20,5 до 56 г. В правой части кривой в стадах F_3 и F_7 отмечается высокая концентрация вариантов. Вариационная кривая имеет правостороннюю асимметрию за

счет удлинения правой ветви кривой. При этом быстрорастущие особи в F_3 имели массу 27,5-42 г и составляли 25% стада. В процессе селекции произошло увеличение численности быстрорастущих особей до 43% в стаде. Их масса также возросла и лежит в пределах от 37 до 56 г. Следует отметить высокую концентрацию рыб в модальном и околomodальных классах – 83,3% (рис.4).

Сеголетки F_7 имеют большую среднюю массу – 33,1 г (распределение нормальное, критерий $\chi^2=2$ при $\chi^2_{st}=3,8$). Полигон распределения их по массе тела более растянут по оси y , чем у рыб третьего поколения селекции. Его кривая имеет более сближенные ветви и смещена в правую сторону на два класса. Коэффициент асимметрии кривой равен 0,785.

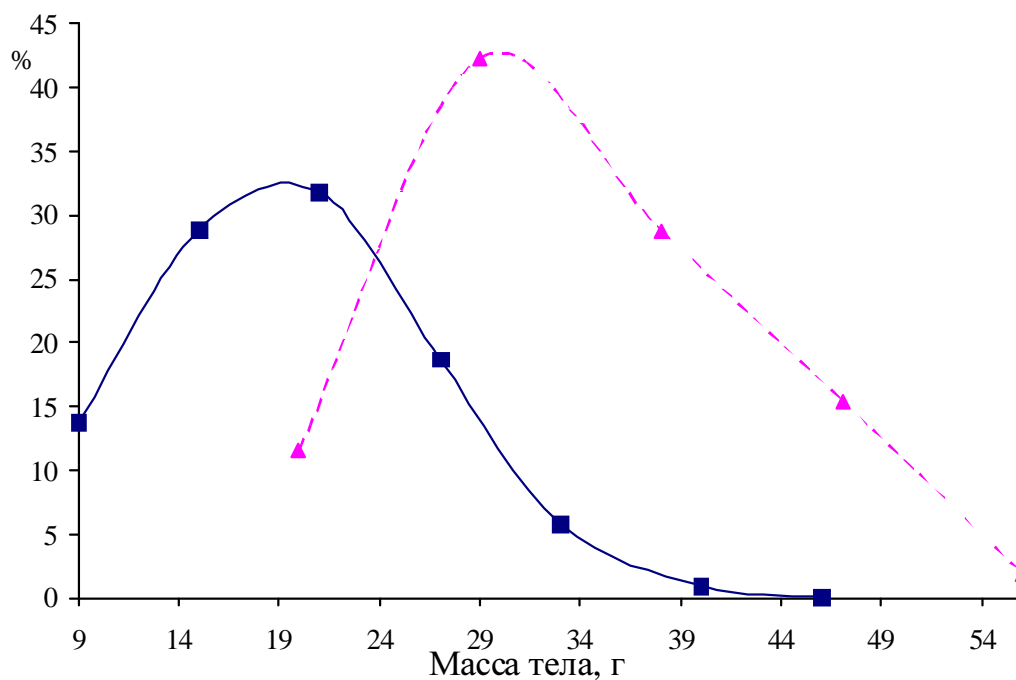


Рис. 4. Полигон распределения сеголетков F_3 и F_7 по массе тела:

—■— F_3 ; -▲- F_7

В третьем поколении селекции рыбы модального и прилегающего к нему классов составляли 72,8% от общей численности. На основании этого

мы можем сказать, что в стаде F_3 имелась малочисленная группа (1,3%) медленно растущих рыб. Рыб, входящих в группу отбора F_3 , было около 3% с массой 34,5-42 г, в F_7 – 8% с массой тела 50-59 г.

Полигон распределения длины тела в третьем поколении одноврешен (рис. 5). Коэффициент асимметрии равен -0,68, т.е. кривая имеет левостороннюю асимметрию и по форме отличается от кривой нормального распределения достаточно сильно. Рыбы модального и прилегающих к нему классов составили 83,3% от общей численности. В стаде имелась небольшая группа тугорослых рыб, что подтверждается левосторонней асимметрией.

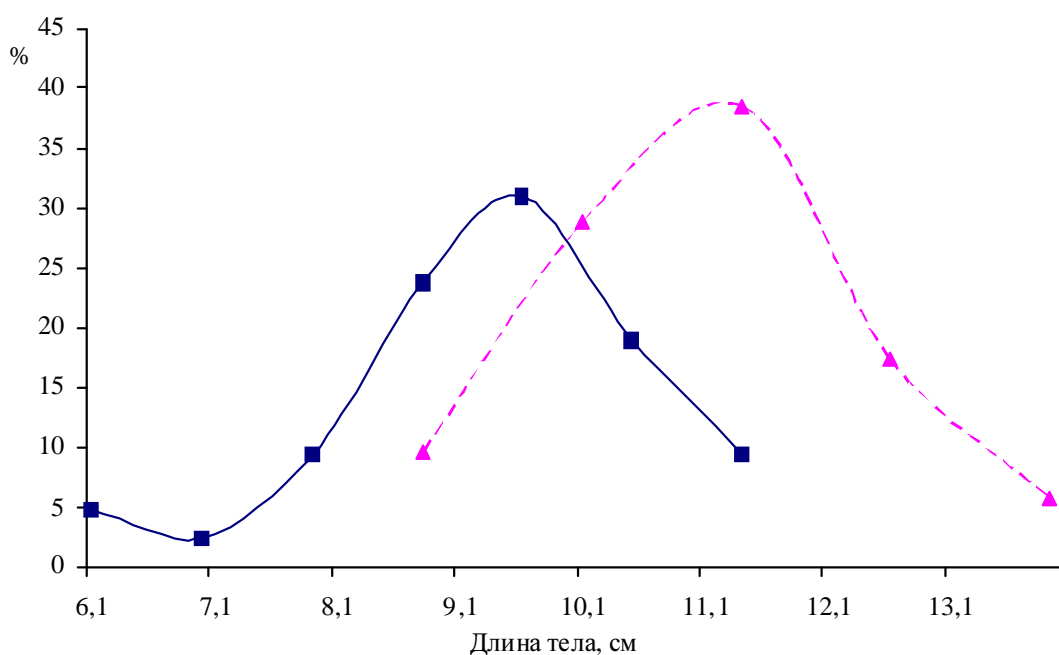


Рис. 5. Полигон распределения сеголетков алтайского зеркального карпа F_3 и F_7 по длине тела

—■— F_3 ; - -▲- - F_7

У сеголетков F_7 полигон распределения по длине тела также отличается повышенной концентрацией особей в модальном и прилегающих к нему классах. Их численность составляет 84,6% от общей численности стада. Правосторонняя асимметричность кривой (коэффициент асимметрии +1,1) ука-

зывает на появление малочисленной группы рыб с повышенным темпом роста ($\chi^2=3$, $\chi^2_{st}=\{7,8-11,3-16,3\}$).

Вариационные кривые массы и длины тела седьмого поколения алтайского зеркального карпа отличаются сближенностью ветвей. Они симметричнее и имеют большую концентрацию вариантов в модальном и околомодальном классах. Такой характер кривых доказывает, что селекционный отбор в течение ряда поколений привел к большей однородности и выравниваемости стада.

Изменения, произошедшие в процессе микроэволюции в экстерьере сеголетков алтайского зеркального карпа, в графическом виде отражены на рис. 6. У рыб практически равномерно возрастает высота толщина и обхват тела, на фоне более медленного увеличения длины.

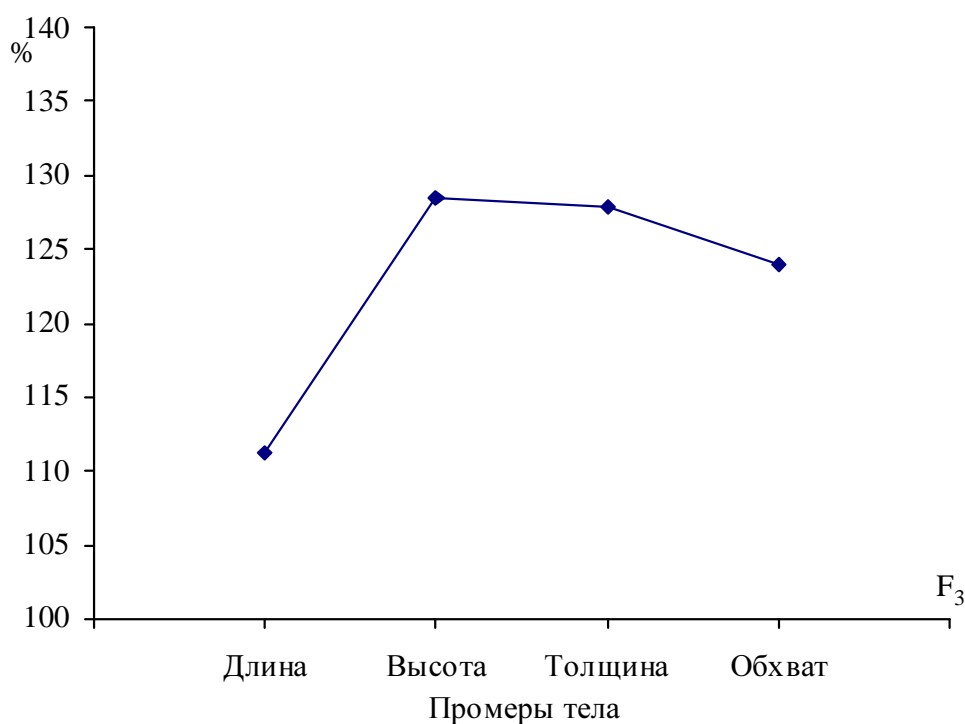


Рис. 6. Экстерьерный профиль сеголетков алтайского зеркального карпа F₇

3.1.2. Двухгодовики

Для изучения динамики развития основных селекционируемых признаков у неполовозрелых рыб более старшего возраста от третьего к седьмому и

восьмому поколению селекции были выбраны двухгодовики алтайского зеркального карпа.

В третьем поколении селекции средняя масса двухгодовика составляла 837,92 г при \lim 400-1300 г, при этом изменчивость была на уровне 33,9% (табл.7). В седьмом поколении средняя масса годовика составляла 93,13 г. Масса двухлетка осенью колебалась от 800 до 2000 г, в среднем 1356 г. Прирост массы за сезон в среднем составил 1262,87 г. Уровень фенотипической изменчивости находился в пределах 22,31%, что несколько ниже, чем у рыб F_3 того же возраста.

Таблица 7

Экстерьерные признаки двухгодовиков F_3 , F_7 и F_8

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F_3					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	837,92±45,52	30,23±0,61	12,11±0,30	6,50±0,12	27,39±0,58
σ	284,28	4,21	2,09	0,84	4,04
Cv	33,93	13,94	17,22	12,87	14,76
F_7					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1356,25±53,49	31,67±0,44	11,49±0,16	6,07±0,09	33,00±0,39
σ	302,61	2,50	0,90	0,53	2,18
Cv	22,31	7,88	7,84	8,70	6,62
F_8					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1250,00±92,44	33,60±0,68	13,42±0,26	5,68±0,14	31,93±0,71
σ	506,34	3,71	1,43	0,77	3,88
Cv	40,51	11,04	10,63	13,57	12,16

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

По сравнению с рыбами третьего поколения масса тела у двухгодовиков F_7 больше на 61,86%, а уровень изменчивости меньше в 1,5 раза. В вось-

мом поколения средняя масса полученных двухлетков была ниже, чем в седьмом, но выше, чем в третьем – 1250,0 г (lim 700 - 2700), $C_v = 40,51\%$.

При этом от F_3 к F_7 и F_8 увеличились длина тела на 4,78 ($F_3 \rightarrow F_7$) и на 11,16% , $P \geq 0,999$ ($F_3 \rightarrow F_8$), высота тела – 10,77 ($F_3 \rightarrow F_8$) и обхват тела на 20,49 ($F_3 \rightarrow F_7$) и 16,60 % , $P \geq 0,999$ ($F_3 \rightarrow F_8$). Однако уровень изменчивости, снижаясь к третьему поколению селекции, в седьмом возвращается на прежний уровень. Таким образом, у одноразмерных рыб третьего и седьмого поколений селекции уровень изменчивости примерно одинаков.

При рассмотрении относительных показателей телосложения нами были отмечены следующие изменения экстерьера. Наиболее заметные изменения коснулись индекса обхвата тела, к седьмому поколению он увеличился на 15,22%, изменчивость при этом осталась на том же уровне. К седьмому поколению возросло значение индекса прогонистости на 9,9%, величина индекса широкоспинности значимо не изменилась. Однако в следующем поколении индекс прогонистости возвращается на прежний уровень, а широкоспинность снижается (табл. 8).

Таблица 8

Индексы телосложения двухгодовиков F_3 , F_7 и F_8

Показатель	Индекс		
	прогонистости	широкоspинности	обхвата тела
F_3			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,51±0,02	19,99±0,32	90,61±0,66
σ	0,17	2,19	4,58
C_v	6,66	10,94	5,05
F_7			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,76±0,03	19,19±0,27	104,40±0,94
σ	0,18	1,51	5,33
C_v	6,44	7,85	5,10
F_8			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,51±0,03	16,90±0,17	95,06±0,90
σ	0,16	0,95	4,95
C_v	6,57	5,65	5,20

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

При этом величина коэффициента фенотипической изменчивости находится в пределах 10%.

Взаимосвязь основных селекционных признаков двухгодовиков алтайского зеркального карпа в динамике пороодообразовательного процесса представлена в табл.9. Направление и степень связи между большинством морфологических признаков у рыб разных поколений остаются без значительных изменений. Уровень взаимосвязи находится на достаточно высоком уровне ($r > 0,7$). По большинству пар морфологических признаков коэффициент корреляции имеет значение более 0,93. И только у рыб F_8 величина корреляции признаков масса, длина и толщина тела с высотой тела лежит в пределах 0,83-0,84.

Таблица 9

Коэффициент корреляции признаков у двухгодовиков F_3 и F_7

Показатель телосложения, см	Масса, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
F_3				
Длина	0,93±0,06			
Высота	0,93±0,06	0,97±0,04		
Обхват	0,96±0,05	0,97±0,04	0,95±0,05	0,89±0,07
F_7				
Длина	0,62±0,14			
Высота	0,56±0,15	0,54±0,15		
Толщина	0,39±0,17	0,68±0,13	0,71±0,13	
Обхват	0,59±0,15	0,81±0,11	0,74±0,12	0,49±0,16
F_8				
Длина	0,94±0,06			
Высота	0,85±0,10	0,83±0,11		
Толщина	0,95±0,06	0,91±0,08	0,84±0,10	
Обхват	0,95±0,06	0,90±0,08	0,89±0,09	0,93±0,07

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В то же время у рыб седьмого поколения наблюдается снижение значения коэффициента корреляции по большинству основных селекционно-рыбоводных показателей. Так, для пар «масса – толщина тела», «высота –

длина тела», «обхват – толщина тела», уровень взаимосвязи снизился почти вдвое, соответственно составив 0,39; 0,54; 0,49.

Однако для основных признаков, связанных с продуктивностью, таких как длина, наибольшая высота тела, уровень корреляционной связи с массой тела остается на достаточно высоком уровне.

При построении полигонов распределения по массе тела двухгодовиков АЗК разных поколений селекции очевидно, что в этом возрасте в стадах формируются несколько групп с разным темпом роста. Численность этих групп позволяет для дальнейшего племенного выращивания отбирать только быстрорастущих особей.

Полигон распределения двухлетков F_3 по массе тела двувршинен, со значениями 475 и 1000 г. Четко выделяется группа быстрорастущих особей ($\bar{x} > 800$ г), их общее количество в стаде составило 64,1% (рис.7).

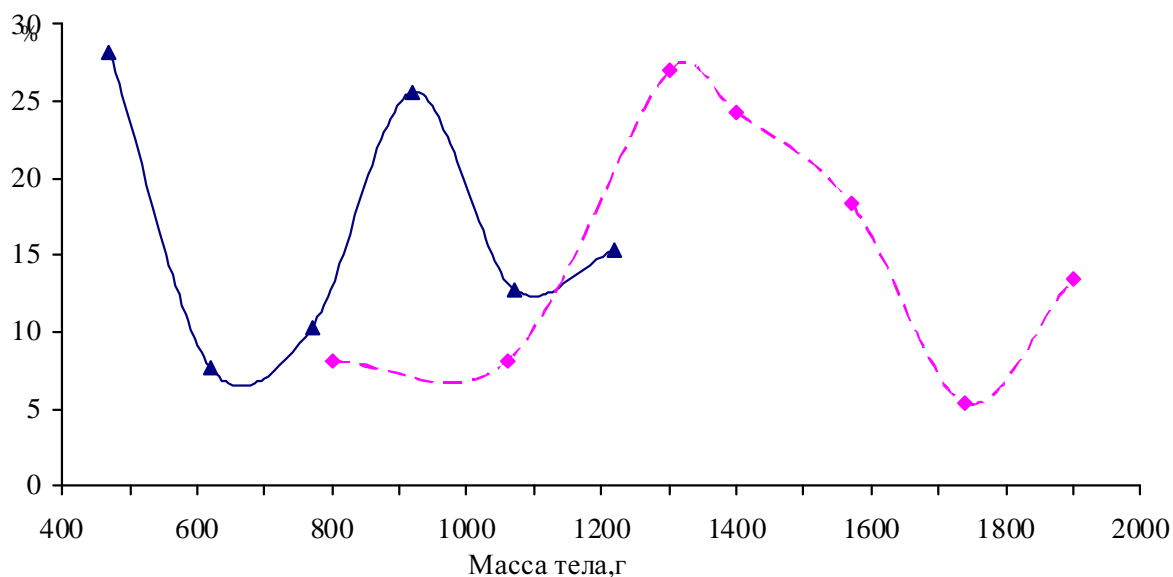


Рис. 7. Полигон распределения двухгодовиков F_3 и F_7 по массе тела:

—▲— F_3 -◆- F_7

Кривая распределения рыб седьмого поколения имеет более правильную форму, хотя у неё также имеется удлинение в правой части.

Коэффициент асимметрии кривой равен -0,03. Концентрация вариантов в модальном и околomodальных классах – 64,9%.

Полигоны распределения по длине тела рыб в возрасте двух лет показаны на рис. 8. В третьем поколении полигон смещен вправо, это говорит о накоплении в стаде животных с повышенным темпом роста (61,5%). При сопоставлении кривых третьего поколения на рис. 7 и 8 можно утверждать, что в третьем поколении в стаде алтайского зеркального карпа сформировалась группа быстрорастущих особей.

В дальнейшем под влиянием искусственного отбора меняется форма кривой. Кривая седьмого поколения по форме близка к кривой Гаусса ($\chi^2=14$, $\chi^2_{st}=\{9,5-13,3-18,5\}$). Коэффициент асимметрии равен +0,8, то есть кривая незначительно смещена вправо. В отличие от кривой F_3 её ветви сильнее растянуты по оси X. Концентрация вариантов в модальном и околomodальном классах составила 78,1%. Такая форма кривой говорит об успешности проводимой со стадом работы.

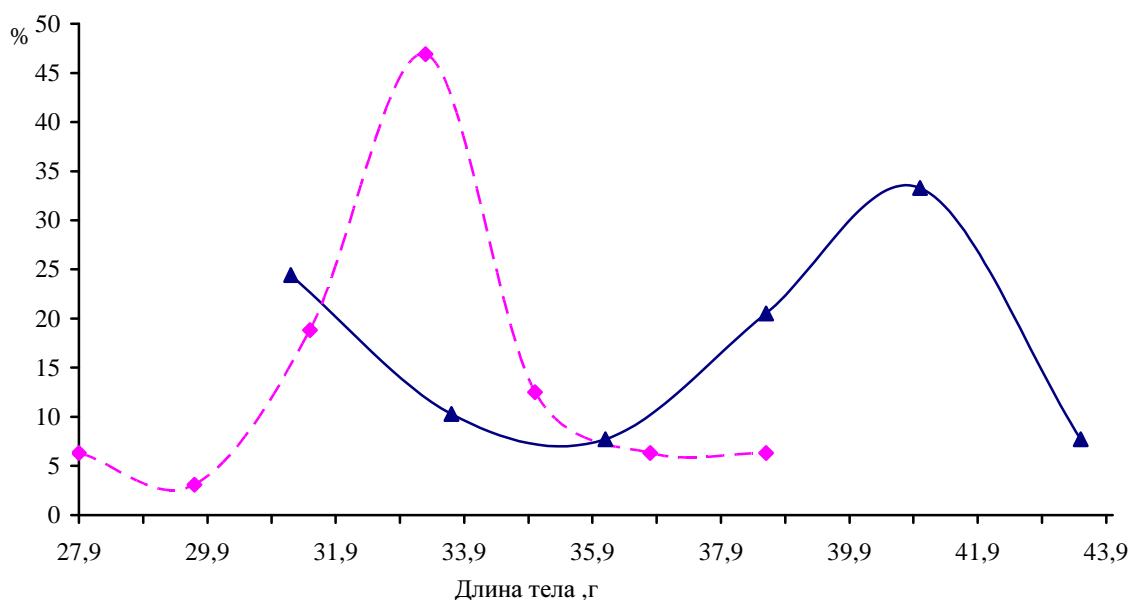


Рис. 8. Полигон распределения двухгодовиков F_3 и F_7 по длине тела:

—▲— F_3 —◆— F_7

Следует отметить, что в результате проведенного анализа морфологических признаков двухгодовиков АЗК разных поколений селекции выявлены

изменения, затронувшие основные селекционные признаки. Масса тела рыб в данном возрасте увеличилась с третьего по седьмое поколение на 61,86%, составив в F₇ 1354 г. При этом уровень изменчивости снизился в 1,5 раза (Cv для F₇ = 22,31%).

Длина тела к F₇ стала больше на 4,78, а обхват тела на 20,49% (P ≥ 0,999). Из относительных показателей телосложения наиболее заметные изменения коснулись признака «обхват тела – индекс широкоспинности» к седьмому поколению увеличился на 15,22%, изменчивость при этом осталась на том же уровне (6,44-6,66%).

Направление и степень связи между большинством морфологических признаков у рыб третьего и восьмого поколения остаются без значительных изменений. Наблюдается некоторое снижение величины коэффициентов корреляции основных признаков в седьмом поколении, однако к восьмому корреляция вернулась на прежний высокий уровень. Для большинства пар морфологических признаков коэффициент корреляции имеет значение более 0,93.

3.1.3. Трехгодовики

В начале пороодообразовательного процесса, карпы в возрасте 3 года на юге Западной Сибири, во II зоне рыбоводства, не достигали половой зрелости. Спустя восемь селекционных поколений около 20% самок могут быть использованы для получения икры, а 80% самцов для получения молок. Однако использование самок такого возраста не представляется целесообразным вследствие небольшого выхода половых продуктов, и низких рыбоводных качеств икры (по сравнению со старшими возрастами) и выхода личинок из икры. Из трехгодовалых рыб формируют группу ремонтного молодняка старшего возраста.

За поколения селекции у трехгодовиков АЗК под воздействием интенсивного массового направленного отбора произошли следующие изменения экстерьера.

При сравнении экстерьерных показателей разных поколений селекции нами было выявлено, что трехгодовики F₇ достигают массы 2255,19 г и превышают рыб F₃ на 59,4%, а рыб F₁ на 87,93 (P≥0,999) (табл.10). При этом коэффициент вариации по показателю масса тела был равен в первом поколении 27,12, в третьем – 14,85, а в седьмом – 18,70%.

Кроме того, трехгодовики седьмого поколения селекции значительно превышают своих сверстников первого и третьего поколения по высоте и толщине тела – на 20,87 (F₁→F₇) и 27,07 (F₃→F₇) (P≥0,999); на 53,66 (F₁→F₇) и 48,62% (F₃→F₇) (P≥0,999) соответственно. За 15 лет селекционной работы обхват увеличился на 25,8% и составил в седьмом поколении 36,56 см.

Таблица 10

Экстерьерные показатели трехгодовиков F₁, F₃ и F₇

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1200,00±123,4	35,4±1,41	12,2±0,37	5,6±0,17	29,06±0,71
σ	325,6	4,01	1,05	0,48	2,03
Cv	27,12	11,32	5,85	8,45	28,78
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1345,00±19,97	35,86±0,17	11,60±0,12	5,79±0,05	31,85±0,23
σ	199,68	1,68	1,23	0,54	2,28
Cv	14,9	4,7	10,6	9,3	7,2
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2255,19±47,43	38,09±0,30	14,74±0,12	8,61±0,13	36,56±0,31
σ	421,61	2,63	1,09	1,16	2,71
Cv	18,7	6,9	7,4	13,4	7,4

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Длина тела тоже увеличилась, хотя и не так значительно, как высота и толщина. Трехгодовики F_7 имеют длину тела 38,09 см, что на 6,21% больше, чем у рыб F_3 и на 7,59% больше, чем у F_1 .

Значительно снизилась изменчивость по основным селекционируемым признакам, особенно по обхвату тела – с 28,78 (F_1) до 7,4 (F_7). Однако по толщине тела вариабельность, наоборот, возрастает с 8,45 до 13,4 соответственно. Разнообразие стада по длине тела уменьшилось почти в 2 раза.

У трехгодовиков седьмого поколения селекции индекс прогонистости составляет 2,59. Это меньше, чем у рыб третьего поколения, на 17,03% ($P \geq 0,999$) (табл. 11).

Таблица 11

Телосложение трехгодовиков F_3 и F_7

Показатель	Индекс		
	прогонистости	широкоспинности	обхвата тела
F_1			
\bar{x}	2,71	15,82	82,09
F_3			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,12±0,03	16,15±0,14	88,80±0,45
σ	0,31	1,37	4,52
Cv	10,0	8,5	5,1
F_7			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,59±0,02	22,54±0,23	96,07±0,55
σ	0,15	2,03	4,93
Cv	5,8	9,0	5,1

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Индекс широкоспинности за годы селекции увеличился с F_1 по F_7 на 42,47% ($P \geq 0,999$), а с F_3 по F_7 – на 39,54 и составил в седьмом поколении 22,54%. Индекс обхвата тела изменился одинаково с первого по третье и с

третьего по седьмое поколение – на +8,18% ($P \geq 0,999$), в совокупности изменения составили +17,02%. Коэффициент вариации по индексу широкоспинности и обхвата тела остается на одном уровне.

У трехгодовиков третьего поколения селекции высокий уровень достоверной положительной корреляции был обнаружен между массой и обхватом тела, массой и высотой, обхватом и длиной, массой и длиной тела (табл.12). В остальных парах значения колебались от $r=0,44$ до $r=0,53$.

У рыб F_7 этого же возраста коэффициенты корреляции между всеми признаками находились в пределах от 0,83 до 0,91. Наиболее сильно возросли коэффициенты корреляции между массой и толщиной, толщиной и длиной.

Таблица 12

Коэффициент корреляции признаков у трехгодовиков F_3 и F_7

Показатель телосложения, см	Масса, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
F_3				
Длина	0,67±0,07			
Высота	0,75±0,07	0,48±0,09		
Толщина	0,46±0,09	0,44±0,09	0,53±0,09	
Обхват	0,81±0,06	0,70±0,07	0,72±0,07	0,48±0,09
F_7				
Длина	0,87±0,09			
Высота	0,84±0,10	0,86±0,10		
Толщина	0,83±0,11	0,86±0,10	0,85±0,10	
Обхват	0,89±0,09	0,91±0,08	0,89±0,09	0,87±0,09

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

При построении полигонов распределения массы тела у трехгодовиков третьего и седьмого поколения селекции выявлено, что стадо рыб F_3 было менее выровнено по признаку масса тела (рис. 9). Полигон распределения

имеет коэффициент асимметрии +0,15. Стадо разбито на две группы с пиками средних значений 1343 и 1686 г. Концентрация вариант в модальном и прилегающих к нему классах составляла 51%.

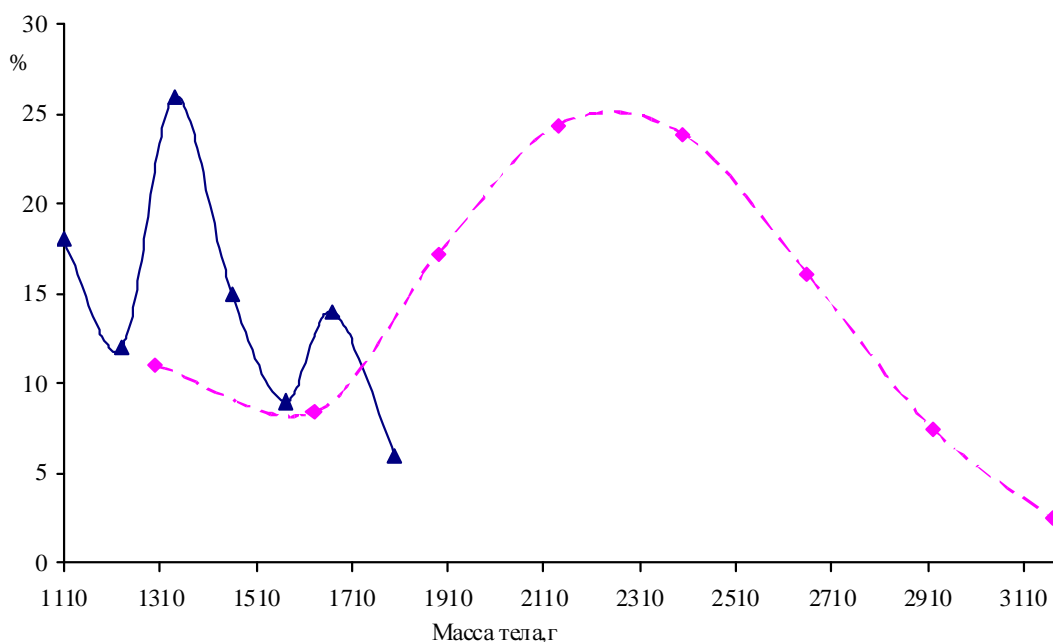


Рис. 9. Полигон распределения трехгодовиков F₃ и F₇ по массе тела:

—▲— F₃ -◆- F₇

Стадо рыб седьмого поколения селекции имеет более высокую концентрацию вариант в модальном классе – 65,5%, т.е. стадо более выровнено по этому признаку ($\chi^2=6$, $\chi^2_{st}=\{7,8-11,3-16,3\}$). Показатель асимметрии кривой составляет +0,37, т.е. кривая имеет удлиненную правую ветвь. Это указывает на наличие в стаде некоторого количества рыб с массой тела выше трех σ .

Длина тела у рыб седьмого поколения на 6,21% выше, чем у третьего поколения селекции ($P \geq 0,999$). Изменчивость рыб по признаку длина тела не изменилась и осталась на уровне 4,69-6,90%. Полигон распределения трехгодовиков третьего поколения по признаку длина тела имеет более низкую концентрацию вариант в модальном и прилегающих к нему классах по сравнению с полигоном распределения седьмого поколения – 68,0% (рис. 10). Он имеет три вершины: в модальном классе, а также на левой и правой ветвях.

Значение коэффициента асимметрии полигона распределения $+0,17$ указывает на правостороннюю симметрию.

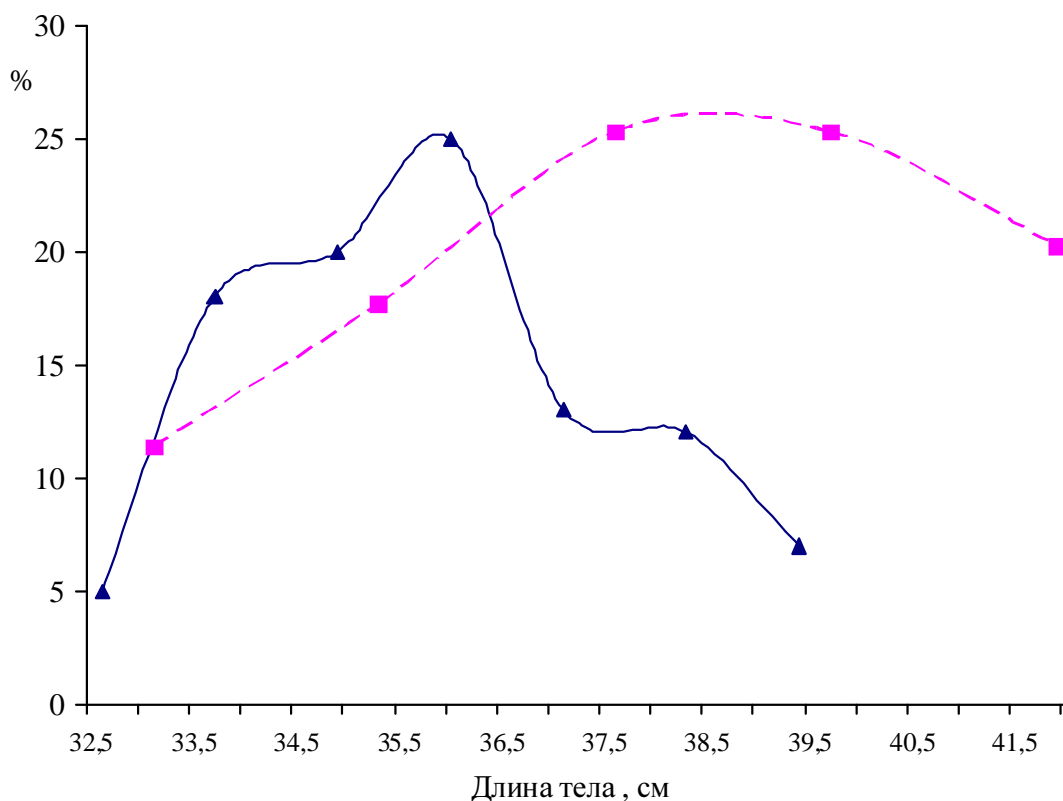


Рис. 10. Полигон распределения трехгодовиков F_3 и F_7 по длине тела:

—▲— F_3 -■- F_7

Стадо рыб седьмого поколения селекции имеет большую концентрацию рыб в модальном и прилегающих к нему классах – 79,0%. Полигон распределения F_7 одновершинен, левая ветвь удлинена. Коэффициент асимметрии равен $-0,26$. Такая форма кривой характерна для стад рыб, в которых усиливается действие улучшающего отбора (Слущкий, 1978).

Изменения в экстерьере алтайского зеркального карпа, произошедшие за семь поколений селекционной работы, очень хорошо видны при построении экстерьерного профиля рыб седьмого поколения селекции (рис. 11). Заметно значительное возрастание толщины тела при небольшом увеличении других признаков.

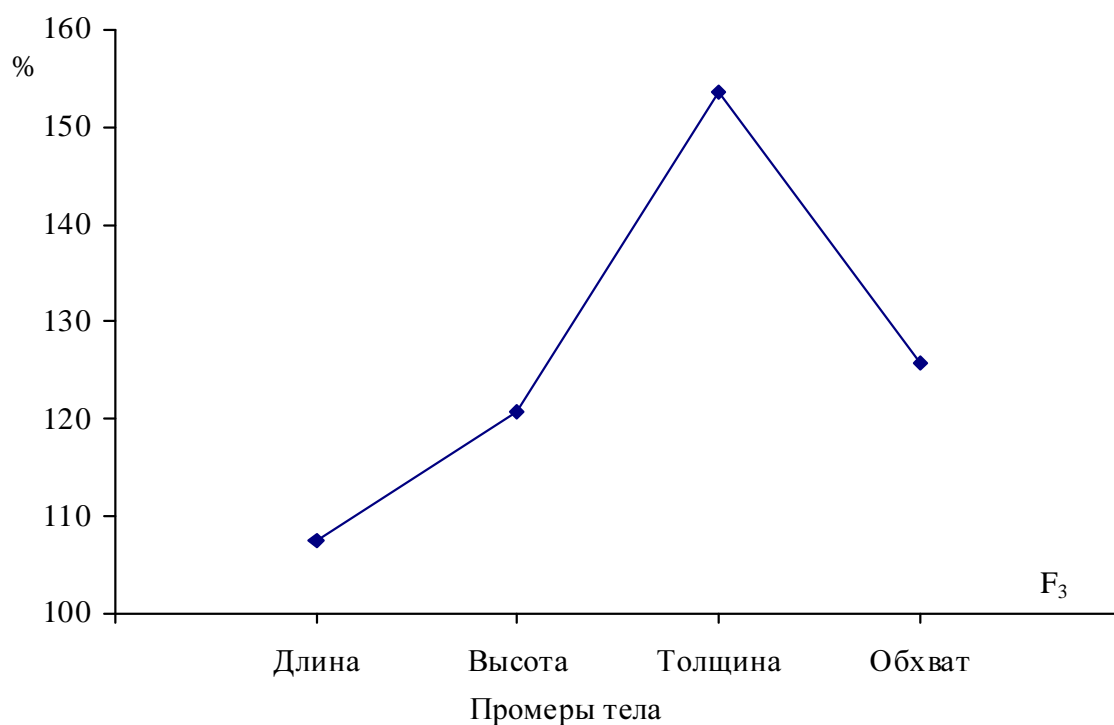


Рис. 11. Экстерьерный профиль трехгодовиков F_7 алтайского зеркального карпа

В третьем и последующих поколениях в результате целенаправленной селекционной работы произошло значительное изменение признаков характеризующих адаптивный потенциал популяции. Животные восьмого поколения селекции в возрасте 3 года имеют четко выраженные половые признаки. В связи с этим нами был проведен опыт по нересту трехгодовалых самок F_3 .

Для опыта была выбрана группа самок средней массой 2492,11 г, по признакам экстерьера соответствующая классу элита и первый. При этом средняя длина самки составляла 43,24 см. Коэффициент вариации по всем показателям был меньше 10% (табл.13).

Таблица 13

Экстерьерные показатели трехгодовалых самок F_8

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2492,11±33,37	43,24±0,26	15,46±0,15	6,71±0,11	37,12±0,26
σ	230,32	1,58	0,91	0,69	1,63
C_v	9,24	3,66	5,89	10,34	4,38

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Индексы телосложения также соответствовали требованиям классов элита и первый (табл. 14).

Таблица 14

Телосложение трехгодовалых самок F₈

Показатель	Индекс		
	прогонистости	широкоспинности	обхвата тела
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,80±0,03	15,45±0,23	85,90±0,59
σ	0,16	1,39	3,64
Cv	5,62	8,96	4,23

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Плодовитость молодых самок составила 332, 12 тыс. икринок на самку, что в пределах нормативных значений для породы алтайский зеркальный карп. Коэффициент вариации самок по этому признаку достаточно высок и составляет 29,04% (табл. 15). ОРП составила около 133, 14 тыс. шт. икринок на 1 кг массы самки (Cv – 27,35).

Таблица 15

Плодовитость трехгодовалых самок F₈

Показатель	РП, тыс. икринок на самку	ОРП, тыс. икринок на 1 кг массы самки
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	332,12±15,65	133,14±5,91
σ	96,45	36,42
Cv	29,04	27,35

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Рассматривая изменения ряда признаков произошедших у популяции алтайского зеркального карпа в процессе микроэволюции, можно сказать, что у рыб седьмого поколения изменилась форма тела. Рыбы современных поколений стали более высокотелыми и широкими (уменьшился индекс прогонистости и увеличился индекс широкоспинности). При примерно одинаковой

длине они отличаются по массе на 950 г. Следовательно, в процессе селекции улучшились экстерьерные качества рыб.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что в результате примененных методов селекции, в процессе породообразования у рыб трех полных лет произошли следующие изменения:

- по показателю масса тела трехгодовики F_7 превышают рыб F_3 на 59,4%, а рыб F_1 на 87,93, достигая массы 2255,19 г. При этом происходит снижение величины коэффициента вариации с 27,12 в первом поколении до – 18,70% в седьмом;

- трехгодовики седьмого поколения селекции значительно превышают своих сверстников первого и третьего поколения по высоте и толщине тела – на 20,87 ($F_1 \rightarrow F_7$) и 27,07 ($F_3 \rightarrow F_7$) ($P \geq 0,999$); на 53,66 ($F_1 \rightarrow F_7$) и 48,62% ($F_3 \rightarrow F_7$) ($P \geq 0,999$) соответственно. За 7 поколений селекционной работы обхват увеличился на 25,8% и составил в седьмом поколении 36,56 см;

- при проведении пробного нереста трехгодовалых самок средней массой 2492,11 г плодовитость составила 332,12 тыс. икринок на самку. ОРП – 133,14 тыс. икринок на 1 кг массы самки. Величина показателей находится в пределах нормативных значений для породы.

3.1.4. Самки

В основе любого породообразования лежит понимание и использование механизмов видообразования – таких как изменчивость, наследственность. Кроме того, создание пород сопровождается репродуктивной изоляцией той или иной группы животных, а следовательно, последующим снижением генетического потенциала группы селекционируемых животных. В связи с этим, одной из важнейших задач при долговременной работе с создаваемыми стадами, является постоянный мониторинг за уровнем фенотипической изменчивости.

В свою очередь, уровень фенотипической изменчивости основных селекционных признаков и степень корреляционной связи между ними, по

мнению ряда авторов (Андрияшева, 1975; Никоро и др., 1968; Слуцкий, Тищенко, 1978б; Катасонов, 1997), является необходимой предпосылкой для определения величины напряженности отбора в создаваемых стадах, а также выявления однородности, стабильности созданных пород и особенностей их идиатипов (Катасонов и др., 1995; Богерук и др., 2001).

По данным ряда авторов, у половозрелых рыб значимость морфологических признаков отступает на второй план (Слуцкий, 1978; Кирпичников, 1987). Более важными становятся признаки, определяющие воспроизводительную способность (плодовитость самок и самцов, качество половых продуктов и др.). Однако при длительной работе со стадом алтайского зеркального карпа, отбирая стадо по массе тела и плодовитости, мы отметили и фенотипическое изменение экстерьерных признаков (Иванова и др., 1997).

Известно, что в племенных стадах карпа повышенная изменчивость характерна для младших возрастных групп (Современные достижения в рыбководстве, отраслевая концепция, 1995), у старших возрастных групп она стабилизируется на одном уровне.

Наши исследования проводились на половозрелых самках разных поколений селекции с классным составом элита и первый. При исследовании микроэволюционных изменений, произошедших в процессе породообразования, в стадах половозрелых рыб в возрасте от 4 до 7 лет, отмечены следующие тенденции (табл.16).

Изучение общей массы тела рыб в среднем по стаду показало, что масса тела самок за семь поколений стала больше на 83,9% ($P > 0,95$), достигнув значения 5538,46 г. Тело самок стало более компактным на фоне 10%-го удлинения тела, в 1,5 раза увеличилась толщина тела, на 30 обхват и на 22% высота тела ($P \geq 0,999$). Изменчивость при этом снизилась для всех показателей в среднем в 2 раза.

С первого по третье поколение у самок произошло возрастание индекса прогонистости на 6,6%. К седьмому поколению ($F_3 - F_7$) значение этого ин-

декса уменьшилось на 15,4%. Общее уменьшение прогонистости к седьмому поколению составило около 10% ($P \geq 0,999$).

Таблица 16

Экстерьерные показатели самок F₁, F₃ и F₇ в целом по стаду

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	Толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3011,37±205,0	49,15±1,46	16,50±0,49	8,11±0,33	38,50±0,97
σ	961,51	6,85	2,28	1,55	4,55
Cv	31,93	13,93	13,81	19,13	11,81
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3313,06±80,57	52,55±0,44	16,56±0,14	10,71±0,09	44,30±0,37
σ	848,90*	4,62	1,45	0,97	3,88
Cv	25,6	8,8	8,8	9,0	8,6
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	5538,46±97,41	54,18±0,40	20,14±0,16	12,29±0,37	50,82±0,37
σ	929,25	3,85	1,50	1,17	3,57
Cv	16,8	7,1	7,5	9,5	7,0

Примечание. * $P > 0,95$, $P \geq 0,999$ для остальных данных таблицы.

Значения индексов широкоспинности и обхвата тела стабильно повышаются от поколения к поколению. Индекс широкоспинности увеличился от F₁ к F₃ на 23,4%, от F₃ к F₇ – на 10,9 и от F₁ к F₇ – на 37,0%, индекс обхвата на 7,5; 11,2 и 19,5% соответственно (табл.17).

Величина коэффициента вариации достоверно изменяется от первого поколения к седьмому, при этом происходит снижение уровня для индекса прогонистости в 1,5, а индекса широкоспинности – в 2,1 раза. По индексу обхвата тела уровень фенотипической изменчивости достоверно не изменился.

Индексы телосложения самок разных поколений
в целом по стаду без учета возраста

Показатель	Коэффициент упитанности	Индексы телосложения		
		прогонистости	широкоспинности	Обхвата тела
F ₁				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,51±0,09	2,99±0,07	16,57±0,56	78,75±1,12
σ	0,42	0,33	2,65	5,28
Cv	16,86	10,91	15,96	6,7
F ₃				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,30±0,05	3,19±0,03	20,47±0,18	84,65±0,71
σ	0,50	0,31	1,85	7,43
Cv	21,8	9,6	9,1	8,8
F ₇				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,49±0,05	2,70±0,02	22,71±0,18	94,09±0,66
σ	0,46	0,19	1,74	6,29
Cv	13,2	7,1	7,7	6,7

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

На основании отмеченных изменений признаков экстерьера самок алтайского зеркального карпа можно сделать вывод об изменении формы тела рыб в сторону карпового телосложения, которое присуще породам и породным группам, используемым в мировой практике. Тело рыб в массе становится более широким и высоким с одновременным увеличением его длины и массы, что говорит о положительном влиянии отбора. Кроме того, стабилизация коэффициента вариации подтверждает однородность стада АЗК по различным признакам экстерьера.

В табл. 18 показаны коэффициенты корреляции для признаков (промеров тела) самок первого, третьего и седьмого поколений селекции.

Коэффициенты корреляции у самок F₁, F₃ и F₇ в целом по стаду
без учета возраста

Показатель телосложения, см	Масса, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
F ₁				
Длина	0,92±0,08			
Высота	0,84±0,12	0,69±0,16		
Толщина	0,75±0,15	0,59±0,18	0,81±0,13	
Обхват	0,94±0,07	0,88±0,10	0,86±0,11	0,82±0,13
F ₃				
Длина	0,50±0,08			
Высота	0,88±0,05	0,42±0,09		
Толщина	0,82±0,05	0,41±0,09	0,81±0,05	
Обхват	0,90±0,04	0,42±0,09	0,89±0,09	0,84±0,08
F ₇				
Длина	0,84±0,06			
Высота	0,60±0,08	0,52±0,09		
Толщина	0,67±0,08	0,61±0,10	0,58±0,09	
Обхват	0,55±0,09	0,57±0,11	0,36±0,10	0,48±0,10

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В первом поколении селекции наибольший уровень достоверной положительной корреляции установлен между массой и обхватом ($r=0,94$), массой и длиной тела ($r=0,92$), обхватом и длиной ($r=0,88$).

В третьем поколении наибольшая корреляция выявлена между массой и обхватом ($r=0,90$), высотой и обхватом ($r=0,89$), массой и высотой ($r=0,88$). У животных седьмого поколения селекции в основном происходит уменьшение степени взаимосвязи между признаками, при этом между массой и длиной значение коэффициента корреляции увеличилось на 68%.

Общеизвестно, что в популяциях рыб существует достоверная положительная связь между сроками наступления половой зрелости массой и длиной тела. Поэтому массовый отбор, направленный на увеличение массы тела, закономерно привел к снижению возраста половой зрелости. Под влиянием отбора высокой интенсивности, проводимого с F₁ по F₇, возраст самок, переводимых в основное стадо в седьмом поколении, снизился с 5 до 4 лет. При этом масса самок F₁ в возрасте 4 года составляла 1841,67 г, а F₃ – 2541,86 и не все они достигали половой зрелости к этому возрасту (табл. 19, прил. 1).

Таблица 19

Экстерьерные показатели четырехгодовалых самок

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1841,67±122,76	39,78±1,32	14,55±0,60	6,93±0,48	33,35±0,98
σ	300,69	3,24	1,48	1,18	2,40
Cv	16,33	8,15	10,16	17,08	7,19
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2541,86±43,80	49,51±0,69	15,38±0,16	9,95±0,10	41,30±0,33
σ	284,12	4,54	0,99	0,65	2,18
Cv	11,3	9,2	6,5	6,6	5,3
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	4452,94±50,09	50,59±0,78	19,06±0,35	11,55±0,15	49,33±0,91
σ	206,51	3,20	1,43	0,64	3,77
Cv	4,6	6,3	7,5	5,5	7,6

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Рыбы седьмого поколения селекции значительно превышают своих сверстников других поколений по массе и в возрасте 4 года достигают массы 4452,9 г. В этом же возрасте они впервые участвуют в нересте. За семь поколений селекции произошло заметное снижение изменчивости по этому признаку: с 16,33% в первом поколении до 4,6 в седьмом, таким образом, общая изменчивость стада по этому признаку снизилась практически в 4 раза.

Одновременно с отбором по массе вели улучшающий отбор по высоте тела, в результате чего произошло увеличение этого показателя. У четырех-

годовалых рыб он увеличился от F₁ к F₇ на 30,99% (P≥0,999), при этом величина коэффициента вариации немного снизилась.

Несмотря на то, что толщина и обхват тела только учитывались при селекции, их значения возросли к третьему поколению соответственно на 44,23 и 23,56% и от третьего поколения к седьмому на 16,01 и 19,70% (табл.19). Наибольшее уменьшение коэффициента вариации произошло по показателю масса тела – 16,33 до 4,6 (P≥0,999) и толщина тела – с 17,08 до 5,5%. Для остальных показателей фенотипа изменение этого коэффициента незначительно.

Изучение относительных показателей телосложения показало, что у четырехгодовалых самок за семь селекционных поколений произошло увеличение значения индекса широкоспинности на 30%. Прогонистость тела в процессе селекции изменяется криволинейно, сначала происходит её возрастание на 18,24% (F₁–F₃), а затем к седьмому поколению снижение на 21,34%(F₃–F₇). Индекс обхвата увеличился за годы селекции на 18,1% (P≥0,999) (табл. 20).

Таблица 20

Индексы телосложения четырехгодовалых самок F₁, F₃ и F₇

Показатель	Индексы		
	прогонистости	широкоspинности	обхвата тела
F ₁			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,74±0,006	17,48±1,22	83,94±1,42
σ	0,16	2,99	3,49
Cv	5,70	17,12	4,16
F ₃			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,24±0,05	20,24±0,29	83,77±1,17
σ	0,32	1,92	7,67
Cv	10,0	9,5	9,2
F ₇			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,67±0,06	22,92±0,49	97,86±2,26
σ	0,24	2,01	9,32
Cv	9,0	8,8	9,5

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Изучение связей морфологических признаков показало, что в первом поколении селекции уровень корреляции между большинством признаков был высокий, например, в парах «масса – высота» и «обхват – высота» ($r=0,93$), в паре «высот – длина» и «обхват – длина» ($r=0,87$) (табл.21).

В третьем поколении селекции происходит снижение уровней взаимосвязи между признаками. Так, наиболее высокая связь была отмечена между высотой и толщиной ($r=0,74$), толщиной и обхватом ($r=0,72$); высотой и обхватом ($r=0,70$); массой и обхватом ($r=0,68$).

В седьмом поколении селекции снижение уровней взаимосвязи продолжается, наиболее высокая взаимосвязь отмечается между длиной и массой ($r=0,63$) и высотой и массой ($r=0,41$).

Таблица 21

Коэффициенты корреляции между признаками у самок четырехгодовиков

Показатель телосложения, см	Масса, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
F_1				
Длина	$0,80 \pm 0,30^{***}$			
Высота	$0,93 \pm 0,19^{***}$	$0,87 \pm 0,26^{***}$		
Толщина	$0,52 \pm 0,43^{***}$	$0,24 \pm 0,49^{***}$	$0,58 \pm 0,41^{***}$	
Обхват	$0,86 \pm 0,25^{***}$	$0,87 \pm 0,25^{***}$	$0,93 \pm 0,18^{***}$	$0,67 \pm 0,37^{***}$
F_3				
Длина	$0,36 \pm 0,14^*$			
Высота	$0,64 \pm 0,12^{***}$	$0,25 \pm 0,15^{***}$		
Толщина	$0,50 \pm 0,13^{***}$	$0,18 \pm 0,15^{***}$	$0,74 \pm 0,10^{***}$	
Обхват	$0,68 \pm 0,11^{***}$	$0,16 \pm 0,15^{***}$	$0,70 \pm 0,11^{***}$	$0,72 \pm 0,11^{***}$
F_7				
Длина	$0,63 \pm 0,12^{**}$			
Высота	$0,41 \pm 0,14^*$	$0,39 \pm 0,14^*$		
Толщина	$0,39 \pm 0,14^*$	$0,02 \pm 0,15^{***}$	$0,24 \pm 0,15^*$	
Обхват	$0,52 \pm 0,13^{**}$	$0,63 \pm 0,12^{**}$	$0,55 \pm 0,13^{**}$	$0,18 \pm 0,15^{***}$

Примечание. * $P \geq 0,95$, ** $P \geq 0,99$, *** $P \geq 0,999$.

Пятигодовалые самки третьего поколения превосходили разновозрастных самок первого поколения по массе тела на 25,9%, по обхвату – на 16,73,

по толщине – на 39,11%. Кроме того, произошло снижение уровня изменчивости для массы тела с 13,42 до 8,80 и с 18,86 до 4,41% для высоты тела.

Особи седьмого поколения в возрасте 5 полных лет превосходили своих сверстников третьего поколения селекции по массе тела на 33,89 ($P \geq 0,999$), по высоте – на 11,68% (табл.22). Коэффициент вариации заметно снизился – по массе тела в 2,78 раза. По высоте тела изменения незначительны и остаются на уровне 3,8-4,0%.

Таблица 22

Экстерьерные показатели пятигодовалых самок F₁, F₃ и F₇

Показатель	Масса тела, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2927,8±131,0	50,1±0,9	16,3±0,5	8,07±0,5	38,62±0,9
σ	392,99	2,66	1,51	1,52	2,77
Cv	13,4	5,3	9,3	18,9	7,2
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3688,7±33,0	50,6±0,2	17,7±0,1	11,3±0,1	45,1±0,3
σ	324,64	1,92	0,71	0,50	2,23
Cv	8,8	3,8	4,0	4,4	4,9
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	4927,2±46,9	51,8±0,4	19,8±0,2	11,8±0,2	49,2±0,5
σ	155,51	1,17	0,75	0,56	1,72
Cv	3,2	2,3	3,8	4,7	3,5

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Уровень наследуемости (h^2) массы и длины тела составляет 0,2 и 0,16 соответственно, что согласуется с данными других авторов. Так, по данным Ю.П. Алтухова и др. (1972) уровень реализованной наследуемости для производителей карпа составляет 0,2-0,3, а по данным В.С.Кирпичникова (1987)

в большинстве опытов с использованием разных методик получены показатели наследуемости веса и длины тела рыб, не превышающие 0,3.

Толщина и обхват тела также увеличились на 5,17 ($P \geq 0,99$) и 9,09% ($P \geq 0,999$) соответственно. И только по показателю длины тела значительных изменений не прослеживается (2,41%). Величина коэффициента вариации толщины и обхвата тела практически не изменилась, оставшись на уровне 4%.

В процессе породобразования наибольшие изменения отмечены по массе самок, она возросла на 68,69% ($P \geq 0,999$), уровень изменчивости при этом упал в 4,81 раза. Так же заметно увеличилась толщина тела – на 43,30% (при снижении C_v в 3,91 раза), обхват – на 25,95% ($P \geq 0,999$).

Наименее всего за 20 лет селекции изменился признак длина тела, его изменения лежат в пределах ошибки, составляя от F_1 к F_3 – 0,93, от F_3 к F_7 – 3,1 и от F_1 к F_7 – 4,06%.

По данным ряда авторов, разнообразие самок по длине тела в стадах, сформированных в рыбоводных хозяйствах, сравнительно невелико. У самок ропшинского карпа, прошедших 5-6 поколений отбора, коэффициент вариации по признаку длина тела равнялся 5,3-6,0% (Слуцкий и др., 1976). Невысок уровень изменчивости этого признака и у других карповых рыб. Например, у неселекционированного стада самок белого амура в возрасте 5-7 лет коэффициент вариации был в среднем 3,4% (Слуцкий, 1971). У лососевых и сиговых рыб фенотипическое разнообразие по длине тела также невелико. У самок радужной форели в 2-4-летнем возрасте оно составляет 9-10% (Савостьянова, Слуцкий, 1974), у пеляди - около 5,4 (Андряшева, 1976, 1978).

В популяции алтайского зеркального карпа значение коэффициента вариации длины тела также невысоко и составило для разных поколений от 2,3 до 5,3%.

Ряд изменений отмечен и по относительным показателям телосложения. Наиболее сильно увеличилась величина индекса широкоспинности. К третьему селекционному поколению она достигла 22,22%, что на 37,89% превышает показатели первого поколения. После этого значение показателя стабили-

лизировалось и остается на том же уровне. Уровень вариации снизился от F₁ к F₃ в 4,32 раза (табл. 23).

По индексу обхвата тела самки-пятигодовики седьмого поколения селекции превышают своих ровесниц первого поколения на 21,04 (P≥0,999), третьего поколения – на 4,66% (P≥0,99). При этом уровень изменчивости изменяется незначительно.

Индекс прогонистости уменьшился от F₁ к F₃ на 7,69, от F₃ к F₇ – на 7,64 и от F₁ к F₇ – на 14,74%. Величина коэффициента вариации при этом упала в 2 раза.

В целом такие изменения говорят о развитии признаков положительно коррелирующих с плодовитостью и уклонении в желательный, карповый тип телосложения.

Таблица 23

Индексы телосложения пятигодовалых самок F₁, F₃ и F₇

Показатель	Коэффициент упитанности	Индексы		
		прогонистости	широкоспинности	обхвата
F ₁				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,34±0,12	3,12±0,11	16,12±0,98	77,12±1,68
σ	0,35	0,32	2,95	5,03
Cv	14,95	10,30	18,32	6,52
F ₃				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,85±0,02	2,87±0,01	22,22±0,10	89,17±0,46
σ	0,25	0,13	0,94	4,56
Cv	8,6	4,4	4,3	5,1
F ₇				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,54±0,07	2,65±0,03	22,22±0,29	94,92±0,89
σ	0,24	0,15	1,10	2,94
Cv	6,7	5,6	4,8	3,1

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

У пятигодовиков первого поколения селекции наибольший уровень взаимосвязи был между массой и толщиной тела, массой и обхватом тела, в процессе селекции величина коэффициента корреляции в этих парах снизилась с высокой ($r=0,86$ и $r=0,98$ для F_1) до средней ($r=0,48$ и $r=0,58$ для F_3).

У пятигодовиков F_3 и F_7 уровень взаимосвязи признаков между массой и обхватом, массой и толщиной, длиной и толщиной, толщиной и обхватом изменился незначительно (табл. 24). Наиболее заметно снизился уровень корреляции между массой и высотой тела – на 77%. Средним остался уровень взаимосвязи толщины и длины ($r=0,46$ в F_3 и $r=0,40$ в F_7); длины и обхвата ($r=0,34$ и $r=0,41$ соответственно).

Таблица 24

Коэффициенты корреляции между промерами тела у
пятигодовалых самок

Показатели телосложения, см	Масса, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
F_1				
Длина	0,47±0,33			
Высота	0,70±0,27	0,02±0,38		
Толщина	0,86±0,19	0,24±0,37	0,73±0,26	
Обхват	0,98±0,08	0,49±0,33	0,69±0,28	0,81±0,22
F_3				
Длина	0,67±0,08			
Высота	0,64±0,08	0,37±0,10		
Толщина	0,48±0,09	0,46±0,09	0,35±0,10	
Обхват	0,58±0,08	0,34±0,10	0,52±0,09	0,46±0,09
F_7				
Длина	0,55±0,12			
Высота	0,36±0,14	0,18±0,14		
Толщина	0,54±0,12	0,40±0,13	0,20±0,14	
Обхват	0,51±0,13	0,41±0,13	0,39±0,13	0,47±0,13

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

При построении полигона распределения массы тела пятигодовалых самок третьего поколения четко выражена двугорбность (рис.12), что позволяет предположить, недостаточную консолидированность стада рыб F_3 по массе тела. В стаде сформировалось три группы с массой 3200 – 4000, 4000 – 4440 и 4400 – 4600 г. Эта картина подтверждается сильной растянутостью положительной ветви теоретической кривой. Асимметричность кривой равна +0,61. При отборе, направленном на повышение скорости роста для воспроизводства оставляли рыб из группы 400-4600 г (Пищенко, 1997). Та же стратегия сохранялась и в последующих поколениях.

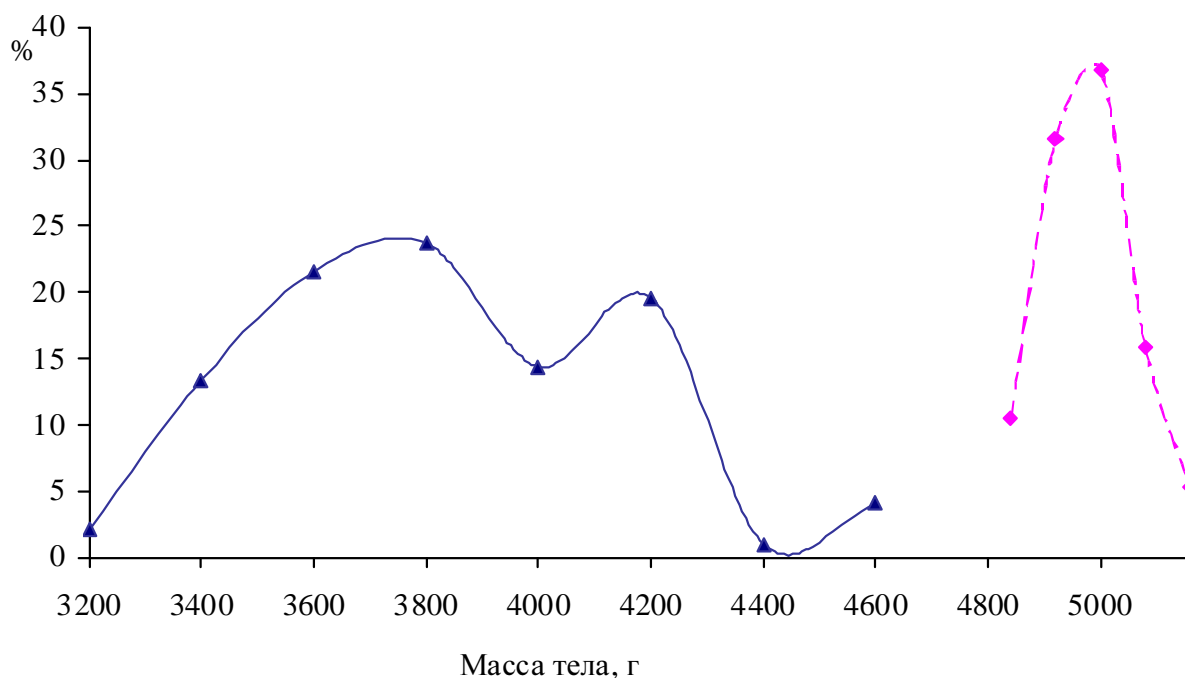


Рис.12. Полигон распределения пятигодовалых самок F_3 и F_7 по массе тела:

—▲— F_3 -◆- F_7

В результате к седьмому поколению селекции масса рыб в пятигодовалом возрасте возросла и колебалась от 4800 до 5200 г и в среднем составила 4927,2 г. Одновременно с повышением массы тела произошло снижение коэффициента вариации до 2,79%.

Это подтверждается изучением полигона распределения седьмого поколения самок по массе тела ($\chi^2=3$, $\chi^2_{st}=\{7,8-11,3-16,3\}$). Полигон имеет высокую концентрацию частот в модальном и прилегающих к нему классах

(84,2%). Ветви кривой сближены. Вторая вершина исчезла. Коэффициент симметричности кривой равен +0,56. Стадо стало более консолидированным по массе и произошло смещение модального класса кривой относительно третьего поколения на 4 класса вправо.

При изучении полигонов распределения массы тела наблюдается нарушение симметричности кривых, растянутость правой ветви и укорочение левой. Но при этом имеет место повышенная концентрация вариантов в модальном и прилежащих к нему классах. С.С.Шварц и др. (1961), Е.С. Слущкий (1979) считают, что если при исследовании популяции наблюдается ее стабильность, поддерживаемая отбором, то разнообразие отдельных признаков в ней должно подчиняться закону нормального распределения. Если же отбор стремится изменить существующую среднюю норму, то кривые, характеризующие изменчивость признаков, не будут симметричными. При улучшающем действии отбора нарушения в симметрии кривых могут не наблюдаться, но имеет место повышенная концентрация вариантов в модальном и прилежащих к нему классах (Яблоков, Юсуфов, 1976). Это подтверждает действие отбора, направленного на сохранение высокой массы тела в приобской популяции алтайского зеркального карпа.

Различия пятигодовалых самок по длине тела между третьим и седьмым поколением составили 2,4%. Коэффициенты вариации были низкими.

У рыб третьего поколения селекции при изучении полигона распределения длины тела была заметна двувершинность, так же как и на полигоне распределения массы тела (рис.13).

Коэффициент асимметрии кривой равен +0,09. Это подтверждает формирование группы быстрорастущих рыб. Концентрация рыб в модальном и околomodальных классах составила 46,4%.

В стаде рыб седьмого поколения селекции полигон распределения по признаку длина тела одновершинны. Кривая сильнее растянута по оси ординат в сравнении с кривой для третьего поколения селекции. Концентрация особей в модальном и прилегающих к нему классах достаточно высока –

75,4%. Коэффициент асимметрии равен +0,55. Такое распределение характерно для стада, в котором идет отбор, и подтверждает эффективность отбора, проводимого в стаде алтайского зеркального карпа в течение ряда поколений, направленного на увеличение масса тела.

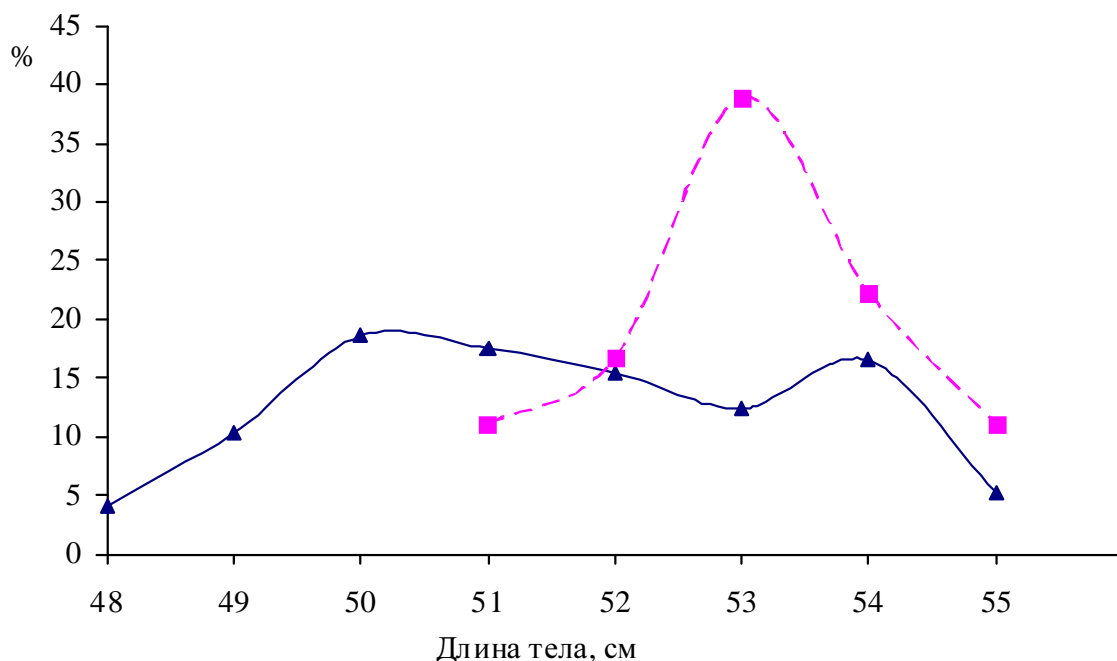


Рис.13. Полигон распределения пятигодовалых самок F₃ и F₇ по длине тела:

—▲— F₃ -■- F₇

Вариабельность самок по индексу прогонистости в третьем поколении селекции в целом по стаду без учета возраста была слабой – 9,6%. Кроме того, за 35 лет отбора произошло снижение значения индекса прогонистости в 0,15 раза ($P \geq 0,999$), что указывает на увеличение компактности тела.

На рис. 14 показан динамический ряд величины индекса прогонистости за семь поколений селекции с F₁ по F₇. Данные взяты за нечетные поколения, начиная с первого. Закономерность изменения величины индекса четко просматривается при построении линии тренда, которая описывается уравнением регрессии вида $y = -0,126x + 3,35$. Отрицательный коэффициент -0,13 перед x указывает на снижение величины индекса. Величина достоверности аппроксимации кривой (R^2) достаточно велика и равна 0,53.

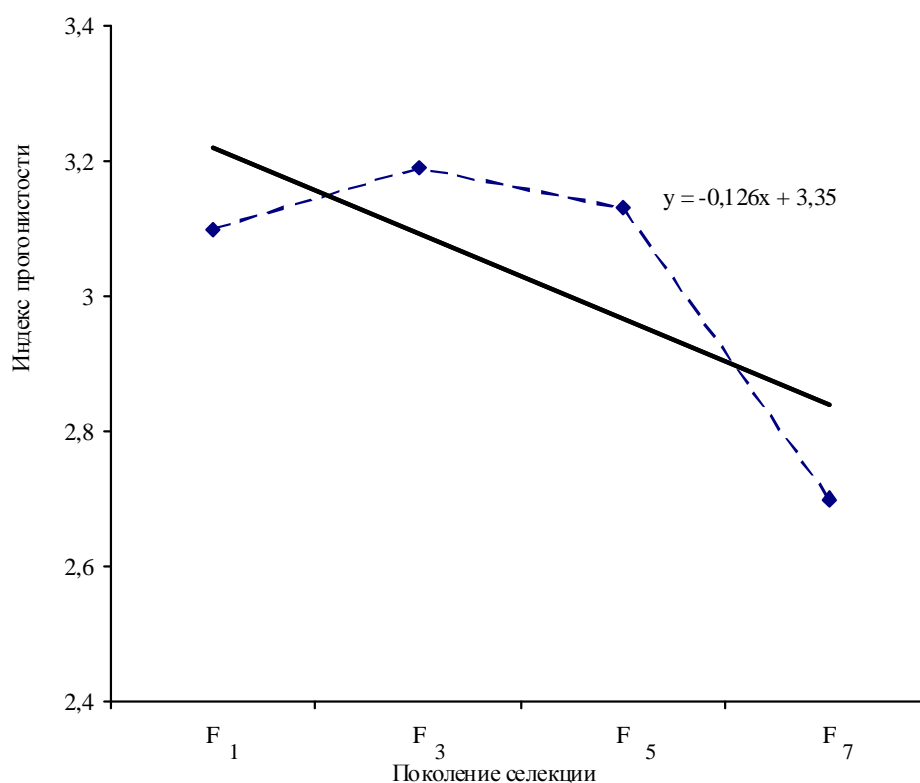


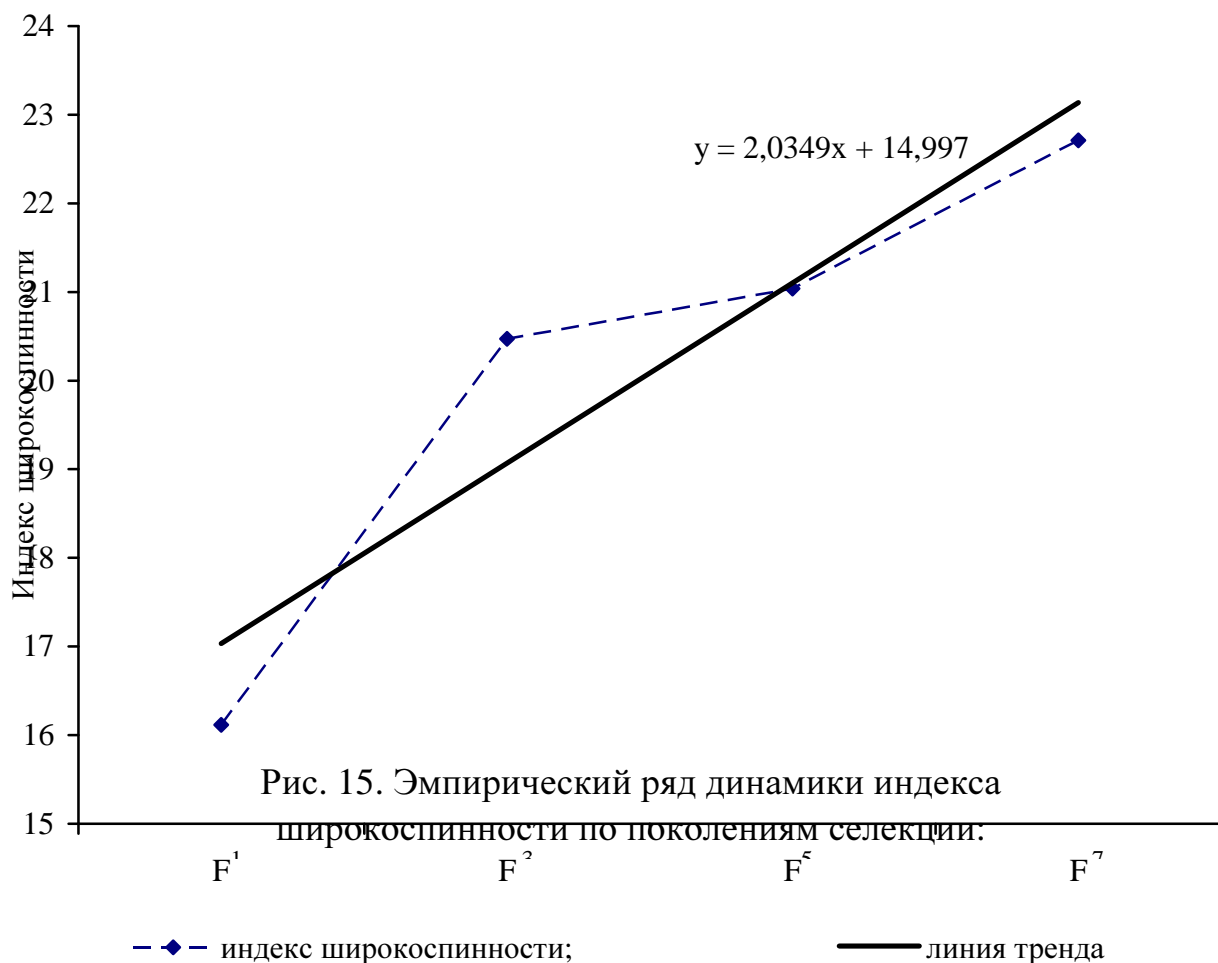
Рис. 14. Эмпирический ряд динамики индекса прогонистости по поколениям селекции:

—◆— индекс прогонистости — Линия тренда

У самок-пятигодовиков также произошло снижение величины индекса прогонистости на 9,49% ($B \geq 0,999$). Изучение динамических рядов выявило те же закономерности, что и для самок в целом по стаду.

Коэффициент широкоспинности у самок в среднем по стаду за семь поколений селекции ($F_1 \rightarrow F_7$) увеличился на 21,04% ($B \geq 0,999$).

Динамический ряд индекса широкоспинности за пять поколений селекции показан на рис. 15. Линия тренда указывает на возрастание этого индекса за время селекционной работы со стадом. Линия тренда описывается уравнением $y = 2,0349x + 14,997$. Величина коэффициента перед логарифмом указывает на возрастание величины индекса широкоспинности. Достоверность аппроксимации кривой равна 0,96.



По индексу обхвата тела самки седьмого поколения селекции превышают показатели третьего поколения на 4,66, первого поколения – на 21,04% ($P \geq 0,999$).

Линия тренда для динамического ряда индекса обхвата тела, показанного на рис. 16, описывается уравнением $y = 5,86x + 72,386$. По коэффициенту 12,8 мы можем судить о значительном возрастании величины индекса толщины у самок за прошедшие семь поколений селекции. Достоверность аппроксимации кривой равна 0,98.

По индексу обхвата тела самки пятигодовики первого и седьмого поколений селекции отличаются на 21,04% ($P \geq 0,999$). Фенотипическая изменчивость этого признака составляла у F₁ – 6,52, F₃ – 5,1, а в F₇ – 6,62%.

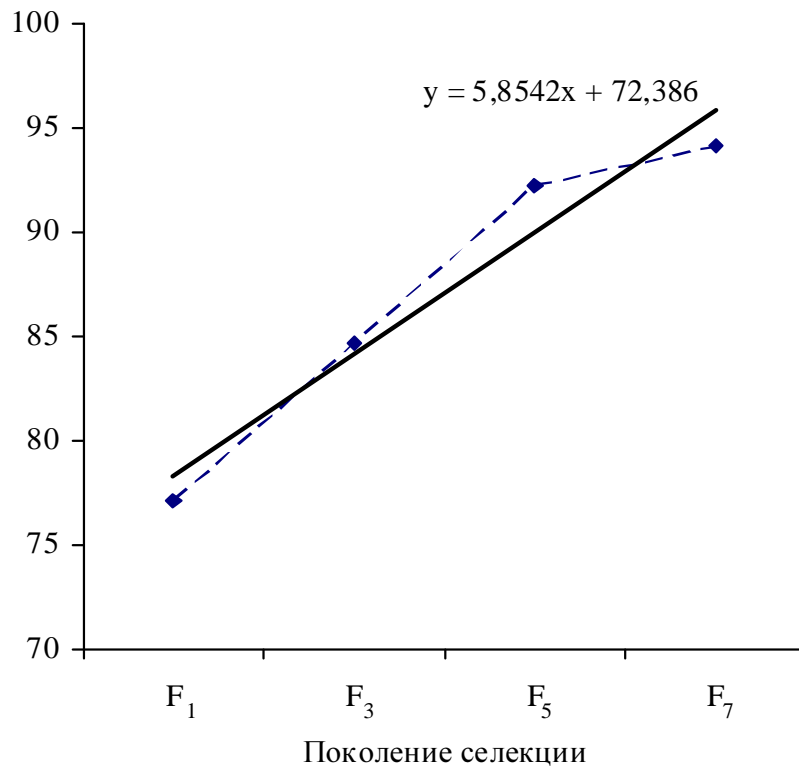


Рис. 16. Эмпирический ряд динамики индекса обхвата тела по поколениям:

—◆— индекс обхвата тела; — линия тренда

Рассматривая в целом вариационные кривые по всем показателям для половозрелых самок за ряд поколений селекции, можно отметить следующие закономерности. Все вариационные кривые седьмого поколения более растянуты по оси U и имеют высокую концентрацию особей в модальном и околомодальных классах. Для вариационных кривых третьего поколения селекции характерна двувершинность. В то же время вариационные кривые седьмого поколения селекции имеют лишь незначительное возрастание численности в конце правой части кривой. Характер кривых для седьмого поколения характерен для стада, в котором усиливается действие улучшающего отбора.

В то же время при анализе эмпирических рядов динамики можно заметить, что для всех признаков, по которым идет селекция, происходит снижение скорости селекции.

В третьем поколении пятигодовалые самки вступали в репродуктивный возраст. Их масса составляла 3688,7 г. Коэффициент вариации признака масса тела был равен 8,8%.

За время селекционной работы значительно возросла масса тела самок в среднем по стаду – на 67,17%, и масса самок пятигодовиков – на 33,58%. Это привело к более раннему созреванию и ускорило смену поколений. При этом значительно снизилось время содержания рыбы в ремонтных прудах и рыночная стоимость личинки.

При построении экстерьерного профиля самок седьмого поколения четко видны отличия от сверстников первого поколения (рис. 17). Рыбы седьмого поколения имеют большие высоту, толщину, обхват.

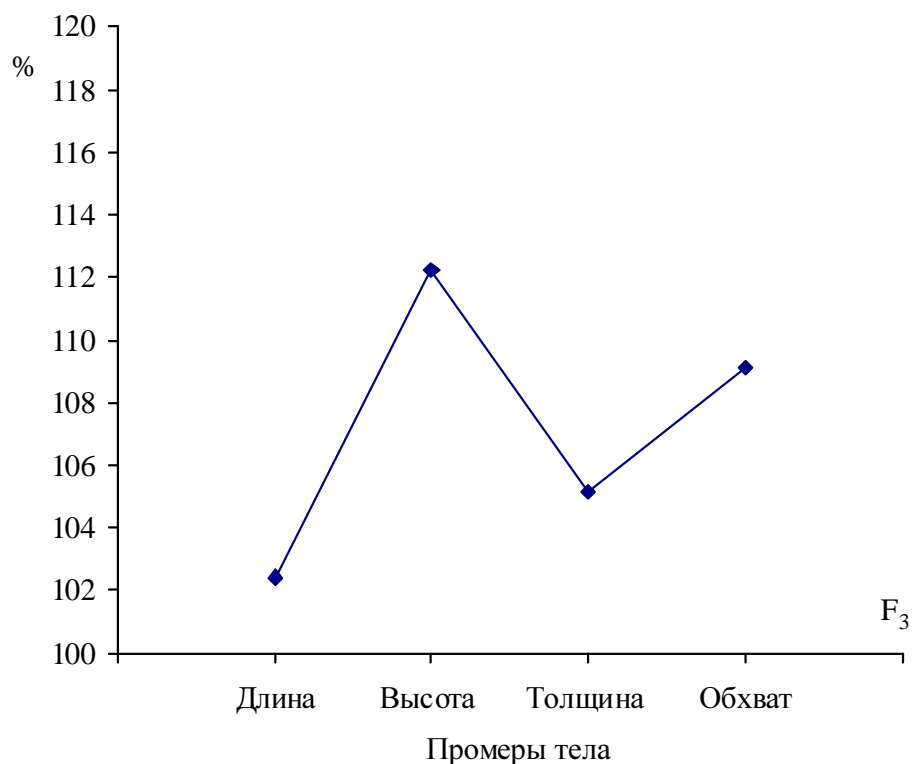


Рис. 17. Экстерьерный профиль самок пятигодовиков алтайского зеркального карпа F₇

Таким образом, рассмотрев динамику основных морфологических признаков алтайского зеркального карпа имеющих взаимосвязь с продуктивностью можно сделать вывод о том, что под действием направленного отбора действующего в популяции на протяжении ряда поколений, на фоне заметно-

го повышения массы тела, относительно уменьшилась длина тела, увеличились обхват, высота и толщина. Тело алтайского зеркального карпа за семь поколений селекции стало компактнее, улучшился экстерьер.

Изменчивость и взаимосвязь морфобиологических признаков у самок алтайского зеркального карпа F₈. Исследования были проведены на половозрелых разновозрастных самках АЗК восьмого поколения селекции, без учета класса. При этом уровень изменчивости массы рыбы колебался от 5,12 до 7,76% и был ниже, чем у карпов других пород (табл.25). Отмеченное снижение вариабельности от самок 4 годов к самкам 6 годов (td- 2,0, P – 0,99) указывает на высокую степень однородности стада самок по массе рыбы. Это подтверждается и симметричной вариационной кривой (рис.18) с широким размахом ветвей и сдвигом вправо.

Таблица 25

Изменчивость морфологических признаков у самок

Возраст	Масса рыбы, г		Длина тела, см		Наибольшие, см					
					высота тела		толщина тела		обхват тела	
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv
4	3339,7± 36,9	7,76	50,1± 5,8	5,8	16,6± 0,2	7,9	10,3± 0,2	11,1	44,72± 0,75	10,2
5	4447,8± 28,3	5,12	52,9± 0,3	3,8	17,48± 0,11	5,3	10,5± 0,11	8,6	47,5± 0,4	7,1
6	5216,0± 55,5	5,9	55,89± 0,39	3,8	17,92± 0,15	4,6	10,8± 0,2	8,12	49,2± 0,5	5,1

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

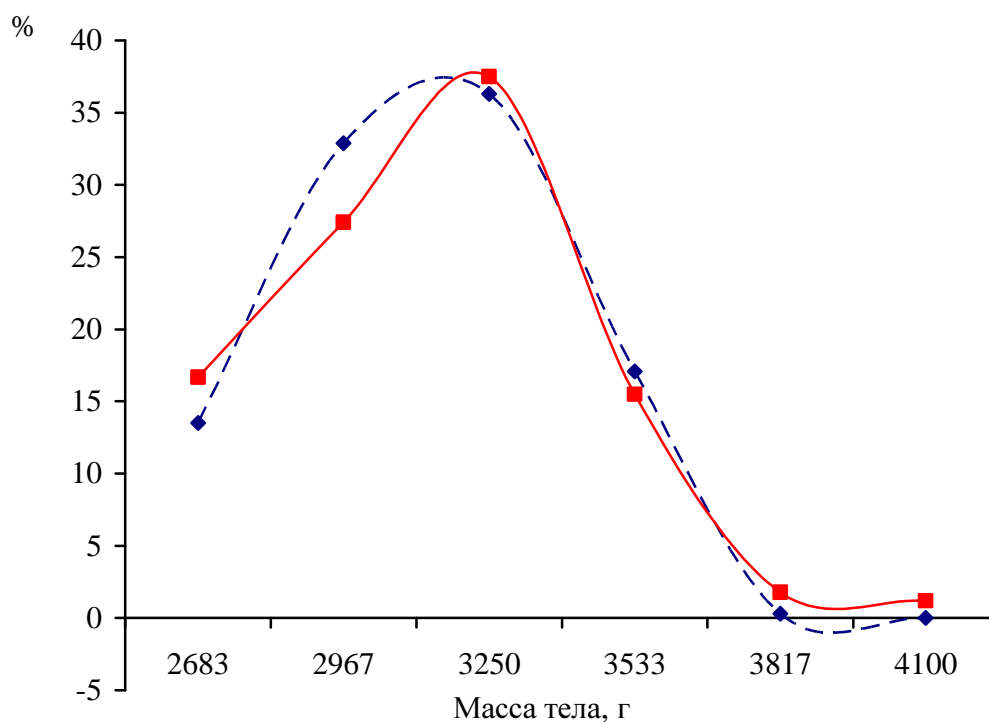


Рис. 18. Полигон распределения самок 4 полных лет по массе тела

— ◆ — теоретическая; — ■ — эмпирическая

Пониженный коэффициент вариации массы тела самок обусловлен не только генетическими особенностями породы алтайский зеркальный карп в сравнении с другими породами карпа, но и высокой напряженностью отбора при селекции, проводимой ежегодно в каждой возрастной группе (Иванова и др., 1999). Следует отметить, что восьмое поколение алтайского зеркального карпа, в связи с экономическим кризисом в нашей стране, выращивается с нарушениями технологических нормативов содержания рыб.

Кормление рыб осуществляется дробленным фуражным зерном, это часто приводит к снижению скорости роста всех возрастных групп, но не отражается на характере распределения по массе рыбы и другим учитываемым при селекции признакам.

Разнообразие самок алтайского зеркального карпа по длине тела с возрастом снижается в 1,5 раза. У впервые нерестующих самок с длиной тела в

среднем 50 см коэффициент вариации равен 5,8%, что близко к его величине у ропшинских карпов и других пород. У повторно нерестующих рыб его значение снижается до 3,8%, что ниже нормативной величины для карпов других пород. Характер распределения самок по абсолютной длине тела в вариационных кривых соответствует нормальному закону (рис.19). Имеет место высокая концентрация особей в классах, прилегающих к модальному. Некоторое изменение правой части кривых указывает на наличие небольшой группы быстрорастущих особей. Это было характерно для половозрелых самок прошлых поколений селекции (Пищенко, 1999).

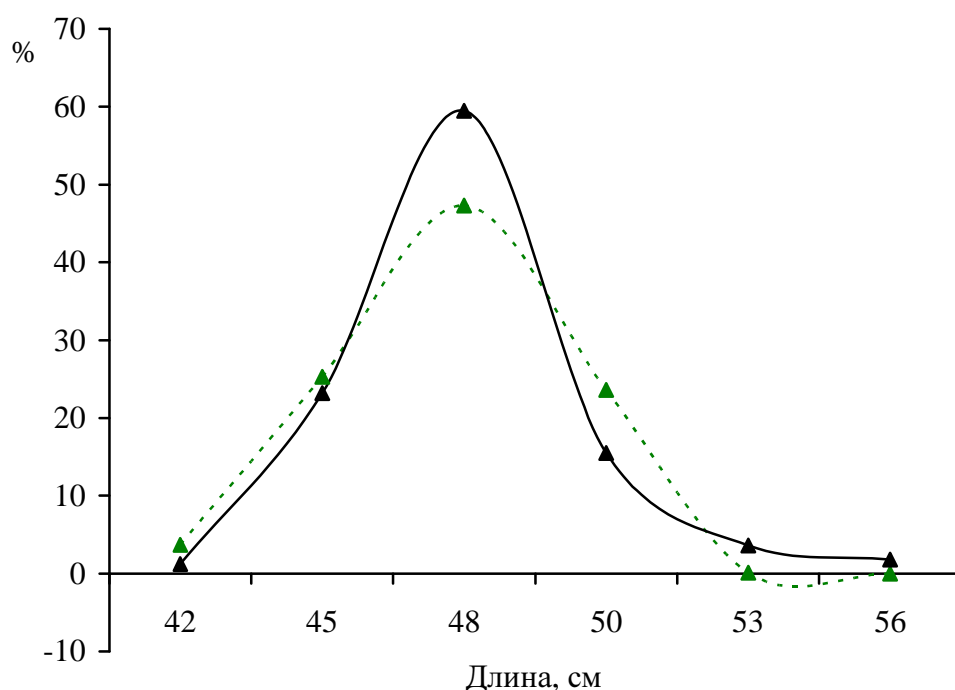


Рис.19 . Полигон распределения самок 4 полных лет по длине тела

---▲--- теоретическая; —▲— эмпирическая

Для изменчивости самок по линейным признакам – наибольшие высота, толщина и обхват тела – характерно снижение коэффициента вариации соответственно возрасту с 7,9 до 4,62; с 11,05 до 8,12 и с 10,2 до 5,12%. С возрастом однородность рыб по линейным признакам повышается. Их величины близки к технологическим нормативам породы алтайский зеркальный карп.

Изменчивость индексов телосложения (табл.26) самая высокая у самок четырех годовиков, она превышает норматив, характеризующий однородность стада по широкоспинности, обхвату (сбитости), коэффициенту упитанности. По прогонистости коэффициент вариации в среднем равен 8,53%, что соответствует нормативам породы и требованиям стандарта идеатипа для карпа (Богерук, Илясов, Маслова, 1997). Вариабельность у 5-6-ти годовиков соответствует нормативным величинам по широкоспинности, обхвату (сбитости) и коэффициенту упитанности. Таким образом, стадо самок АЗК F₈ по линейным признакам однородно.

Таблица 26

Изменчивость рыбоводных индексов у самок алтайского зеркального карпа

Возраст, лет	Индексы						Коэффициент упитанности	
	прогонистости		широкоспинности		сбитости			
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv
4	3,03± 0,03	8,53	20,59± 0,33	12,5	89,6± 1,5	13,6	3,03± 0,07	18,42
5	3,04± 0,03	6,73	19,92± 0,24	0,74	89,84± 0,78	7,0	3,03± 0,05	12,16
6	3,12± 0,03	4,76	19,25± 0,30	8,61	88,97± 1,02	6,1	2,95± 0,07	12,95

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Средние величины индексов отвечают величинам целевого стандарта породы и по широкоспинности – 20, и по обхвату (сбитости) – 89. Для самок алтайского зеркального карпа характерна компактная форма тела (с хорошей развитостью обхвата и высоты тела). По сравнению с другими породами карпа алтайский зеркальный имеет больший индекс обхвата тела, так для парского карпа этот показатель равен 89 (Боброва, 1998), для среднерусского 84,1% (Боброва, Демкина, 1993).

При заводском воспроизводстве коэффициент фенотипической изменчивости по плодовитости у самок 4-х годовиков находится в пределах 32%, что выше нормативных величин почти в 2 раза, у самок 5-6 лет разнообразие признака также велико и колеблется у разных возрастов от 25,89 до 29,58% (табл. 27).

Таблица 27

Плодовитость самок в возрасте 4-6 полных лет
при заводском воспроизводстве

Возраст самок, лет	Рабочая плодовитость, тыс. икринок на самку			Относительная рабочая плодовитость, тыс. икринок/1 кг массы самки		
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	Cv
4	492,78±19,35	146,8	31,7	132,04±5,31	42,5	32,3
5	659,40±22,59	182,11	27,62	148,38±5,09	41,01	27,64
6	661,70±24,4	195,5	29,57	129,31±4,2	33,30	25,89

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

По рабочей плодовитости отмечено возрастание её средней величины с возрастом самок на 33,8% (166,6 икринок) при $t_d 3,27$ и $P \geq 0,09$. В величине плодовитости самок в возрасте 5 и 6 полных лет различий по ИАРП не обнаружено.

Относительная рабочая плодовитость (ОРП) от самок 4 лет к самкам 5 лет возрастает на 12,1% ($P \geq 0,999$). У самок 6 годов в сравнении с особями в возрасте 5 годов ОРП ниже на 14,7%.

При невысоких различиях плодовитости самок разных возрастных групп выявлен высокий уровень фенотипической изменчивости. Коэффициент вариации по индивидуальной абсолютной рабочей плодовитости (ИАРП) разновозрастных самок колеблется от 27,6 до 31,7, по относительной рабочей плодовитости – от 25,89 до 32,2%. Это выше нормативного показателя для других пород карпа разводимых в иных экологических условиях, и указывает

на необходимость повышения напряженности отбора по плодовитости с учетом признаков экстерьера, положительно коррелирующих с нею.

У самок племенного стада, участвовавших в заводском воспроизводстве, выявлен разнородный уровень связи общей массы рыбы (Q) и ряда морфологических и рыбоводных признаков.

Высокий уровень положительной корреляции установлен между массой тела и шестью другими морфологическими признаками: абсолютной длиной рыбы, длиной тела, наибольшим обхватом, высотой хвостового стебля ($r=0,8$), а также с наибольшей высотой тела ($r=0,74$). Слабая степень взаимосвязи массы тела с коэффициентом упитанности ($r=0,2$) и очень слабая с индексами широкоспинности и обхвата ($r=0,1$ и $0,005$ соответственно) (табл.28).

Длина тела (l) имеет положительную среднюю степень связи с размерными признаками – наибольшей высотой тела, толщиной и обхватом, высотой хвостового стебля ($r=0,45-0,65$). Отрицательная степень связи выявлена с индексами телосложения высокоспинностью, широкоспинностью, сбитостью равная $-0,45$, $-0,31$ и $-0,48$ соответственно.

У самок племенного стада, участвовавших в заводском воспроизводстве, выявлен разнообразный уровень связи общей массы тела (Q) с рядом морфологических и рыбоводных признаков, а также этих пластических признаков, характеризующих идиатип породы между собой.

При положительной корреляции массы тела и учитываемых при селекции признаков экстерьера улучшаются и относительные индексы, такие как прогонистость, высокоспинность и др.

Анализ связей массы тела самок с восьмью размерными и четырьмя рыбоводными признаками позволил установить высокий уровень положительной связи по шести и средний только по двум признакам (см. табл.26). Отрицательная связь отмечена по признакам, характеризующим форму тела самок и позволяющим судить о развитости генеративной системы рыб, а

также о сравнительном анализе развития особей от разных генераций внутри поколения и по поколениям

Таблица 28

Уровень связи массы тела самок и размерных признаков
учитываемых при селекции

Признаки	Степень связи	Положительно коррелирующие признаки
Общая масса тела рыбы, Q	0,05-0,49	Индекс широкоспинности и обхвата
	0,50-0,7	Плодовитость, длина головы, длина хвостового стебля
	0,71-0,93	Абсолютная длина тела, длина тела, наибольшие высота, толщина, обхват, высота хвостового стебля
Длина тела, l	0,05-0,5	Индивидуальная абсолютная и относительная рабочая плодовитость, наибольшие высота, толщина
	0,50-0,7	Наибольший обхват тела
	0,71-0,93	Длина тела и головы
Наибольшая высота тела, H	0,05-0,5	Длина тела и головы, коэффициент упитанности, индекс широкоспинности и обхвата
	0,50-0,7	Плодовитость, наибольшая толщина тела
	0,71-0,93	Общая масса тела рыбы, наибольший обхват тела
Наибольшая толщина тела, B	0,05-0,5	Абсолютная длина тела, длина тела и головы, индексы высокоспинности и обхвата
	0,50-0,7	Плодовитость, общая масса тела рыбы, наибольшие высота и обхват тела
	0,71-0,93	Наибольший обхват тела, коэффициент упитанности, индекс широкоспинности
Наибольший обхват тела, U	0,05-0,5	Коэффициент упитанности, индекс широкоспинности, относительная рабочая плодовитость
	0,50-0,7	Индексы высокоспинности и обхвата, индивидуальная абсолютная рабочая плодовитость, длина тела
	0,71-0,93	Общая масса тела рыбы, наибольшая высота тела
Индивидуальная абсолютная и относительная рабочая плодовитость	0,05-0,5	Длина тела и головы, коэффициент упитанности, индексы высокоспинности и обхвата
	0,50-0,7	Общая масса тела рыбы, наибольшие высота, толщина и обхват

.Изученные размерные признаки самок между собой в основном имеют среднюю корреляционную связь. Низкий уровень корреляции отмечен между линейными признаками: длиной головы и длиной хвостового стебля.

В заключение хотелось бы отметить, что исследованиями выявлена низкая вариабельность признака масса самок ($C_v = 5,94-7,76$) при нормативной величине 20%. По размерным признакам и их индексам, учитываемым при селекции, изменчивость близка к нормативной или немного ниже. Полигоны распределения самок по массе тела симметричны с небольшой асимметрией в правой части. Это указывает на наличие особей с повышенным темпом роста. Таким образом, несмотря на некоторые нарушения биотехнологии выращивания, в стаде сохранена высокая однородность животных по основным селекционным признакам.

Самки алтайского зеркального карпа F_8 имеют повышенный уровень разнообразия плодовитости. Коэффициент вариации по индивидуальной рабочей плодовитости колеблется от 31,7 до 27,12%. Повышенное разнообразие самок племенного стада по показателю плодовитости указывает на необходимость повышения напряженности отбора и подбора рыб для воспроизводства по этому признаку с учетом степени корреляции с признаками экстерьера рыб.

Степень корреляции массы тела с размерными признаками колеблется от высокой до очень низкой. Масса тела и индивидуальная абсолютная рабочая плодовитость имеют среднюю степень связи, а в паре «масса тела - относительная рабочая плодовитость» уровень связи очень высокий ($r=0,85$).

Для идеатипа алтайского зеркального карпа характерна хорошая развитость самок по обхвату и высоте тела.

3.1.5. Самцы

Исследования были проведены на половозрелых самцах различных возрастов с классным составом элита и первый.

Изучение экстерьерных показателей в целом по стаду половозрелых самцов алтайского зеркального карпа показало, что за семь селекционных поколений произошло увеличение массы тела самцов в среднем на 914 г (45,09%) – с 2027,3 г. в первом поколении до 2941,5 г в седьмом (табл. 29).

Экстерьерные показатели самцов F₁, F₃ и F₇ в целом по стаду
без учета возраста

Показатель	Масса, г	Показатель телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2027,3±177,33	42,13±1,58	13,85±0,40	6,56±0,28	32,63±0,99
σ	831,77	7,41	1,87	1,31	4,65
Cv	41,03	17,60	13,52	20,02	14,24
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2425,37±68,90	43,23±0,51	13,28±0,18	8,01±0,14	36,66±0,40
σ	623,893	4,593	1,594	1,307	3,622
Cv	25,72	10,62	12,00	16,33	9,88
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2941,35±68,05	45,18±0,40	15,69±0,14	9,17±0,10	39,40±0,38
σ	925,53	5,43	1,86	1,31	5,15
Cv	31,47	12,01	11,88	14,30	13,07

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

При этом изменчивость по данному этому признаку высокая и находится на уровне от 25,47 (F₃) до 41,0% (F₇). Из остальных экстерьерных признаков наиболее сильные изменения коснулись толщины тела – 39,88% (F₁→F₇), значение Cv снизилось с 20,02 до 14,30%, и обхвата тела – признак увеличился с F₁ по F₇ на 20,74% ($P \geq 0,999$), при этом Cv снизился с 14,24 до 13,07%. Высота тела за семь поколений возросла на 1,84 см (13,3%). Длина тела увеличилась к третьему поколению на 4,5, к седьмому – на 7,23% и составила 45,18 см (см. табл.29).

При рассмотрении индексов телосложения самцов разных поколений АЗК без учета возраста усматриваются следующие изменения. С первого по седьмое поколение происходит незначительное снижение величины индекса прогонистости – на 4,8%, при этом уровень изменчивости для этого показателя остается практически неизменным (снижение на 2%). Изменения же ин-

дексов широкоспинности и обхвата тела, наоборот, достаточно велики. Увеличение индекса широкоспинности к F₃ составило около 18,2, а к F₇ (F₁→F₇) – 29,8% (P≥0,999). Индекс обхвата тела за годы селекции увеличился на 12,01% с промежуточными значениями 8,8 (F₁→F₃) и 3,0% (F₃→F₇), P≥0,999. Уровень изменчивости для всех индексов остался практически на прежнем уровне, и только для индекса широкоспинности произошло снижение в 1,5 раза (табл. 30).

Таблица 30

Индексы телосложения самцов в целом по стаду без учета возраста

Показатель	Индексы		
	прогонистости	широкоspинности	обхвата тела
F ₁			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,04±0,07	15,66±0,44	78,15±1,51
σ	0,31	2,08	7,10
Cv	10,11	12,28	9,09
F ₃			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,27±0,03	18,50±0,26	84,97±0,49
σ	0,256	2,37	4,41
Cv	7,84	12,80	5,18
F ₇			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,89±0,02	20,32±0,13	87,53±0,61
σ	0,27	1,82	8,35
Cv	9,48	8,94	9,54

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

В табл. 31 представлены значения коэффициента корреляции для признаков (промеров тела) самцов разных поколений селекции.

Для всех поколений отмечается тесная взаимосвязь между основными признаками телосложения, так для пар «масса тела – длина» величина коэффициента корреляции составляет 0,92 в F₁, 0,90 в F₃ и 0,89 в F₇; «масса тела и обхват» 0,88, 0,91, 0,66 соответственно. Наименьший уровень взаимосвязи в паре «толщина – высота» для F₁ r=0,71; для F₃ r=0,59. Для F₇ в паре масса тела - обхват r=0,66 и обхват – высота тела r=0,59. Таким образом, величина

коэффициента корреляции между изучаемыми признаками находится на высоком и среднем уровне.

Таблица 31

Коэффициенты корреляции у самцов F₁, F₃ и F₇ в целом по стаду без учета возраста

Показатели телосложения, см	Масса тела, г	Показатели телосложения, см		
		длина	высота	толщина
F ₁				
длина	0,92±0,28*			
высота	0,73±0,48	0,80±0,20		
толщина	0,77±0,45	0,74±0,22	0,71±0,24	
обхват	0,88±0,33	0,89±0,15	0,90±0,15	0,76±0,22
F ₃				
длина	0,90±0,06			
высота	0,76±0,08	0,77±0,08		
толщина	0,74±0,09	0,65±0,10	0,59±0,10	
обхват	0,91±0,05	0,87±0,06	0,77±0,08	0,76±0,08
F ₇				
длина	0,89±0,05			
высота	0,74±0,08	0,73±0,08		
толщина	0,81±0,07	0,78±0,08	0,77±0,08	
обхват	0,66±0,09	0,70±0,09	0,59±0,10	0,64±0,09

Примечание. * P≥0,99, для всех остальных данных таблицы.

У рыб срок половой зрелости тесно связан с достижением определенной массы тела. В популяции алтайского карпа в процессе многолетней селекции на увеличение массы тела произошло закономерное снижение возраста половой зрелости. Так, в первом селекционном поколении для нереста использовались самцы в возрасте четырех лет, и только отдельные трехгодовалые особи достигали 5-6-й стадии половой зрелости. Самцы седьмого-восьмого поколения селекции созревают на год раньше. Например, в возрасте двух полных лет

около 20% стада имеют текущие половые продукты. В возрасте трех полных лет самцы F₈ массово участвуют в нерестовой компании.

В первом поколении селекции средняя масса трехгодовалых самцов составляла 1187,5 г, к третьему поколению она возросла на 43,89, а к седьмому на 69,05% и достигла в среднем 2007,50 г. При этом произошло снижение уровня изменчивости в 2,72 раза ($P \geq 0,999$) (табл.32). По всем остальным экстерьерным признакам так же наблюдается нарастание величин. Наиболее сильно увеличилась толщина тела – на 47,7% ($P \geq 0,999$), при этом величина коэффициента фенотипической вариации уменьшилась в 2 раза.

Таблица 32

Экстерьерные показатели самцов F₁, F₃ и F₇ трех полных лет

Показатель	Масса, г	Показатели телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1187,50±96,6	33,92±1,11	11,65±0,17	5,42±0,15	27,55±0,88
σ	290,01	3,34	0,50	0,45	2,63
Cv	24,42	9,85	4,33	8,23	9,53
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1708,7±102,33	38,61±0,81	12,13±0,31	6,74±0,27	33,26±0,71
σ	490,744	3,905	1,486	1,276	3,401
Cv	28,72	10,11	12,25	18,93	10,22
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2007,50±28,51	39,80±0,43	13,81±0,21	7,98±0,11	35,13±0,34
σ	180,30	2,70	1,35	0,71	2,12
Cv	8,98	6,79	9,79	8,86	6,05

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Изучение относительных селекционных признаков показало (табл. 33), что значение индекса широкоспинности увеличилось от первого к третьему селекционному поколению на 8,13, от F₃ к F₇ – на 15,41, а от F₁ к F₇ – 24,8% ($P \geq 0,999$). Величина обхвата тела незначительно возросла (8,5%, $P \geq 0,99$), а индекса прогонистости значимо не изменилась.

Величина коэффициента вариации находится в пределах 10%, что свидетельствует о высокой консолидированности стада по этим признакам.

Индексы телосложения трехгодовалых самцов F₁, F₃ и F₇

Показатель	Индексы		
	прогонистости	широкоспинности	обхвата тела
F ₁			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,91±0,08	16,10±0,67	81,58±2,86
σ	0,23	2,00	8,59
Cv	7,86	12,43	10,53
F ₃			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,19±0,04	17,42±0,52	86,25±0,91
σ	0,18	2,51	4,35
Cv	5,70	14,40	5,04
F ₇			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,90±0,05	20,10±0,32	88,48±0,93
σ	0,30	2,04	5,91
Cv	10,40	10,16	6,68

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

При изучении степени взаимосвязи между признаками телосложения у трехгодовалых самцов разных поколений селекции более высокие уровни взаимосвязи отмечены у животных третьего поколения (табл. 34).

Таблица 34

Коэффициенты корреляции трехгодовалых самцов F₁, F₃ и F₇

Показатели телосложения	Масса тела, г	Признаки телосложения		
		длина	высота	толщина
F ₃				
Длина	0,89±0,10****			
Высота	0,91±0,09***	0,89±0,10***		
Толщина	0,73±0,15***	0,64±0,17***	0,63±0,17***	
Обхват	0,94±0,08***	0,88±0,10***	0,91±0,09***	0,77±0,14***
F ₇				
Длина	0,46±0,12***			
Высота	0,02±0,13**	0,16±0,13*		
Толщина	0,39±0,12**	0,30±0,13*	0,23±0,13*	
Обхват	0,24±0,13***	0,43±0,12***	0,30±0,13**	0,12±0,13*

Примечание. * P≥0,95, **P≥0,99, ***P≥0,999.

В 1969 г., в первом селекционном поколении, средняя масса самцов алтайского зеркального карпа в возрасте *четырёх полных лет* составляла в среднем 1770,0 г, при этом длина тела была 41,80 см, высота – 15,16, толщина – 6,50, обхват – 33,66 см (табл.35). К третьему селекционному поколению масса тела самцов возросла на 50,04% и составила 2655,77 г ($P \geq 0,999$). При этом значительно увеличилась толщина тела – на 33,6%, что говорит о лучшем развитии латеральной мускулатуры, определяющей мясистость рыб.

Таблица 35

Экстерьерные показатели самцов F₁, F₃ и F₇ полных четырех лет

Показатели	Масса, г	Признаки телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1770,0±66,3	41,80±0,87	15,16±0,59	6,50±0,42	33,66±1,42
σ	148,32	1,94	1,31	0,93	3,18
Cv	8,38	4,63	8,67	14,31	9,44
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2655,77±49,25	44,58±0,41	14,21±0,19	8,68±0,11	37,65±0,32
σ	355,17	2,95	1,37	0,79	2,33
Cv	13,37	6,61	9,66	9,05	6,20
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3055,07±37,54	46,40±0,36	16,28±0,14	9,58±0,12	40,74±0,39
σ	311,80	3,01	1,14	0,96	3,22
Cv	10,21	6,48	6,97	10,05	7,90

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В седьмом селекционном поколении масса четырехгодовалых самцов достигла 3055,07 г, что на 72,6% больше, чем в первом поколении. Достоверно увеличилась толщина и обхват тела – на 47,3 и 21,1% ($P \geq 0,999$).

Изменение длины тела от первого к седьмому поколению было незначительным и составило всего 11,0%.

По относительным показателям телосложения наблюдаются те же тенденции, что и для трехгодовалых рыб. Наиболее сильно увеличилась величина индекса широкоспинности – на 25,7% с F₁ по F₃ и с F₁ по F₇ на 32,9% (табл. 36). Значения индексов обхвата тела и прогонистости с первого по седьмое поколение изменились менее чем на 10% (2,9 и 9,1% соответственно).

Таким образом, у рыб четырех лет в процессе селекции происходит нарастание массы, толщины и обхвата тела, что говорит об улучшении мясных качеств породы. Кроме того, по наблюдениям ряда авторов (Катасонов, 1997; Катасонов, Гомельский, 1991), у рыб толщина и обхват тела положительно коррелируют с плодовитостью, что говорит об улучшении адаптивных качеств производителей.

Таблица 36

Индексы телосложения четырехгодовалых самцов F₁, F₃ и F₇

Показатель	Индексы		
	прогонистости	широкоspинности	обхвата тела
F ₁			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,78±0,13	15,54±0,90	80,56±3,26
σ	0,29	2,01	7,28
Cv	10,62	12,93	9,04
F ₃			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,15±0,03	19,53±0,26	84,60±0,60
σ	0,20	1,89	4,34
Cv	6,41	9,69	5,13
F ₇			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,86±0,02	20,65±0,22	87,91±0,73
σ	0,20	1,80	6,09
Cv	7,07	8,71	6,93

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

В табл. 37 показаны коэффициенты корреляции признаков телосложения четырехгодовалых самцов разных поколений селекции. У самцов F₃ высокий уровень взаимосвязи отмечается у самцов F₃ в парах «длина – масса тела», «высота – длина тела» $r=0,72$, ($td=5,5$, $P \geq 0,999$ для обоих значений), «обхват – масса тела» $r=0,70$ ($td=5,0$, $P \geq 0,999$) и «обхват – длина» $r=0,67$ ($td=4,41$, $P \geq 0,999$), в остальных парах уровень взаимосвязи средний. У самцов F₇ наиболее тесная взаимосвязь в парах «толщина – высота тела» $r=0,68$ ($td=7,67$, $P \geq 0,999$) и «длина – масса тела» $r=0,61$ ($td=6,36$, $P \geq 0,999$).

Таблица 37

Коэффициенты корреляции четырехгодовалых самцов разных поколений селекции

Признаки телосложения, см	Масса тела, г	Признаки телосложения, см		
		длина	высота	толщина
F ₃				
Длина	0,72±0,13***			
высота	0,55±0,16**	0,72±0,13***		
толщина	0,35±0,18	0,25±0,19	0,13±0,19	
обхват	0,70±0,14***	0,67±0,14***	0,56±0,16***	0,48±0,17**
F ₇				
Длина	0,61±0,01*			
высота	0,44±0,01*	0,48±0,01*		
толщина	0,50±0,12*	0,49±0,04*	0,68±0,09*	
обхват	0,45±0,12*	0,57±0,12*	0,41±0,11*	0,57±0,10*

Примечание. * $P \geq 0,95$, ** $P \geq 0,99$, *** $P \geq 0,999$.

Масса тела в возрасте пяти полных лет для самцов F₁ составляла 2916,66 г при длине тела 49,61 см. К третьему поколению масса тела практи-

чески не изменилась, но тело рыб стало немного короче, толщина тела возросла на 11,54, а обхват на 7%. К седьмому поколению эти изменения становятся еще заметнее. Так, показатель массы тела от третьего к седьмому поколению увеличился на 39,2%, высота тела на – 16,8, толщина тела – на 20,1 и обхват – на 9,02%.

При сравнении первого и седьмого поколения тенденция уклонения в карповый тип телосложения видна еще лучше. Масса тела возрастает на 37,7% (1100 г) и достигает 4016,4 г. Значимо увеличиваются толщина тела – на 33,97 и обхват – на 16,64%. При этом величина коэффициента фенотипической изменчивости колебалась как в F₃, так и в F₇ на уровне 5-15% для всех показателей (табл. 38).

Таблица 38

Экстерьерные показатели самцов F₁, F₃ и F₇ пяти полных лет

Показатель	Масса, г	Признаки телосложения, см			
		длина	высота	толщина	обхват
F ₁					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2916,66±102,74	49,61±0,51	15,06±0,24	7,60±0,40	36,57±0,42
σ	308,22	1,52	0,73	1,19	1,25
Cv	10,57	3,06	4,83	15,61	3,41
F ₃					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2886,0±67,47	47,40±0,50	14,57±0,23	8,48±0,18	39,13±0,43
σ	369,55	2,75	1,24	0,99	2,37
Cv	12,81	5,80	8,50	11,63	6,07
F ₇					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	4016,36±52,14	50,38±0,43	17,01±0,19	10,18±0,12	42,66±0,82
σ	386,71	3,23	1,38	0,92	6,12
Cv	9,63	6,40	8,11	9,07	14,33

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

При изучении относительных показателей телосложения самцов в возрасте пяти полных лет наблюдаются следующие изменения. Наибольшее возрастание величин произошло по индексу широкоспинности, от F_1 к F_7 оно составило 32,2% (16,6% для $F_1 \rightarrow F_3$ и 13,3% для $F_3 \rightarrow F_7$). При этом почти в 2 раза снизилась величина коэффициента вариации ($P \geq 0,999$). По индексу обхвата тела возрастание от первого к седьмому поколению составило 14,9%, однако при этом увеличился уровень изменчивости с 2,79 до 13,8%. Индекс прогонистости за годы селекции уменьшился на 9,69% (табл. 39). В совокупности эти изменения говорят о желаемом уклонении формы тела рыб в карповый тип под влиянием селекции.

Таблица 39

Индексы телосложения пятигодовалых самцов F_1 , F_3 и F_7

Показатель	Индексы		
	прогонистости	широкоspинности	обхвата тела
F_1			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,30±0,05	15,32±0,78	73,75±0,68
σ	0,15	2,34	2,05
Cv	4,62	15,29	2,79
F_3			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	3,27±0,05	17,87±0,31	82,63±0,69
σ	0,27	1,70	3,77
Cv	8,40	9,49	4,56
F_7			
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	2,98±0,04	20,24±0,23	84,76±1,58
σ	0,29	1,71	11,70
Cv	9,67	8,47	13,80

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

При изучении полигонов распределения массы тела у алтайского зеркального карпа наблюдается нарушение симметричности кривых, растянутость правой и укорочение левой ветви. Но при этом имеет место повышенная концентрация вариантов в модальном и прилежащих к нему классах (Яблоков, Юсуфов, 1976; Пищенко, 1999). С.С. Шварц и др. (1961), а также Е.С. Слуцкий (1978) считают, что если при исследовании популяции наблюдается ее стабильность, поддерживаемая отбором, то разнообразие отдельных признаков в ней должно подчиняться закону нормального распределения. Если же отбор стремится изменить существующую среднюю норму, то кривые, характеризующие изменчивость признаков, не будут симметричными. При улучшающем действии отбора нарушения в симметрии кривых могут не наблюдаться.

При построении полигонов распределения самцов F_3 в возрасте четырех полных лет со средней массой 2655,8 г (lim 2000-3400) отчетливо видна двугорбность. Накопление быстрорастущих особей происходит в правой части графика, график растянут по оси X . Коэффициент асимметричности кривой равен +0,14. Полигон распределения самцов седьмого поколения ($X=3055,1$, lim 2500-3500) имеет меньшую растянутость по оси X , но по-прежнему две вершины и меньшую, относительно рыб F_3 , концентрацию в модальном и околомодалном классах (рис. 20).

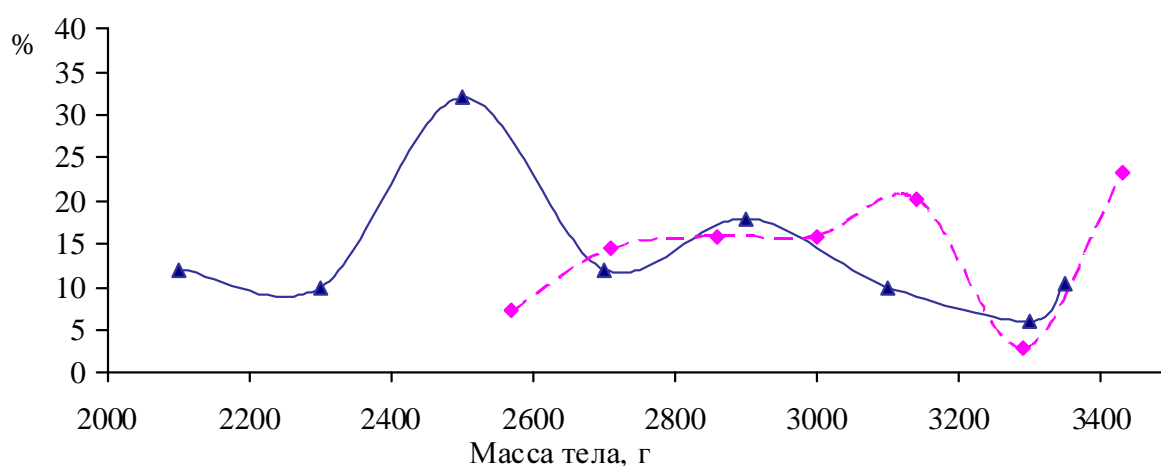


Рис.20. Полигон распределения четырех-годовалых самцов

F_3 и F_7 по массе тела:
—▲— F_3 -◆- F_7

При построении полигона распределения самцов 4 годов по длине тела в третьем поколении средняя длина животных составляла 44,6 см (lim 39-51). Полигон одновершинный, кривая приближена к кривой Гаусса. Кривая седьмого поколения растянута по оси X , средняя длина рыб составляет 46,4 см (lim 40-55). Полигон сдвинут вправо относительно полигона распределения самцов F_3 . Оба полигона распределения имеют высокую концентрацию рыб в модальном и околomodальном классах – 75% для F_3 и 71% для F_7 (рис. 21).

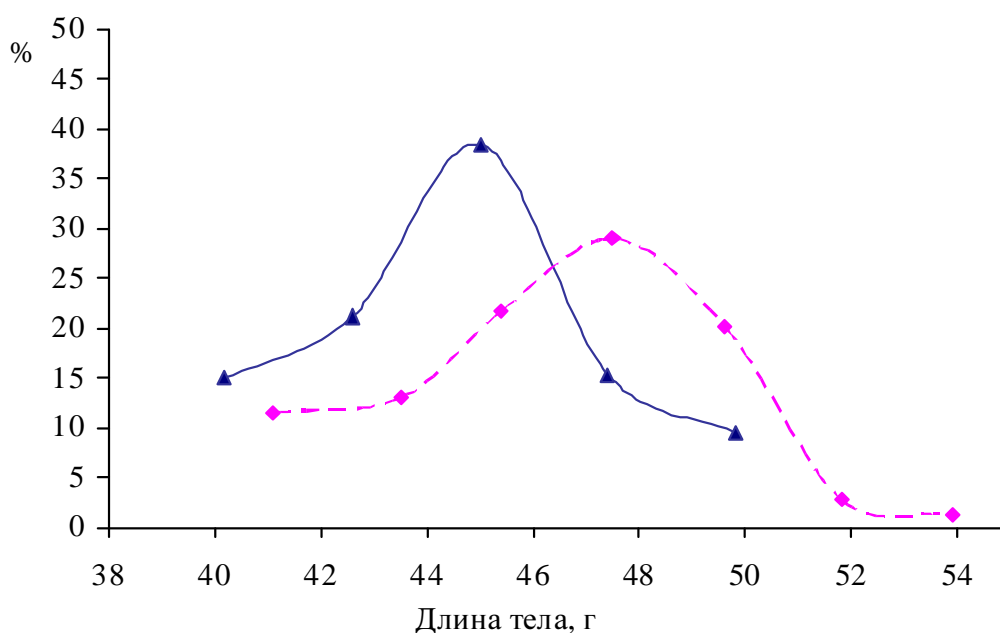


Рис.21 . Полигон распределения четырехгодовалых самцов F_3 и F_7 по длине тела:

—▲— F_3 -◆- F_7

Различия между полигонами распределения рыб третьего и седьмого поколения характерны для стад, в которых идет улучшающий отбор. Судя по форме кривых и сдвигу средней величины признака, в стаде происходит постепенное увеличение массы и длины тела. Все изменения в совокупности позволяют говорить о правильности проводимого отбора. Кроме того, судя по формам кривых со слегка удлиненной правой ветвью, в стадах имеется определенное количество особей с повышенным темпом роста, что говорит о генетическом потенциале породы и позволяет прогнозировать дальнейшее улучшение желательных признаков.

Вариабельность самцов первого, третьего и седьмого поколений по индексу прогонистости колебалась в пределах от 7,8 до 11,31. Величина индекса прогонистости на протяжении всех лет селекции оставалась на стандартном уровне, определенном для породы алтайский зеркальный карп.

Нами были построены эмпирические ряды динамики основных селекционных признаков для стад самцов разных поколений без учета возраста, по нечетным поколениям селекции.

При рассмотрении динамического ряда величины индекса прогонистости заметно снижение величины индекса. Линия тренда описывается уравнением вида $y = -0,0564x + 3,228$, отрицательный коэффициент перед x говорит о снижении признака. Величина аппроксимации кривой (R^2) равна 0,20 (рис. 22).

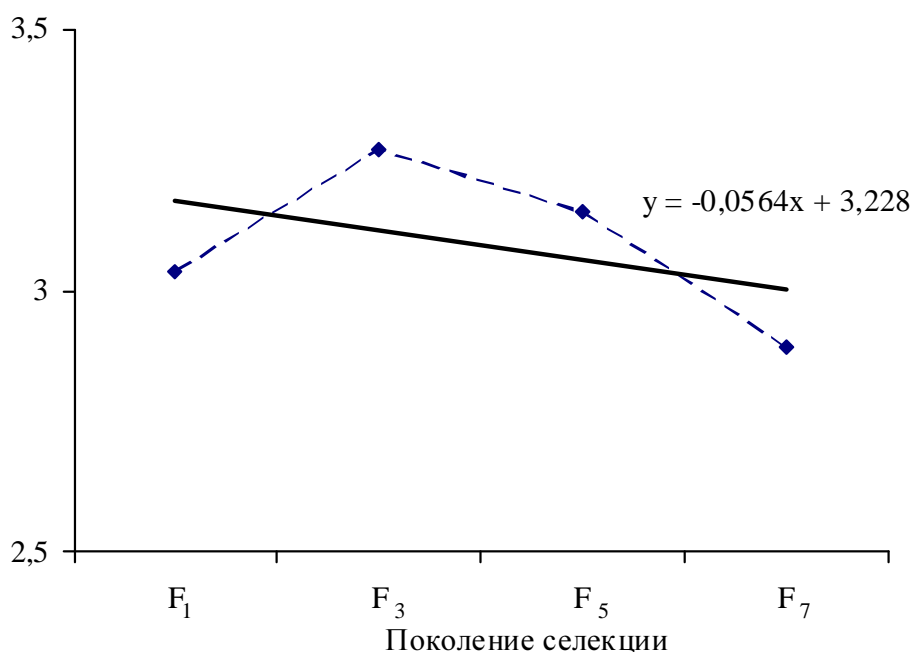


Рис. 22. Эмпирический ряд динамики индекса прогонистости самцов по поколениям селекции:

—◆— индекс прогонистости; — линия тренда

Величина индекса широкоспинности от поколения к поколению непрерывно нарастала, достигнув к F₇ значения 19,97 (15,65% в F₁), при этом вели-

чина коэффициента фенотипической вариации снизилась с 13,8 до 8,86. На рис. 23 показан динамический ряд индекса широкоспинности самцов АЗК. Закономерность изменения прослеживается достаточно четко. Линия тренда описывается уравнением вида $y = 1,499x + 14,747$. Величина аппроксимации кривой достаточно высока и равна 0,91.

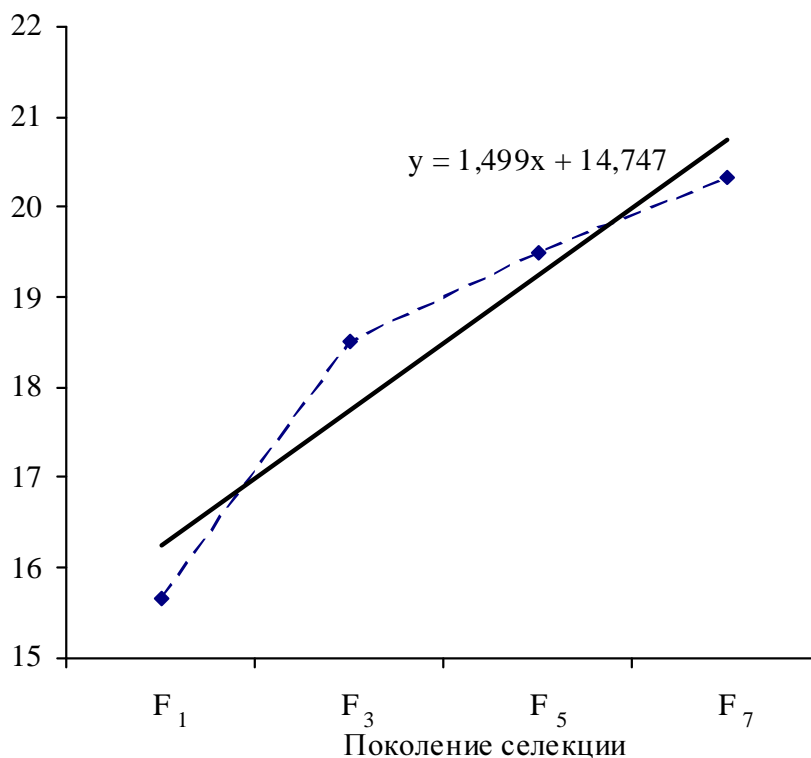


Рис. 23. Эмпирический ряд динамики индекса широкоспинности самцов АЗК по поколениям

—◆— индекс широкоспинности; — линия тренда

Эмпирический ряд динамики индекса обхвата тела (сбитости) показан на рис. 24. За годы селекции величина этого признака увеличилась на 13,5% (с 78,14 в первом поколении селекции до 88,67 в седьмом). Линия тренда отчетливо указывает на возрастание величины признака, так же как и положительный коэффициент перед x , равный +7,05. Линия тренда описывается уравнением $y = 3,05x + 76,86$. Величина аппроксимации кривой (R^2) тоже достаточно велика и составляет 0,93.

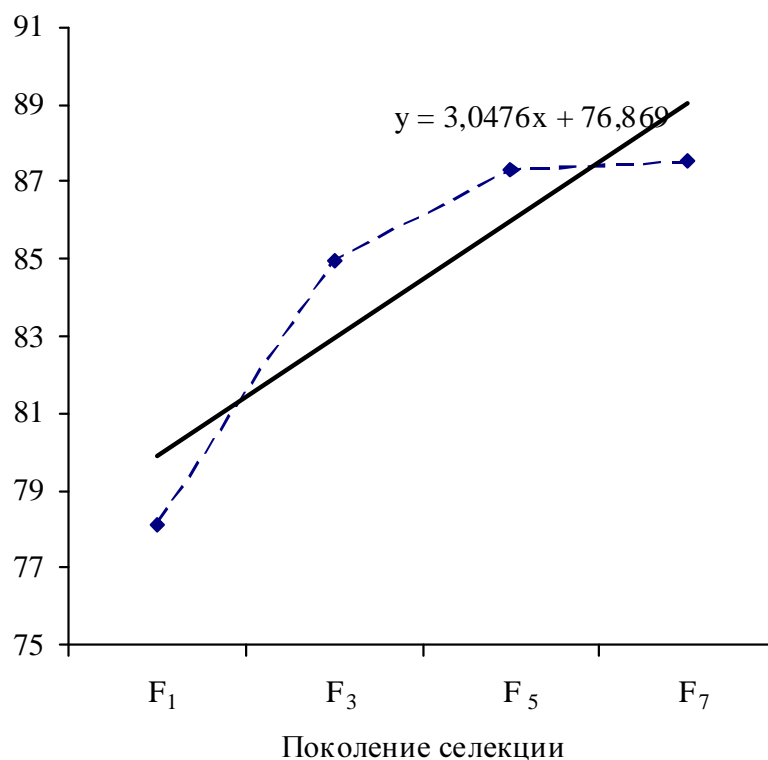


Рис. 24. Эмпирический ряд динамики индекса обхвата тела самцов по поколениям:

—◆— индекс обхвата тела; — линия тренда

При изучении всех полигонов распределения самцов алтайского зеркального карпа нетрудно прийти к выводу, что за семь селекционных поколений произошло увеличение массы и длины тела. В то же время более сильная растянутость по оси X говорит о недостаточной напряженности отбора. Тем не менее, изучение эмпирических рядов динамики основных селекционных индексов свидетельствует о положительном действии улучшающего отбора на рыб АЗК. У самцов заметно увеличились индексы толщины и обхвата тела.

При построении экстерьерного профиля (рис. 25) самцов, трех, четырех и пяти полных лет (за 100% принято F₁) отчетливо видны изменения основных показателей к седьмому поколению. Рыбы седьмого поколения имеют заметные изменения экстерьера. Так, у четырех годовалых особей заметно больше – на 40% толщина тела и на 20% – обхват тела. Величина высоты и

длины тела также больше. Такие же тенденции просматриваются для рыб всех возрастов.

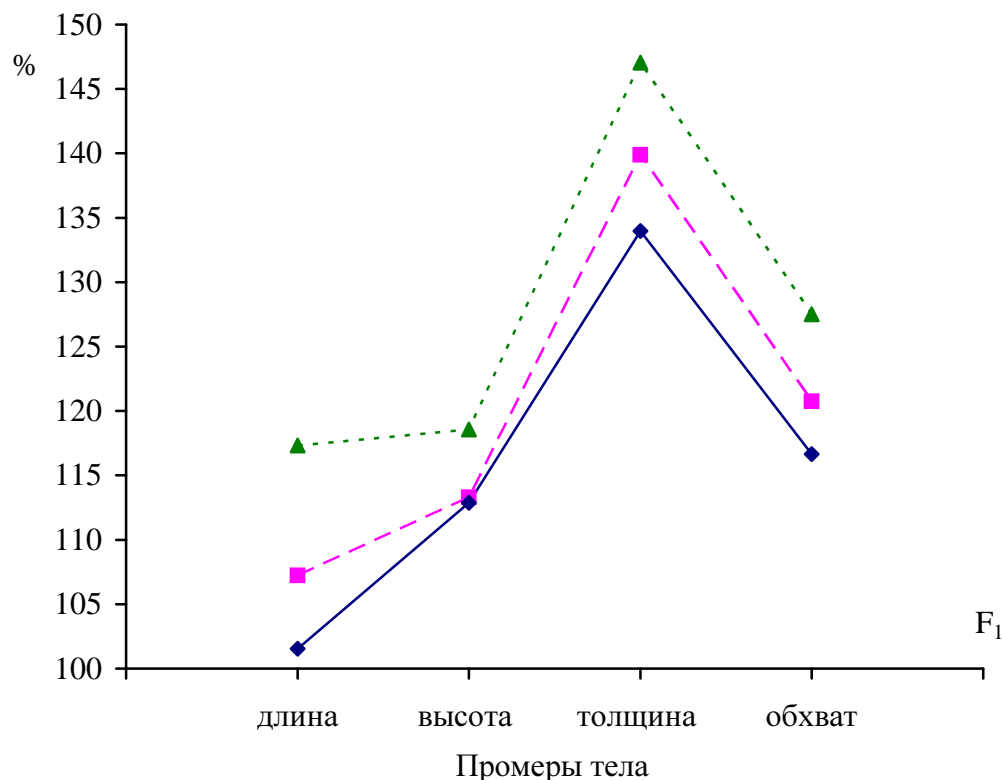


Рис. 25. Экстерьерный профиль самцов F₇

---▲--- трехгодовики -■- четырехгодовики —◆— пятигодовики

В результате сравнения экстерьерных признаков самцов алтайского зеркального карпа за ряд поколений селекции было установлено, что рыбы всех поколений имеют типичный для карпа тип телосложения – с высокой спиной и широким телом. К седьмому поколению тело рыб становится толще на 39,88%, возрастает обхват тела на 20,74%, т. е. увеличиваются признаки свидетельствующие об улучшении мясных качеств. Кроме того, в целом по стаду возрастает масса тела на 45,1%, что говорит о повышении скорости роста, а, следовательно, и о раннем созревании. И действительно, в седьмом поколении самцы трех лет уже массово созревают и их используют в нерестовых компаниях.

Значимо увеличиваются к седьмому поколению и относительные показатели телосложения. Так, величина индекса широкоспинности в целом по стаду возрастает на 18,2%, для самцов трех полных лет – на 24,8, для 4 пол-

ных лет – на 39,2 для 5-ти полных лет – на 32,2%. Самцы отличаются достаточно высоким индексом прогонистости, лежащим однако в пределах целевых породных стандартов.

Изменчивость и взаимосвязь морфобиологических признаков у самцов алтайского зеркального карпа F₈. Селекция животных и рыб базируется в основном на анализе морфологических и морфометрических признаков. По данным ряда авторов, у карпа определенный облик, свойственный данной породе рыб, складывается к концу первого сезона выращивания. В это же время стабилизируются до определенной степени и соотношения между признаками организма (Кирпичников, 1948; Слущкий, 1971, 1972; Wlodek, 1967).

При анализе экстерьерных признаков самцов алтайского зеркального карпа восьмого поколения селекции трех возрастных групп нами были выявлены следующие различия (табл. 40).

Таблица 40

Экстерьер самцов F₇ в возрасте 3, 4, 5 полных лет

Показатель	Масса, г	Длина туловища, см	Наибольшие, см		
			высота	толщина	обхват
3-годовики					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2220,92± 29,85	41,23± 0,19	14,36± 0,09	6,61± 0,05	34,23± 0,29
Cv,%	22,21	7,52	9,97	12,52	13,76
4-годовики					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2977,12± 37,48	45,71± 0,21	15,71± 0,11	7,63± 0,07	37,29± 0,53
Cv,%	13,85	5,03	7,68	9,74	15,78
5-годовики					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3530,43± 5,75	47,86± 0,24	16,69± 0,11	8,46± 0,27	40,32± 0,20
Cv,%	5,75	3,39	4,35	21,80	3,35

Примечание. P≥0,999 для всех данных таблицы.

Средняя масса самцов в возрасте 3 полных лет составила 2220,92 г ($Cv=22,21\%$), к 4 годам она возрастает на 756,2 г ($Cv=13,85\%$) и к 5 годам еще на 553,3 г ($Cv=5,75\%$). Общее возрастание массы с 3 до 5 полных лет составило 58,9% ($P \geq 0,999$). При этом произошло снижение величины коэффициента фенотипической изменчивости с 22,21 до 5,75%.

Длина туловища к 5 годам возрастает на 16,08% и достигает 47,86 см, фенотипическая изменчивость остается низкой – 7,52 и 3,39 соответственно. Толщина тела возрастает на 27,99, обхват тела – на 17,79%.

Средние величины индексов телосложения составляли у трехгодовалых самцов: прогонистости – 2,9, обхвата тела (сбитости) – 83,1 и широкоспинности – 16,0, при коэффициенте вариации 7,17; 11,60; 8,95% соответственно (табл. 41).

Таблица 41

Экстерьерные индексы самцов АЗК разных возрастов

Показатель	Коэффициент упитанности	Индекс		
		прогонистости	обхвата тела	широкоспинности
3-годовики				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,17±0,03	2,88±0,01	83,09±0,58	16,01±0,09
σ	0,52	0,21	9,64	1,43
$Cv, \%$	16,51	7,17	11,60	8,95
4-годовики				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,13±0,04	2,92±0,02	81,77±1,17	16,70±0,13
σ	0,46	0,22	12,87	1,42
$Cv, \%$	14,57	7,40	15,74	8,51
5-годовики				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,24±0,06	2,87±0,02	84,31±0,51	17,74±0,65
σ	0,38	0,15	3,43	4,40
$Cv, \%$	11,73	5,26	4,07	24,81

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Индексы телосложения четырехгодовалых самцов отличаются от 3 годовалых незначительно, при этом у четырёхгодовиков наиболее вариабельным оказался индекс сбитости, составляя 15,74, наименее - индекс прогонистости со значением 7,40%.

По индексу прогонистости 5 годовалые самцы находились практически на одном уровне с самцами 3 и 4 годовалого возраста 2,88, а по широкоспинности превосходят трехгодовиков на 10, а четырехгодовиков на 6%.

При изучении уровня взаимосвязи между морфологическими признаками у рыб в возрасте 3 полных лет наиболее тесная связь ($r=0,84$) наблюдается в паре «масса тела - высота тела» (табл. 42). Наиболее низкий коэффициент корреляции в паре «длина – обхват тела» ($r=0,47$). Из других пар признаков наиболее тесно взаимосвязанными оказались масса и длина туловища, длина туловища и толщина, длина туловища и высота, наибольшие высота и толщина тела.

Таблица 42

Коэффициент корреляции между основными признаками телосложения у самцов алтайского зеркального карпа

Показатели телосложения, см	Масса тела, г	Длина, см	Высота, см	Толщина, см
3-годовики				
Длина	0,72±0,04			
Высота	0,84±0,03	0,69±0,05		
Толщина	0,67±0,05	0,71±0,05	0,69±0,05	
Обхват	0,58±0,06	0,47±0,07	0,57±0,06	0,52±0,07
4-годовики				
Длина	0,51±0,07			
Высота	0,69±0,05	0,44±0,07		
Толщина	0,51±0,07	0,50±0,07	0,57±0,06	
Обхват	0,69±0,05	0,43±0,07	0,71±0,05	0,60±0,06

Примечание. $P \geq 0,999$ для всех данных таблицы.

У рыб в возрасте 4 годов наблюдается средний уровень взаимосвязи между всеми изученными признаками. Наиболее высокая связь была отмечена между высотой и обхватом ($r=0,71$), массой и высотой ($r=0,69$), массой и обхватом тела ($r=0,69$).

При изучении полигонов распределения массы тела у алтайского зеркального карпа нередко наблюдается нарушение симметричности кривых, растянутость правой и укорочение левой ветви. При этом имеет место повышенная концентрация вариантов в модальном и прилежащих к нему классах (Яблоков, Юсуфов, 1976; Пищенко, 1999). С.С. Шварц и др. (1961), а также Е.С. Слуцкий (1979) считают, что если при исследовании популяции наблюдается ее стабильность, поддерживаемая отбором, то разнообразие отдельных признаков в ней должно подчиняться закону нормального распределения. Если же отбор стремится изменить существующую среднюю норму, то кривые, характеризующие изменчивость признаков, не будут симметричными. При улучшающем действии отбора нарушения в симметрии кривых могут не наблюдаться.

При построении полигона распределения массы тела самцов, в возрасте 3 полных лет имеет место концентрация вариантов в модальном – 34,4% и околомодалном классах – 35,2%, в правой части кривой имеется вторая вершина (рис. 26). Эмпирическая кривая растянута вправо (47,3% особей). Преимущество имеют самцы массой от 3120 до 3600 г. Коэффициент асимметрии кривой равен +0,89. Критерий $\chi^2=31,68$.

Такая форма кривой говорит о накоплении в стаде рыб с повышенным темпом роста и о возможности дальнейшей селекционной работы на увеличение этого показателя. Кроме того, такая форма кривой характерна для стад, в которых ощущается действие улучшающего отбора (Слуцкий, 1978; Пищенко, 1999).

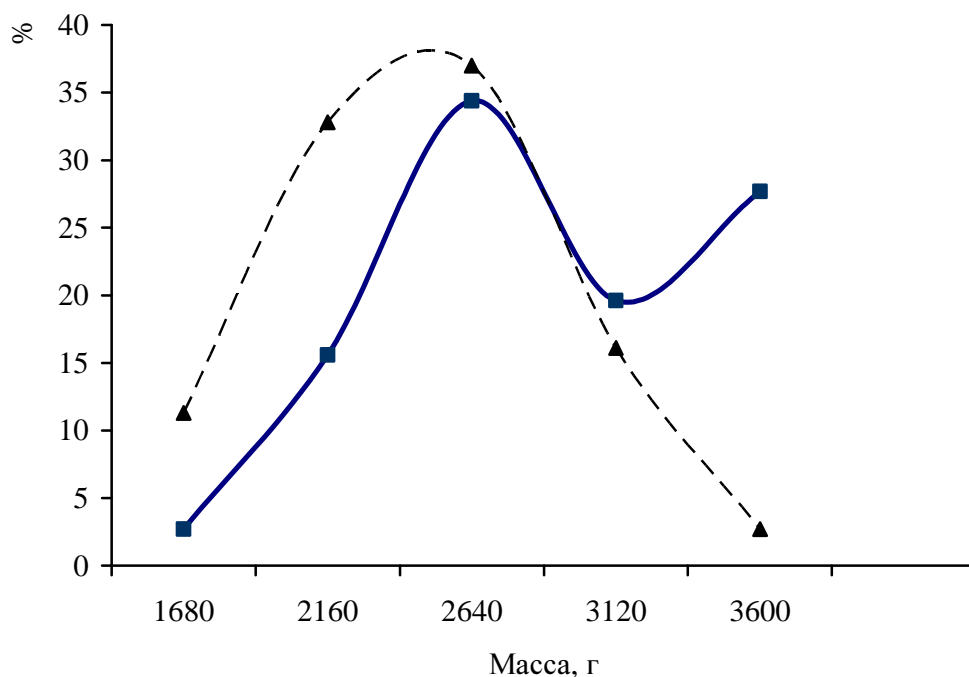


Рис. 26. Полигон распределения 3-годовалых самцов по массе тела:

—■— эмпирическая; -▲- теоретическая

Полигон распределения 3-годовалых самцов АЗК F₈ по длине тела имеет одну вершину (рис. 27). Концентрация особей в модальном и околомодальном классах составляет 66,1%. Коэффициент асимметрии равен 0,01. Кривая симметрична, стремится к кривой Гаусса ($\chi^2=3,75$), а, следовательно, стадо подчиняется закону нормального распределения.

Вариационные кривые 4-годовалых самцов, построенные по показателю масса тела, растянуты в правую сторону по оси X (рис. 28). Коэффициент асимметрии равен 0,98%. Быстрорастущие самцы в данном стаде составили 43,1%, а количество особей в модальном и прилегающих к нему классах было 59,3% ($\chi^2=14,05$). Преимущество имели самцы с массой тела 3156-4100 г.

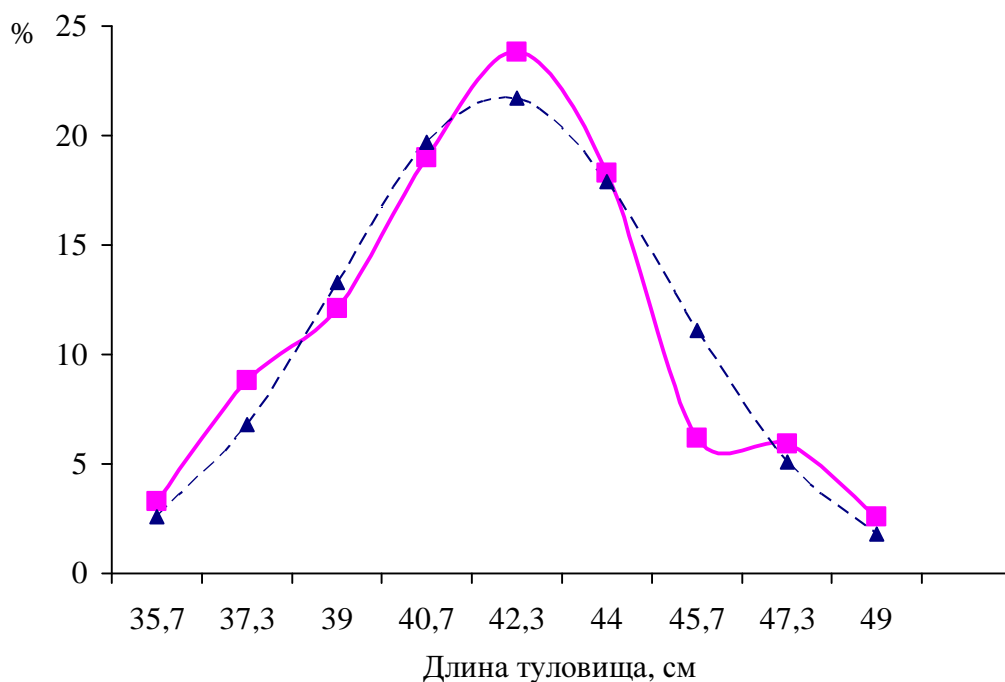


Рис. 27. Полигон распределения 3-годовалых самцов по длине тела:

—■— эмпирическая;

--▲-- теоретическая

Полигон распределения производителей АЗК в возрасте 4 полных лет по длине тела имеет показатель асимметрии $-0,49$, т.е. кривая имеет удлиненную левую ветвь ($\chi^2=17,22$). Концентрация вариантов в модальном классе около $62,7\%$ (рис. 29).

Такая форма кривой может говорить о том, что в стаде имеются особи с укороченным телом, или же об отклонении рыб в сторону компактного телосложения. Следовательно, в стаде $28,8\%$ самцов имеют выровненный темп роста, в то же время имеется группа особей ($42,4\%$) с более высокой скоростью роста.

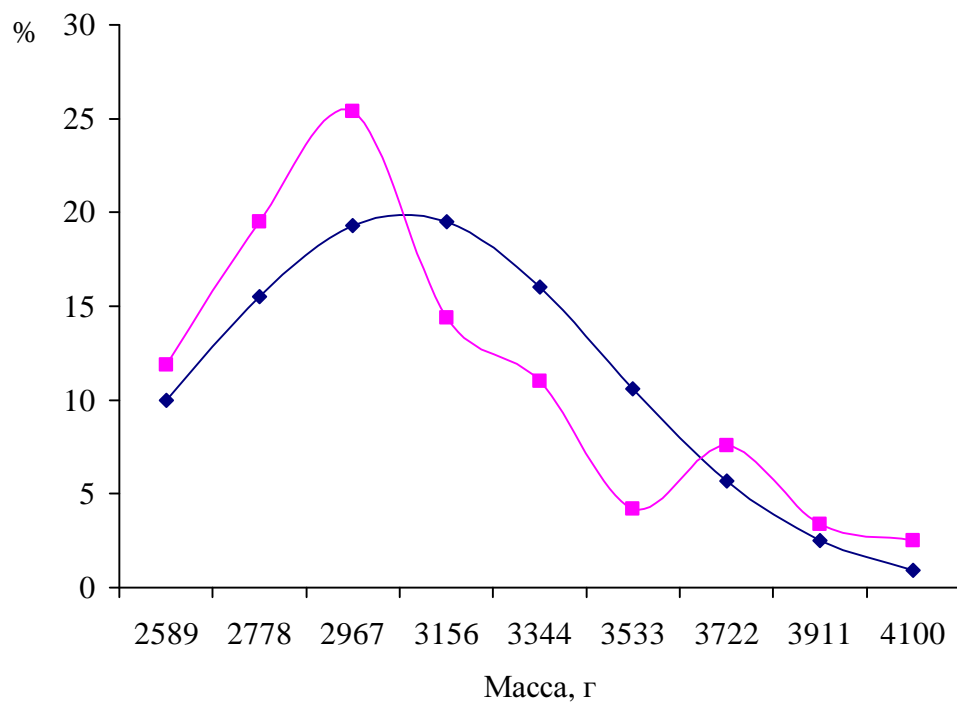


Рис. 28. Полигон распределения 4-годовалых самцов по массе тела:

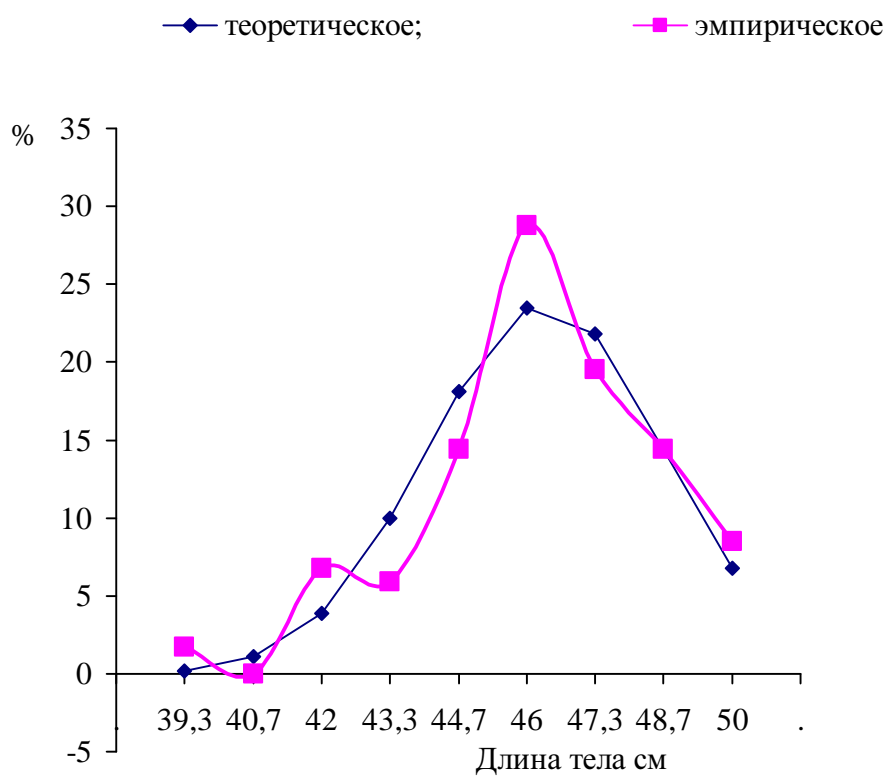


Рис. 29. Полигон распределения 4-годовалых самцов по длине тела:

—◆— теоретическое; —■— эмпирическое

Полигон распределения массы тела у самцов 5-годовалого возраста имеет одну вершину (рис. 30). Соотношение правой и левой оси по численности – 30,5 и 41,3%. Рыбы модального и прилегающих к нему классов составили 63,1%. В стаде имеется 30,5 % быстрорастущих особей (lim 3760-3900 г). Коэффициент асимметрии равен -0,08, а критерий $\chi^2=15,77$.

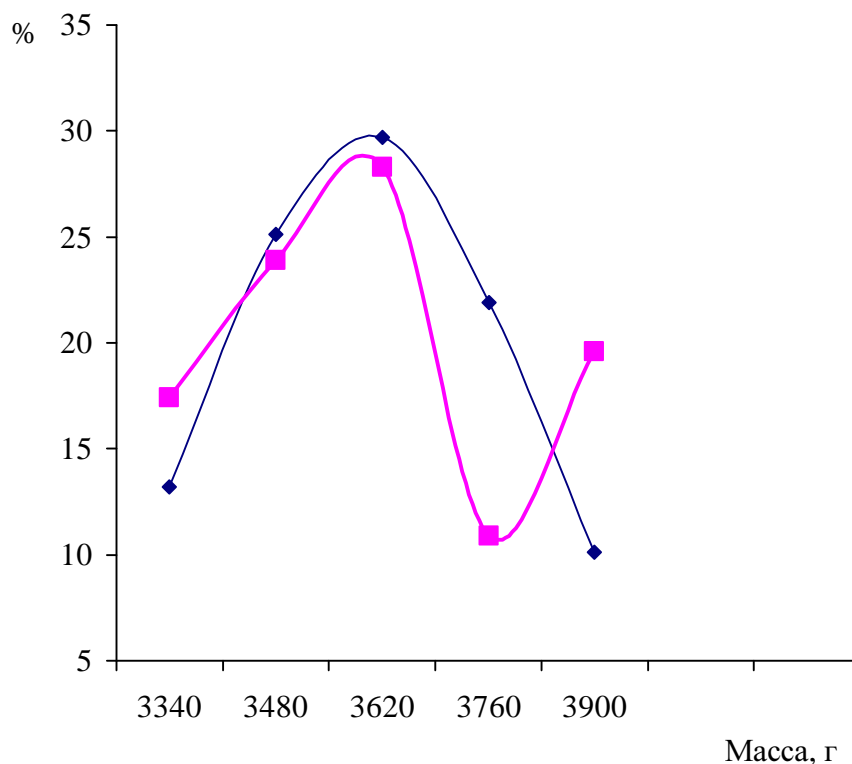


Рис. 30. Полигон распределения 5-годовалых самцов по массе тела:

—◆— теоретическое; —■— эмпирическое

У 5-годовиков полигон распределения по длине туловища имеет удлиненную левую ветвь и отличается повышенной концентрацией особей в модальном и прилегающих классах (рис. 31). Их численность составляет 80,5% ($\chi^2=10,44$). Коэффициент асимметрии равен -0,41.

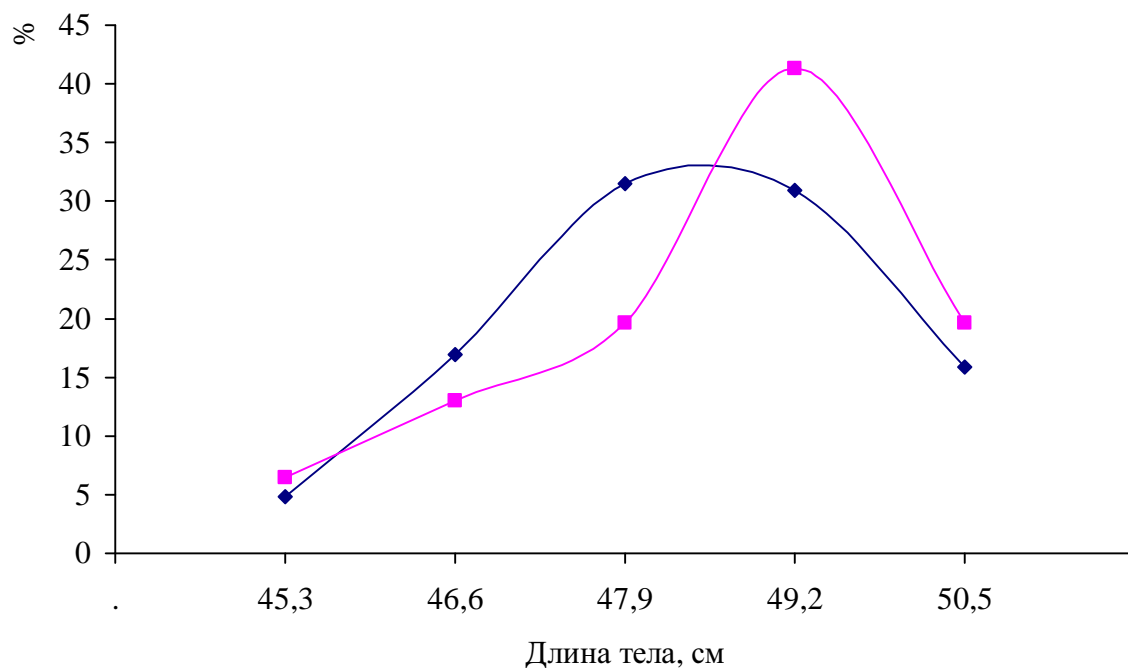


Рис. 31. Полигон распределения 5-годовалых самцов по длине тела:

—◆— теоретическое; —■— эмпирическое

При изучении рядов динамики индексов телосложения самцов по возрастам выявлено, что индекс прогонистости незначительно снижается к 5 годам (рис. 32). Линия тренда описывается уравнением регрессии вида $y = -0,005x + 2,9$. Отрицательное значение коэффициента, равное $-0,005$, указывает на снижение величины индекса прогонистости с возрастом. Величина достоверности аппроксимации кривой (R^2) равна $0,0357$.

При изучении изменений компактности тела самцов с возрастом по изменению индекса сбитости (рис. 33) было установлено, что суммарное изменение этого показателя невелико. От 3 к 4 годам жизни у самцов наблюдается падение его значения на $1,32$, а к 5 годам идет повышение на $2,54$. При построении линии тренда также видно незначительное увеличение показателя, уравнение аппроксимации кривой $y = 0,61x + 81,84$ ($R^2 = 0,23$).

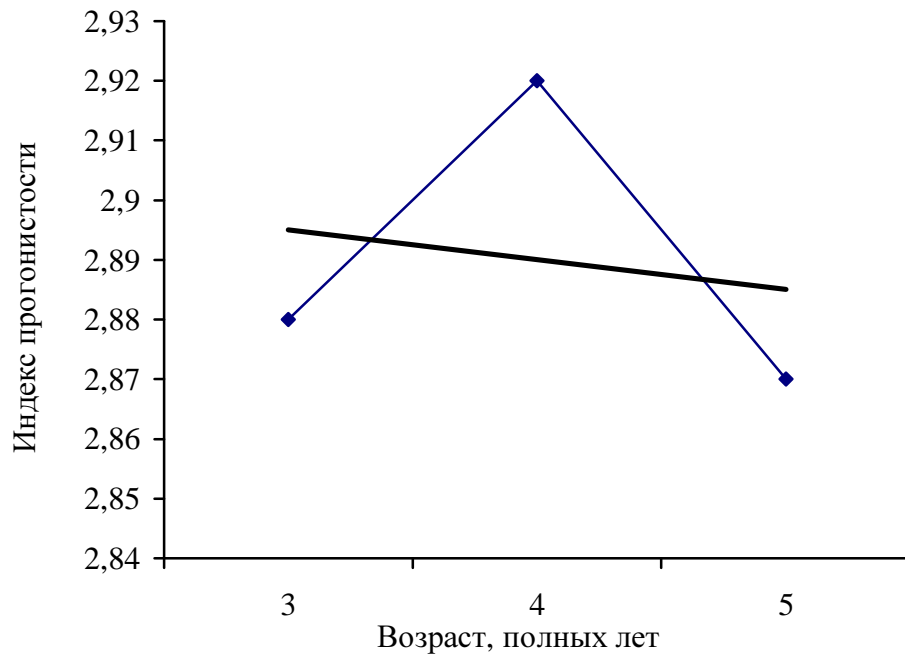


Рис.32. Эмпирический ряд динамики индекса прогонистости:

—◆— прогонистость; — линия тренда

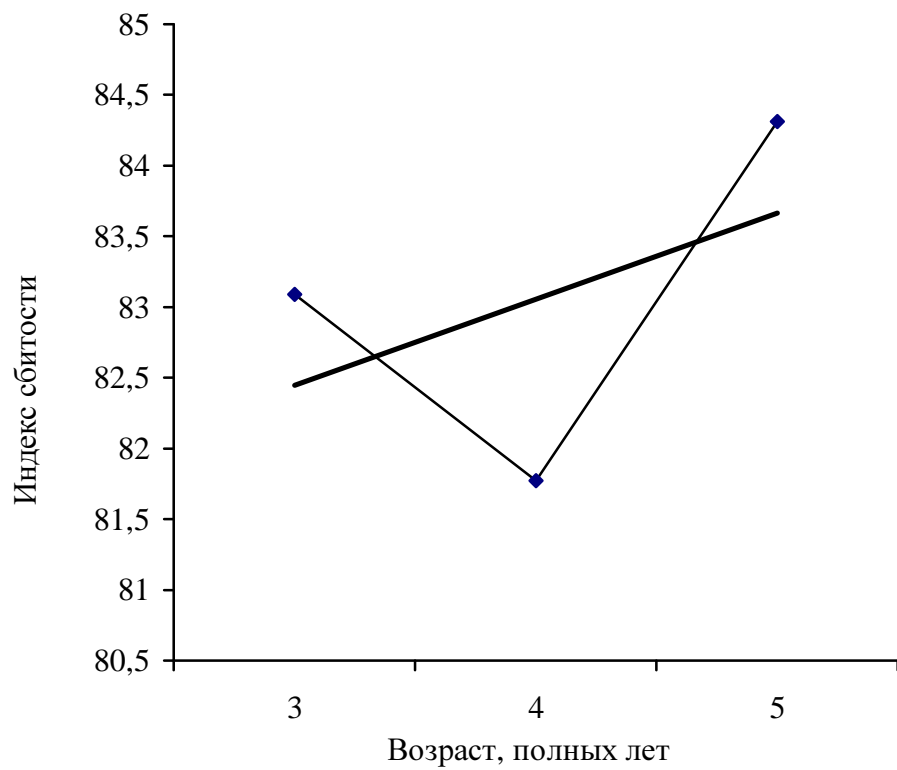


Рис. 33. Эмпирический ряд динамики индекса сбитости:

—◆— сбитость; — линия тренда

На рис. 34 показан динамический ряд величины индекса широко-спинности. Закономерность изменений данного значения четко просматривается при построении линии тренда. С возрастом величина индекса широкоспинности постепенно увеличивается с 3 полных лет до 4-годовалого возраста на 0,69, а до 5-годовалого возраста на 1,73. Изменение признака подчиняется уравнению регрессии вида $y=0,865x+15,087$ ($R^2=0,99$). Положительный коэффициент 0,865 указывает на возрастание признака с возрастом.

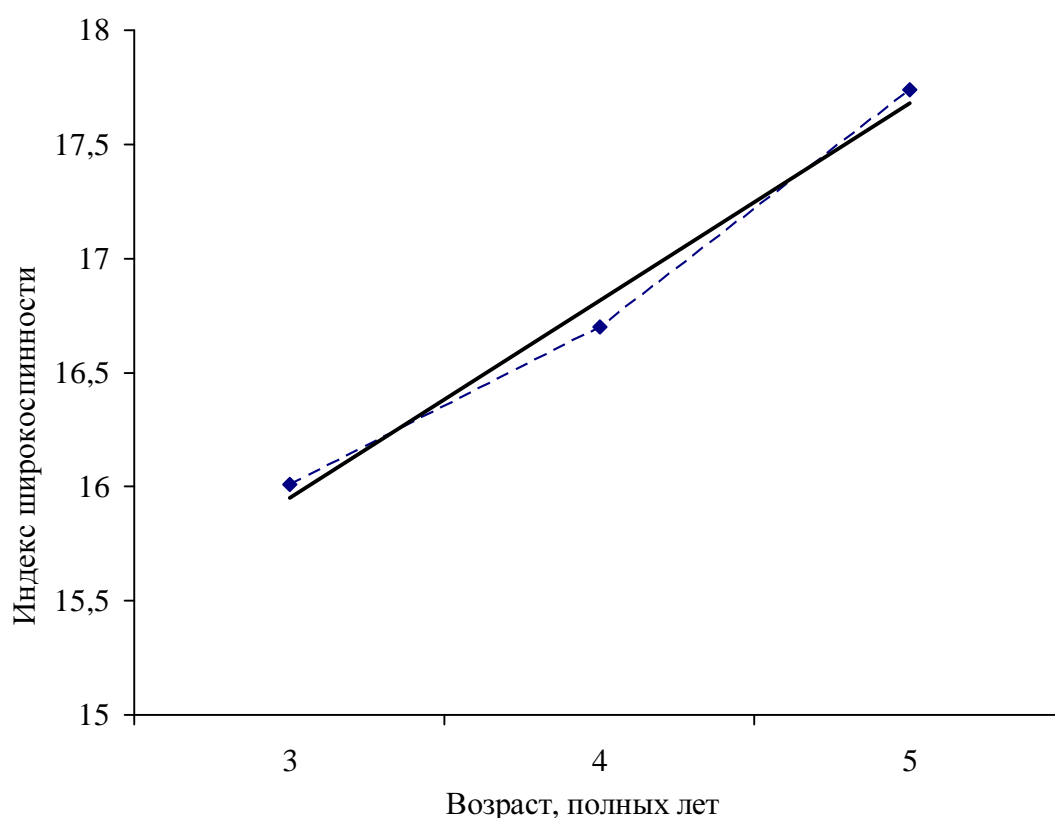


Рис. 34. Эмпирический ряд динамики индекса широкоспинности:

—◆— широкоспинность; — линия тренда

При построении экстерьерного профиля (за 100% принято первое поколение селекции) самцов алтайского зеркального карпа восьмого поколения селекции видно, что за время селекционной работы заметно улучшились хозяйственно полезные признаки (рис. 35). Производители F_8 по массе тела превосходят самцов F_1 на 27,16% и имеют более компактное тело. За этот пе-

риод индекс прогонистости снизился на 6,7%, а индексы широкоспинности и сбитости увеличились на 5,9 и 8,17% соответственно.

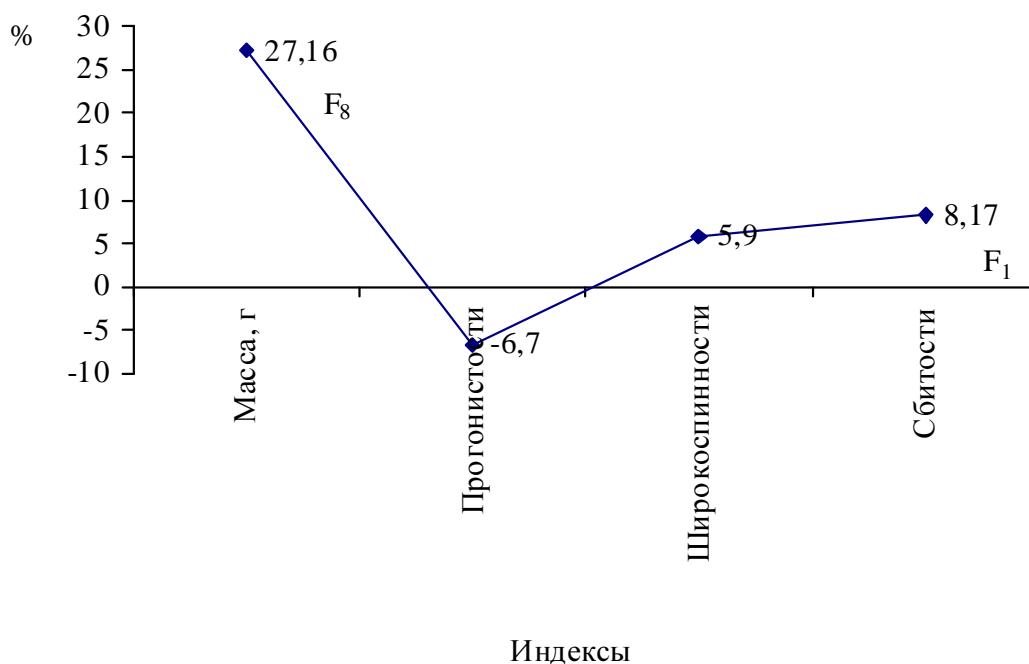


Рис. 34. Экстерьерный профиль самцов алтайского зеркального карпа

При проведении нерестовой компании осуществляется классная оценка производителей по шкалам, принятым для породы рыб алтайский зеркальный карп (см. табл. 2). Самцы АЗК класса элита у разных возрастных групп составляли от 11,27 до 30,58% (табл.43). Наибольшее количество приходилось на долю первого класса. Среди 3-годовиков их было 73,16, 4-годовиков – 67,77 и 5-годовиков – 81,69%. Количество самцов второго класса в стаде было единичным. Для воспроизводства стада они не использовались.

По нашим данным, в F₁ - F₅ в возрасте 3 года на юге Западной Сибири рыбы не достигали массовой половой зрелости. Из них формировали группу старшего ремонтного молодняка.

Соотношение самцов АЗК по классам, %

Возраст	Элита	Первый класс	Второй класс
3-годовики	25	73,16	1,84
4-годовики	30,58	67,77	1,65
5-годовики	11,27	81,69	7,04

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В F_8 произошло увеличение скорости роста и раннего полового созревания. Самцы двухгодовалого возраста переводятся в группу ремонтного молодняка, так как некоторые из них в этом возрасте становятся половозрелыми (Белоусов и др., 2005), а самцы в возрасте 3 полных лет, переводятся в основное стадо производителей.

Производители класса элита в возрасте 3 полных лет имели среднюю массу 2595,63 г (табл. 44). У самцов первого класса этот показатель ниже на 28,56% и достигает значения 1854,35 г. Уровень фенотипической изменчивости данного признака у рыб класса элита больше, чем у сверстников, на 5,11%.

Таблица 44

Экстерьер 3-годовалых самцов по классам

Показатель	Масса, г	Длина тела, см	Наибольшие, см		
			высота	толщина	обхват
Класс элита					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2595,63±	43,16±	15,27±	7,03±	36,22±
	35,73	0,21	0,12	0,06	0,45
$C_v, \%$	15,99	5,56	9,05	9,99	14,32
Первый класс					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	1854,35±	39,33±	13,47±	6,19±	32,27±
	17,17	0,21	0,07	0,06	0,27
$C_v, \%$	10,88	6,30	5,72	11,71	9,78

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

По показателю высота тела рыбы класса элита так же превосходят рыб первого класса на 11,79%, по толщине – на 11,95 и обхвату тела – на 10,91%. Величина коэффициента фенотипической изменчивости находится на низком уровне и не превышает нормативных показателей для породы алтайский зеркальный карп.

Коэффициент вариации служит показателем степени однородности. По требованиям, изложенным в отраслевой концепции «Селекционные достижения в рыбоводстве» (1995), в отселекционированном стаде карпа коэффициент изменчивости массы тела (в товарном возрасте) обычно не превышает 20%, экстерьерных показателей – до 7-8%, коэффициент упитанности – до 12-15% (Катасонов и др., 1995). В наблюдаемом нами стаде коэффициент фенотипической изменчивости близок к нормативным показателям.

Из табл. 45 следует, что у рыб класса элита в возрасте 3 полных лет величина индексов обхвата тела и широкоспинности больше, чем у рыб первого класса, на 10,43 и 5,84% соответственно.

Таблица 45

Индексы телосложения 3-годовалых самцов по классам

Показатель	Индекс		
	прогонистости	обхвата тела	широкоspинности
Класс элита			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,67±0,02	90,45±0,62	16,79±0,14
σ	0,16	5,15	1,19
$Cv, \%$	5,96	5,70	7,09
Первый класс			
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2,94±0,01	81,02±0,70	15,81±0,10
σ	0,16	9,84	1,41
$Cv, \%$	5,28	12,14	8,94

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Величина коэффициента фенотипической изменчивости по этим же показателям немного выше у представителей первого класса, как по индексу обхвата тела, так и по индексу широкоспинности (6,44 и 1,85% соответственно).

Индекс прогонистости у рыб класса элита в среднем достиг величины 2,67, что на 11% меньше, чем у рыб первого класса.

Самцы класса элита в возрасте 4 полных лет по массе тела превышают рыб первого класса того же возраста на 400 г (табл. 46). При этом коэффициент вариации по данному показателю был равен у класса элита 17,91, а у первого – 14,71%.

Таблица 46

Экстерьер 4-годовалых самцов по классам

Показатель	Масса, г	Длина тела, см	Наибольшие, см		
			высота	толщина	обхват
Класс элита					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3300±	47,5±	17,75±	8,25±	40,5±
	97,14	0,48	0,24	0,15	0,49
$C_v, \%$	17,91	6,21	8,28	10,91	7,32
Первый класс					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	2900,±	45,85±	15,44±	7,51±	36,17±
	47,11	0,27	0,11	0,07	0,72
$C_v, \%$	14,71	5,35	6,65	8,99	17,92

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В возрасте 4 полных лет самцы класса элита превышают своих сверстников первого класса: по длине тела на 3,47, по наибольшей высоте – на 13,01, обхвату – на 10,7%. По толщине тела значительных отличий не обнаружено. Наибольшее значение коэффициента вариации у самцов класса элита отмечено по показателю масса тела – 17,91; у рыб первого класса – по обхвату тела 17,92%.

Из индексов телосложения у самцов 4 полных лет разных классов наибольшие различия наблюдаются по величине индекса широкоспинности (табл. 47). У самцов класса элита его значение на 3,38% больше, чем у самцов первого класса. При этом значения индексов прогонистости у элитных самцов и у рыб первого класса значимо не отличаются, разница около 2%. Величина фенотипической изменчивости у двух классных групп по индексам телосложения не превышает значений для породы алтайский зеркальный карп, находясь в пределах 18% (средний уровень изменчивости). Как правило, это говорит о высокой консолидированности стада по селекционируемым признакам.

Таблица 47

Индексы телосложения 4-годовалых самцов по классам				
Показатель	Коэффициент упитанности	Индекс		
		прогонистости	обхвата	широкоspинности
Класс элита				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,24±0,04	2,84±0,02	83,94±0,95	16,29±0,11
σ	0,48	0,21	11,00	1,28
Cv,%	14,69	7,52	13,10	7,83
Первый класс				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,09±0,05	2,92±0,02	82,26±0,68	15,74±0,13
σ	0,56	0,19	8,04	1,53
Cv,%	18,01	6,55	9,78	9,70

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Изучение показателя массы тела 5-годовалых производителей показало, что у самцов класса элита она увеличилась на 392 г по сравнению со сверстниками первого класса (табл. 48).

Экстерьер 5-годовалых самцов по классам

Показатель	Масса, г	Длина тела, см	Наибольшие, см		
			высота	толщина	обхват
Класс элита					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3700±32,73	10,75±0,13	17,29±0,20	8,63±0,16	41,44±0,20
Cv,%	2,50	3,52	3,26	5,14	1,36
Первый класс					
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3308,621±58,17	10,54±0,08	16,33±0,11	8,08±0,23	39,37±0,23
Cv,%	13,39	5,94	5,27	21,56	4,52

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Коэффициент вариации равнялся 2,50%. При этом весьма незначительно увеличились длина головы – на 1,95% и длина туловища – на 1,03%. Изменение наибольших высоты и обхвата тела составило 5,0%.

Самцы 5-годовики класса элита превышали своих сверстников первого класса по индексу сбитости на 3,88%, широкоспинности – на 5,32% (табл. 49).

По индексу прогонистости снижение составило 4,86%. Наивысший коэффициент вариации отмечен у самцов первого класса по индексу широкоспинности – 22,81%.

Таким образом, все изученные возрастные группы имели карповое телосложение. Они превосходят рыб F_1 в среднем по стаду по массе тела на 274,95 г. Индекс прогонистости у рыб F_8 меньше на 0,08, а индекс сбитости больше на 6,08, что говорит об эффективности отбора в ряде поколений селекции, направленного в сторону улучшения хозяйственно полезных признаков.

При классной оценке самцы элита превосходили сверстников первого класса по всем показателям и имели при этом более компактное телосложение. Эти же животные имели более высокий уровень накопления мышечной массы.

Индексы телосложения самцов 5-годовалого возраста по классам

Показатель	Коэффициент упитанности	Индекс		
		прогонистости	обхвата	широкоспинности
Класс элита				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,49±0,10	2,74±0,02	87,50±0,76	18,22±0,41
σ	0,27	0,06	2,15	1,17
Cv,%	7,76	2,36	2,46	6,43
Первый класс				
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	3,22±0,05	2,88±0,02	84,10±0,50	17,25±0,52
σ	0,42	0,15	3,84	3,94
Cv,%	12,94	5,29	4,56	22,81

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

3.2. Формирование воспроизводительных признаков у карпов в процессе породообразования

Выживаемость и воспроизводство – две составляющие приспособленности, определяемой как вклад особи (группы особей) в генофонд следующего поколения (Левонтин, 1978). Приспособленность носит конкретный характер, адаптивная ценность гена не постоянна и зависит от условий среды, и от генетического фона (Майр, 1974). Так, эксперименты по переброске популяционных генофондов в новые условия приводят к снижению наследственной изменчивости, то есть запаса генетической пластичности обычно не хватает (Гордеева, 2003). Это свидетельствует об уникальности и консервативности локальных адаптаций (Алтухов и др., 1996), возникающих на основе интеграции коадаптированных генных комплексов.

3.2.1. Особенности темпа роста и развития гонад у племенных двух-, трехлетков

Благодаря большому практическому значению связь скорости роста и темпа полового созревания рассматривалась многими авторами. Эта взаимосвязь является настолько важной при искусственном разведении рыб, что вызывает необходимость всестороннего и глубокого изучения.

По данным ряда авторов известно, что сроки созревания у одного и того же вида рыб могут изменяться в зависимости от условий их обитания. Немаловажными факторами для более раннего полового созревания являются температура, количество корма, освещенность и т.д. Эти условия оказывают свое влияние как на темп линейного роста рыб, так и на скорость полового созревания.

Например, известно, что в Ленинградской области карпы созревают в возрасте 4-5 лет, в Краснодарском крае – в 2-3 года, в Средней Азии – в 2 года (Мейен, 1944), а на о.Ява – в течение одного года (Venas, 1932). В Новосибирской области и Алтайском крае карпы становятся половозрелыми при массе 2800 г в возрасте 4 лет.

Многие исследователи обращали внимание на то, что ускорение темпа роста рыб вызывает более быстрое развитие воспроизводительной системы. Это отмечено в работах Г.В.Алешина (1939), В.В.Васенцова (1947, 1953), В.А.Кузнецова (1965) и др. В их работах показана зависимость ранних сроков созревания воблы, леща, сазана от их высокого темпа роста.

Кроме того у ряда авторов (Кирпичников, Леви, 1953; Мовчан, 1958; Зеленин 1957, 1964; Чарыев, 1964, Федорченко, 1971) встречаются данные подтверждающие прямую зависимость скорости созревания карпов от темпа роста.

Но имеются работы, в которых получены противоположные результаты. Так, М.П. Борзенко (1926), исследуя куринского сазана, отмечал, что при очень быстром росте рыбы созревали на 1-2 года позднее, чем обычно. К тем

же выводам приходят А.И.Кузьмин (1957) и К.А.Головинская (1960), они считают, что темп роста не оказывает влияния на скорость созревания гонад.

В стадах алтайского зеркального карпа, выращиваемого в I и II зонах рыбоводства, в хозяйствах Алтайского края, в течение ряда лет шла селекция на ранее созревание. При этом в отборе опирались на взаимосвязь пары «темп роста – ранее созревание». В 2002 г. нами было проведено исследование, в задачу которого входило получение данных, подтверждающих или опровергающих связь высокого темпа роста на первом и втором году жизни и ранее созревание.

Исходным материалом для исследований послужили сеголетки и двухлетки алтайского карпа, полученные в 2002 г. в «Племрыбхозе «Зеркальный» Алтайского края во II зоне рыбоводства. Сеголетки выращивались при разреженных плотностях посадки 60 экз./га, что позволило к концу вегетационного сезона получить рыб массой до 600 г. Двухлетки выращивались при нормативных плотностях, что также позволило получить рыб массой около 600 г.

Сеголетки алтайского зеркального карпа за вегетационный сезон достигли массы тела 435 г при длине тела 27,4, обхвате 23,7 см. Коэффициент упитанности составил 3,14, прогонистости, широкоспинности, обхвата – 2,13; 16,69; 102,14 соответственно (табл. 50).

Таблица 50

Показатели телосложения сеголетков алтайского зеркального карпа

Показатель	Масса, г	Коэффициент упитанности	Индексы		
			прогонистости	широкоспинности	обхвата
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	435,40±22,10	2,13±0,017	3,34±0,05	16,69±0,15	102,14±1,81
σ	69,89	0,05	0,15	0,50	5,73
Cv	16,05	2,60	4,76	3,02	5,61

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

У всех сеголетков этой группы имелись четко выраженные полупрозрачные гонады желто-розового цвета, находящиеся на II степени зрелости.

Их масса составляла от 0,85 до 15 г у разных особей ($3,05 \pm 4,24$ г в среднем), но определить пол у всех особей не представляется возможным. Коэффициент зрелости гонад у рыб этой группы в среднем составил 7,03 %.

Несмотря на одинаковую продолжительность вегетационного сезона, одинаковые плотности посадки и условия содержания, сеголетки, полученные в результате промышленного скрещивания алтайских зеркальных и немецких карпов, достигли массы 291,4 г, что на 33,07% меньше, чем у алтайских зеркальных (табл. 51). При этом малая длина тела у помесей составила 21,03, обхват тела 20,6 см, что немного ниже, чем у алтайских зеркальных. Индексы телосложения также ниже, индекс широкоспинности составил 15,27, а обхвата 95,86, а коэффициент упитанности достигает значения 3,13. Кроме того, у всех особей этой группы гонады находились на I степени зрелости (в виде тонких полупрозрачных тяжей).

Таблица 51

Показатели телосложения сеголетков промышленных гибридов

Показатель	Масса, г	Коэффициент упитанности	Индексы		
			прогонистости	широкоспинности	обхвата
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$291,40 \pm 7,42$	$3,13 \pm 0,05$	$2,33 \pm 0,02$	$15,27 \pm 0,22$	$95,89 \pm 1,76$
σ	37,09	0,23	0,12	1,10	8,81
C_v	12,73	7,22	5,32	7,19	9,19

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Кроме двух групп разнопородных сеголетков, для определения степени зрелости на ранних стадиях в 2002 г. были изучены две группы двухлетков разной массы, содержащиеся в двух разных прудах при одинаковых условиях содержания и кормления.

Первая группа двухлетков алтайского зеркального карпа достигла массы тела 432, 2 г при малой длине тела 24,2, обхвате 28,5 см. Индексы телосложения составили: прогонистости – 2,5, широкоспинности – 15, сбитости – 119,1 при коэффициенте упитанности 2,8.

Таким образом, по показателям и индексам телосложения сеголетки и двухлетки алтайского зеркального карпа, выращенные в 2002 г., имеют небольшую разницу. Однако при изучении состояния гонад у этих двух групп имеются отличия: у двухлетков (432, 2 г) пол выражен у 30% особей стада, при этом 10% в стаде приходится на долю самцов, а 20% – самок, средняя масса яичников 1,93, семенников – 13,08 г при коэффициенте вариации 4,06 и 46,01 соответственно (табл. 52).

Кроме трех описанных групп, нами была изучена еще одна группа (условно вторая группа) двухлетков алтайского зеркального карпа, содержащаяся в другом пруду и достигшая к концу выращивания массы тела 640,0 г и имеющая близкие к первой группе двухлетков индексы телосложения. В то же время при изучении степени зрелости гонад все изученные в этой группе особи имели четко выраженный пол. Гонады у них имеют характерный для самок (розовый) и самцов (розовато-белый) цвет. Следовательно, пол легко определялся на глаз. Средняя масса семенников у самцов составила 5,15 г, масса яичников у самок – 29,07 г при коэффициенте зрелости 7,71 и 48,89 соответственно.

Таблица 52

Показатели телосложения двухлетков массой 432 г

Показатель	Масса, г	Коэффициент упитанности	Индексы		
			прогонистости	широкоспинности	сбитости
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	432,2±53,7	2,8±0,1	2,5±0,01	15,0±0,3	119,1±30,8
S	200,8	0,3	0,1	1,2	115,4
Cv	46,5	12,0	4,8	8,0	96,9

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В этой, второй группе самки достигали массы тела 640,0 г, что на 32,5% больше, чем у предыдущей группы двухлетков, а самцы 660,0 г. При этом у самок длина тела достигала 28,62 см, высота 11,5, толщина тела – 4,47 и обхват – 25,41 см. У самцов эти показатели были соответственно 29,85;

12,06; 4,71 и 25,88 см. Коэффициент упитанности у самок составил 2,84, а у самцов 2,45, индексы прогонистости, широкоспинности и сбитости достигли у самок значений – 2,5; 15,7; 89,09; у самцов – 2,49; 5,76; 86,73 соответственно, что близко к показателям телосложения сеголетков массой 432,2 г (табл. 53).

Следовательно, на основании проведенных исследований можно сказать, что темп полового созревания алтайского зеркального карпа в зоне выращивания зависит как от возраста, так и от массы тела рыбы.

Нами была также изучена группа двухлетков, выращиваемых для селекционных целей, при плотности посадки 580 экз. /га (учет при облове) и стартовой средней массе годовиков 172 г. При кормовом коэффициенте 3,8 средняя масса двухлетка достигала 677 г, что выше зонального норматива по массе на 12,8%, но ниже минимального стандарта первого класса на 123 г (15,4%). Общий прирост массы тела особи за сезон составил в среднем 505 г. Уровень разнообразия двухлетков по общей массе тела (до отбора) был равен 178,72 г при коэффициенте вариации 21,36% .

Таблица 53

Показатели телосложения двухлетков второй группы

Показатель	Масса,г	Коэффициенты		Индексы		
		упитанности	зрелости	прогонистости	широкоспинности	сбитости
Самки						
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	640,00± 43,42	2,84± 0,37	48,89± 4,77	2,50±0,06	15,70±0,61	89,06± 2,96
σ	168,18	1,42	18,49	0,25	2,37	11,45
C_v	26,28	49,78	37,83	9,93	15,07	12,86
Самцы						
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	660,00± 49,89	2,45± 0,09	7,11± 3,49	2,49±0,06	15,76±0,32	86,73± 0,82
σ	157,76	0,28	11,03	0,18	1,01	2,61
C_v	23,90	11,32	155,06	7,39	6,38	3,01

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

При средней длине двухлетка 31,47 см и средней длине тела 28,2 см вариабельность этих признаков слабая, коэффициент вариации равен соответственно 6,84 и 7,34%.

Отношение средней массы рыбы к её длине рыбы равно 21,39, а к длине тела 24. Это указывает, по мнению Б.А.Кошелева (1978), на средний уровень накопления питательных веществ в теле карпа, что подтверждается особенностями развития признаков экстерьера, учитываемых при селекции.

В сравнении с двухлетками, выращенными интенсивным методом (кормление гранулированным кормом с содержанием протеина 24% и кормовым коэффициентом 2,7), имеющими среднюю массу тела 917,5 г (Пищенко, 1999) по прогонистости тела достоверных различий не выявлено. Достоверно ниже широкоспинность при $t_d = 10,96$ и $P \geq 0,001$ и обхват при $t_d = 3,55$ и $P \geq 0,001$, но выше коэффициент упитанности ($t_d = 6,5$ и $P \geq 0,001$).

Вариабельность по индексам прогонистости тела, широкоспинности и обхвату слабая и колеблется от 4,64 до 7,7%. Уровень разнообразия коэффициента упитанности средний – 17,11.

Снижение показателей массы тела, широкоспинности и обхвата, и повышенный уровень разнообразия по коэффициенту упитанности указывают на недостаточную обеспеченность двухлетков доступным кормом в сравнении с интенсивным методом выращивания.

Плотность посадки 580 экз./га при кормовом коэффициенте 3,8 (кормление дробленным зерном) следует считать завышенной, а затраты кормов недостаточными. В дальнейших исследованиях необходима разработка нормативных показателей по параметрам плотности посадки и затратам несбалансированного корма при выращивании племенных двухлетков алтайского зеркального карпа.

Масса гонад и коэффициент зрелости изучены по выборке двухлетков общей массой тела $648 \pm 50,92$ г (близкой по этому показателю к зональному нормативу). Отношение общей массы тела к длине соответствовало величине 18:1.

Масса рыб, взятых для анализа, колебалась от 300 до 900 г, из них особей менее 700 г – 72% при среднеквадратическом отклонении 161,04 г и коэффициенте вариации 24,85%.

Нами были выявлены значительные различия по массе гонад и коэффициенту их зрелости (табл. 54). При средней величине массы гонад в 19,5 г коэффициент вариации достиг 75,38%. При этом не прослеживается зависимости массы гонад от массы тела рыбы. Так, у особей массой 800 г масса гонад колеблется от 2,75 до 30,5 г.

Коэффициент корреляции в паре «масса тела – масса гонад» равен – 0,014. Коэффициент зрелости гонад двухлетков составлял в среднем $3,22 \pm 0,83$ с коэффициентом вариации 84,13%, колебания в исследованной группе рыб – от 0,12 до 8,81 (различия в 73 раза). Коэффициент корреляции в паре «масса рыбы - коэффициент зрелости» – 0,33.

Таблица 54

Репродуктивные качества двухлетков алтайского зеркального карпа

Показатель	Средняя общая масса тела рыбы, г	Средняя масса го- над, г	Коэффи- циент зре- лости, $R * 100 / Q$	Коэффициент корреля- ции	
				масса тела – масса гонад	масса тела – коэффици- ент зрело- сти
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	648±50,92	19,5±4,65	3,22±0,83	- 0,014	0,33
σ	161,04	14,70	2,61		
Cv	24,85	75,38	84,13		

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Если рассматривать различия по коэффициенту зрелости рыб одинаковой массы, например 800 г, то они составляют от 0,38 до 5,75 (в 18,6 раза). Однако рыб с коэффициентом зрелости 0,3 в этой группе 16,6%, основная масса приходится на значения коэффициента 3,1-5,7 (различия в 1,8 раза). На основании полученных расчетов можно заключить, что осредненные цифры с учетом крайних вариантов не всегда отражают имеющуюся закономерность.

В отношении влияния скорости роста на развитие гонад в литературных источниках мнения противоречивы. На положительное влияние скорости роста на рост и развитие гонад указывают многие авторы (Зеленин, 1957; Виноградов, Ерохина, 1985). Ряд авторов отрицает прямую связь темпа роста со скоростью созревания гонад (Кузьмин, 1957; Катасонов, Дементьев, 1989).

По нашему мнению, если рассматривать интенсивность созревания гонад и темп роста массы как наследуемые признаки, их связь с обеспеченностью кормом отрицать нельзя. В расчетах следует учитывать значения крайних малочисленных значений признаков (выскачок, по В.С.Кирпичникову, 1987).

В наших исследованиях, выполненных ранее (План..., 1997), у двухлетков средней массой 917,5 г пол был визуально различим. У мелких рыб того же возраста пол можно было различить только по цвету гонад и их форме. У более крупных рыб гонады развиты лучше, у самок визуально различимы икринки. В среднем по выборке положительный коэффициент корреляции массы тела без внутренностей и массы гонад был равен у самок +0,6 (средняя степень корреляции); у самцов степень корреляции – сильная +0,79.

Следует отметить, что группы двухлетков в исследованиях 2002 и 1997 г. выращивались из быстрорастущих годовиков средней стартовой массой соответственно 176 и 137,5 г.

Темп роста двухлетков 2002 г. отставал от его величины в 1997 г. Средняя общая масса тела двухлетка 2002 г. была 648 г, а в 1997 г. 915,3 г, что выше в 1,64 раза.

В этой (последней) группе двухлетков с высоким темпом роста, общей массой 800-1150 г было 55,5%. Коэффициент зрелости особей этой группы колебался от 3,1 до 38,5 и составлял в среднем 12,37. У рыб массой 378-500 г масса гонад колебалась от 0,7 до 1,2 и составляла в среднем 1,04 г.

Полученные результаты позволяют предположить зависимость интенсивности прироста массы тела, коэффициента зрелости гонад от обеспеченности рыб доступным кормом.

Однако полученные нами данные требуют уточнения по двухлеткам, а

также по рыбам старших возрастных групп с учетом роли не только обеспечения кормами, но и других факторов среды обитания.

Трехлетков выращивали из двухгодовиков средней массой 1154 г с плотностью посадки 277,5 и 229 экз./га при облове (норматив по плотности 500-600 экз./га), с подкормкой дробленным фуражным зерном в июле - августе с уровнем протеина 12%, при кормовом коэффициенте 4,1. К концу периода выращивания средняя масса особи без учета пола составила 1904 г (табл. 55).

Таблица 55

Признаки экстерьера племенных трехлетков карпа

Показатель	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	Cv
Общая масса рыбы, г	1904,00±54,93	388,41	20,08
Величина признака, см			
абсолютная длина рыбы	45,49±0,38	2,66	5,84
длина тела	38,18±0,38	2,66	6,97
наибольшая высота	14,88±0,12	0,88	5,94
наибольшая толщина	7,33±0,08	0,59	8,00
наибольший обхват	34,89±0,30	2,12	6,07
Коэффициент упитанности	3,44	0,31	9,05

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В среднем масса трехлетков 2002 г. при оценке по стандартной шкале общей массы тела отвечает стандарту класса элита, особи распределяются в следующий ряд: элита рекорд – 24, элита – 36, первый класс – 32, второй – 8%. При удалении из стада трехлетков, особей внеклассных по массе тела (второй класс), вариабельность снижается с 20,08 до 12,2%. Средняя общая масса тела рыб при этом повышается до 2145,2 г.

Соотношение массы к абсолютной длине рыбы высокое и равно 41,85 г, к длине тела – соответственно 49,86, что характеризует высокий уровень накопления питательных веществ рыбами данного возраста. Прирост массы за сезон 750 г (при нормативе 1000 г) объясняется недостаточным уровнем кормления при данной плотности посадки. Величины признаков экстерьера,

учитываемых при селекции, характерны для алтайского зеркального карпа.

В стаде трехлетков уровень фенотипической изменчивости по всем изученным признакам экстерьера слабый и колеблется от 4,27 до 9,05.

Тело рыб отличается высокоспинностью (прогонистость – $2,59 \pm 0,02$), высокими показателями сбитости и коэффициента упитанности, равными соответственно $91,52 \pm 0,55$ и $3,44 \pm 0,04$.

При выращивании трехлетнего племенного молодняка в Приобском лесостепном районе Алтайского края с использованием в кормлении фуражного зерна с уровнем протеина 12% основными технологическими параметрами следует признать: плотность посадки 360 экз./га, стартовая масса двухгодовиков в среднем 1200 г (выше норматива в 2 раза), кормовой коэффициент 4,5, что обеспечит нормативный прирост массы за сезон. При интенсивности отбора только 15% минимальная стандартная масса четырехгодовика будет отвечать параметрам класса элита.

С целью оценки зрелости гонад был проведен полный морфофизиологический анализ трехлетков. Установленные различия по общей массе тела самок и самцов 188 г статистически недостоверны (табл. 56). Также недостоверны и различия по массе тела без внутренностей, длине рыбы и длине тела у разнополых рыб. Это свидетельствует о том, что у карпа полиморфизм по признакам экстерьера отсутствует.

Таблица 56

Показатели телосложения трехлетков

Показатель	Самки		Самцы	
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv
Средняя масса, г				
рыбы	$1980,00 \pm 122,75$	9,8	$1792,31 \pm 137,98$	27,75
рыбы без внутренностей	$1650,00 \pm 106,72$	20,5	$1453,85 \pm 120,69$	29,93
Абсолютная длина рыбы, см	$48,65 \pm 0,99$	6,49	$46,32 \pm 0,97$	7,57
Длина тела, см	$40,83 \pm 0,84$	6,52	$38,85 \pm 0,83$	7,75

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Соотношение массы рыбы к её длине в среднем равно у самок 40,7, а у самцов на 5, 2% меньше – 38,69. В признаках интерьера статистически достоверные различия у разнополых рыб отмечены по массе и развитию гонад (табл. 57).

Таблица 57

Масса и коэффициент зрелости гонад трехлетних самок и самцов

Показатель	Самки			Самцы		
	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	Cv	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	Cv
Масса гонад, г	33,91±7,43	23,51	69,33	110,31±19,09	68,81	62,38
Коэффициент зрелости	1,66±0,31	0,98	59,28	5,96±0,88	3,17	53,1

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Пол у трехлетков различим визуально. Молоки легко выделяются при поглаживании тела рыб или взвешивании. Масса гонад самок ниже её величин у самцов в 3,25 раза и составляет соответственно полу 33,91 и 110,31 г. Гонады легко различаются по цвету, у самок они желто-розоватые, у самцов – белые. Уровень разнообразия этого признака высокий, коэффициент вариации у самок 69,33, у самцов – 62,38%. Коэффициент зрелости у самцов выше в 3,6 раза. Стадия зрелости у самок вторая. Самцы уходят в зимовку с 3-й и 3-4-й стадиями зрелости гонад. Масса яичников составляет 1,71% от общей массы тела, а семенников – 6,15%. Коэффициенты корреляции массы и длины тела с массой яичников и семенников и коэффициентом зрелости гонад имеют свои особенности (табл. 58).

Таблица 58

Взаимосвязь массы и длины тела племенных трехлетков АЗК с массой и зрелостью гонад

Показатель	Коэффициент корреляции			
	самки		самцы	
	масса гонад	коэффициент зрелости	масса гонад	коэффициент зрелости
Масса рыбы, г	0,52	0,3	0,39	0,24
Длина рыбы, см	0,38	0,17	0,74	0,64

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

У самок и самцов выявлена положительная взаимосвязь массы особи с массой гонад и коэффициентом зрелости. Однако степень корреляции у рыб разного пола неодинакова. У самок, имеющих относительно меньшую массу гонад и II стадию зрелости, в сравнении с самцами со стадией III, III-IV корреляция прямая средняя и достигает величины 0,52. Её значение выше, чем у самцов, на 32,6%. Корреляция массы рыбы и коэффициента зрелости самцов слабая и равна +0,24. Корреляция средней абсолютной длины самки с массой гонад выше слабой на 25%, а с коэффициентом их зрелости ниже слабой на 32%. У самцов наблюдается высокий уровень корреляции длины, как с массой гонад, так и с коэффициентом их зрелости, он достигает высокой степени, равной соответственно +0,74 и +0,64.

У самок трехлетков, имеющих стадию зрелости II, уровень корреляции массы особи с массой гонад выше средней, но ниже средней с коэффициентом их зрелости. У самцов, имеющих стадию зрелости III – IV, корреляция в паре «масса тела – масса гонад» ниже средней. Понижение прямой положительной связи между развитостью гонад и абсолютной длиной самок позволяет утверждать, что скорость роста и зрелость гонад зависят не только от темпа роста (обеспеченности кормом), но и от других экологических особенностей водоема.

3.2.2. Воспроизводительные признаки самок

Наиболее важным признаком, характеризующим хозяйственную и племенную ценность рыб, является их воспроизводительная способность. В связи с тем, что у рыб существует матроклинный характер наследования, при селекции основное внимание уделяется плодовитости самок. Отбор самцов по этому признаку носит менее жесткий характер. У самок учитываются такие показатели, как количество икры, полученной от самки, рабочая плодовитость (РП), относительная рабочая плодовитость (ОРП) и др. По уровню плодовитости самок делили на три класса: элита, первый и второй. В данной

работе мы приводим сравнительную характеристику по классу элита как наиболее продуктивному.

Во время селекционной работы со стадом алтайского зеркального карпа одним из признаков отбора была плодовитость рыб (Морузи,1995). За семь селекционных поколений произошло значительное повышение плодовитости особей. При селекции на увеличение плодовитости по возможности старались исключить влияние среды. Предусматривался одинаковый уровень кормления производителей разных поколений, биотехника выращивания и нереста.

При работе с первыми поколениями алтайского зеркального карпа нерест проводился в прудах так называемым естественным методом. При этом плодовитость самок первого поколения селекции составляла примерно 50 тыс. 7-9-суточных личинок на самку. Ко второму селекционному поколению этот показатель увеличился в среднем на 21,4 тыс. и уже в третьем поколении селекции при естественном размножении выход личинок в возрасте 7-9 дней в пересчете на 1 самку был в среднем 110 тыс. экз. (табл. 59)

Таблица 59

Селекционный эффект по репродуктивным качествам самок

Поколение селекции	Наблюдаемые различия по выходу личинок из нерестовых прудов, тыс.экз	Эффект селекции	
		За поколение	годовой
1 – 2	21,4	12,20	2,44
2 – 3	38,7	15,25	3,05

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

С 1980 г. в приобском стаде алтайского зеркального карпа применяется заводской метод воспроизводства. Впервые для заводского нереста были использованы самки третьего селекционного поколения. За последующие годы селекционной работы со стадом у самок АЗК отмечены следующие изменения.

В среднем по стаду АЗК у самок без учета возраста рабочая плодовитость (РП) возросла с третьего к седьмому поколению на 108,13% ($P \geq 0,999$) и составила 838,09 тыс. икринок на самку. Однако в следующем поколении происходит снижение РП на 221,84 тыс. икринок на самку, или на 55%. В то же время относительная рабочая плодовитость (ОРП) неуклонно возрастает: от F_3 к F_7 на 27,80%, от F_3 к F_8 – на 40,5 и от F_7 к F_8 – на 9,95% ($P \geq 0,999$). Такие изменения говорят о том, что несмотря на снижение массы тела из-за ухудшений условий содержания сохраняется высокий генетический потенциал, заложенный в стаде (табл. 60).

Изменчивость самок рыб разных видов по рабочей плодовитости очень высока. Так, у самок чудского сига разного возраста (4+ - 6+) и различной средней плодовитости (17,5-26,3 тыс. шт. икринок) коэффициент вариации колебался в пределах 37,2 – 51,9% (Тищенко, 1978). У карпа коэффициенты вариации для рыб разного возраста составляли 27-43% (Зонова, 1976), а у самок белого амура достигали в отдельные годы 50%. В стадах ропшинского карпа по рабочей плодовитости коэффициенты вариации даже в одном возрасте составляют 45-47%, по относительной рабочей плодовитости – 43-45% (Слуцкий, 2004).

Таблица 60

Плодовитость самок в целом по стаду

Показатель	РП, тыс. икринок на самку			ОРП, тыс. икринок на 1 кг массы самки		
	F_3	F_7	F_8	F_3	F_7	F_8
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	410,30± 13,84	838,09± 26,12	616,25± 16,48	126,16± 3,56	157,61± 4,72	173,30± 2,62
σ	139,76	179,07	139,85	35,96	32,37	22,24
C_v	34,06	21,4	22,69	28,50	20,5	12,84

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Изменчивость самок алтайского зеркального карпа по показателям плодовитости также достаточно высока. Тем не менее, в процессе формирования структуры породы удалось добиться снижения коэффициента вариации рабочей плодовитости в среднем по стаду без учета возраста с 37,4 до 21,4 (к F₇) и 22,69% (к F₈). Вариабельность по ОРП значительно уменьшилась и составила для рыб восьмого поколения селекции 12,84% (для F₃ – 32,3%).

Для самок седьмого-восьмого поколения селекции характерно раннее наступление массовой половой зрелости. В третьем поколении селекции в возрасте 4 года только 20% рыб были готовы к нересту, в то время как в F₈ все самки половозрелы, их количество в нерестовой компании около 60%.

Рабочая плодовитость рыб третьего поколения *в возрасте 4 года* составляла 327,4 тыс. икринок на самку, к седьмому поколению этот показатель увеличился на 130,5% (P≥0,999) (табл. 61). Относительная рабочая плодовитость за 19 лет селекции возросла на 34,24% (F₁ → F₇) и 34,34% (F₁ → F₈) (P≥0,999). В процессе селекции уменьшилось значение коэффициента вариации, так для самок четырехгодовиков седьмого поколения по РП он снизился по сравнению с одновозрастными самками третьего поколения в 1,47 раза, а для самок восьмого поколения – в 2,21 раза, (от F₇ к F₈ в 1,5 раза). По относительной плодовитости вариабельность снизилась соответственно в 1,62; 2,25 и 1,39 раза.

Таблица 61

Плодовитость самок четырехгодовиков F₃, F₇ и F₈

Показатель	РП, тыс. икринок на самку			ОРП, тыс. икринок на 1кг массы самки		
	F ₃	F ₇	F ₈	F ₃	F ₇	F ₈
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	327,42± 15,36	783,90± 53,74	547,89± 16,96	129,59± 6,63	173,97± 11,35	168,34± 5,18
σ	104,63	169,95	97,44	43,45	35,89	29,76
Cv	32,0	21,7	17,78	33,5	20,6	17,68

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Как и для других возрастных групп, для *пятигодовалых самок* седьмого поколения характерно значительное повышение рабочей плодовитости в сравнении с третьим поколением селекции. РП самок седьмого поколения составляет 951,6 тыс. икринок на самку. Это почти в 2 раза больше, чем у рыб третьего поколения. ОРП возросла на 39,41% (P- 0,001) и составила для F₇ 189,6 тыс. икринок на 1 кг массы самки (табл. 62). Уровень наследуемости признака составляет 0,56 (h^2).

У самок восьмого поколения в возрасте 5 лет происходит снижение как РП так и ОРП по сравнению с F₇ на 25,68 и 8,56% соответственно. Возможно, это объясняется более ранним созреванием рыб в этом поколении, а следовательно, и более ранним снижением плодовитости. При этом коэффициент вариации по рабочей плодовитости уменьшился с F₃ к F₇ в 1,9 раза. Кроме того, значительно снизился коэффициент вариации по ОРП – с 18,3 до 8,7% .

Таблица 62

Плодовитость самок пятигодовиков F₃, F₇ и F₈

Показатель	РП, тыс. икринок на самку			ОРП, тыс. икринок на 1 кг массы самки		
	F ₃	F ₇	F ₈	F ₃	F ₇	F ₈
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	499,20 ±9,09	951,60 ±27,07	707,20 ±20,70	135,96 ±2,53	189,54 ±4,97	173,31 ±4,37
σ	89,57	89,78	87,84	24,93	16,48	18,54
Cv	17,9	9,4	12,42	18,3	8,7	10,70

Примечание. P≥0,999, для всех данных таблицы.

Полигон распределения относительной рабочей плодовитости пятигодовалых самок третьего поколения показывает, что стадо менее консолидировано по массе тела относительно стада F₇ (рис. 35). Полигон имеет правостороннюю асимметрию (коэффициент асимметрии +0,60). В виде второй вершины в правой части вычленяется группа рыб с высокой относительной

плодовитостью. Это позволило в четвертом и последующих поколениях вести селекционную работу именно с этой группой высокопродуктивных рыб. В результате такой племенной работы удалось значительно повысить продуктивность племенного стада алтайского зеркального карпа. Полигон распределения относительной рабочей плодовитости пятигодовалых самок седьмого поколения селекции более симметричен (коэффициент асимметрии равен +0,36), чем у третьего поколения. Для него характерно сближение правой и левой ветвей, а также высокая концентрация особей в модальных и около лежащих классах 77,7% (59,8% в третьем поколении). Кроме того, кривая менее растянута по оси X . Такое изменение указывает на повышение однородности стада. За 15 лет селекции произошло смещение модального класса по оси X на 5 классов.

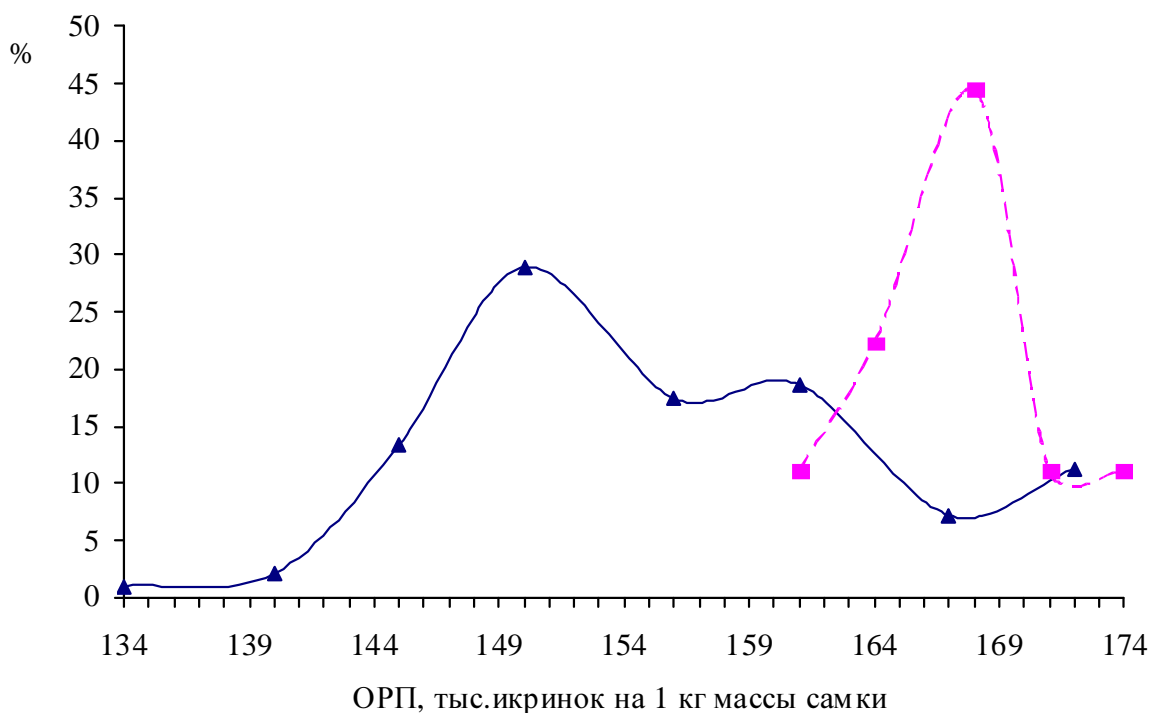


Рис.35. Полигон распределения относительной рабочей плодовитости у самок пятигодовиков

—▲— F₃ -■- F₇

Самки шестигодовики седьмого селекционного поколения превосходят своих сверстниц третьего поколения по рабочей плодовитости на 67,5%

($P \geq 0,999$). ОРП у самок седьмого поколения также выше на 33,74% ($B \geq 0,999$) (табл.63).

Таблица 63

Плодовитость самок шестигодовиков F_3 и F_7

Показатель	РП, тыс. икринок на самку		ОРП, тыс. икринок на 1 кг массы самки	
	F_3	F_7	F_3	F_7
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	536,01±34,72	897,00±30,69	118,63±7,69	158,66±5,03
σ	180,52	143,93	39,81	23,61
Cv	33,7	16,1	33,6	14,9

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Коэффициент вариации рабочей плодовитости у самок F_7 достаточно высок и составляет 16,05, но ниже, чем у самок F_3 – 33,69%. Для относительной рабочей плодовитости цифры практически такие же - 14,9 и 33,6% соответственно.

Самки в возрасте 7 лет участвуют в нересте последний раз. Это связано с тем, что с возрастом рабочая плодовитость начинает снижаться, и дальнейшее использование этих самок экономически невыгодно. Абсолютная рабочая плодовитость семигодовалых особей в седьмом поколении составляет 897,0 тыс. шт. икринок на самку (табл. 64).

Таблица 64

Плодовитость самок семигодовиков F_7

Показатель	Рабочая плодовитость, тыс. икринок на самку	ОРП, тыс. икринок на 1 кг массы самки
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	897,00±98,15	132,43±12,97
σ	196,30	25,94
Cv	21,88	19,59

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

У самок третьего поколения селекции рабочая и относительная рабочая плодовитость возрастала до 6 лет, а потом отмечалось снижение.

Так у четырехгодовиков РП была 327,4; у пяти - 499,2; у шести - 536,0 тыс. шт. на самку. В F_3 и F_7 максимальная относительная рабочая плодовитость наблюдалась у пятигодовалых особей, у старших возрастных групп этот показатель снижается. У шестигодовиков третьего поколения оно составило 14,3%. Эти же закономерности отмечены у самок F_8 . В седьмом поколении понижение ОРП от пяти к шестигодовикам составило 19%, а от пяти- к семигодовикам – 43,12%. Снижение ОРП с возрастом у карпа и других рыб отмечают многие авторы (Иоганзен, 1955а, б; Анохина, 1969).

Изучение взаимосвязи воспроизводительных качеств самок с биологическими показателями (размера, массы, возраста) выявило, что самая высокая достоверная связь в поколениях отмечалась между возрастом и рабочей плодовитостью в F_8 – $r=0,82\pm 0,07$ (F_3 – $r=0,49\pm 0,9$; F_7 – $r=0,30\pm 0,10$). В то же время связь между ОРП и возрастом или не отмечалась, или отрицательна. Сильная зависимость установлена между РП и массой тела в F_3 ($r=0,52\pm 0,09$), F_7 ($r=0,40\pm 0,1$) и высокая в F_8 ($r=0,85\pm 0,07$). Коэффициент корреляции был достоверно положительный также между РП и обхватом: в третьем поколении $r=0,52\pm 0,09$, в седьмом $0,2\pm 0,07$, в восьмом – $r=0,68\pm 0,09$.

Учитывая наличие достоверной положительной связи между возрастом и рабочей плодовитостью (РП), было рассчитано уравнение прямолинейной регрессии способом наименьших квадратов, оно имеет вид $y=135,5x+0,42$. Коэффициент a ($y = a+bx$) определяет начальную РП, но с методической точки зрения начало расчета линейного уравнения следует проводить от возраста при котором можно впервые определить значение этого признака. У АЗК этот возраст 3 года. Угловым коэффициентом b определяет скорость нарастания плодовитости.

В рыбоводстве нередко отбор самок для нереста идет по обхвату тела, так как этот признак тесно связан с плодовитостью ($r=0,52-0,58$). Для под-

тверждения методологической правильности данного подхода нами было рассчитано уравнение регрессии и для этой пары признаков. Оно имеет вид $y=30,9x-651,3$. При подстановке значений x_i в уравнение подтверждается правильность проводимого отбора.

При построении эмпирического ряда динамики ОРП и определении линии тренда, мы так же воспользовались способом наименьших квадратов, при этом уравнение регрессии имеет вид $y = 23,57x + 105,22$ (рис. 36).

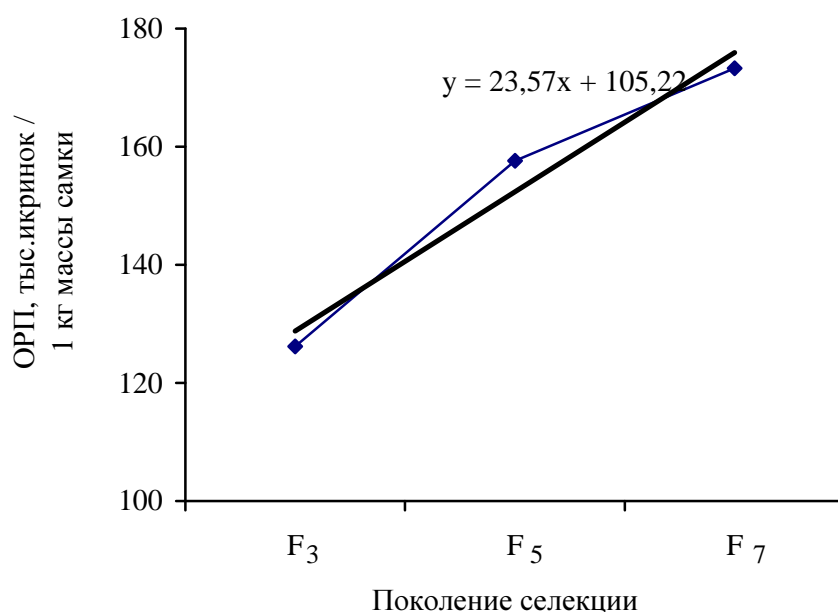


Рис.36 Эмпирический ряд динамики ОРП по поколениям селекции

—◆— плодовитость; — линия тренда

Несмотря на небольшое снижение РП в восьмом поколении АЗК, следует отметить возрастание ОРП, т.е. относительного показателя количества икры на 1 кг массы самки. Это говорит о том, что, несмотря на недостаточную массу тела в связи с плохим кормлением, порода продолжает реализовывать заложенный в неё высокий генетический потенциал.

Таким образом, проанализировав ряд данных по плодовитости самок АЗК за 19 лет селекции (6 поколений), можно сказать, что наблюдается положительная связь между возрастом, массой, обхватом тела рыб и количеством получаемой икры.

Высокий уровень продуктивности животных современной популяции на фоне достаточного уровня консолидации позволяет сделать заключение о формировании устойчивого воспроизводительного фитнеса самок алтайского зеркального карпа. Это характеризует высокий продуктивный и адаптационный потенциал породы и является основой для её дальнейшего совершенствования.

3.2.3. Воспроизводительные качества самцов

По мнению ряда авторов, качество спермы у рыб зависит от возраста животного (Жукинский, 1965; Новоженин, 1972). При этом объем единовременной порции с возрастом сильно возрастает, а концентрация сперматозоидов снижается. Длительность подвижного состояния сперматозоидов постепенно увеличивается, достигая наибольшего значения у рыб среднего возраста, далее следует спад. По данным Ю.П.Бабушкина (1974а, б) и Л.Э.Мухиной (1985), у самцов форели возраст оказывает большое влияние на оплодотворяющую способность спермы. Влиянию возраста производителей рыб разных видов на показатели спермы посвящены работы Ф.Г. Мартышева и др. (1967), Ю.П. Бабушкина и др. (1971), В.Н. Жукинского (1965).

Н.В. Жукинский (1964) на опытах с таранью установил отсутствие всякой связи между возрастом самцов, с одной стороны, и концентрацией их спермы и длительностью активного состояния спермиев – с другой. Вместе с тем оказалось, что по мере роста самцов заметно увеличивается объем единовременной порции спермы и изменяется количество нежизнестойких спермиев (наименьшее их количество отмечено у зрелых самцов, наибольшее – у старых).

Нами были изучены воспроизводительные качества самцов АЗК в возрасте 3, 4 и 5 полных лет. Среди изучаемых параметров были объем разовой дозы эякулята, его зависимость от возраста, масса гонад, время активности при разных температурах, количество и концентрация клеток в эякуляте.

При изучении объема разовой дозы эякулята у алтайского зеркального карпа трех возрастных групп восьмого поколения селекции было установлено, что с увеличением возраста объем разовой дозы эякулята повышается, что согласуется с данными других авторов (Жукинский, 1965; Новоженин, 1972) (табл. 65).

Таблица 65

Объем разовой дозы эякулята у самцов разного возраста, мл

Показатель	В среднем по стаду	Возраст самцов, полных лет		
		3	4	5
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	15,07±0,64	14,08±0,70	17,11±1,24	26,25±4,10
σ	10,36	9,21	9,51	16,39
Cv, %	68,75	65,41	55,58	62,43

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В возрасте 3-5 полных лет объем разовой дозы эякулята в среднем равен 15,07 см³ (lim 1-45 см³) спермы. Наименьший объем спермы у 3-годовалых рыб, при этом коэффициент фенотипической изменчивости находится на уровне 65,4%. Рыбы в возрасте 4 и 5 полных лет превосходят младшую группу на 17,71 и 46,36% соответственно. Снижение фенотипической изменчивости у 4-годовалых самцов составляет 9,83%, у 5-годовалых – 2,98%.

Для изучения особенностей формирования воспроизводительной системы нами были изучены масса гонад и рассчитан гонадосоматический индекс (ГСИ). Исследования были проведены на 2- и 3-годовалых самцах общей массой тела 648±50,92 и 2054,55±92,80 г (табл. 66). Коэффициент фенотипической изменчивости по массе тела у самцов в возрасте 3 года был ниже на 9,87% ($P < 0,001$). Масса рыбы без внутренностей у разных возрастов находилась на уровне 550±47,73 и 1710±96,64 г соответственно ($P < 0,001$).

У рыб, взятых для анализа, масса колебалась в возрасте 2 года от 300 до 900 г (из них особей менее 700 г – 72% и 3 года – от 1800 до 2800 г.

Выявлено значительное разнообразие особей по массе гонад и ГСИ.

Масса гонад и гонадосоматический индекс 2- и 3-годовиков
алтайского зеркального карпа

Показатель	Средняя масса, г			Гонадосоматический индекс
	рыбы	рыбы без внутренностей	гонад	
2 года				
$\bar{X}_1 \pm S\bar{x}$	648,00±50,92	550,0±47,73	19,5±4,65	3,54± 0,83
Cv,%	24,85	24,85	75,38	84,13
3 года				
$\bar{X}_2 \pm S\bar{x}$	2054,55±92,80	1710±96,64	159,8±13,86	9,35±1,10
Cv,%	14,98	16,05	25,81	50,16
$\bar{X}_2 - \bar{X}_1$	406,6	1160	140,3	5,81

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

У 2-годовалых самцов при массе гонад $19,5 \pm 4,65$ г ГСИ достигал 75,38%, при этом масса гонад увеличивается пропорционально увеличению массы тела. Это согласуется с исследованиями В.М.Голода (2005) проведенными на двухлетках форели.

У рыб массой 800 г масса гонад колеблется от 2,75 до 30,5 г.

У самцов 3 полных лет масса гонад больше, чем у двухгодовиков, на 140,3 г, коэффициент фенотипической изменчивости при этом был равен 25,81%. Уровень взаимосвязи в паре «масса тела – масса гонад» равен 0,87.

При изучении ГСИ было установлено, что у 2-годовиков его величина ниже, чем у трехгодовиков, на 62,14%, $Cv=84,13$ ($P \geq 0,999$).

Изучено качество спермы у самцов АЗК в условиях заводского воспроизводства, при разных температурах, до и после гипофизарной инъекции.

Проведенные исследования показали, что у производителей в возрасте 3 полных лет время активного поступательного движения сперматозоидов до гипофизарной инъекции при температуре воды 18...19°C равно 60,18 с, а при

23...24°C происходит незначительное сокращение времени подвижности – на 4%. Уровень фенотипической изменчивости при этом находится на уровне 12-15% (табл. 67).

После гипофизарной инъекции происходит общее снижение активности спермиев, для 18...19°C снижение активности составляет 3,18 с ($P \geq 0,95$), а для 23...24°C – 0,65 с. Количество живых спермиев в семенной жидкости у изучаемой группы до инъекции было 88,80 шт. в поле зрения, что на 4,13% больше, чем после инъекции. Количество мертвых спермиев после инъекции увеличилось на 7,1%. Одним из наиболее важных показателей при определении качества спермы является концентрация сперматозоидов в семенной жидкости. У интактных* самцов трехгодовалого возраста концентрация спермиев достигала наивысшего значения, составляя $29,82 \pm 0,73$ млн шт./мл ($P \geq 0,999$).

Таблица 67

Качество спермы самцов 3 полных лет

Показатель	Время активности сперматозоидов при разных температурах воды, с		Количество клеток в поле зрения микроскопа, шт.		Концентрация клеток в эякуляте, млн шт./мл
	18...19°C	23...24°C	живые	мертвые	
До инъекции					
$\bar{X}_1 \pm S\bar{x}$	60,18±0,85	57,74± 1,01	88,80± 0,97	11,15± 0,97	29,82± 0,73
σ	7,68	9,12	8,78	8,79	6,63
Cv,%	12,76	15,80	9,89	78,81	22,23
После инъекции					
$\bar{X}_2 \pm S\bar{x}$	57,00± 1,02	57,09± 0,88	85,13± 1,48	12,00± 0,81	21,49± 0,75
σ	9,38	8,08	13,58	7,43	6,89
Cv,%	16,46	14,15	15,95	61,90	32,08
$\bar{X}_1 - X_2$	3,18	0,65	3,67	-0,85	8,33

Примечание.* $P \geq 0,99$, для всех остальных данных таблицы $P \geq 0,999$.

* инъекцированные суспензией гипофиза.

Сперматозоиды самцов четырех годовалого возраста при контакте их с пресной водой при 18...19°C до инъекции находятся в активном поступательном движении 60,15 с, что на 4,15 с больше, чем после инъекции ($P \geq 0,95$), при температуре воды 23...24°C разница составляет 1,81 с (табл. 68).

Таблица 68

Качество половых продуктов самцов 4-годовалого возраста

Показатель	Время активности сперматозоидов при разных температурах воды, с		Количество клеток в поле зрения микроскопа, шт.		Концентрация клеток в эякуляте, млн шт/мл
	18...19°C	23...24°C	живые	мертвые	
До инъекции					
$\bar{X}_1 \pm S\bar{x}$	60,15±1,24	56,37±0,77	83,86±1,64	16,14±1,64	29,42±0,89
σ	7,45	4,62	9,85	9,85	5,36
Cv,%	12,39	8,19	11,75	61,01	18,23
После инъекции					
$\bar{X}_2 \pm S\bar{x}$	56,00±1,49	54,56±2,25	75,19±4,28	12,00±1,47	25,49±1,55
σ	8,80	13,29	25,30	8,67	9,19
Cv,%	15,71	24,37	33,64	72,22	36,07
$\bar{X}_1 - X_2$	4,15*	1,81	8,67	4,14	3,93*

Примечание. * $P \geq 0,95$, для всех остальных данных таблицы $P \geq 0,999$.

Количество живых и мертвых сперматозоидов, а также их концентрация до гипофизарной инъекции были больше, чем после неё, на 10,34; 25,65 и 13,35% соответственно. Наибольшая величина коэффициента фенотипической изменчивости отмечена у самцов после инъектирования по количеству мертвых клеток – 72,22%.

У пятигодовалых производителей после инъектирования качество половых продуктов ухудшается, так же как и 3- и 4-годовалых (табл. 69). Снижение времени активности сперматозоидов при температуре воды 18...19°C со-

ставляет 17,79 ($P \geq 0,99$), при 23...24°C – 27,09% ($P \geq 0,999$). Концентрация сперматозоидов уменьшается на 23,3% ($P \geq 0,99$). Величина коэффициента фенотипической вариации по количеству живых сперматозоидов возрастает на 38%.

Таблица 69

Качество спермы самцов 5 полных лет

Показатель	Время активности сперматозоидов при разных температурах воды, с		Количество клеток в поле зрения микроскопа, шт.		Концентрация клеток в эякуляте, млн шт/мл
	18...19 °C	23...24 °C	живые	мертвые	
До инъекции					
$\bar{X}_1 \pm S\bar{x}$	64,19±3,28	53,19±2,02	94,52±1,55	5,48±1,55	31,00±2,12
σ	8,67	5,35	4,11	4,11	5,61
Cv,%	13,50	10,07	4,35	75,13	18,10
После инъекции					
$\bar{X}_2 \pm S\bar{x}$	52,77±1,74	38,78±1,71	83,44± 9,15	16,33±2,09	23,78±1,40
σ	6,76	6,62	35,44	8,20	5,43
Cv,%	12,81	17,07	42,47	50,21	22,83
$\bar{X}_1 - X_2$	11,42**	14,41***	11,08	-10,85***	7,22**

Примечание. * $P \geq 0,95$, ** $P \geq 0,999$, *** $P \geq 0,999$.

На основании проведенных исследований можно сделать вывод, что введение гонадотропного гормона, увеличивая объем эякулята, ухудшает качество половых продуктов.

Изучение влияния окружающей среды на развитие различных признаков у живых существ доказывает, что формирование отдельных признаков напрямую зависит от условий внешней среды. По мнению ряда авторов, скорость развития репродуктивной системы у рыб тесно связана с условиями существования особей (Кошелев, 1971; Бушуев, 1971; Белоусов, Морузи,

2004). Нами была поставлена задача выявить влияние возраста на показатели качества спермы производителей алтайского зеркального карпа.

В результате проведенного дисперсионного анализа было установлено, что возраст рыб оказывает влияние на количество живых клеток в семенной жидкости. До инъекции сила влияния составляет 14,17% ($F = 5,99$, $P = 0,99$) (прил. 1).

Влияние возраста рыб после гипофизарной инъекции достоверно ($F = 18,7$) при вероятности стабильных прогнозов ($P \geq 0,001$). Сила влияния при этом равна 34,57% ($F = 3,1-4,8-7,4$) (прил. 2).

При изучении влияния возраста рыб на количество нежизнеспособных клеток было выявлено, что возраст интактных самцов имеет непосредственное влияние на количество мертвых сперматозоидов ($F = 9,89$). Данный критерий $F = 9,89$ больше табличного значения $F = 7,4$ при $P \geq 0,001$. Сила влияния составила 22,7% (прил. 3).

Абсолютное влияние возраста на количество мертвых сперматозоидов после инъекции в семенной жидкости производителей карпа достоверно ($F = 3,79$) выше первого порога вероятности ($F = 3,1-4,8-7,4$), при этом сила влияния этого признака находилась на уровне 7,67% (прил. 4).

На концентрацию сперматозоидов в семенной жидкости как до инъекции, так и после возрастной фактор практически не оказывал никакого влияния ($F = 0,19$ и $F = 2,73$, соответственно). Полученные критерии ниже первого порога вероятности ($F = 3,1-4,8-7,4$). Сила влияния признака до инъекции имела отрицательное значение и составила 2,91, а после инъекции – 4,75% (прил. 5, 6).

Очень высокое влияние возраста производителей отмечено по объему эякулята ($F = 12,08$) и оно находилось выше третьего порога вероятности ($F = 3,0-4,7-7,2$). Сила влияния этого признака была 16,47% (прил. 7).

При построении динамических рядов отражающих изменения в количестве живых и мертвых клеток в эякуляте до и после гипофизарных инъекций по возрастам, отчетливо видно влияние инъекции на эти признаки. Во-

первых, снижается абсолютное количество живых клеток, у не инъецированных животных $\lim 83,86-94,52$, а у инъецированных – $55,57 - 85,13$. Во-вторых, количество живых клеток до инъекции нарастает по возрастам, а после неё с возрастом происходит снижение (рис. 37).

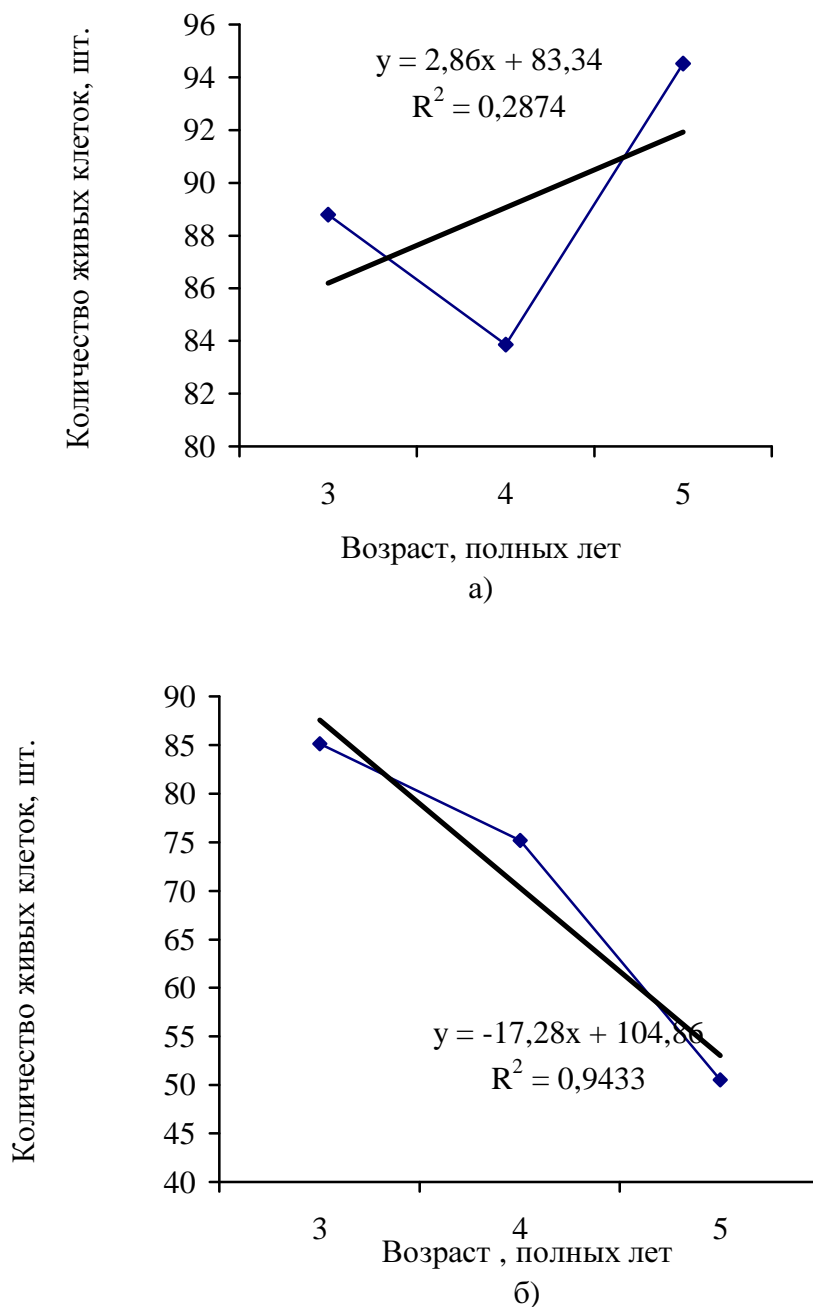


Рис. 37. Эмпирические ряды динамики количества живых клеток в эякуляте:
а) до инъекции, б) после инъекции

◆ эмпирическая кривая; — линия тренда

С возрастом происходит увеличение объема эякулята. В возрасте 3 года этот показатель имеет величину 14,08 мл, к 4 годам увеличивается на 21,5%, и к 5 годам достигает объема 26,25 мл. Эта тенденция хорошо видна при построении ряда динамики данного признака (рис.38). Вероятнее всего, это связано с увеличением массы тела, а соответственно и массы органов.

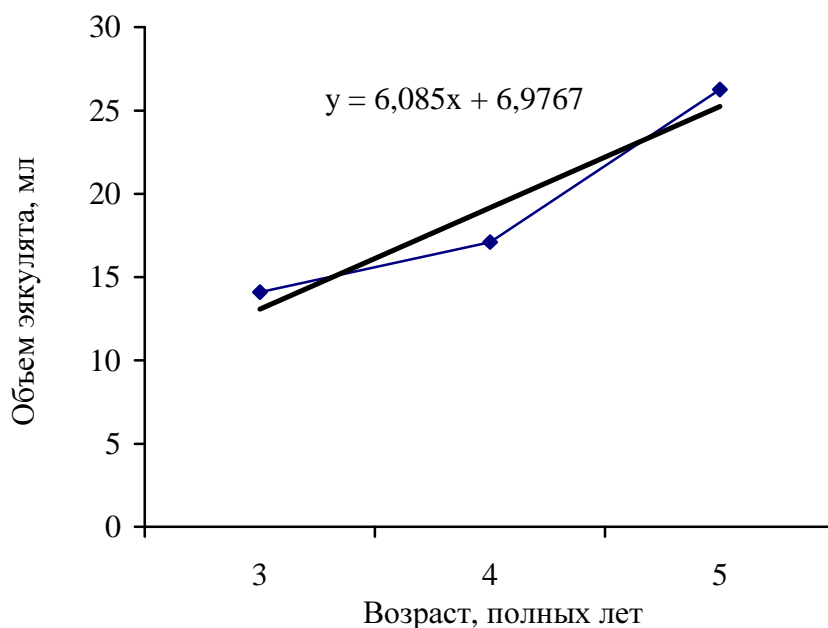


Рис.38. Объем эякулята у АЗК разных возрастов:

—◆— эмпирическая кривая; — линия тренда

3.2.4. Биохимические показатели спермы самцов АЗК

Исследования особенностей формирования эякулятов рыб проводят с помощью гистологических и гистохимических методов (Буцкая, 1955, 1959, 1966; Гинзбург, 1968; Yamazaki, Donaldson, 1968), путем количественной оценки содержания половых клеток в семеннике (Турдаков, 1972; Billard et al., 1971, 1974; Billard, 1973, 1974, 1977) и степени оводненности различных его отделов (Турдаков, 1972; Clemens, Grant, 1964), так как формирование эякулята сопровождается выделением спермиальной жидкости, разжижающей массу спермиев.

Зрелые сперматозоиды отличаются от незрелых большим процентом основных аминокислот и меньшим – кислых. Аминокислотный состав белков

семенников зависит от степени зрелости сперматозоидов, а также от наличия белков в соматических тканях и свободных аминокислот в плазме спермы (Сребницкая, 1970; Масленникова и др., 1972; Ким, 1974; Фам, 1975).

Сопоставление биохимического состава спермы балтийского лосося и результатов рыбоводных работ свидетельствует о взаимосвязи этих показателей с возрастом самцов (Песлак, Клявсонс, 1968; Песлак, 1968, 1973).

При анализе семенной жидкости производителей алтайского зеркального карпа четырех полных лет было установлено, что содержание воды в эякуляте около 72,88% (табл. 70).

Таблица 70

Состав семенной жидкости самцов карпа, % к сухому веществу

Показатели,	АЗК (наши данные)	Европейский карп (Богерук и др., 2002)
Вода (к массе)	72,88±0,21	74,0±3,34
Липиды	14,75±0,54	13,1±0,8
Белок	70,10±0,51	67,7±5,19
Минеральные вещества	7,42±0,14	11,0±0,44
фосфор	1,11±0,03	1,87±0,40
кальций	0,63±0,01	0,46±0,02
магний, мг %	83,0±1,69	38,8±1,98

Содержание жира, белка и кальция в сперме АЗК находится на уровне 1,65; 2,4 и 0,17% соответственно. Это выше, чем у карпов европейских пород. В то же время по содержанию минеральных веществ и фосфору алтайский зеркальный карп уступает рыбам других пород.

По мнению ряда авторов (Масленникова, Корженко, 1972; Ким, 1974), свободные глутаминовая кислоты и аланин встречаются, как правило, в более концентрированной сперме с лучшей подвижностью и оплодотворяющей способностью. В аминокислотном составе спермы АЗК обнаружено высокое содержание глутаминовой кислоты и аланина, что говорит о её высоких по-

казателях. Среди незаменимых кислот преобладают валин и лизин (табл. 71). Величина коэффициента фенотипической вариации для абсолютного большинства аминокислот очень невелика, и только для лейцина и изолейцина – 11,31 и 11,18% соответственно.

Таблица 71

Аминокислотный состав спермы АЗК, %

Показатель	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	$C_v, \%$	σ
Заменимые			
Серин	0,81±0,01	1,88	0,02
Глутаминовая	2,27±0,02	2,19	0,05
Пролин	0,24±0,01	7,49	0,02
Глицин	0,65±0,01	1,95	0,01
Аланин	1,09±0,01	1,78	0,02
Незаменимые			
Треонин	0,91±0,01	2,45	0,02
Валин	1,39±0,01	1,91	0,03
Метионин	0,53±0,01	3,01	0,02
Изолейцин	0,16±0,01	11,18	0,02
Лейцин	0,31±0,01	11,31	0,03
Фенилаланин	0,71±0,01	3,65	0,03
Лизин	1,62±0,02	2,31	0,04
Аргинин	0,82±0,01	2,83	0,02

Липиды играют важную роль в процессе созревания половых продуктов, обеспечивая энергией синтез генеративной ткани. Их наличие в составе эякулята создает энергетический запас, необходимый для обеспечения жизнедеятельности спермиев. В половых продуктах производителей АЗК фракционный состав липидов определяли по 8 жирным кислотам (табл. 72). Установлено, что в сперме самцов АЗК ненасыщенные кислоты преобладают над насыщенными. Сумма всех выявленных насыщенных жирных кислот состав-

ляла 15,16% с преимуществом пальмитиновой – 9,97, наименьшее количество миристиновой кислоты – 0,49%. Сумма ненасыщенных кислот 29,66% с преобладанием олеиновой и линолевой. При этом коэффициент фенотипической вариации среди ненасыщенных жирных кислот наибольшего значения достигал у арахидоновой кислоты – 36,48%, а среди насыщенных – у миристиновой – 6,49%.

Таблица 72

Содержание насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в половых продуктах самцов АЗК, %

Показатель	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv, %	Σ
Насыщенные кислоты			
Миристиновая	0,49±0,01	6,49	0,03
Пальмитиновая	9,97±0,06	1,49	0,15
Стеариновая	4,70±0,02	1,06	0,05
Ненасыщенные кислоты			
Пальмитолеиновая	2,45±0,09	8,72	0,21
Олеиновая	21,77±0,04	0,46	0,10
Линолевая	4,90±0,05	2,52	0,12
Линоленовая	0,31±0,00	3,75	0,01
Арахидоновая	0,23±0,03	36,48	0,08

Общее содержание витаминов в сперме АЗК находилось в пределах 32,57 мг/кг (табл. 73). В группе жирорастворимых определялись разные формы витаминов А (ретинол) и Е (токоферол). Так как у большинства высших животных, к которым относятся рыбы, преобладающей формой витамина А является витамин А₁, а витамин А₂ преобладает в печени рыб (Ленинджер, 1974), нами изучена совокупность витаминов А₁ и А₂. Его количество составило 0,27 МЕ. Витамин Е представлен целой группой витаминеров, называемых токоферолами. Количество витамина Е в эякуляте достигало 3,06 мг/кг.

Витамины группы В в сумме составили 26,16 мг/кг, с преобладанием витамина В₅.

Таблица 73

Количество витаминов в сперме АЗК, мг/кг

Показатель	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	Cv, %	Σ
А, МЕ	0,27±0,00	1,50	0,00
Е	3,06±0,02	1,27	0,04
В ₁	0,93±0,01	2,40	0,02
В ₂	1,38±0,01	1,28	0,02
В ₃	2,00±0,03	3,51	0,07
В ₅	13,92±0,10	1,68	0,23
В ₆	1,83±0,01	1,32	0,02
В ₁₂	9,18±0,05	1,28	0,12

3.3. Популяционный гомеостаз алтайского зеркального карпа

Гомеостаз – постоянство внутренней среды – вместе с постоянством структуры и включаемых механизмов управления, есть гарант выполнения жизненных процессов во всем их постоянстве и многообразии (Гомеостаз..., 1991). Функционирование систем какого-либо уровня (например, организменного) во многом представляет собой механизм формирования гомеостаза следующего, более высокого уровня организации – популяционного. Чем выше скорость организации биосистем, тем более выражен гомеостаз. Параметры низшего уровня обладают «менее гомеостатируемым» статусом.

3.3.1. Гематологические показатели

Кроветворение является ответной реакцией ряда тканевых систем организма рыбы на изменение как внешних, так и внутренних факторов. Поэтому изучение пород рыб без изучения структуры крови можно считать не

полным. Кроме того, выживаемость рыб в процессе зимовки зависит не только от условий внешней среды (температуры воды, содержания биогенных элементов, уровня заболеваемости), но и от защитных способностей организма – иммунитета.

С возрастом у алтайского зеркального карпа наблюдается усиление процессов эритропоэза, проявляющееся в увеличении количества эритроцитов крови, что ведет к повышению устойчивости рыб к гипоксии. Кроме того, возрастает стрессустойчивость рыб при пересадке из пруда в пруд (Морузи, 1996).

По данным Н.Ф.Зубиной (1968), в крови у карпов количество эритроцитов колеблется от 1,1 до $2,02 \times 10^{12}/\text{л}$, содержание гемоглобина – от 77 до 104 г/л.

Наши исследования были выполнены на племенных двухлетках алтайского зеркального карпа, выращенных при плотности посадки 370 шт/га. Весной средняя масса годовика составляла 93,13 г. Масса особи осенью колебалась от 800 до 2000 г, в среднем равнялась 1354 г. Прирост за сезон составил 1260,89 г, что говорит о благоприятных кормовых условиях при выращивании.

В крови двухлетков алтайского зеркального карпа количественные показатели эритроцитов колебались в пределах от 1,1 до $2,67 \times 10^{12}/\text{л}$, а гемоглобина 74,0 – 118,6 г/л. Следует предположить, что некоторое увеличение содержания эритроцитов в крови алтайского зеркального карпа связано с его адаптированностью к более низким температурам Западной Сибири (Пищенко и др., 1998).

У алтайского зеркального карпа происходит заметное возрастное увеличение количества эритроцитов и гемоглобина в крови (табл. 74). Так, количество эритроцитов у рыб в возрасте 4 лет в 2,43 раза выше, чем в возрасте сеголетка.

Количество гемоглобина в крови рыб возрастает в пределах с 74,0 до 118,6 г/л (на 60%).

Возрастные изменения содержания эритроцитов и гемоглобина в крови алтайского зеркального карпа F₇, $\bar{X}_1 \pm S\bar{x}$

Показатель	Сеголетки	Двухлетки	Трехлетки	Четырехлетки
Эритроциты, $10^{12}/л^3$	1,1±0,1	1,7±0,1	1,8±0,12	2,67±0,04
Гемоглобин, г/л	74,0±0,2	72,0±0,2	90,1±0,1	118,6±0,15

Картина белой крови разных костистых рыб характеризуется значительной пестротой. Имеются различной величины лимфоциты, моноцитарные формы, лейкоциты с мелкой нейтрофильной и эозинофильной зернистостью, а также ядерные тромбоциты (Гольдберг, Гольдберг, 1971). Кровь рыб имеет лимфоцитарный профиль.

Общее количество лейкоцитов в крови алтайского зеркального карпа седьмого поколения селекции достигает $27,0 \times 10^9/л$. В крови двухлетков наиболее многочисленны лимфоциты (74,03%). Лейкоцитарная формула у двухлетков алтайского карпа в осенний период характеризуется наличием бластных форм – миелоцитов, палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов, агранулоцитов – моноцитов и лимфоцитов (табл.75). Количество миелоцитов колебалось от 3 до 10%, палочкоядерных – от 2,02 до 7, сегментоядерных – от 5 до 15,4, агранулоцитов: моноцитов – 0,7 до 4,85, лимфоцитов от 42,7 до 84,15%.

В среднем у изученного массива карпов показатели миелоцитов составляют 7,02, палочкоядерных гранулоцитов – 3,62, сегментоядерных нейтрофилов – 7,66%. Количество агранулоцитов достигает величины для моноцитов 1,51, лимфоцитов – 74,03%. Коэффициент соотношения нейтрофильных гранулоцитов к агранулоцитам равен 0,16.

Лейкограммы двухлетков алтайского зеркального карпа, %

Показатель	Бластные формы	Нейтрофилы		Агранулоциты	
	миелоциты	палочкоядерные	сегментоядерные	моноциты	лимфоциты
$\bar{X} \pm S\bar{x}$	7,07±0,66	3,62±0,56	7,66±1,10	1,51±0,56	74,03±3,68
σ	2,17	1,85	3,65	1,85	12,20

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Установленные среднепопуляционные параметры морфологического состава белых кровяных клеток у алтайского зеркального карпа свидетельствует о том, что рыбы этой породы имеют лимфоцитарный профиль крови, что согласуется с данными для других пород (Кудрявцев и др., 1969). При этом абсолютное содержание различных форм белых кровяных клеток у алтайских карпов находится на уровне: миелоцитов – $1,9 \times 10^9/\text{л}$, палочкоядерных – $1,0 \times 10^9/\text{л}$, сегментоядерных нейтрофилов – $2,0 \times 10^9/\text{л}$, моноцитов – $0,5 \times 10^9/\text{л}$ и лимфоцитов – $19,4 \times 10^9/\text{л}$. Кроме того, по мере взросления, у АЗК наблюдается увеличение количества гемоглобина в крови, что говорит о том, что рыбы старших возрастов, более устойчивы к кислородному голоданию, чем более молодые особи.

3.3.2. Изменение структуры белой и красной крови молодняка карпа в разные периоды зимовки

Нами были проведены исследования структуры крови сеголетков алтайского зеркального карпа (АЗК) и помесных особей, полученных при скрещивании немецкого карпа и алтайского зеркального, на протяжении зимовки, при содержании рыбы в зимовальных прудах с октября по май.

Материалом для исследования послужили сеголетки карпа, выращенные при плотности посадки 400 экз./га. Весной после зимовки средняя масса сеголетка составила $101,52 \pm 2,59$ г. Исследования проводились в октябре, ян-

варе, марте при температуре в прудах 6...8, 4...6, 10...12°C. Кровь для исследований брали путем прокола хвостовой артерии инъекционной иглой.

Общее количество лейкоцитов в крови алтайского зеркального карпа достигло $27,0 \times 10^9$ /л. Как и у всех рыб, самой многочисленной группой являются лимфоциты – 75,3%.

На протяжении зимовки уровень гемоглобина у изучаемых групп карпа колебался в пределах от 6,84 до 7,44%. При этом количество эритроцитов составило для алтайского зеркального карпа в начале зимовки 4×10^{12} /л, зимой при недостатке кислорода этот показатель возрос до 11×10^{12} /л.

В начале зимовки, в октябре 2002 г., в крови сеголетков алтайского зеркального карпа присутствовали три бластные формы лейкоцитов: миелобласты, промиелоциты, миелоциты, в количествах 0,15; 1,5 и 0,82% соответственно. Группа нейтрофильных клеток представлена миелоцитами – 0,39, палочкоядерными – 0,40 и сегментоядерными нейтрофилами – 0,4%. Кроме того, в осенней лейкограмме встречаются псевдоэозинофилы – 4,0, псевдобазофилы – 0,75, моноциты – 16,3 (табл.76).

Таблица 76

Лейкограмма сеголетков алтайского зеркального карпа в октябре 2003 г., %

Показатели	Бластные формы			Нейтрофилы					Агранулоциты	
	миелобласты	промиелоциты	миелоциты	метамиелоциты	палочкоядерные	сегментоядерные	псевдоэозинофилы	псевдобазофилы	моноциты	лимфоциты
\bar{X}	0,15	1,5	0,82	0,39	0,40	0,70	4,0	0,75	16,3	75,3
$\pm S\bar{x}$	0,3	0,38	0,26	0,11	0,8	0,8	13,3	0,25	3,52	4,11
σ	0,8	0,25	0,38	0,25	0,16	0,19	2,1	0,48	1,37	12,20

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

В январе, при температуре воды в прудах 4...6°C, в крови зимующих сеголетков наиболее многочисленной группой клеток являются лимфоциты – 77,5±3,85%.

Клетки зернистого ряда представлены четырьмя группами. Количество промиелоцитов колебалось в пределах от 0,29 до 1,6, миелоцитов от 0,05 до 2%, метамиелоцитов от 0,3 до 1,5, сегментоядерных от 2 до 8,5%. Содержание агранулоцитов составило – моноцитов от 5,5 до 19, лимфоцитов – 77,9% (табл.77).

Таблица 77

Лейкограмма сеголетков алтайского зеркального карпа в январе, %

Показа тели	Бластные формы		Нейтрофилы		Агранулоциты	
	промие- лоциты	миело- циты	метамие- лоциты	сегменто- дерные	моноци- ты	лимфо- циты
$\bar{0}$	0,95	1,0	1,0	3,8	14,5	77,9
$\pm S\bar{x}$	0,32	0,45	0,52	1,24	2,89	3,85
σ	0,12	0,32	0,43	1,85	8,30	12,70

Так как активность лейкопоза зависит от активности рыбы, а следовательно, и от температуры воды, в мае произошло возрастание количества лейкоцитов до 84,0%. Кроме того в мазках появилась базофилы – 6,3%, псевдоэозинофилы – 3,6, палочкоядерные – 2,1%. Количество сегментоядерных нейтрофилов снизилось до 1,65%. Бластные формы представлены одной группой клеток – миелоцитами 1,4% (табл. 78).

За время зимовки у сеголетков-годовиков алтайского зеркального карпа изменилось количество форм зернистого ряда, в мае в мазках зафиксированы только миелоциты, их содержание 1,4%. Наименьшее количество форм белой крови зафиксировано в середине зимы (в январе), практически не встречаются пролиферирующие клетки второго класса. По-видимому, это объясняется невысокой жизненной активностью рыб при низких температурах воды, а также замедленным обменом веществ. Вероятнее всего, уровень

образования незрелых гранулоцитов также замедлен из-за низких температур зимовки.

Таблица 78

Лейкограмма сеголетков алтайского зеркального карпа в мае, %

Показатели	Бластные формы	Нейтрофилы					Агранулоциты	
	миелоциты	метамиеоциты	палочкоядерные	сементоядерные	псевдоэозинофилы	псевдобаэофилы	моноциты	лимфоциты
\bar{x}	1,4	1,1	2,1	1,6	3,6	6,3	4,0	84,0
$\pm S\bar{x}$	0,56	0,35	0,45	0,32	0,15	2,1	1,52	3,95
σ	0,74	0,85	0,36	0,45	2,3	1,85	0,95	14,50

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

По мнению ряда авторов у рыб при температуре воды ниже 10°C в иммунитете преобладают механизмы выделения и бактерицидность органов и тканей. И только с повышением температур подключаются фагоцитоз и образование антител. В период активного питания резко возрастает количество гранулоцитов. В нашем опыте так же произошло увеличение уровня содержания лимфоцитов в крови с 75,3 в октябре до 84,0% в мае.

Устойчивость к длительной зимовке является одним из важнейших элементов приспособленности. В процессе микроэволюции, в репродуктивно изолированной популяции алтайского зеркального карпа, сформировалась генетическая структура, характеризующаяся хорошей приспособленностью к сложным условиям существования, проявляющиеся в изменении картины белой и красной крови к концу зимовки.

3.3.3. Остеологические признаки

Число позвонков является хорошо наследуемым признаком, характерным для каждой популяции рыб. Ряд авторов (Богерук и др., 1997а) предла-

гают использовать этот признак в качестве сигнального для характеристики пород и подтипов рыб.

При проведении племенной работы с алтайским зеркальным карпом нами была поставлена задача изучить строение осевого скелета у двух экологических типов породы.

Материалом для исследований послужили карпы разных возрастов двух репродуктивно изолированных популяций – приобской и чумышской.

В соответствии с методикой у рыб были выделены два отдела осевого скелета – туловищный, с выделением в нем отдельно переходного подотдела, и хвостовой отдел. При этом в туловищном отделе позвонков, прилегающих к голове и сросшихся, всегда 4, далее идут несросшиеся позвонки, их количество варьирует от 9 до 12, в промежуточном отделе колебания составляют 5-6 позвонков, а в хвостовом – от 14 до 17 (табл. 79).

По этому признаку у рыб было определено несколько фенотипов с общим числом позвонков в пределах от 34 до 36 шт. Модальными являются формулы 36:15(10:5):16; 34:14(10:4):16 и 35:15(11:4):16. Они составляют по группе без учета возраста 16,67, 12,50 и 12,50% соответственно. Некоторые фены имеют редкую частоту встречаемости. Среди них можно выделить формулы, которые в процентном соотношении занимают всего 1,04% - это 34:15(11:4):17; 36:15(10:5):17; 36:15(11:5):17; 34:14(9:5):15; 32:14(10:4):14; 33:15(11:4):14 и 34:15(11:4):15.

Таблица 79

Количество позвонков по отделам у двухлетков АЗК, шт.

Число позвонков по отделам	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	σ	Cv
Туловищном	15,6±0,6	1,7	10,9
Промежуточном	6,0±0,1	0,4	6,7
Хвостовом	16,2±0,4	1,3	7,6

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Коэффициент фенотипической вариации по числу позвонков в разных отделах колеблется от 6,7 до 10,9%. В то же время для общего числа позвонков этот показатель составляет 5,4%.

Рыбы чумышской популяции отличаются большим разбросом по количеству позвонков в осевом скелете (lim 31-39), у рыб приобского стада количество позвонков колеблется от 32 до 37 шт.

У сеголеток чумышского стада выявлено 5 основных фенотипов с 7 фенотипическими формулами. Численность позвонков в фенах колеблется от 31 (9,09%) до 35 (18,18%) Модальными являются формулы 33:14:10: 4(2:2): 14 с частотой встречаемости 27,27%, 34: 15 : 11: 5(2:3):14 (18,2%) и 35: 15: 10: 5(2:3): 16 (18,18%). В фенах 31, 32, 35 у рыб рассмотренной популяции модификаций нет. Фен 33 имеет две модификации 14:10:5:14 составляющая от численности выборки 27,27% и 14:10:4:15 (9,09%). Фен 34 также представлен двумя фенотипическими формулами 15:11:4:14 (18,2%) и 15:11:4:15 (9,09%). Как у фена 33, так и у фена 34 изменение числа позвонков в осевом скелете касается только хвостового отдела (табл. 80).

В приобской популяции алтайского зеркального карпа данный признак выражен 3-мя фенотипами. Модальными формулами являются 33:14:10: 4(2:2): 15 с частотой встречаемости 30%, 34: 15: 10: 5(2:3): 15 встречаемость 20%, 35: 15: 10: 5(2:3): 16 отмечены у рыб в 20% случаев. При этом фен 34 имеет две формулы 14:10:5:15(2,56%) и 15:11:4:15(7,69%). Фен 35 представлен тремя модификациями 14:10:5:16(7,69%), 14:10:4:117 (28,21%) и 15:11:4:16(30,77%). Фен 36 – 15:11:5:16(10,26%), 15:11:4:17 (10,26%) и 14:10:5:17 (2,56%) (табл. 80).

Строение скелета сеголетков АЗК

Внутри- пород- ные типы	Фенетиче- ские клас- сы	Отделы позвоночника				Час- тота встре- чае- мос- ти, %
		туловищ- ный	Туловищный		хвосто- вой	
			грудной	переход- ный		
Чумыш- ский	31	13	8	5	14	9,09
	32	14	9	5	14	9,09
	33	14	10	4	14	27,27
	33	14	10	4	15	9,09
	34	15	11	4	14	18,2
	34	15	11	4	15	9,09
	35	15	10	5	16	18,18
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	33,14± 0,51	14,88± 1,05	9,86± 1,07	5,75± 0,43	16,50± 0,71	
σ	0,43	0,29	0,40	0,12	0,20	
Cv	4,14	7,08	10,85	7,53	4,29	
Приоб- ский	34	14	10	5	15	2,56
	34	15	11	4	15	7,69
	35	14	10	5	16	7,69
	35	14	10	4	17	28,21
	35	15	11	4	16	30,77
	36	15	11	5	16	10,26
	36	14	10	5	17	2,56
	36	15	11	4	17	10,26
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	35,00± 0,82	14,43± 0,53	10,43± 0,53	4,57± 0,53	16,00± 0,82	
σ	0,27	0,18	0,18	0,18	0,27	
Cv	2,33	3,70	5,13	11,69	5,10	

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Кроме алтайских зеркальных, были изучены сеголетки немецкого карпа, а так же сеголетки гибридных форм (АЗК × немецкий).

Сеголетки немецкого карпа имели 3-и фенотипа: 33, 34 и 35. Модальной является формула 34:14(10:4):16 и составляет 66,67% от общего числа фенотипов группы. У этого фена модификаций не выявлено. Фен 33 (13,34%) имеет две модификации 33:13(9:5):15(6,67%) и 33:14:10:4:15 (6,67%). Фен 35

(20%) представлена формулами 35:14(10:4):17(6,67%) и 35:15(11:4):16 (13,33%) (табл.81).

Таблица 81

Строение осевого скелета сеголетков гибридов АЗК × немецкий карп

Общее число позвонков, шт.	Туловищный	Туловищный + переходный	Хвостовой	Соотношение, %	Частота встречаемости, %
АЗК × немецкий карп					
32	13	8	5	14	4
33	14	9	5	14	4
33	14	10	4	15	4
35	14	9	5	16	16
35	15	10	5	15	16
36	15	10	5	16	56
Немецкий карп					
33	13	9	5	15	6,67
33	14	10	4	15	6,67
34	14	10	4	16	66,67
35	14	10	4	17	6,67
35	15	11	4	16	13,33

Примечание. $P \geq 0,999$, для всех данных таблицы.

Остеологический анализ сеголетков поместных форм (АЗК × немецкий) показал, что данный признак у них представлен 4-мя фенотипами 32, 33, 35, 36. Фены 32 (4%) и 36(56%) не имеют модификаций. Фен 33 (8%) представлен 2-мя формулами 33:14(10:4):15 и 33:14(9:5):14 в равных количествах по 4% от численности выборки. Фен 35 (32%) имеет также две формулы 35:14(9:5):16 и 35:15(10:5):15 (по 16%).

В среднем по выборкам наименьшее число позвонков у рыб чумышской популяции – $33,14 \pm 0,51$, наибольшее у приобской - $35,0 \pm 0,27$, немецкого карпа и его помесей с АЗК – $34,0 \pm 0,45$ и $34,0 \pm 0,63$ соответственно.

При построении полигона распределения наиболее приближенным к кривой Гаусса является полигон распределения немецких карпов (рис.39).

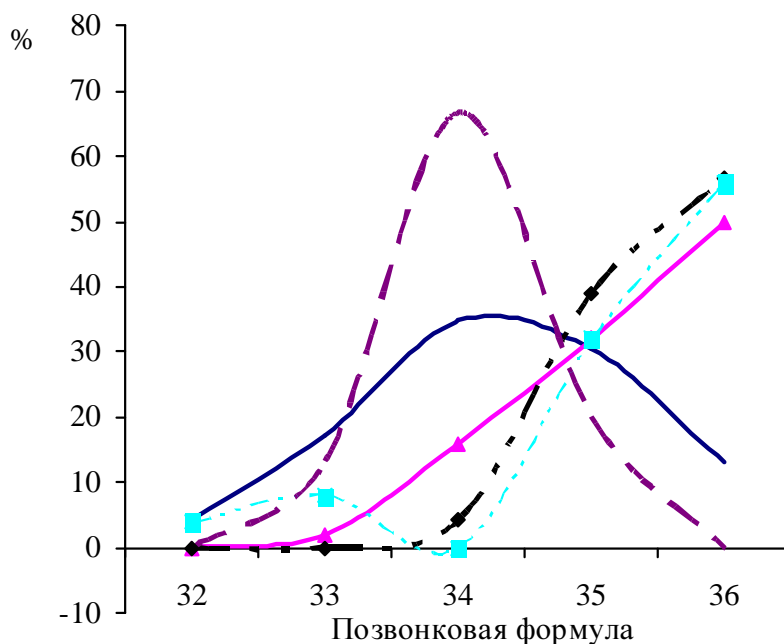


Рис.39 Полигон распределения рыб разных возрастов по количеству позвонков

— сеголетки; — двухлетки; — трехлетки;
 - - - гибриды; - - - немецкие карпы

Полигоны распределения трехлеток и гибридов близки по форме в правой части графиков, но в левой имеются заметные расхождения. Это говорит о том, что рыбы с фенотипами 35 и 36 имеют, по нашему мнению, большую выживаемость, чем особи с меньшей численностью позвонков.

По данным Л.С. Берга (1949) известно, что данный признак у сазана (*Cyprinus carpio* L.) из разных водоемов колеблется в пределах 32-39, у краснодарского краснухостойчивого карпа модальными являются фены 37 и 38 (Боброва, 1998). У изученных нами породных групп карпа, осевой скелет характеризуется малым числом позвонков (*lim* 31-36). Таким образом, осевой скелет карпа в сравнении с его предком сазаном отличается меньшим коли-

чеством позвонков. Можно предположить, что постоянный искусственный отбор по ряду хозяйственно полезных признаков приводит к непреднамеренной селекции направленной на снижение числа позвонков в осевом скелете.

С возрастом у рыб происходит изменение состава осевого скелета. Отмечается преобладание фенотипов с большим числом позвонков. Во взрослых стадах наблюдается наибольшее число особей с выраженным фенотипом 36, такая же картина была обнаружена и у сеголетков гибридных форм. У рыб младших возрастных групп АЗК в основном преобладают особи с числом позвонков 34.

У рыб двухлетнего возраста доминантная формула имела следующий вид 36:15(10:5):16, она встречалась у 28% рыб, вторая по частоте встречаемости формула имеет вид 34:14 (10:4):16 (табл. 82).

Таблица 82

Строение скелетов двухлетков АЗК

Общее число позвонков, шт.	Туловищный	Туловищный + переходный		Хвостовой	Частота встречаемости, %
33	14	10	4	15	2
34	14	9	5	15	2
34	14	10	4	16	14
35	14	10	5	16	8
35	13	9	5	17	6
35	14	9	5	16	8
35	14	10	4	17	4
35	15	10	5	15	2
35	15	11	4	16	4
36	14	9	5	17	6
36	14	10	5	17	6
36	15	10	5	16	28
36	15	11	4	17	2
36	15	11	5	16	8

У трехлетков доминируют формулы 35:15(11:4):16 и 36:14(11:4):17. Их процентное соотношение по группе составило 39,1 и 34,8% соответственно (табл.83).

Строение скелетов трехлетков АЗК

Общее число позвон- ков, шт	Туловищный	Туловищный+		Хвостовой	Соотношение, %	Частота встре- чаемо- сти, %
		переходный				
34	15	11	4	17	4,3	4,3
35	15	11	4	16	39,1	95,7
36	15	11	4	17	34,8	
36	15	10	5	17	4,3	
36	15	11	5	16	13,1	
36	15	11	5	17	4,3	

В каждой группе рыб можно отметить следующую картину.

По сеголеткам немецкого и алтайского зеркального карпа наблюдается преимущество фенотипов 32-34. У сеголетков АЗК преобладание этих фенов составляет 56,53%, а у немецких карпов до 80%.

У рыб трехлетнего возраста, а также у гибридных сеголетков чаще встречаются фенотипы с наибольшим количеством позвонков – 35 и 36, занимая 95,7 и 88% соответственно. Фенотипы 32 и 33 у трехлетков вообще отсутствуют, чего нельзя сказать о рыбах младших возрастов. У двухлетков процент встречаемости фенов 35 и 36 по сравнению с трехлетками снижается на 13,7%, составив при этом 82%.

Наши исследования показывают, что с возрастом происходит элиминация рыб, имеющих малое число позвонков, что позволяет предполагать адаптивное значение признака. Возможно, имеется связь между летальными генами и низкой численностью позвонков в осевом скелете.

Интересно отметить, что в стадах восьмого поколения селекции алтайского зеркального карпа отмечается невысокий уровень изменчивости в строении осевого скелета, хотя отбор по этому признаку невозможен.

3.3.4. Белковый полиморфизм крови и мышц

Биохимический полиморфизм у карповых рыб изучен достаточно хорошо. Использование полиморфных белков в качестве генетических маркеров позволяет идентифицировать отдельные популяции, маркировать стада, отводки или потомства индивидуальных скрещиваний, выявлять родственные связи между группами, следить за изменениями, происходящими в процессе селекции, эксплуатации, акклиматизации и domestikации различных групп рыб (Демкина, 2005).

Нами были изучены несколько высокополиморфных локусов у двух популяций алтайского зеркального карпа: трансферрины (*Tf*), преальбумины (*Prealb*), два локуса неспецифических эстераз (*Est-1*, *Est-2*) и два локуса миогенов (*My-3*, *My-4*). Кроме того, анализ тех же полиморфных белковых систем был сделан у родственной породной группы - немецкого карпа, завезенного в племрыбхоз «Зеркальный» Алтайского края в 1996 г.

По локусу трансферрина установлена свойственная близким по происхождению немецким карпам трехаллельная генетическая система, обусловившая наличие в популяциях шести фенотипических групп. При сравнении двух популяций АЗК отмечено большое сходство. Так в локусе *Tf* частота встречаемости по локусу *B* находится в пределах 25-26,83%. При сравнении с группой немецких карпов отмечены близкие значения в частоте встречаемости по локусу *Tf* фенотипа *AB* - 24,5-29,5% и в частоте фенотипа *AC* – 6,10(11,26) и 10,53(13,12)% между немецкими и чумышскими карпами (табл. 84).

В локусе мышечной *Est-1* частота встречаемости фенотипа *S* в отобранных для исследования группах чумышской популяции и немецких карпов, близка и равна 24,10 и 29,85 при теоретической их величине 30,69 и 25,00% соответственно.

Распределение полиморфных белковых систем сыворотки крови и мышц в популяциях алтайского зеркального карпа

Локусы	Фенотипы	Частоты фенотипов Фактические (ожидаемые)		
		приобская	чумышская	немецкая
<i>Tf</i>	<i>A</i>	11,90(5,38)	10,98(8,04)	28,07(21,39)
	<i>B</i>	25,00(24,40)	26,83(25,60)	17,54(15,65)
	<i>C</i>	13,10(7,51)	7,32(6,32)	3,51(2,01)
	<i>AB</i>	21,43(22,92)	29,27(28,69)	24,56(36,60)
	<i>AC</i>	1,19(12,71)	6,10(11,26)	10,53(13,12)
	<i>BC</i>	27,38(27,07)	19,51(20,10)	15,79(11,23)
	χ^2	18,99	5,09	1,69
<i>Prealb</i>	<i>1,00</i>	73,91(71,01)	Нет данных	
	<i>1,00/0,98</i>	20,29(26,85)		
	<i>0,98</i>	5,80(2,14)		
	χ^2	4,11		
<i>Est-1</i>	<i>S</i>	82,14(61,30)	24,10(30,69)	29,85(25,00)
	<i>FS</i>	12,50(33,99)	62,65(49,42)	40,30(50,00)
	<i>F</i>	5,36(4,71)	13,25(19,89)	29,85(25,00)
	χ^2	0,15	5,95	2,52
<i>Est-2</i>	<i>B</i>	9,59(4,79)	82,05(81,00)	31,34(22,85)
	<i>Bb</i>	24,66(34,21)	17,95(18,00)	32,84(49,90)
	<i>b</i>	65,75(61,00)	0,00(1,00)	35,82(27,25)
	χ^2	8,10	0,79	7,82
<i>My-3</i>	<i>A</i>	41,67(55,94)	84,81(84,28)	100
	<i>Aa</i>	52,78(35,69)	13,92(15,05)	0,00
	<i>a</i>	5,56(8,36)	1,27(0,67)	0,00
	χ^2	10,34	0,48	
<i>My-4</i>	<i>C</i>	65,28(68,22)	Нет данных	
	<i>CD</i>	34,72(28,75)		
	<i>D</i>	0,00(3,03)		
	χ^2	0,98		
<i>My-4a</i>	<i>A</i>	48,48(36,72)	Нет данных	
	<i>AB</i>	24,24(47,77)		
	<i>B</i>	27,27(15,51)		
	χ^2	16,00		

По частотам генов трансферрина выявлена высокая концентрация аллеля *B* - 0,494 у приобской и 0,512 у чумышской популяции, и редкая встречаемость аллелей *A* - 0,232 и 0,287 и *C* - 0,274 и 0,201 соответственно (табл.85).

Для алтайского зеркального карпа характерна довольно высокая частота гомозигот по аллелю *B* и крайне низкая встречаемость гетерозигот *АС*, эта закономерность является отличительным признаком породы (Пищенко, Морузи, Пак, 1995; Пищенко, 1995; Иванова, Морузи, Пак, Пищенко, 1998).

При сравнении с немецким карпом в локусе *Est-1* выявлено практически полное совпадение частот встречаемости аллелей *F* и *S* (чумышская *F*-0,462; *S*-0,538, немецкая *F* - 0,5; *S* - 0,5). Совпадение частот встречаемости генов характерно и для локуса *My-3*, их значения близки или равны 1. По локусу *My-3* для немецкого карпа характерен мономорфизм.

Таблица 85

Частоты аллелей полиморфных белковых систем сыворотки крови и мышц в популяциях алтайского зеркального и немецкого карпа

Локусы	Алле- ли	Частоты аллелей		
		приобский	чумышская	немецкий
<i>Tf</i>	A	0,232 ±0,032	0,287±0,035	0,463
	B	0,494 ±0,039	0,512±0,039	0,396
	C	0,274 ±0,036	0,201±0,031	0,142
<i>Prealb</i>	1,00	0,841± 0,031	Нет	Нет
	0,98	0,159±0,031	данных	данных
<i>Est-1</i>	S	0,783±0,033	0,462±0,039	0,500
	F	0,217±0,033	0,538±0,039	0,500
<i>Est-2</i>	B	0,219±0,034	0,900±0,21	0,473
	b	0,781±0,034	0,100±0,023	0,522
<i>My-3</i>	A	0,681±0,039	0,918±0,021	1,00
	a	0,319±0,039	0,082±0,021	0,00
<i>My-4</i>	C	0,826±0,032	Нет	Нет
	D	0,174±0,032	данных	данных
<i>My-4a</i>	A	0,606±0,042	Нет	Отсутст- вует
	B	0,394±0,042	данных	

В ряде работ, выполненных на представителях разных популяций карпа (Балахнин, Романов, 1971; Балахнин, Галаган, 1972; Щербенок, 1973), отмечается редкая встречаемость гомозигот по трансферрину *V*. Этим обычно объясняется пониженная жизнеспособность рыб с указанным типом трансферрина на ранних стадиях онтогенеза. Высокая встречаемость гомозигот *BB* свидетельствует и о генотипическом своеобразии данной породы рыб.

Вместе с тем высокая встречаемость гомозигот *BB* в составе трансферринов крови, указывающая на повышенную жизнеспособность алтайского зеркального карпа, подтверждается увеличением с возрастом количества в составе красной крови рыб общего белка, гемоглобина, эритроцитов, альбуминов, γ -глобулинов; в белой крови лейкоцитов, лимфоцитов и моноцитов - показателей крови, характеризующих высокую резистентность организма.

По локусу преальбуминов для приобской популяции характерным является преобладание частоты более подвижного аллеля *Pralb* 1,00 над медленным *Pralb* 0,98 (0,841 и 0,159 соответственно).

По локусу *My-3* обнаружен "нулевой" аллель, встречающийся с невысокой частотой и преобладание доминантного аллеля *A* над рецессивным *a* у приобской популяции на 0,362, а чумышской на 0,836.

Более подробно изучены миогены и мышечные эстеразы у приобской популяции алтайского карпа. Для медленного локуса миогенов *My-4* установлено два кодоминантных аллеля *C* и *D*, которые должны были определить наличие их генетических групп. Однако гомозиготы по аллелю *D* не обнаружены.

На фореграммах между фракциями миогенов *My-4* и *My-5* явно обозначена зона миогенов, условно названная нами *My-4a*. Предположительно этот локус кодируется двумя кодоминантными аллелями, обозначенными как *A* (быстрый аллель) и *B* (медленный аллель) с частотами $0,606 \pm 0,042$ и $0,394 \pm 0,042$.

По локусу «быстрой» *Est-1* выявлено три фенотипа, кодируемых двумя кодоминантными аллелями. Характерной особенностью алтайского зеркального карпа является очень низкая частота аллеля *F* у приобской популяции.

По локусу «медленной» *Est-2* отличительный признак – очень высокая частота рецессивного аллеля *b*.

Результатами анализа по белковым системам алтайского зеркального карпа установлена его значительная генетическая изменчивость. По локусу трансферрина гетерозиготными оказались 50% исследованных рыб, по преальбуминам – 20,3, по *Est-1* – 35,5, по *Est-2* – 24,6, по *My-3* – 52,7, по *My-4* – 34,7%.

Индекс генетического сходства по изученным полиморфным белковым системам между популяциями алтайского зеркального карпа очень высокий и колеблется от 0,9392 до 0,995, и только по локусу *Est-2* степень сходства низкая – 0,345. Суммарный наблюдаемый индекс генетического сходства равен 0,788 (табл. 86).

Таблица 86

Индексы генетического сходства по белковым полиморфным системам между популяциями

Локус	Приобская – чумышская	Чумышская – немецкие карпы	Приобская – немецкие карпы
<i>Tf</i>	0,989	0,938	0,895
<i>Est-1</i>	0,830	0,997	0,870
<i>Est-2</i>	0,375	0,749	0,895
<i>My-3</i>	0,940	0,996	0,906
Суммарный индекс генетического сходства	0,787	0,883	0,855

С целью оценки происхождения алтайского зеркального карпа нами был проведен анализ сходства между разводимой породой и немецкими карпами. По результатам выявлено значительное сходство между чумышской популя-

цией и немецкими карпами по локусу *Tf*, равное 0,938, *Est-1* – 0,997, *My-3* – 0,996. В структуре генофонда наиболее изменчивым оказывается локус *Est-2* (lim 0,375-0,895). Суммарное значение индекса генетического сходства выборочных совокупностей лежит в пределах 0,787-0,855. Это указывает на общность происхождения изученных стад рыб.

В зоне альбуминов было обнаружено семь фракций с разной электрофоретической подвижностью – от 18 до 38 и частотой встречаемости фракций от 1 до 28 (табл. 87). Однако на основании имеющихся данных невозможно установить число генов, кодирующих данную систему, так как альбуминовые фракции не образовывали четких полос. Для их генетической расшифровки необходим гибридологический анализ.

Таблица 87

Частоты фенотипов альбумина сыворотки крови в приобской популяции алтайского зеркального карпа

Электрофоретическая подвижность		Встречаемость фракций
абсолютная, мм	относительная	
18	0,72	7
22	0,88	25
25	1,00	28
28	1,12	1
30	1,20	2
38	1,28	2
	1,52	1

Высокая гетерозиготность и ряд других положительных генетических особенностей, выявленных в шестом поколении селекции, подтверждают целесообразность выбранной нами системы селекционной работы.

Отмеченные генетические особенности в репродуктивно изолированных в течение ряда поколений популяциях алтайского зеркального карпа подтверждают объективность существования породы в виде двух популяций и

возможность создания в дальнейшем на их базе внутривидовых типов, обладающих своими генотипическими свойствами. Исследованиями выявлено, что изменчивость в одних локусах сочетается с отсутствием различий в других. Это реально отражает целостность породы и вероятность появления качественно новых вариаций с сохранением особенностей, свойственных породе.

С целью выявления степени гетерозиготности и прогнозирования возможного проявления эффекта гетерозиса при гибридизации был изучен биохимический полиморфизм белковых систем не только в созданных стадах алтайского зеркального карпа, но и других групп рыб, разводимых в хозяйствах юга Западной Сибири и европейской части России.

Для анализа взяты белые мышцы и сыворотка крови у двухлетков двух популяций алтайского зеркального карпа из прудов Алтайского края, рыб Беловского тепловодного хозяйства Кемеровской области, алма-атинской группы карпов. Выявлены генетические особенности каждой группы карпа.

Для изучения степени родства популяций были взяты карпы, имеющие различную степень кровности амурского сазана, и стада, предположительно родственные, происходящие от галицийского карпа. Для сравнения частот встречаемости аллелей полиморфных белков использовались литературные данные (Демкина, Демкин, 1986; Катасонов и др., 1986; Ненашев, Тихомирова, 1987; Демкина, 1993, 1989; Демкина, Катасонов, 1992; Гросс и др., 1989; Паавер, 1983).

Гибридологический анализ генетического разнообразия между группами, изученными нами, и породами рыб, разводимыми на территории европейской части России, выявил следующие закономерности. При изучении генетического сходства по распределению частот фенотипов полиморфных белковых систем сыворотки крови и мышц наибольшие генетические различия наблюдаются между алтайским зеркальным, среднерусским ($I=0,587$; $0,539$) и парским ($I=0,638$; $0,687$) карпами (табл. 88).

Разная степень генетического сходства объясняется происхождением рыб. Среднерусский и парский карп выведены при скрещивании европейско-

го карпа и амурского сазана. Беловская, алма-атинская и молдавская популяции являются отдаленными потомками галицийского карпа, в разные годы акклиматизированного в различных регионах, селекционируемые без скрещивания с популяциями, имеющими кровь амурского сазана.

Таблица 88

Степень генетического сходства между различными группами карпа по локусу трансферрина

Породы и популяции карпа	Алтайский зеркальный карп	
	приобский	чумышский
Беловский	0,998	0,992
“Алма-атинский”	0,994	0,972
Молдавский	0,998	0,995
Немецкий	0,855	0,833
Парский	0,638	0,687
Среднерусский 3-НК	0,587	0,539

Таким образом, сформировавшаяся в процессе пороодообразования генетическая структура популяций алтайского зеркального карпа имеет четко выраженное своеобразие в отношении к породам и породными группами рыб, имеющими кровь амурского сазана, что подтверждается анализом полиморфных белковых систем. Достоверные генетические отличия изученных пород и групп карпа позволяют предполагать возможность проявления эффекта гетерозиса при скрещивании популяций алтайского зеркального с парской и среднерусской породами.

3.4. Адаптивные способности сеголетков алтайского зеркального карпа при продолжительном воздействии низких температур

Идея северизации карповодства, высказанная О.А.Гриммом и И.Н. Арнольдсом реализовывалась в различных северных районах СССР. В результате было создано несколько пород и породных групп карпа отличающихся

быстрым темпом роста, хорошим экстерьером, холодностойкостью, зимостойкостью и общей жизнестойкостью. Такова ропшинская порода карпа приспособленная к жизни в условиях Северо-Запада России (Кирпичников и др., 1973; Слущкий, 2004), сарбоянский карп созданный для условий резко-континентального климата Западной Сибири (Коровин, 1990) и, несомненно, алтайский зеркальный карп.

В процессе формирования современной популяции алтайского зеркального карпа, рабы прошли длительный период адаптации и отличаются высокой устойчивостью к зимовке в условиях длительных низких температур (Иванова и др., 2002; Пищенко, 2007).

Одним из показателей зимостойкости карпа является потеря массы рыбы за зиму. Таким образом, особи с большими массой и коэффициентом упитанности лучше переносят длительную зимовку. В технологических документах и рекомендациях для различных пород карпа рекомендуется использовать для зимовки сеголетков массой 25 г, с коэффициентом упитанности 2,7-2,8. В течение многих лет нами проводились исследования по изучению физиологического состояния зимующих сеголетков алтайского зеркального карпа разной массы.

В зоне Западной Сибири период зимовки составляет 6 месяцев (с 1 октября по 15 апреля). При снижении температуры воды до + 9°C рыбы перестают питаться и их пересаживают в зимовальные пруды с плотностью посадки 700-800 тыс.экз./га.

В течение зимовки в прудах поддерживаются оптимальные гидрохимические параметры воды, особое внимание уделяется количеству растворенного в воде кислорода, содержание которого не должно снижаться менее 3-4 мг/л. При проведении эксперимента нами были рассмотрены изменения в 3 группах аналогов с разной массой: 1-я группа – 47-48 г, 2-я группа – 100 и 3-я – 140 г. Под термином «начало зимовки» мы имели в виду период 20 сентября – 10 октября, «середина» – 10-15 января и «окончание» – 15 апреля - 10 мая.

3.4.1. Изменение экстерьерных показателей

Изучение экстерьерных показателей приведенных в табл. 89, показывает, что выравненность подобранных групп по признакам экстерьера сохраняется в течение всего периода исследований. Потеря живой массы за зимовку составляет менее одного процента. Незначительно снижаются толщина и обхват тела. Высота тела наиболее сильно уменьшается у рыб 3-й группы – на 8,1%, у первых двух групп изменения лежат в пределах 3-4,5%.

Изучение индексов экстерьера у этих же рыб показало, что у одноразмерных рыб в течение зимовки индекс широкоспинности снижается незначительно: у сеголетков 1-й группы на 2,11%, 2-й – на 1,62 и 3-й – на 1,72%. Столь же незначительно изменяется и коэффициент упитанности. У рыб 1-й группы в начале зимовки он был 2,55, а в 3-й – 3,31. При этом в некоторых группах увеличивается фенотипическое разнообразие, например в 1-й группе на 13,37, во 2-й – на 20,92% (табл.90). Однако у крупных рыб 3-й группы, превышающих норматив по массе в 4 и 5,5 раза, уровень изменчивости по данному коэффициенту не снижается.

Те же самые закономерности наблюдаются при изучении изменений, происходящих с индексом обхвата тела. У более крупных рыб в начале зимовки его значение выше, чем у мелких, на 7,35%. К концу периода по группам происходит снижение на 2,11; 0,94 и 1,36%. Если учесть, что по коэффициенту обхвата у неполовозрелых рыб можно судить об уровне накопления жира в тканях, то можно сказать о том, что крупные рыбы более рационально используют резервные вещества своего тела.

Таким образом, рассмотрев совокупность изменений показателей телосложения сеголетков алтайского зеркального карпа, в условиях длительной зимовки можно сказать, что наши исследования подтверждают выводы, сделанные различными авторами для других пород карпа (Кирпичников, 1972; Слущкий, 2004). Несомненно, повышению зимостойкости способствует высокая масса рыбы и упитанность.

Таблица 89

Экстерьерные показатели зимующих сеголетков АЗК

Период зимовки	Масса рыбы, г	Абсолютная длина тела, см	Длина, см		Высота, см	Толщина, см	Обхват, см
			тела малая	головы			
1-я группа							
Начало	47,87±2,75	14,58±0,24	12,02±0,22	3,95±0,08	4,60±0,09	1,77±0,04	10,41±0,20
Середина	47,53±2,4	14,78±0,28	12,21±0,25	3,95±0,09	4,56±0,10	1,88±0,08	10,66±0,19
Окончание	47,66±7,25	14,78±0,55	12,34±0,61	3,58±0,20	4,48±0,23	1,82±0,12	11,14±0,48
2-я группа							
Начало	100,15±5,57		15,25±0,28	4,97±0,22	6,11±0,25	2,32±0,07	13,61±0,41
Середина	99,83±3,60	18,26±0,28	14,87±0,23	4,61±0,12	5,94±0,10	2,51±0,09	13,86±0,24
Окончание	99,85±5,18	18,22±0,41	15,18±0,30	4,57±0,09	5,84±0,15	2,38±0,09	13,61±0,25
3-я группа							
Начало	137,45±2,85	25,03±5,77	16,33±0,17	4,8±0,11	6,68±0,11	2,84±0,08	15,21±0,14
Середина	137,94±3,72	20,15±0,19	16,72±0,21	5,07±0,12	6,78±0,09	2,92±0,06	15,65±0,17
Окончание	135,01±7,01	20,08±0,34	16,89±0,29	4,88±0,12	6,14±0,20	2,69±0,12	14,75±0,31

Показатели телосложения сеголетков карпа в течение зимовки

Период зимовки	Коэффициент упитанности	Индексы		
		прогонистости	широкоспинности	обхвата
1-я группа				
Начало	2,55±0,16	2,71±0,12	14,57±1,43	86,75±2,43
Середина	2,47±0,21	2,75±0,05	14,49±0,44	85,64±7,61
Окончание	2,47±0,22	2,71±0,08	14,80±0,67	84,64±0,92
2-я группа				
Начало	2,97±0,22	2,60±0,11	14,70±0,44	90,45±3,16
Середина	2,82±0,06	2,56±0,03	17,32±0,57	91,82±4,74
Окончание	2,82±0,28	2,52±0,13	14,59±2,27	89,50±4,45
3-я группа				
Начало	3,31±0,12	2,48±0,06	17,84±0,63	94,21±1,47
Середина	2,83±0,06	2,48±0,03	17,81±0,29	94,12±4,80
Окончание	2,78±0,17	2,51±0,09	17,48±0,16	92,85±1,11

3.4.2. Интерьерные признаки

Наиболее полно о благополучии организма в целом, можно судить по состоянию внутренних органов. Многие авторы отмечают, что при голодании у рыб уменьшается длина кишечника, снижается масса кроветворных органов, изменяется формула крови.

Нами был проведен сравнительный анализ размеров сердца, печени, селезенки, почек и длины кишечника у отобранных одновозрастных группах рыб разной массы (табл. 91). Оказалось, что масса сердца повышалась к середине зимовки у рыб 1-й группы на 44%, 2-й – на 37,8 и 3-й – на 37,84 %. К концу зимовки абсолютная масса сердца снижается на 26,93; 34,15; 37,25%

соответственно. Возможно, это связано с тем, что в середине зимовки рыба впадает в некоторое подобие анабиоза, с замедлением сердечного ритма.

Таблица 91

Масса внутренних органов, г

Период	Сердце	Почки	Печень	Селезёнка	Длина кишечника, см
1-я группа					
Осень	0,18±0,02	0,68±0,06	1,60±0,18	0,28±0,04	35,51±1,8
Зима	0,26±0,09	0,70±0,07	1,55±0,19	0,33±0,03	31,09±1,5
Весна	0,19±0,04	0,68±0,09	1,44±0,21	0,21±0,06	32,33±1,2
2-я группа					
Осень	0,29±0,04	1,40±0,03	4,25±0,25	0,58±0,22	40,55±0,58
Зима	0,41±0,05	0,89±0,16	2,65±0,28	0,94±0,13	37,56±0,73
Весна	0,27±0,03	1,09±0,16	2,85±0,17	0,26±0,03	36,33±1,14
3-я группа					
Осень	0,37±0,02	1,60±0,15	7,86±0,37	0,74±0,06	38,80±1,00
Зима	0,51±0,06	0,86±0,06	3,58±0,23	0,79±0,04	38,88±0,74
Весна	0,32±0,03	1,52±0,12	3,84±0,47	0,35±0,02	37,71±1,54

Масса печени закономерно снижается у разных групп на 10, 67 и 44%. Печень у рыб, как и у всех животных, является местом, где накапливаются резервные питательные вещества в виде гликогена и витаминов. Этим и объясняется резкое снижение её массы в период зимнего голодания.

Кроме того, нами было установлено, что к середине зимовки снижается масса почек: у рыб 2-й группы – на 63,57, а в 3-й – на 86,05%, а в конце зимовки повышается соответственно на 22,47 и 76,74%.

Другим органом, масса которого резко меняется на протяжении зимовки, является селезенка.

Такое изменение массы внутренних органов у зимующих сеголеток может быть связано с особенностями иммунной системы рыб, у которых к

органам иммунной системы относятся тимус, селезенка, почки, гемопоэтическая ткань перикардиальной и краниальной областей, где образуются иммунокомпетентные клетки. Возможно, снижение их массы к концу зимовки объясняется усилением иммунологических реакций организма.

Кроме того, изменение массы селезенки может объясняться тем, что она относится к кроветворным органам, и снижение её массы, вероятнее всего, объясняется массовым выходом из неё клеток крови к концу зимовки.

Те же самые закономерности отмечаются и при изучении относительных размеров внутренних органов зимующих сеголетков карпа разных весовых категорий (табл. 92).

Таблица 92

Индексы внутренних органов, %

Период зимовки	Сердце	Почки	Печень	Селезёнка	Кишечник
1-я группа					
Осень	5,73±0,29	14,02±0,63	33,44±2,35	5,57±0,58	265,74±6,51
Зима					
Весна	4,17±0,92	14,90±3,64	30,91±3,64	4,75±1,89	253,96±5,93
2-я группа					
Осень	4,86±0,36	10,56±3,53	48,18±6,49	6,68±3,36	260,27±20,72
Зима					
Весна	4,37±1,36	9,21±2,93	37,32±3,82	3,20±0,06	245,69±4,31
3-я группа					
Осень	3,05±0,14	14,77±0,87	64,74±3,08	6,26±0,57	238,93±5,54
Зима	3,59±0,29	6,63±0,82	29,79±1,59	6,54±0,24	238,64±5,62
Весна	2,71±0,19	8,96±4,11	28,44±0,45	3,18±0,21	224,72±18,24

Состояние крови у зимующих сеголетков карпа разной массы выявило общие для всех групп тенденции. К середине периода, когда у рыб наблюдается состояние близкое к анабиозу, количество эритроцитов снижается в за-

висимости от весовой категории. У рыб 2-й группы в 1,58 раза, 3-й – в 1,37 раза, и в соответствии с этим снижается количество гемоглобина в крови: у 1-й группы в 1,51 раза, 2-й – в 1,02, 3-й – в 1,19 раз (табл. 93).

Таблица 93

Состояние крови зимующих сеголетков карпа

Период зимовки	Показатель	Эритроциты, 10 ¹² /л	Лейкоциты, 10 ⁶ /л	Гемоглобин, г/л
1-я группа				
Осень	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	1,15±0,07	57,30±4,42	8,70±0,65
	Cv	27,29	34,53	33,32
Зима	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	1,58±0,15	23,00±4,45	5,45±0,28
	Cv	35,21	63,37	21,15
Весна	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	0,86±0,48	40,91±10,34	9,05±1,89
	Cv	96,15	50,56	20,84
2-я группа				
Осень	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	1,14±0,11	53,78±8,92	7,92±0,89
	Cv	27,63	49,77	33,75
Зима	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	0,72±0,18	56,00±18,84	8,10±0,83
	Cv	65,83	82,41	27,10
Весна	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	0,86±0,48	33,33±2,34	8,57±3,27
	Cv	96,15	21,67	66,20
3-я группа				
Осень	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	0,88±0,07	46,89±6,16	8,97±0,38
	Cv	34,94	55,71	27,93
Зима	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	0,64±0,07	43,67±7,77	7,57±0,26
	Cv	47,60	81,55	16,75
Весна	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	1,03±0,63	38,33±25,86	9,10±1,22
	Cv	105,71	116,83	23,31

К весне, и в ответ на это увеличивается количество эритроцитов в 1-й группе в 1,3 раза, 2-й – в 1,33 и 3-й – в 1,6 раза, уровень гемоглобина изменяется соответственно в 1,55; 1,06; 1,2 раза.

Абсолютное содержание лейкоцитов в крови алтайского зеркального карпа снижается к концу зимовки на 28, 6% у первой группы, 38,0% – у второй, и 18,3 % у третьей группы.

С нашей точки зрения, решающее значение имеют уровень освещенности и повышение двигательной активности, так как температуры воды в октябре и начале апреля примерно равные. Весной коэффициент изменчивости этих признаков значительно выше, чем в осенний период. Такая разнокачественность показателей красной крови может быть связана с тем, что рыбы в стаде по-разному реагируют на длительный процесс голодания в течение зимнего периода. Восстановление гомеостаза, присущего рыбам в летний период, идет не у всех равномерно. С точки зрения технологического цикла после зимовки годовиков следует пересаживать в нагульные пруды сразу же после распаления льда. Это будет способствовать быстрому восстановлению организма после зимовки. Приведенные гематологические показатели зимующих сеголетков карпа можно считать среднепопуляционной нормой для зимующих рыб породы алтайский зеркальный карп.

4. ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях искусственного отбора устанавливаются неслучайные связи между полигенными и миогенными признаками. Происходят определенные сдвиги в биологической структуре популяции: снижение гетерозиготности по аллозимным локусам и т.д. (Алтухов, 2003; 2004). Оценить генетическую структуру и процессы проходящие в популяциях возможно только на основании генетического мониторинга популяционной системы, позволяющего оценить её благополучие в колеблющейся среде. Сюда входит, оценка демографической структуры каждой субпопуляции (в т.ч. возраст, численность и

т.д.), данные о массе, размерах, и пропорциях исследованных особей, и оценка генотипа по полиморфным локусам

При изучении любой популяции животных одним из наиболее важных моментов является изучение внутривидовой индивидуальной количественной изменчивости. Изменчивость большинства количественных признаков носит непрерывный характер и подчиняется закону нормального распределения. Основные параметры вариационно-статистического метода позволяют достаточно подробно описать разнообразие стад животных, сложившееся под влиянием микроэволюционных процессов.

Изменчивость алтайского зеркального карпа исследовали по всем селекционным признакам (экстерьерным показателям в разном возрасте), по некоторым интерьерным, а так же по параметрам, характеризующим воспроизводительные показатели производителей.

В процессе породообразования в популяции алтайского зеркального карпа произошли изменения, вызванные искусственным и естественным отбором. Исследование динамики изменчивости основных признаков связанных с адаптацией показало, что достоверно изменились признаки, связанные с продуктивностью и воспроизводительными качествами. Изменилась форма тела рыб. Современные карпы имеют тип телосложения, с хорошей выраженностью мускулатуры, так называемый карповый. Ускорился темп созревания. Так, для самок и самцов восьмого поколения селекции характерно раннее (для зоны разведения) половое созревание. Самки в возрасте трех годов, характеризуются хорошей отдачей жизнеспособной икры, а самцы массово участвуют в нересте.

Основные особенности процесса микроэволюции отдельных признаков рассмотрены ниже.

Одним из наиболее важных признаков при селекции алтайского зеркального карпа была *масса тела*. Этот признак имеет достоверную положительную связь с воспроизводительными способностями, выживаемостью, а так же рядом других признаков характеризующих приспособленность попу-

ляции. Изучение динамики этого признака в процессе порообразования в популяциях алтайского зеркального карпа, показывает значительное нарастание значений.

Так, *сеголетки* алтайского зеркального карпа третьего поколения селекции имели меньшую массу, чем их сверстники седьмого поколения. С целью улучшения выхода из зимовки были применены новые технологические приемы выращивания сеголетков карпа. Их успешное внедрение в сочетании со скрупулезной селекционной работой, направленной на повышение скорости роста карпа, привело к раскрытию генетического потенциала породы. Различия составили 74,9 % ($P \geq 0,999$). В седьмом поколении рыбы к окончанию первого лета жизни имеют массу тела 33 г, что на 30% превышает норму для II зоны рыбоводства.

У *двухгодовиков* и *трехгодовиков* АЗК к седьмому поколению, так же произошло значительное увеличение массы тела – на 61,86% ($P \geq 0,999$) (см. табл.7) и 59,4% соответственно (см. табл.10).

У половозрелых рыб прослеживается та же тенденция. *Самки* F₇ в возрасте 4 года достигают массы 4452,9 г, что в почти в 2,5 раза больше, чем в первом поколении (см. табл. 19), а пятигодовалые самки превосходят равновозрастных рыб первого поколения по массе тела на 68,9, третьего поколения – на 33,9% (см.табл. 22).

У половозрелых *самцов* в целом по стаду за семь селекционных поколений произошло увеличение массы тела в среднем на 914 г (45,09%): с 2027,3 г в первом поколении до 2941,5 в седьмом. При изучении экстерьера самцов по возрастным группам установлено, что средняя масса *трехгодовалых* самцов составляла 1187,5 г, к F₃ она возросла на 43,89, а к F₇ на 69,05% и достигла в среднем 2007,50 г (см. табл.32). Средняя масса самцов F₁ в возрасте *четырех полных лет* составляла в среднем 1770,0 г, к F₃ она возросла на 50,04% и составила 2655,77 г ($P \geq 0,999$), а к F₇ – 3055,07 г, что на 72,6% больше, чем в первом поколении (см. табл.35).

Уровень изменчивости данного признака у рыб всех поколений селекции находится на среднем уровне (табл. 94). Однако у четырехгодовалых самок происходит снижение значения коэффициента фенотипической вариации с 16,3 в первом поколении до 4,6 в седьмом. Вариабельность *самцов* по массе тела тоже не велика, хотя и несколько выше, чем у самок. Трехгодовалые самцы F_1 , используемые для нереста, имеют уровень изменчивости, сопоставимый с таковым у данной возрастной группы в целом по стаду: без учета степени зрелости 24,2% (для сравнения у трехгодовиков – 27,12%). К третьему поколению величина коэффициента вариации незначительно увеличивается и уже в седьмом поколении достигает 10%.

Таким образом, полученные результаты подтверждают, что масса тела племенных рыб в процессе пороодообразования в данном возрасте достоверно увеличилась. В среднем к седьмому поколению, масса тела возросла на 66,89%.

При рассмотрении динамики коэффициента фенотипической вариации в популяциях алтайского зеркального карпа в процессе селекции, можно отметить, что вариабельность рыб разных возрастов по массе тела остается на среднем уровне. Так, у сеголетков F_3 коэффициент вариации по массе тела составлял 41,2%, а к седьмому поколению селекции уровень изменчивости у сеголетков по данному показателю снизился до 25,9% (см. табл. 4).

У более старших возрастных групп происходит резкое снижение уровня изменчивости, как по поколениям, так и по возрастам. После последнего жесткого отбора при переводе животных из группы ремонтного молодняка в основное стадо, у половозрелых рыб седьмого поколения селекции вариабельность значительно ниже, чем у младших возрастных групп. Так, *самки* F_7 четырех полных лет имеют уровень изменчивости (C_v) 4,6, а пяти полных лет – 3,2%. В то же время надо заметить, что величина коэффициента вариации в этой возрастной группе и в первых селекционных поколениях не была высокой. Вариабельность *самцов* тоже не велика, хотя и несколько выше, чем у самок.

Такие же закономерности уровня изменчивости массы тела по возрастам отмечены для карпа ропшинской породы (Слуцкий, 2004). У сеголетков коэффициент вариации был на уровне 29-32%. В старших возрастных группах, после проведенного массового отбора среди сеголетков и двухлетков уровень изменчивости значительно снижался, коэффициенты вариации для трехлетков составляли 11-20% в зависимости от напряженности отбора. У 4- и 5-годовиков после достижения половой зрелости среди рыб одного пола коэффициенты вариации составляли в среднем 16-17%. После корректирующего многократного отбора уровень изменчивости производителей значительно уменьшился.

При построении полигонов распределения по массе тела прослеживаются общие тенденции. Для полигонов всех возрастов рыб F_7 характерна более высокая концентрация вариантов в модальных классах около в среднем 70-80%. Все кривые смещены вправо, и имеют удлиненную правую ветвь. Стада рыб третьего поколения менее выровнены по массе и имеют больший диапазон частот.

В процессе пороодообразования в популяции алтайского зеркального карпа одновременно с нарастанием массы происходит изменение формы тела: длина уменьшается, а обхват, высота и толщина тела увеличиваются.

У *сеголетков* наиболее сильно возросла высота тела – на 28,5, обхват – на 27,9 и толщина – на 24,0%. Длина тела увеличилась на 11,2%, что меньше, чем по другим признакам. Кроме того за годы селекции произошло возрастание относительных показателей телосложения. Так, значение индекса обхвата тела к седьмому поколению увеличилось на 15,7%, широкоспинности на 11,5, а индекс прогонистости снизился на 14,3% (см. табл. 5).

У *двухгодовиков* длина тела возросла незначительно – на 4,8%, в отличие от высоты и обхвата тела – на 10,8 и 16,6% ($P \geq 0,999$) соответственно (см. табл. 7). Среди относительных морфометрических показателей наиболее заметные изменения произошли в значении индекса обхвата тела. Он увеличился на 15,2% ($P \geq 0,999$) (см. табл.8).

У *самок* первого поколения высота тела была 14,55 см, к третьему поколению она увеличилась на 24,0%, а к седьмому ($F_1 \rightarrow F_7$) – на 31,0. К седьмому поколению самки стали иметь большую толщину и обхват тела – на 16,01 и 19,70%, достигнув соответственно 11,55 и 49,33 см.

Изучение относительных показателей телосложения показало, что у четырехгодовалых самок за семь селекционных поколений произошло увеличение значения индекса широкоспинности на 30%, что подтверждает изменение формы тела. Прогонистость тела в процессе селекции изменяется криволинейно: сначала происходит её возрастание на 18,24% ($F_1 \rightarrow F_3$), а затем, к седьмому поколению, снижение на 21,34% ($F_3 \rightarrow F_7$). Индекс обхвата увеличился за годы селекции на 18,1% ($P \geq 0,999$) (см. табл.20).

У пятигодовалые самок в процессе селекции не произошло значимого изменения длины тела, увеличение к F_7 составило всего 4,1%. Напротив, толщина и обхват тела стали значительно больше – на 43,4 и 25,95% и достигли величины 11,58 и 48,64 см (см. табл.22). Среди индексов телосложения наиболее сильно изменилась величина индекса широкоспинности. К третьему селекционному поколению она достигла 22,22%, что на 37,89% превышает показатели первого поколения. В последующем этот признак стабилизировался (см. табл. 23).

У трехгодовалых *самцов* изучение экстерьерных показателей в целом по стаду показало, по всем экстерьерным признакам также произошло нарастание величин, но наиболее сильно увеличилась толщина тела – на 47,7% ($P \geq 0,999$). За годы селекции почти не изменились значения индексов прогонистости и обхвата тела самцов. Однако значение индекса широкоспинности увеличилось от первого к третьему селекционному поколению на 8,13 и от F_3 к F_7 на 15,41%, общее нарастание составило от F_1 к F_7 24,8% ($P \geq 0,999$) (см. табл.33).

У четырех годовалых самцов достоверно увеличились толщина и обхват тела – на 47,3 и 21,1% ($P \geq 0,999$). Менее всего изменилась длина тела –

всего на 11,0%. По относительным показателям телосложения наблюдаются те же тенденции, что и для трехгодовалых рыб (см. табл. 36).

При рассмотрении полигонов распределения алтайского зеркального карпа разных возрастов, усматриваются те же закономерности, что и при рассмотрении полигонов по массе тела. Стадо рыб седьмого поколения более консолидировано, имеет большую концентрацию в модальном и околомодалных классах (см. рис. 5, 8, 10, 13, 19, 21).

При рассмотрении экстерьерных профилей рыб седьмого поколения селекции (за 100% принято первое поколение), тенденции становятся еще заметнее – все параметры возрастают (см. рис. 6, 11, 17, 25). Наиболее сильно у всех возрастов увеличивается толщина тела. Далее в ряду повышения идут высота и обхват тела, менее всего увеличивается длина тела.

Одним из основных признаков при отборе в стадах АЗК был принят прирост массы тела рыб. Годовиков отбирали только по массе, рыб старших возрастных групп – по массе и признакам экстерьера: величинам обхвата тела, высоты и широкоспинности.

Таким образом, в результате селекционной работы, направленной на увеличение скороспелости и скорости роста, удалось достичь высокого уровня развития основных селекционируемых признаков. Достоверно увеличилась масса тела в данном возрасте, изменилась форма тела, заметно улучшились относительные показатели телосложения. Выявлено достоверное снижение величины индекса прогонистости и возрастание величины индексов широкоспинности и обхвата тела.

При изучении полигонов распределения рыб популяции по массе и длине тела установлено, что различия между полигонами распределения рыб F_3 и F_7 характерны для стад, в которых идет улучшающий отбор. Судя по форме кривых и сдвигу средней величины признака вправо, в стаде происходит постепенное увеличение массы и длины тела, что говорит о том, что у породы есть генетический потенциал и можно прогнозировать дальнейшее улучшение желательных признаков.

В табл. 94 показаны изменения основных морфологических признаков, произошедшие в популяции алтайского зеркального карпа в процессе породообразования. Если отбросить крайние значения, которые, возможно, являются следствием методических ошибок, можно смело утверждать, что за время селекционной работы тип телосложения уклонился в желаемую, карповую сторону. По всем возрастным группам прослеживаются одинаковые тенденции. Значительно увеличивается масса животных. В результате отбора наиболее коротких рыб с массивным широким телом увеличение длины рыб, намного меньше, чем увеличение толщины и обхвата.

Из размерных признаков наиболее сильно увеличилась толщина тела – на 43,07%. Обхват и высота тела также стали больше на 26,21 и 19,53%. Длина тела выросла меньше всего – на 10,21%. Из относительных признаков телосложения больше всего выросли индексы широкоспинности – на 27,55%, индекс обхвата тела – на 14,95%. Величина индекса прогонистости уменьшилась на 6,4%.

Такие изменения в стаде говорят об успешности проводимой в стаде селекционной работы. Рыбы становятся более короткими. У них увеличивается высота тела, что в совокупности с увеличением обхвата и толщины, говорит об улучшении мясных и воспроизводительных качеств.

Е.С. Слущкий в 1978 г., в своей работе «Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект)» отмечал, что вес и длина тела у рыб, относится к признакам сложной динамики изменчивости, но величина изменчивости особей по весу тела примерно в три раза больше изменчивости этих же рыб по длине. В этой же работе Е.С. Слущкий определяет шесть периодов с разным уровнем изменчивости: «Первый — это период высокой изменчивости развивающихся эмбрионов. Вследствие наличия большого количества отстающих в росте уродливых особей изменчивость по длине тела достигает больших величин (30—40% и более). Второй — период уменьшенной изменчивости в конце эмбриогенеза и при выдерживании личинок до перехода на внешнее питание за счет гибели большинства уродливых особей. Третий —

период нарастания изменчивости в течение первых месяцев жизни. Это период наибольшей возможной изменчивости. Четвертый — период высокой изменчивости на протяжении второго—третьего (у некоторых поздно созревающих рыб) года жизни с незначительной тенденцией к уменьшению величины коэффициентов вариации. Пятый — период значительного снижения уровня изменчивости. Шестой — период стабилизированной изменчивости».

Изучение изменчивости основных селекционных признаков у алтайского зеркального карпа по возрастам в разных поколениях селекции подтверждает сделанные Е.С.Слущим выводы. Действительно изменчивость по массе тела значительно превышает таковую по длине тела. У сеголетков алтайского карпа величина коэффициента фенотипической вариации в два-три раза выше, чем тот же показатель у старших возрастных групп. По полученным нами данным период стабилизированной изменчивости у алтайского зеркального карпа приходится на возраст 4-5 лет.

Нами были изучены особенности формирования воспроизводительной системы алтайского зеркального карпа в процессе породообразования. Установлено, что в результате целенаправленной селекционной работы опирающейся на взаимосвязь пары «темпы роста – раннее созревание», удалось значительно снизить срок созревания рыб.

В трудах многих авторов раннеспелость связывается с темпом роста (Алешин, 1939; Васенцов 1947, 1953; Кирпичников, Леви, 1953; Мовчан, 1958; Зеленин 1957, 1964; Чарыев, 1964, Кузнецов, 1965; Федорченко, 1971). Для подтверждения этого тезиса нами был проведен эксперимент на специально выращенных сеголетках (средняя масса 435 г) и товарных двухлетках двух групп. В результате были получены данные подтверждающие данный тезис. У рыб с большей массой имелись четко выраженные гонады, на разных степенях зрелости.

У 435-граммовых сеголетков имелись четко выраженные полупрозрачные гонады желто-розового цвета, находящиеся на II степени зрелости. Их масса составляла от 0,85 до 15 г у разных особей, но определить пол, без

микроскопирования, не предоставлялось возможным. Коэффициент зрелости гонад у рыб этой группы составил 7,03 % (см. табл.50).

Вторая группа сеголетков, изученная нами в том же году, состояла из гибридных рыб, полученных в результате скрещивания немецких и алтайских зеркальных карпов. Масса тела у них была несколько ниже, чем у особей первой группы – 291,4 г (табл.51). У всех особей этой группы гонады находились на I степени зрелости (в виде тонких полупрозрачных тяжей).

При изучении двух групп двухлетков первая группа имела массу 432,2 г, вторая – 650,0 г.

При изучении состояния гонад у рыб 1-й группы пол выражен у 30% особей, 10% из них приходится на долю самцов, а 20% – самок. Средняя масса яичников составляет 1,93, семенников – 13,08 г при C_v – 4,06 и 46,01% соответственно (см. табл. 52).

Во 2-й группе двухлетков у всех изученных особей гонады имели характерный для самок и самцов цвет. Пол легко определялся на глаз. Средняя масса семенников составила 5,15 г, масса яичников – 29,07 г, при коэффициенте зрелости 7,71 и 48,89% соответственно (см. табл. 53).

Масса гонад и коэффициент зрелости изучены по выборке двухлетков общей массой тела 648,0 г с величиной изменчивости 24,85% (см. табл.53). При изучении этой группы была выявлена значительная изменчивость по массе гонад и коэффициенту их зрелости. При средней массе гонад 19,5 г коэффициент вариации достиг 75,38%. При этом не прослеживается зависимости массы гонад от массы тела рыбы. Так, у особей массой 800 г масса гонад колеблется от 2,75 до 30,5 г. Оценка взаимосвязи воспроизводительных качеств с массой тела показала, что уровень корреляции в паре «масса тела - масса гонад» равен - 0,014, а в паре «масса рыбы - коэффициент зрелости» он повышается до 0,33.

Таким образом, при повышении скорости роста ускоряется процесс развития признаков связанных с приспособленностью.

В первых селекционных поколениях, самки массово достигали половозрелости в возрасте 5 лет, в современной популяции алтайского зеркального карпа этот срок снижен на год. Срок созревания самцов, так же снизился с 4 до 3 лет. Кроме того, около 30% самок созревают в возрасте 3 лет. Однако из-за небольших выходов икры вследствие небольшой массы самок, использование их в нересте не имеет экономического эффекта. В то же время небольшой процент самых развитых самок может использоваться для получения личинки.

Нами был проведен опыт по нересту *трехгодовалых самок* F₇. Для него была отобрана группа рыб средней массой 2492,11 г, по признакам экстерьера соответствующая классам элита и первый. Длина в среднем составляла 43,24 см. Коэффициент вариации по всем показателям был меньше 10% (см. табл. 13).

Плодовитость молодых самок составила 332, 12 тыс. икринок на самку – в пределах нормативных породных значений, изменчивость самок по этому признаку достаточно высока, коэффициент фенотипической вариации равен 29,04% (см. табл. 15). ОРП составила около 133, 14 тыс. шт. икринок на 1 кг массы самки (Cv – 27,35%).

У половозрелых самок АЗК при селекции учитывались количество икры полученной от самки – рабочая плодовитость (РП), относительная рабочая плодовитость (ОРП).

В среднем по стаду самок алтайского зеркального карпа с F₃ по F₇ рабочая плодовитость возросла на 108,13% (P≥0,999) и составила 838,09 тыс. икринок на самку, относительная рабочая плодовитость также увеличивается от F₃ к F₇ на 27,80, от F₃ к F₈ – на 40,5 и от F₇ к F₈ – на 9,95% (P≥0,999) (см. табл. 60).

Уровень изменчивости самок алтайского зеркального карпа по показателям плодовитости достаточно высок. Тем не менее, за восемь поколений селекционной работы удалось добиться снижения коэффициента вариации рабочей плодовитости в среднем по стаду без учета возраста с 37,4 до 21,4 (к F₇) и 22,69% (к F₈). Вариабельность по ОРП также значительно уменьши-

лась и составила для рыб восьмого поколения селекции 12,84% (для F_3 – 32,3%).

В условиях юга Западной Сибири возраст, в котором целесообразно использовать самок для воспроизводства, это 4-6 полных лет. У рыб старше 6 лет количество икры отнесенной к массе тела, заметно снижается, а значит, снижается и экономическая эффективность их использования.

В возрасте *4 полных лет* самки алтайского зеркального карпа третьего поколения селекции имели рабочую плодовитость 327,4 тыс. шт. икринок на самку, к седьмому поколению этот показатель увеличился на 130,5% ($P \geq 0,999$) (см. табл. 61). Относительная рабочая плодовитость за 19 лет селекции возросла на 34,24 ($F_1 \rightarrow F_7$) и 34,34% ($F_1 \rightarrow F_8$) ($P \geq 0,999$). В процессе селекции уменьшилась изменчивость по показателям плодовитости, так для четырехгодовалых самок седьмого поколения коэффициент вариации по РП уменьшился по сравнению с одновозрастными самками третьего поколения в 1,47 раза, а для самок восьмого поколения – в 2,21 раза, снижение от F_7 к F_8 – в 1,5 раза. По относительной плодовитости вариабельность снизилась соответственно в 1,62; 2,25 и 1,39 раза.

К седьмому селекционному поколению у *пятигодовалых* самок, так же как и у 4-годовалых, происходит значительное повышение плодовитости. Рабочая плодовитость самок седьмого поколения составляет 951,6 тыс. икринок на самку, что на 90,63% ($P \geq 0,999$) выше, чем у рыб третьего поколения (см. табл. 62). Относительная рабочая плодовитость возросла на 39,41% ($P \geq 0,999$) и составила для F_7 189,6 тыс. икринок на 1 кг массы самки. Изменчивость рыб по обоим признакам снизилась почти в 2 раза.

Кривые изменчивости самок 5 полных лет по относительной рабочей плодовитости отражены на рис. 17. Кривая третьего поколения сильно растянута. Полигон распределения седьмого поколения имеет более сближенные ветви и высокую концентрацию частот в модальном и околomodальном классах: 77,7% против 59,8 у F_3 . За 15 лет селекции произошло смещение модального класса по оси X на 5 классов.

Шестигодовалые самки F_7 превосходят своих сверстниц третьего поколения по рабочей плодовитости на 67,5% ($B \geq 0,999$). ОРП у самок седьмого поколения также выше на 33,74% ($B \geq 0,999$). Коэффициент вариации рабочей плодовитости у самок F_7 достаточно высок и составляет 16,05, но ниже, чем у самок F_3 – 33,69%. Для относительной рабочей плодовитости эти показатели равны – 14,9 и 33,6% соответственно.

Выявлены возрастные особенности формирования плодовитости самок. У самок третьего поколения селекции величина рабочей плодовитости увеличивалась до 6 лет, а потом отмечалось снижение – 327,4 тыс. икринок. на самку у четырех-, 499,2 у трех- и 536,0 у шестигодовиков. У самок седьмого поколения максимальная РП зафиксирована в возрасте 5 полных лет – 783,9; 951,6 и 897,0 соответственно (см. табл. 61, 62, 63).

Максимальный уровень относительной рабочей плодовитости и в третьем, и в седьмом поколении выявлен в возрасте пяти лет, а потом наблюдается постепенная регрессия признака. У шестигодовиков третьего поколения снижение составило 14,3%. В седьмом поколении понижение ОРП от пяти к шестигодовикам составило 19%, а от пяти- к семигодовикам – 43,12%. Снижение уровня ОРП с возрастом у карпа и у других рыб отмечают многие авторы (Иоганзен, 1955; Анохина, 1969).

Оценка взаимосвязи воспроизводительных качеств и биологических показателей самок (размера, массы, возраста) в динамике пороодообразовательного процесса позволяет определить закономерности формирования признаков связанных с приспособленностью.

Уровень взаимосвязи между возрастом и рабочей плодовитостью достоверно возрастает от третьего к седьмому поколению, наиболее высокий уровень был отмечен у самок восьмого поколения селекции $r=0,82 \pm 0,07$ (F_3 – $r=0,49 \pm 0,9$; F_7 – $r=0,30 \pm 0,10$). Связь между ОРП и возрастом или не отмечалась или отрицательна. Сильная зависимость установлена между РП и массой тела в F_3 ($r=0,52 \pm 0,09$), F_7 ($r=0,40 \pm 0,1$) и высокая – в F_8 ($r=0,85 \pm 0,07$). Коэффициент корреляции был достоверно положительный также между РП и

обхватом в третьем поколении ($r=0,52\pm 0,09$), в седьмом ($0,2\pm 0,07$), в восьмом – ($r=0,68\pm 0,09$).

Учитывая наличие достоверной положительной связи между возрастом и рабочей плодовитостью (РП), было рассчитано уравнение прямолинейной регрессии способом наименьших квадратов, оно имеет вид $y=135,5x+0,42$.

Зачастую в рыбоводстве принят отбор самок для нереста по обхвату тела, так как этот признак тесно связан с плодовитостью ($r=0,52-0,58$). Для подтверждения методологической правильности данного подхода нами было рассчитано уравнение и для этой пары признаков. Оно имеет вид $y=30,9x-651,3$. При подстановке значений x_i в уравнение подтверждается правильность проводимого отбора.

При построении эмпирического ряда динамики ОРП (см. рис. 16) по поколениям селекции становится очевидным прогрессирующее увеличение этого признака. Динамический ряд описывается уравнением вида $y = 24,985x + 101,44$, величина углового коэффициента перед x_i говорит о достаточно высокой скорости нарастания.

Таким образом, изучение динамики развития воспроизводительных признаков у алтайского зеркального карпа в процессе пороодообразования позволило выявить следующие зависимости:

– за годы селекционной работы произошло возрастание величины признаков плодовитости; так рабочая плодовитость пятигодовалых самок F_7 составляет 951, тыс. икринок на самку, что на 90,63% ($P\geq 0,999$) больше, чем у рыб третьего поколения. ОРП при этом увеличивается на 39,71% и для рыб седьмого селекционного поколения составляет 189,6 тыс. икринок;

– у самок третьего поколения селекции величина рабочей плодовитости увеличивалась до 6 лет, а потом отмечалось её снижение. У самок седьмого поколения максимальная РП зафиксирована в возрасте 5 полных лет. Максимальный уровень относительной рабочей плодовитости и в третьем, и в седьмом поколении наблюдается в возрасте пяти лет, а потом наступает постепенная регрессия признака;

– при проведении корреляционного анализа между признаками плодовитости и морфометрическими признаками наибольший уровень взаимосвязи выявлен у рыб F_8 между возрастом и рабочей плодовитостью ($r=0,82$). К восьмому поколению селекции уровень взаимосвязи во всех парах возрастает.

В связи с тем, что у рыб прослеживается матроклинный характер наследуемости, в процессе пороодообразования в популяциях алтайского зеркального карпа была принята оценка самцов только по телосложению. Однако в связи с необходимостью дальнейшего совершенствования породы, в современных стадах применяется оценка самцов по ряду признаков. В восьмом поколении селекции были изучены, следующие параметры: объем разовой дозы эякулята, его зависимость от возраста, масса гонад, время активности при разных температурах, количество и концентрация клеток в эякуляте.

В результате были выявлены закономерности развития в онтогенезе признаков, характеризующих воспроизводительные качества самцов.

Установлено, что по мере взросления самцов объем разовой дозы эякулята повышается, что согласуется с данными других авторов (Жукинский, 1965; Новоженин, 1972) (см. табл. 65). Наименьший объем спермы был у 3-годовалых рыб, к четырем годам происходит увеличение показателя на 17,71, к пяти годам – на 46,36%. Изменчивость данного признака находится на очень высоком уровне: коэффициент вариации равен 64,5% у трехгодовалых животных, далее происходит незначительное снижение. Динамика объема эякулята у самцов АЗК по возрастам отражена на рис.18.

При изучении особенностей формирования воспроизводительной системы выявлено значительное разнообразие стада по массе гонад и гонадосоматическому индексу. У двухгодовалых самцов со средней массой тела 550,0 г средняя масса гонад составляла 19,5 г, а гонадосоматический индекс был равен 75,4%. При этом масса гонад увеличивалась пропорционально возрасту. У рыб массой 800 г масса гонад колеблется от 2,75 до 30,5 г.

У самцов 3 полных лет масса гонад увеличивается на 140,3 г. При этом коэффициент фенотипической изменчивости равен 25,81%.

У самцов 3 полных лет масса гонад больше, чем у двухгодовиков, на 140,3 г, коэффициент фенотипической изменчивости при этом был равен 25,81%. Уровень взаимосвязи в паре «масса тела – масса гонад» составляет 0,87.

Проведенные исследования качества спермы до и после гипофизарной инъекции показали, что у интактных производителей в возрасте 3 полных лет время активного поступательного движения сперматозоидов при температуре воды 18...19°C равно 60,18 с, а при 23...24°C происходит незначительное сокращение времени подвижности – на 4% (см. табл. 66). В то же время после инъекции различий во времени движения при разных температурах не выявлено. Однако происходит общее снижение времени активности на 3,18 с при 18...19°C ($P \geq 0,95$), и на 0,65 с при 23...24°C.

У четырехгодовалых самцов до инъекции гипофиза время активного поступательного движения сперматозоидов при 18...19°C составляло 60,15 с, что на 4,15 с больше, чем после инъекции ($P \geq 0,95$), при температуре воды 23...24°C разница составляет 1,81 с (см. табл. 67).

Та же регрессия скорости движения половых клеток самцов после инъекции наблюдается и у пятигодовалых самцов. Снижение времени активности сперматозоидов при температуре воды 18...19°C составляет 17,79% ($P \geq 0,99$), при 23...24°C – 27,09% ($P \geq 0,999$) (табл. 68).

Количество живых спермиев в семенной жидкости у изучаемой группы трехгодовиков до инъекции было 88,80 шт. в поле зрения, что на 4,13% больше, чем после инъекции. Количество мертвых спермиев после инъекции у них увеличилось на 7,1%.

У четырехгодовалых самцов количество живых и мертвых сперматозоидов, а также их концентрация до гипофизарной инъекции была больше чем после неё на 10,34; 25,65 и 13,35% соответственно. Максимальный уровень изменчивости отмечен у самцов после инъектирования по количеству мертвых клеток ($C_v - 72,22\%$).

У пятигодовалых самцов концентрация сперматозоидов уменьшается на 23,3% ($P \geq 0,99$). Величина коэффициента фенотипической вариации по количеству живых сперматозоидов возрастает на 38%.

Кривые, показывающие динамику количества живых клеток в эякуляте отражены на рис. 13. На них отчетливо видно влияние инъекции. До инъекции величина углового коэффициента b в уравнении регрессии равна 2,86, а после инъекции – 17,28, что говорит о резком снижении количества живых сперматозоидов после инъекции по мере взросления особей.

В результате проведенных исследований можно сделать вывод, что введение гонадотропного гормона ухудшает качество половых продуктов, одновременно компенсируя это увеличением объема спермы.

В литературе часто встречается упоминание о том, что скорость развития репродуктивной системы тесно связана с условиями существования особей, например в работе Кошелева Б.В. (1971). Для выявления этого у самцов АЗК нами был проведен дисперсионный анализ, в результате которого было установлено, что:

- сила влияния возраста на количество живых клеток в семенной жидкости до инъекции составляет 14,17 ($F = 5,99$, $P \geq 0,99$), а после инъекции 34,57% ($F = 3,1-4,8-7,4$).

- возраст рыб имеет непосредственное влияние на количество мертвых сперматозоидов ($F = 9,89$). Сила влияния составила 22,7% (прил. 3).

- высокое влияние возраста производителей отмечено на объем эякулята ($F = 12,08$), оно находилось выше третьего порога вероятности ($F = 3,0-4,7-7,2$). Сила влияния признака 16,47% (см. прил. 3).

Установлены нормы, характеризующие гомеостаз популяции алтайского зеркального карпа по гематологическим показателям. В крови племенных рыб разных возрастов количественные показатели эритроцитов колебались в пределах от 1,1 до $2,67 \times 10^{12}/л$, а гемоглобина 74,0 – 118,6 г/л. Это несколько больше, чем для европейских пород карпа. Следует предположить, что некоторое увеличение содержания эритроцитов и гемоглобина в крови алтайского

зеркального карпа связано с его адаптированностью к более низким температурам Западной Сибири, а, следовательно, к лучшей выживаемости в условиях длительного кислородного голодания на протяжении длительной зимовки.

Кроме того, наблюдается возрастная динамика содержания эритроцитов и гемоглобина. Например, количество эритроцитов у рыб в возрасте 4 лет в 2,3 раза выше, чем у сеголетков, а гемоглобина больше на 60%.

Общее количество лейкоцитов в крови алтайского зеркального карпа седьмого поколения селекции достигает $27,0 \times 10^9/\text{л}$, наиболее многочисленны лимфоциты (74,03%). При этом абсолютное содержание различных форм белых кровяных клеток у алтайских карпов находится на уровне: миелоцитов – $1,9 \times 10^9/\text{л}$, палочкоядерных – $1,0 \times 10^9/\text{л}$, сегментоядерных нейтрофилов – $2,0 \times 10^9/\text{л}$, моноцитов – $0,5 \times 10^9/\text{л}$ и лимфоцитов – $19,4 \times 10^9/\text{л}$.

Установлено изменение картины белой крови на протяжении зимовки. Во время зимовки у сеголетков-годовиков алтайского зеркального карпа меняется количество форм зернистого ряда, в мае в мазках зафиксированы только миелоциты, их содержание 1,4%. Наименьшее количество форм белой крови зафиксировано в середине зимы (в январе), в это время практически не встречаются пролиферирующие клетки второго класса. Возможно, это является следствием невысокой жизненной активности рыб при низких температурах.

При изучении вертебралогических показателей выявлен полиморфизм позвонковых формул, в популяциях алтайского зеркального карпа. Установлены среднепопуляционные параметры признака. По этому признаку у рыб было определено несколько фенотипов с общим числом позвонков в пределах от 34 до 36 шт. Модальными являются формулы 36:15(10:5):16; 34:14(10:4):16 и 35:15(11:4):16. Уровень изменчивости признака – 5,4%.

С возрастом у рыб происходит изменение состава осевого скелета. Отмечается преобладание фенотипов с большим числом позвонков. У рыб младших возрастных групп АЗК в основном преобладают особи с числом позвонков 34, среди взрослых особей рыбы с 36 позвонками.

Таким образом, исследования показывают, что с возрастом происходит элиминация рыб, имеющих малое число позвонков, что позволяет предполагать адаптивное значение признака. Возможно, имеется связь между летальными генами и низкой численностью позвонков в осевом скелете.

Генетическая структура популяции алтайского зеркального карпа характеризуется высоким своеобразием, что подтверждается анализом полиморфных белковых систем крови и мышц. По локусу трансферрина установлена свойственная близким по происхождению немецким карпам трехаллельная генетическая система. По частотам генов трансферрина выявлена высокая концентрация аллеля *B* - 0,494 у приобской и 0,512 у чумышской популяции, и редкая встречаемость аллелей *A* - 0,232 и 0,287 и *C* - 0,274 и 0,201 соответственно (см. табл.85).

В тоже время в ряде работ, выполненных на представителях разных популяций карпа (Балахнин, Романов, 1971; Балахнин, Галаган, 1972; Щербенок, 1973), отмечается редкая встречаемость гомозигот по трансферрину *B*, этим обычно объясняется пониженная жизнеспособность рыб с указанным типом трансферрина на ранних стадиях онтогенеза. Для алтайского зеркального карпа напротив характерна довольно высокая частота гомозигот по аллелю *B* и крайне низкая встречаемость гетерозигот *AC*, эта закономерность является отличительным признаком породы, указывающим на высокую жизнеспособность алтайского зеркального карпа и хорошее развитие адаптивных признаков.

Еще одним отличительным признаком породы является наличие на фореграммах между фракциями миогенов *My-4* и *My-5*, зоны миогенов, условно названной нами *My-4a*. Предположительно этот локус кодируется двумя кодоминантными аллелями, обозначенными как *A* (быстрый аллель) и *B* (медленный аллель) с частотами $0,606 \pm 0,042$ и $0,394 \pm 0,042$.

По локусу «быстрой» *Est-1* выявлено три фенотипа, кодируемых двумя кодоминантными аллелями. Характерной особенностью алтайского зеркального карпа является очень низкая частота аллеля *F* у приобской популяции.

По локусу «медленной» *Est-2* отличительный признак – очень высокая частота рецессивного аллеля *b*.

Для выявления уровня генетического сходства между популяциями карпа выращиваемыми на территории СНГ и алтайским зеркальным карпом нами был рассчитан индекс генетического сходства (по Нею), который показал, что наибольшие генетические различия наблюдаются между алтайским зеркальным, среднерусским ($I=0,587$) и парским ($I=0,638$) карпами (см. табл. 88). То есть с породами, полученными при скрещивании с амурским сазаном. При сравнении алтайского зеркального карпа с популяциями, являющимися отдаленными потомками галицийского карпа, выращиваемыми без прилития крови амурского сазана генетические различия не так велики. Например, степень генетического сходства между алтайским зеркальным и немецким карпом равна 0,855.

Для выявления особенностей формирования адаптивных реакций алтайского зеркального карпа на длительную зимовку в условиях низких температур нами была исследована динамика экстерьерных и интерьерных признаков у сеголетков алтайского зеркального карпа на протяжении зимы, при содержании рыбы в зимовальных прудах.

Для исследований было взято три группы рыб выровненных по признакам экстерьера. В результате было установлено, что выравненность групп сохраняется на протяжении всего периода исследований, с октября по май. Из всех размерных признаков наиболее сильно уменьшается высота тела на 4-8%. Изучение относительных признаков телосложения показало, что в течение зимовки индекс широкоспинности снижается незначительно у сеголетков 1-й группы на 2,11%, 2-й – на 1,62 и 3-й – на 1,72%. Столь же незначительно меняются другие относительные признаки.

При этом в некоторых группах увеличивается фенотипическое разнообразие признаков, например по индексу широкоспинности в 1-й группе на 13,37, во 2-й – на 20,92% (см. табл.90). Однако у крупных рыб 3-й группы,

превышающих норматив по массе в 4 и 5,5 раза, уровень изменчивости по данному коэффициенту не снижается.

Однако изучение интерьерных показателей выявило ряд изменений в массе органов и гематологических показателях. Оказалось, что масса сердца повышалась к середине зимовки у рыб 1-й группы на 44%, 2-й – на 37,8 и 3-й – на 37,84 %. К концу зимовки абсолютная масса сердца снижается на 26,93; 34,15; 37,25% соответственно. Масса почек напротив, снижается к середине зимовки: у рыб 2-й группы – на 63,57, а в 3-й – на 86,05%, а в конце зимовки повышается соответственно на 22,47 и 76,74%. К концу зимовки, достоверно снижается масса печени на 10, 67 и 44% соответственно (см. табл. 91).

Снижение массы печени обуславливается тем, что в ней находятся запасы гликогена и витаминов, которые расходуются во время зимовки на поддержание энергетического баланса организма.

Уменьшение массы почек, сердца и селезенки может объясняться тем, что у рыб все эти органы относятся к органам иммунной системы. Возможно, уменьшение их массы зависит от иммунологических реакций организма. Изменение массы селезенки так же может объясняться тем, что она относится к кроветворным органам, и снижение её массы, вероятнее всего, объясняется массовым выходом из неё клеток крови к концу зимовки.

Отмечены колебания уровня гемоглобина в крови зимующих сеголеток: к середине периода, когда рыбы находятся в состоянии близком к анабиозу, снижается количество эритроцитов и гемоглобина (см. табл. 93). К весне, когда с повышением уровня освещенности и температуры воды жизненная активность рыб возрастает, закономерно возрастают и показатели красной крови. Приведенные гематологические показатели зимующих сеголетков карпа можно считать среднепопуляционной нормой для зимующих рыб породы алтайский зеркальный карп.

ВЫВОДЫ

1. Уникальность породы алтайский зеркальный карп состоит в том, что в процессе селекционной работы со стадом, скрещивание с другими породами не проводилось. Использование метода массового направленного отбора, позволило достичь высокого уровня развития признаков в процессе породообразования. Установлено достоверное увеличение скорости роста: средняя масса сеголетка F_7 достигает 33 г, что больше чем в F_3 на 74,9% и превышает нормативные показатели для II-й зоны рыбоводства на 30%. Трехгодовики F_7 превышают рыб F_1 на 87,93%, достигая при этом массы 2255,2 г.

2. В процессе микроэволюционных процессов произошло изменение формы тела с уклоном в сторону мясного типа. Тело рыб стало более компактным. С F_1 по F_7 у всех возрастных групп наиболее значительно увеличились высота и обхват тела: у сеголетков на 28,5 и 27,9%, трехгодовиков – на 20,87 и 55,66%, самок – на 24 и 19,7% и самцов – на 13,3 и 20,74%. Уменьшился индекс прогонистости у сеголетков на 14,3%, трехгодовиков – на 17,0, самок – на 21,34%. Возрос индекс обхвата тела – у сеголетков на 15,7%, 3-х годовиков на 17,0, самок и самцов на 19,5 и на 12,0%; увеличился и индекс широкоспинности – на 11,5, 42,5, 37,0 и 29,8% (соответственно).

3. Популяция характеризуется достаточной фенотипической однородностью. Стабильность породы подтверждается высокой устойчивой собственной плодовитостью самок на протяжении последних двух поколений. При заводском методе воспроизводства относительная рабочая плодовитость самок составляет 157,6-173,3 тыс. икринок на 1 кг массы тела.

4. Установленные коэффициенты корреляции между основными селекционными признаками отражают особенности их взаимосвязи у алтайского зеркального карпа. У всех возрастных групп высокие значения коэффициента корреляции отмечаются в парах: масса тела и обхват тела ($r=0,85-0,90$), масса тела и высота тела ($r=0,69-0,85$).

5. В результате целенаправленной селекционной работы произошли значительные изменения признаков, характеризующих адаптивный потенци-

ал. Дисперсионный анализ показал, что срок созревания самок снизился с 5-ти до 4-х лет, самцов с 4-х до 3-х лет. Треть популяции достигает зрелости в возрасте трех лет. По рабочей плодовитости 5-годовалые самки F_7 превосходят своих сверстниц F_3 на 90,6, а по относительной рабочей плодовитости – на 39,4%. Для шестигодовиков повышение этих показателей составило по рабочей плодовитости – 67,5%, по относительной рабочей плодовитости – 33,7%.

6. Выявлены закономерности развития в онтогенезе признаков, характеризующих воспроизводительные качества самцов. Объем разовой дозы эякулята у 3-годовалых самцов составляет 14,1 мл, увеличиваясь к четырем годам на 21, 5%, и к пяти годам достигает значения 26,3 мл. Сила влияния возраста рыб на объем разовой дозы эякулята составляет 16,5%, на количество живых клеток в семенной жидкости – 14,2 и на количество нежизнеспособных клеток – 22,7%.

7. Определены возрастные особенности формирования плодовитости самок. В F_3 и F_7 максимальная относительная рабочая плодовитость наблюдалась у пятигодовалых особей, у старших возрастных групп этот показатель снижается. У шестигодовиков третьего поколения уменьшение составило 14,3%, а в седьмом поколении – 19%.

8. Остеологический анализ, проведенный в разных популяциях алтайского зеркального карпа, выявил полиморфизм в позвонковой формуле. Среднепопуляционное значение признака составляет 34-36 позвонков. Модальными являются формулы 36:15(10:5):16; 34:14(10:4):16 и 35:15(11:4):16, их имеют 16,67, 12,50 и 12,50% рыб соответственно. Исследования показали, что с возрастом происходит элиминация малопозвонковых фенотипов, что позволяет предположить адаптивное значение признака.

9. Установлено влияние возраста и времени года на гематологические показатели алтайского зеркального карпа. С возрастом происходит заметное увеличение количества эритроцитов с $1,1 \times 10^{12}/л$ у сеголетков до $2,67 \times 10^{12}/л$ у взрослых рыб, и гемоглобина – от 74,0 до 118,6 г/л (соответствен-

но). Общее количество лейкоцитов в крови двухлетков составляет $27,0 \times 10^9/\text{л}$. В составе белой крови наиболее многочисленны лимфоциты (74,0%). В период зимовки у сеголетков-годовиков алтайского зеркального карпа изменяется количество форм зернистого ряда, а в мае в мазках фиксируются только миелоциты.

10. Адаптация алтайского зеркального карпа к периоду длительной зимовки в условиях низких температур выражена в том, что у сеголетков в период зимнего голодания снижаются индексы основных кроветворных органов: сердца на 0,49-1,56%, почек – 0,02-5,78, печени – 2,53-36,34, селезенки – 0,82-3,8.

11. Генетическая структура популяции алтайского зеркального карпа характеризуется высоким своеобразием, что подтверждается анализом полиморфных белковых систем. По локусу трансферрина характерна довольно высокая частота гомозигот по аллелю *B* и крайне низкая встречаемость гетерозигот *АС*. По локусу преальбуминов характерным является преобладание частоты более подвижного аллеля *Pralb* 1,00 над медленным *Pralb* 0,98. Индекс генетического сходства по частотам аллелей трансферрина между алтайским зеркальным и среднерусским карпом составляет 0,587, а алтайским зеркальным и парским – 0,638.

СВЕДЕНИЯ О ПРАКТИЧЕСКОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ НАУЧНЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

1. Результаты исследований использованы в работе с породой рыб – алтайский зеркальный карп при составлении планов селекционно-племенной работы в хозяйстве-оригинаторе.

2. Основные принципы селекционно-племенной работы с карпом применяются при разработке стратегии племенной работы со стадами рыб алтайской зеркальной и сарбоянской пород, разводимых на территории юга Западной Сибири.

3. Материалы включены в методические пособия «Создание пород рыб на основе массового направленного отбора (на примере алтайского зеркального карпа)» / З.А. Иванова, И.В.Морузи, Р.Б.Козин, Е.В.Пищенко// М.: Изд. РАСХН. – 1999. – 37 с.; «Методика разработки перспективных селекционно-генетических программ в рыбоводстве (учебное пособие)» / З.А. Иванова, И.В.Морузи, Е.В.Пищенко, А.К. Богерук //Новосибирский гос. аграр. ун-т. – Новосибирск,1999. – 29 с.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ НАУЧНЫХ ВЫВОДОВ

1. Использовать данные о путях и направлении микроэволюционных процессов, а так же результаты изучения взаимосвязи признаков для обоснования и поддержания генетического разнообразия отечественных пород рыб.

2. Использовать для размножения самок в возрасте 4-6 лет, так как относительная рабочая плодовитость у рыб старших возрастов снижается. Самцы переводятся в основное стадо в возрасте трех лет и используются до 5-летнего возраста.

3. Широко использовать рыб породы алтайский зеркальный карп для чистопородного разведения и выращивания в различных условиях содержания, учитывая генетическое своеобразие, высокую продуктивность и адаптивный потенциал.

Библиографический список

1. Алешин Г. В. Материалы по сигу и ряпушке, акклиматизированных в озерах Урала /Алешин Г. В.// Труды Уральского отделения ВНИОРХ. Т. 1., 1939.
2. А.с. № 6135. Новая порода прудовых рыб алтайский зеркальный карп / З.А.Иванова, И.В. Моружи, Л.Я. Сапунов, В.М. Буймов, Н.И. Жданова, Т.С. Ковригина// Зарегистрировано в государственном реестре Роспатента 23 марта 1994 г.
3. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб / Ю.П. Алтухов. – М.: Пищ. пром-сть, 1974. – С. 51-70.
4. Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения / Ю.П.Алтухов // Генетика. – 1995. – Т.32. – №10. – С.1333-1357.
5. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.
6. Алтухов Ю.П. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение/ Ю.П. Алтухов, Ю.Г. Рычков// Общая биология. – 1972. – Т.33. – №3. – С.281-300.
7. Алтухов Ю.П. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития / Ю.П. Алтухов, Л.И. Корочкин, Ю.Г. Рычков // Генетика. – 1996. – Т.32. – №11. – С.1450-1473.
8. Алтухов Ю.П. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ю.П. Алтухов, И.А.Захаров, Ю.А. Столповский и др. / под ред. Алтухова Ю.П. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
9. Андрияшева М.А. Основные итоги первого этапа селекции растительно-ядных рыб / М.А. Андрияшева // Тр. Всесоюзного совещ. по селекции и племенному делу. – М.: Наука. – 1975. – С. 32-44.
10. Андрияшева М.А. Рыбоводнобиологическая характеристика производителей ендырьской пеляди/ М.А. Андрияшева //Иzv. ГосНИОРХ. – 1976. – С. 107.

11. Андрияшева М.А. Селекционно-генетический анализ популяции ендырьской пеляди по сроку нереста/ М.А. Андрияшева //Изв. ГосНИОРХ. – 1978. – Т. 130. – С. 22.
12. Андроников В. Б. Теплоустойчивость половых клеток и эмбрионов пойкилотермных животных/ В.Б. Андроников. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 125-139.
13. Анохина Л.Е. Закономерности изменчивости плодовитости рыб (на примере весенне и осенненерестующей салаки) / Л.Е. Анохина– М.:Наука, 1969. – 295 с.
14. Антипова П.С. Сезонные и возрастные изменения морфологического состава крови /Антипова П.С. //Вопр. ихтиологии. – Вып. 2. – С. 112.
15. Ассман А.В. Некоторые данные о влиянии различных условий питания на морфологический состав крови сазана / А.В. Ассман // Вопр. ихтиологии. – 1960. – Вып. 25. – С. 117.
16. Бабушкин Ю.П. Влияние возраста производителей радужной форели на качество их спермы/ Ю.П. Бабушкин// Развитие прудового рыбоводства и рациональное освоение водохранилищ: тез. докл. Всесоюз. конф. – М., 1971. – С. 17-20.
17. Бабушкин Ю.П. О влиянии возраста самцов радужной форели на качество продуцируемой спермы/ Ю.П. Бабушкин// Рыбохоз. изучение внутр. водоемов.–1972. –№ 10.– С. 56 - 61.
18. Бабушкин Ю.П. О морфологической изменчивости младших возрастов радужной форели /Бабушкин Ю.П. //Изв. ГосНИОРХ. – М., 1974а. –Т. 94.
19. Бабушкин Ю.П. Сравнительная морфологическая характеристика самцов разных породных групп радужной форели *Salmo irideus* Gibb. / Ю.П. Бабушкин // Вопросы ихтиологии. – 1974б. – Т. 14. –В. 5(88).
20. Бабушкин Ю.П. Продуцирование спермы самцами радужной форели разных групп и возрастов/ Ю.П. Бабушкин // Изв. ГосНИОРХ. – 1974в. – Т. 97. – С. 115-127.

21. Бабушкин Ю.П. Характеристика качества спермы здоровых карпов и карпов, больных краснухой/ Ю.П. Бабушкин, Г.Г. Савостьянова, М.К. Чапская // Изв. ГосНИОРХ. – 1974г. – Т. 88. – С. 234 – 242.
22. Бабушкин Ю.П. Сравнение качества спермы у производителей разных групп радужной форели/ Ю.П. Бабушкин, Г.Г. Савостьянова, М.К. Чапская // Изв. ГосНИОРХ. – 1971. – Т. 74. – С. 117 – 123.
23. Баженова К.Я. Участие разных органов и тканей в эндогенном питании карпа в зимний период / К.Я.Баженова, В.А.Маханько // Физиология прудовых рыб: науч. тр. / ВНИИПРХ. – 1975. – Вып. 12. – С. 70.
24. Балахнин И.А. Распределение и выживаемость особей с разными типами трансферрина в потомстве карпов при различных сочетаниях производителей / И.А.Балахнин, Н.П. Галаган // Гидробиол. журн. –1972. –Т. 8, № 3. – С. 56-61.
25. Балахнин И.А. Распределение и генная частота типов трансферрина у беспородного карпа и амурского сазана / И.А.Балахнин, Л.М. Романов //Гидробиол. журн. –1971. –Т. 7. –№ 3. –С. 84-86.
26. Белова А.В. Материалы к морфологии крови молоди горбуши, выращиваемой на УфаЧубском рыбном заводе /Белова А.В.// Тр. Мурманского биологического института. – 1965. – Вып. 9. –С. 13-19.
27. Белоусов П.В. Качество спермы у самцов алтайского зеркального карпа разных возрастных групп /П.В. Белоусов, И.В. Моружи // Рыбн. хоз-во.– 2004. – № 6. – С. 15-16.
28. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран /Берг Л.С.// М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1948-1949. – Ч. 1. – 467 с.
29. Берг Р.Л. Генетика и эволюция / Р.Л. Берг. – Новосибирск: Наука, 1993. – 284 с.
30. Боброва Ю.П. Рыбохозяйственная характеристика породы парского карпа / Ю.П. Боброва //Науч.тр. ВНИИПР/ Современные проблемы аквакультуры. –1998. –Вып. 73. –С. 96-107.

31. Богерук А.К. Каталог пород, кроссов одомашненных форм рыб России и СНГ / А.К.Богерук, Н.Ю.Евтихиева, Ю.И.Илясов. – М.: МСХ РФ. – 2001. – 206 с.
32. Богерук А.К. Концепция селекционных достижений в аквакультуре/ А.К.Богерук, Ю.А. Волчков и др. //Рыб. хоз-во. Сер. Аквакультура: информпакет/ВНИЭРХ. –1997а. –Вып. 4. –С. 142.
33. Богерук А.К. Методика проведения испытаний на однородность, отличимость, стабильность *Cyprinus carpio* L. / А.К.Богерук, Ю.И.Илясов, Н.Т.Маслова; ФСГЦР МСХ РФ. Госкомитет по испытанию и охране селекционных достижений. – М.: 1997. – 11с.
34. Богерук А.К. Породы карпа России: история выведения / А.К.Богерук // Породы карпа (*Cyprinus carpio* L). – М.: ФГНУ «Росинформатех», 2004. –511 с..
35. Богерук А.К. Генезис и современное состояние пород карпа в России и сопредельных странах / А.К.Богерук // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2008. – № 6. – С. 21-28.
36. Борзенко М.П. Материалы по биологии сазана. / М. П.Борзенко // Изв. бактериологической ихтиологической лаборатории. – Вып. 2 (1). – С. 19-26.
37. Булатович М.А. О зависимости качества спермы от возраста самцов радужной форели /М.А. Булатович // Селекция прудовых рыб. – М.: Колос, 1979. – С. 96-99.
38. Буцкая Н.А. Фолликулярный эпителий семенников и особенности его функций, связанные с типом нереста (на примере окуневых)/ Н.А. Буцкая // Зоол. журн. – 1959. - Т. 38, № 12. – С. 1844-1849.
39. Буцкая Н.А. Об особенностях функции семенников у рыб с различными типами нереста/ Н.А. Буцкая // Докл. АН СССР. – 1955. - Т. 100, № 4. – С. 809-812.

40. Буцкая Н.А. Цитохимическое исследование семенников рыб. П. Липиды/ Н.А. Буцкая // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1966. - Т. 51, № 10. – С. 81-86.
41. Бушуев В.П. Межвидовые различия теплоустойчивости некоторых тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) /В.П. Бушуев// Вопр. ихтиологии. –1971. – Т. 11, вып. 3 (68). – С. 479-483.
42. Васнецов В.В. О закономерностях роста рыб / В. В. Васнецов //Сб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. – Изд-во АН СССР, 1953.
43. Васнецов В.В. Рост рыб, как адаптация / В. В. Васнецов // Бюлл. Моск. общ-ва испытателей природы. – 1947, № 1.
44. Виноградов В.К. О взаимосвязи роста и развития гонад растительноядных рыб / В.К.Виноградов, А.В.Ерохина // Науч. тр.: Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. – М.:ВНИИПРХ, 1985. –Вып. 44.– С. 11 – 17.
45. Вихман А.А. Система иммунитета и её противоионфекционная и противопаразитарная функция / А.А.Вихман // Изв. ГосНИОРХ. – 1976. – Т. 105. – С. 84-92.
46. Владовская С.А. Зарубежный опыт племенной работы с карпом/ С.А.Владовская, Е.П.Гамаюн, Г.А.Пулина.–М., 1977. – 52 с.
47. Волчков Ю.А. Система генетического контроля структуры осевого скелета у белого толстолобика и белого амура / Ю.А.Волчков, М.В. Ганченко // Сб. науч. тр. / ВНИИРХ. – М.,1989. –Вып. 58. – С. 109-115.
48. Гамаюн Е.П. Сравнительная характеристика потомства, полученного от спаривания средневозрастных производителей карпа с молодыми: Автореф. дис...ции / Е.П. Гамаюн. – М, 1966. – 20 с.
49. Ганченко М.В. Использование структуры осевого скелета в селекции растительноядных рыб / М.В.Ганченко //Селекция рыб/ВАСХНИЛ. – М.:Агропромиздат, 1989. – С. 26–28.
50. Ганченко М.В. Динамика остеологических характеристик трех внутрипородных групп краснухоустойчивого карпа разных генераций одного

- поколения селекции / М.В.Ганченко, Ю.И.Илясов и др.// Сб. науч. тр. / ВНИИРХ. – М., 1992. –Вып. 68. – С. 1216.
51. Гинзбург А.С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии /А.С. Гинзбург. –М: Наука, 1968. –358 с.
 52. Глущенко В.Д. Росрыбхозу – 10 лет / В.Д.Глущенко // Рыбоводство и рыболовство. –1998. –№ 34. –С. 34.
 53. Головина Н.А. Гематология прудовых рыб / Н.А.Головина, И.Д.Тромбицкий – Кишинев: Штиинца, 1989. –158 с.
 54. Головинская К. А. Выращивание ремонта для племенных стад карпа/ К. А.Головинская – Рыбное хозяйство, 1960. – № 6.
 55. Головинская К.А. Основные итоги и задачи дальнейшей селекции парского карпа/ К.А.Головинская, Ю.П.Боброва // Тр. ВНИИПРХ. –1982. – Вып. 33. –С. 332.
 56. Голод В.М. Предпосылки селекции форели/ В.М. Голод// Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. – М.:ФГНУ «Росинформагротех», 2005 – С.3-16.
 57. Голодец Г.Г. Лабораторный практикум по физиологии рыб /Голодец Г.Г.– М.: Пищепромиздат, 1955. – 110 с.
 58. Гольдберг, Гольдберг
 59. Гомеостаз на различных уровнях организации биосистем/ В.П.Нефедов, А.А.Ясайтис, В.Н. Новосельцев и др. // Новосибирск: Наука, 1991. – 232 с.
 60. Горин В.Т. Составление перспективного плана племенной работы с крупным рогатым скотом молочного и молочномясного направления продуктивности в племенном хозяйстве Российской Федерации/ В.Т.Горин, В.С.Русяев, А.Т.Сперанский и др. – МСХ СССР. –М., 1979. – 58 с.
 61. Гречковская А.П. О плодовитости самокгибридов первого поколения, полученных от скрещивания пестрого и белого толстолобиков/ А.П.Гречковская, В.Ф.Туранов //Сб. науч. тр. /ВНИИПРХ. –1982. –Вып. 33. –С. 124–130.

62. Гросс Р.Э. Генетическая и рыбохозяйственная оценка исходного материала для селекции эстонского карпа/ Р.Э.Гросс, М.Х.Пухк, Т.К. Тохверт. – М.,1989. –С.47.
63. Дарвин Ч. Собрание сочинений/ Ч.Дарвин// М, 1907, - 435 с.
64. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин. – М.: Просвещение, 1987. – 384 с.
65. Дементьев В.Н. наследственная обусловленность состояния приплода свиней / В.Н. Дементьев // Болезни с наследственной предрасположенностью у сельскохозяйственных животных: Сб.науч.тр. / Новосиб. С.-х. ин-т. – Новосибирск, 1990. – С.70-73.
66. Дементьева Т.Ф. Расовый состав трески Баренцова моря / Т.Ф.Дементьева, Е.К.Плечкова, М.И. Розанова и др. // Докл. 1-й сес. Гос. океанограф. ин-та.М., 1932. – № 2. – С. 49-68.
67. Дёмкина Н.В. Биохимический полиморфизм отводки М парского карпа, выращенного в условиях ЦЭБ "Якоть" / Н.В. Дёмкина // Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве: Сб. науч. тр./ ВНИИПРХ. – М., 1989. – С. 12.
68. Дёмкина Н.В. Биохимический полиморфизм различных породных групп карпа: Автореф. дис ... канд.с.х.наук/ Н.В. Дёмкина. – М., 1993. – 23 с.
69. Дёмкина Н.В. Возможности использования биохимических маркеров при двухлинейном разведении карпа в рыбсовхозе «Ставропольский» / Н.В. Дёмкина, А.П. Демкин // Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбоводстве: сб. науч. тр./ ВНИИПРХ. – М., 1986. – С. 130.
70. Дёмкина Н.В. Увеличение гетерозиготности в селекционных поколениях среднерусского карпа по локусам сывороточной эстеразы и трансферрина / Н.В. Дёмкина, В.Я. Катасонов // Вопросы генетического и экологи-

ческого мониторинга объектов рыбоводства: сб. науч. тр /ВНИИПРХ. – М., 1992. – С. 23.

71. Дёмкина Н.В. Биохимические маркеры в селекции и разведении карповых и осетровых рыб : дис. ... д-ра биол. наук. / Н. В. Демкина. – Рыбное, 2005. – 256 с.
72. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / под ред. Ю.П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
73. Добринская Л.А. Об отличиях в изменчивости интерьерных признаков рыб и наземных позвоночных / Л.А. Добринская// Матералы совещ. по внутривидовой изменчивости. – Свердловск, 1964. – С. 25-34. (с.72).
74. Домбровский В.К. Биология серебряного карася и его пищевые взаимоотношения с карпом при совместном выращивании в прудах Белоруссии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В.К. Домбровский– Калининград. –1964. – 20 с.
75. Драбкина Б.М. Исследования крови молоди осетра и севрюги в связи с различиями выращивания / Б.М. Драбкина // Тр. ВНИРО, 1953. – Т. 24. – С. 50.
76. Драбкина Б.М. Исследования крови у производителей и молоди кулинского лосося / Б.М. Драбкина // Тр. Совещ. по физиологии рыб. – М., 1956. – С. 37-42.
77. Дубинин Н.П. Общая генетика. –2-е изд. –М.:Наука, 1976. – 572 с.
78. Дубинин Н.П. Генетическое строение вида и его эволюция / Н.П.Дубинин, Д.Д.Ромашов // Биол. журнал. – 1932. – Т. 1, № 5/6. – С.52-95.
79. Жукинский В.Н. Зависимость качества потомства на ранних этапах жизни от возраста производителей у рыб (на примере тарани): автореф. дис. ... канд. биол. наук/ В.Н. Жукинский. – Киев, 1964. – 16 с.
80. Жукинский В.Н. Зависимость половых продуктов и жизнедеятельности эмбрионов от возраста производителей у тарани/ В.Н. Жукинский // Влияние качества производителей на потомство у рыб. – Киев, 1965.

81. Задворонов С.Ф. Электрофоретическое исследование белковых фракций сыворотки крови иммунизированных карповпроизводителей и их потомства / С.Ф. Задворонов, К.Ф. Сорвачев // Биохимия. –Т. 24, вып. 5. – С. 811-815.
82. Зеленин А. М. Зависимость овогенеза у карпов от темпа их роста/ А.М. Зеленин // Изв. Молдавского филиала. АН СССР. –1957.– № 23 (3536). –С. 139–149.
83. Зеленин А. М. Метод получения быстро созревающих производителей карпа/ А. М. Зеленин //Тр. III науч. конф. молодых ученых Молдавии. – Вып. 2. –Кишинев, 1964.
84. Зонова А.С. Об изменении плодовитости карпа (на примере ропшинской породной группы)/ А.С. Зонова // Изв. ГосНИОРХ. –1976. –Т. 107. – С. 25–40.
85. Зубина Н.Ф. Количество гемоглобина у сеголетков карпа / Н.Ф. Зубина // Эколого-физиологические особенности крови рыб. –М., 1968. –С. 56–59.
86. Иванков В.Н. Плодовитость рыб. Методы определения, изменчивость, закономерности формирования: Учеб. Пособие / В.Н. Иванков // Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1985. – 88 с.
87. Иванова З. А. Закономерности изменчивости роста карпа *Cyprinus carpio* L. в водоемах Сибири / З.А. Иванова // Вопросы ихтиологии.—1978. –Т. 13, вып. 1 (108). –С. 54–65.
88. Иванова З. А. Показатели крови карпа *Cyprinus carpio* L. в онтогенезе и в зависимости от условий выращивания / З.А. Иванова // Вопросы ихтиологии. – 1973. –Т. 13, вып. 3(80). –С. 496 – 507.
89. Иванова З.А. Теоретические основы создания породы алтайский зеркальный карп / З.А. Иванова, И.В. Моружи, Е.В. Пищенко // Первый конгресс ихтиологов России/ Тез. докл. – М: Изд-во ВНИРО, 1997. –С. 278–279.
90. Иванова З.А. Алтайский зеркальный карп новая высокопродуктивная порода прудовых рыб /З.А. Иванова, И.В. Моружи, Е.В. Пищенко// Ново-

сибирск: Новосиб. гос. аграр. ун-т. – 2002. – 204 с.

91. Иванова З.А. Зональное районирование, оценка прудов и рыбоводные нормативы в Западной Сибири: рекомендации / З.А. Иванова; ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. СибНИПТИЖ. – Новосибирск, 1980. – 50 с.
92. Иванова З.А. Карп Западной Сибири / З.А. Иванова –М.:Пищ. пром-сть,1983. –113 с.
93. Иванова З.А. Научные основы технологии прудового рыбоводства Западной Сибири: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук / З.А. Иванова – М.:ТСХА, 1985. –30 с.
94. Иванова З.А., Батурина Л.А. 1973
95. Иванова З.А., Батурина Л.А. Влияние удобрений на некоторые показатели крови сеголетков карпа / З.А. Иванова //Химизация сел. хоз-ва Сибири/ ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. – Новосибирск, 1970. – С.54-58.
96. Иванова З.А. Алтайский зеркальный карп – новая порода прудовых рыб. Сообщ. 2. Генетические особенности приобской популяции алтайского зеркального карпа по некоторым полиморфным белковым системам / З.А. Иванова, И.В. Моружи, И.В. Пак, Е.В. Пищенко // Сиб. вестн. с.-х. науки. –1998а. – № 1–2. – С. 91-93.
97. Иванова З.А. Методика разработки перспективных селекционно-генетических и племенных программ в рыбоводстве / З.А.Иванова, И.В. Моружи, А.К. Богерук, Е.В. Пищенко, В.К. Призенко – Новосибирск: СО РАСХН, 1999.– 28 с.
98. Иванова З.А. Повышение репродуктивных качеств алтайского карпа при заводском воспроизводстве: рекомендации / З.А. Иванова, И.В. Моружи, Н.И. Жданова и др.; ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. СибНИПТИЖ. – Новосибирск, 1989. –28 с.
99. Иванова З.А. Генетические особенности приобской популяции алтайского зеркального карпа по некоторым полиморфным белковым системам / З.А. Иванова, И.В. Моружи, И.В.Пак // Сибирский вест. с.-х. науки. – 1996. –№ 4. – С. 10.

100. Иванова З.А. И рыба, и птица / З.А.Иванова, И.В.Морузи, Е.В. Пищенко // Новый фермер, 1997. – № 3 . – С. 47–49.
101. Иванова З.А. Особенности изменчивости молоди алтайского зеркального карпа седьмого поколения селекции / З.А.Иванова, И.В.Морузи, Е.В.Пищенко, А.А.Дегтярь //Состояние водных экосистем Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 1998 б. – С. 239–240.
102. Иванова З.А. Создание пород рыб на основе массового направленного отбора (на примере алтайского зеркального карпа) / З.А.Иванова, И.В.Морузи, Е.В.Пищенко, Р.Б.Козин –М.: Изд-во РАСХН, 1999. – 67 с.
103. Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб (Сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб) / Н.Т. Иванова. – М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. – 80 с.
104. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб/ В.С. Ивлев. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 273 с.
105. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб / В.С. Ивлев. – 2-ое изд. – Киев: АН УССР, 1977. –272 с.
106. Изюмов Ю.Г. О наследственной обусловленности плодовитости плотвы Рыбинского водохранилища / Ю.Г. Изюмов, В.М. Володин, А.Н. Касьянов и др. //Тр. ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1983. – № 48/51. – С.163–169.
107. Илясов, 1989
108. Илясов Ю.И. Понятие породы и правовые аспекты охраны селекционных достижений в аквакультуре / Ю.И. Илясов, А.К. Богерук // Рыбное хоз-во. Сер. Аквакультура: Информпакет/ ВНИЭРХ, 1997. –Вып. 1. – С. 54–57.
109. Инструкция по бонитировке карпа. – М.: ВО «Агропромиздат», 1988. – 17 с.
110. Иоганзен Б.Г. К изучению плодовитости рыб / Б.Г. Иоганзен // Тр.Томск. гос. ун-та. –1955а. – Т. 131. – С. 139–162.

111. Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и факторы, ее определяющие/ Б.Г. Иоганзен // Вопросы ихтиологии. – 1955б. –Вып. 3. –С. 57–66
112. Иоганнсен В.Л. О наследовании в популяциях и чистых линиях / Иоганнсен В.Л. –М;Л.: Огиз-сельхозгиз, 1935. –С. 25–79.
113. Изюмов Ю.Г. Определение коэффициента наследуемости размера сперматозоидов у карпа/ Ю.Г. Изюмов // Изв. ГосНИОРХ. – 1979. – Вып. 134. – С. 127 – 129.
114. Казаков Р.В. Определение качества половых продуктов самцов рыб (Методические указания)// Л.: Изд.ГосНИОРХ. – 1978. – 20 с.
115. Калашникова З.М. О классификации морфологических элементов крови рыб / З.М. Калашникова //Вопросы ихтиологии. – 1976. –Т. 16, вып. 98.
116. Калашников Г.Н. Эколого-физиологическое изучение севрюги в период размножения в естественных и экспериментальных условиях / Г.Н. Калашников, С.Н. Скадовская // Зоологический журнал. – 1948. – Т. 27, вып. 6. – С. 275.
117. Калинин Д.С. Методика определения экономического эффекта использования селекционных достижений для производства товарной рыбы и посадочного материала/ Д.С. Калинин // ВНИИПРХ, МРХ СССР. – М., 1991. –13 с.
118. Карзинкин Г.С. Обмен веществ у рыб в свете решения рыбохозяйственных задач / Г.С. Карзинкин, П.А. Коржуев, Н.С. Строганов // Обмен веществ и биохимия рыб. –М.:Наука, 1967.
119. Карпевич А.Ф. Респирационный метод: руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / А.Ф. Карпевич // Под ред. Е.Н. Павловского. – М.:Изд-во АН СССР, 1961. –С. 72–85.
120. Катасонов В.Я. Селекция и промышленное разведение карпа.: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук / В.Я. Катасонов– М., 1997. –66 с.
121. Катасонов В.Я. Селекция рыб с основами генетики / В.Я.Катасонов, Б.И. Гомельский– М.: Агропромиздат, 1991. –208 с.
122. Катасонов В.Я. Характеристика производителей карпа, выращенных при

- разной плотности посадки сеголетков и двухлетков / В.Я.Катасонов, В.Н. Дементьев // Науч. тр. Вопросы ихтиологии, генетики и племенного дела в рыбководстве. – М.:ВНИИПРХ, 1989. –Вып. 18. – С. 611.
123. Катасонов В.Я. Селекция и племенное дело в рыбководстве / В.Я. Катасонов, Н.Б. Черфас –М.:Агропромиздат, 1986. –745 с.
124. Катасонов В.Я. Современные достижения в рыбководстве (отраслевая концепция) /В.Я. Катасонов, Ю.И. Илясов, Ю.А. Волчков. – М.: Минсельхозпрод РФ- ФСГЦР. – 1995. – 30 с.
125. Каталог пород, кроссов и одомашненных форм рыб России и СНГ. – Сост.: А.К.Богерук, Н.Ю.Евтихиева, Илясов Ю.И. –М.:МСХ, 2001. –206 с.
126. Ким Е.Д. Ежегодная динамика содержания аминокислот в зрелых половых продуктах карпа/ Е.Д. Ким // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. - Киев: Наук. думка, 1974. – С. 114-126.
127. Кирпичников В.С. Сравнительная характеристика четырех основных форм культурного карпа при их выращивании на севере СССР/ В.С. Кирпичников // Изв. ВНИИОРХ. – Л., 1948. – Т. 26, вып. 2. – С. 145–170.
128. Кирпичников В. С. Половое созревание гибридов между карпом и амурским сазаном / В. С. Кирпичников и др. // Известия ВНИОРХ. – Л. –Т. 33. –1953.
129. Кирпичников В.С. Цели и методы селекции карпа / В.С. Кирпичников // Изв. Гос НИИОРХ. – Л.: 1966. – Т. 61. –728 с.
130. Кирпичников В.С. Гибридизация европейского карпа с амурским сазаном и селекция гибридов: автореф. дисс. ... дра биол.наук/ В.С. Кирпичников– Л., 1967. – 64 с.
131. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб/ В.С. Кирпичников– Л.: Наука, 1987. – 520 с.

132. Кирпичников В.С. Материалы по генетике и селекции карпа. 1е сообщ./ В.С.Кирпичников, Е.И. Балакшина– Зоол. журн. , 1935. – Т. 14, вып. 1. – С. 320– 338.
133. Кирпичников В.С. Материалы по генетике и селекции карпа. 2-е сообщ. / В.С.Кирпичников, Е.И.Балакшина // Биол. журн., 1936. – Т. 5, вып. 2. – С. 321– 336.
134. Кирпичников В.С. Половое созревание гибридов между карпом и амурским сазаном / В.С.Кирпичников, Л.А.Леви//Известия ВНИОРХ. – 1953. – т. 33. – С.37-59.
135. Кирпичников В.С. Выведение краснухоустойчивых пород карпа / В.С. Кирпичников, Ю.И. Илясов и др. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987. – Т. 171. – С. 33 – 46.
136. Кирпичников В.С. Методы и эффективность селекции ропшинского карпа 2. Методы проведения отбора/ В.С. Кирпичников, К.В. Пономаренко, Н.В. Толмачева, Р.М. Цой // Генетика. – 1972. – Т.8.-Вып.9. – С.3-10.
137. Кирсипуу А.И. О белковых фракциях сыворотки крови некоторых промысловых рыб Эстонии: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.И. Кирсипуу– Тарту, 1965. –20 с.
138. Кирсипуу А.И. Адаптационные изменения в белковой системе сыворотки крови / А.И. Кирсипуу //Тез докл. Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. – Киев.: Наукова думка, 1983. – Ч. 1. – С. 68.
139. Кобрина Е.Л. Показатели крови молоди лосося, выращиваемой на Чернореченском рыбном заводе / Е.Л. Кобрина //Сб. работ студ. науч. общ. – Мосрыбвтуз, 1957. – С. 113.
140. Коваленко В.П. Определение адаптивной нормы пород свиней в условиях промышленного комплекса / В.П. Коваленко, В.И. Яременко // Цитология и генетика. – 1990. – №5. – С.45-49.

141. Ковачева Н. // Науч. тр. Пловдив ун-та. – Сер. биол., 1984. – Т. 22, № 2. – С. 279–288.
142. Колаев В.А., Соболева А.Д. Физиология и патология органов кровотока. Новосибирск / В.А. Колаев– Под ред. Соболева А.Д. – Наука, Сиб. отд-ние., 1980. – 68 с.
143. Колтакова Л.И. Морфологическая и репродуктивная характеристики самцов первичного стада карпа Беловского рыбхоза/ Л.И. Колтакова // Развитие и селекция карповых рыб: Сб. науч. тр.– Л.: 1987. – Вып. 262. – С. 55 – 62.
144. Комарова Г.В. Фракционный состав липидов мышц и печени карпа, зимующего на теплых водах / Г.В.Комарова // Науч. тр. ВНИИПРХ. – 1980. – Вып. 157. – С. 95–100.
145. Коржуев П.А. О методах изучения крови рыб / П.А. Коржуев. – М.: Наука, 1968. – 200 с.
146. Коржуев П.А. Гемоглобин / П.А. Коржуев. – М.: Наука, 1964. –261 с.
147. Коржуев П.А. Эволюция дыхательной функции крови / П.А. Коржуев. – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
148. Коржуев П.А. Объем крови некоторых морских и пресноводных рыб/ П.А. Коржуев, Н.Никольская //Докл. АН СССР. – 1951. – Т. 80, № 8. – С. 30.
149. Коровин В.А. Зоотехнические методы в селекции карпа / В.А. Коровин //Рыбоводство и рыболовство. – 1984. – № 2. – С. 5.
150. Коровин В.А. Селкция степного типа сарбоянской породы карпа/ В.А. Коровин// Разведение и селекция в животноводстве: сб. науч. тр. ВАСХНИЛ Сиб. отд-ние СибНИПТИЖ. – Новосибирск, 1990. – С.127-131.
151. Королев А.П. Рекомендации по расчету экономической эффективности результатов научноисследовательских работ и передовых технологий в рыбоводстве / А.П. Королев. – МСХ СССР. Гл. упр. жив-ва. – М., 1984. – 25 с.

152. Корочкин Л.И. Понятие об изоферментах/ Л.И. Корочкин, О.Л. Серов, Г.П. Манченко //Генетика изоферментов. – М., 1977. – С. 149 – 167.
153. Корочкин Л.И. Связи онто-и филогенеза в генетическом освещении. Проблема макромутаций (морфологический и молекулярный аспекты) / Л.И. Корочкин // Генетика. – 2002. – Т.38. – №6. – С.727-738.
154. Кошелев Б.В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетения у рыб/ Б.В. Кошелев // Закономерности роста и созревания рыб. – 1971. – С. 186 – 218.
155. Крупкин В.З. Основные направления деятельности ФГУП «ФСГЦР» /В.З. Крупкин, В.М. Голод, А.К. Богерук, М.С. Чебанов// Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. – М.:ФГНУ «Росинформагротех», 2005 – С. 316.
156. Кудрявцев А.А. Гематология животных и рыб / А.А.Кудрявцев, Л.А. Кудрявцева, Т.И. Привольнев– М.: Колос, 1969. – 320 с.
157. Кудряшова Ю.В. Влияние различных кормовых рационов на состав крови сеголетков карпа / Ю.В. Кудряшова // Докл. ТСХА. – 1974. – Вып. 85. – С. 47.
158. Кузнецов В. А. Особенности размножения леща в Свияжском заливе/ В. А.Кузнецов // Сб. аспирантских работ Казанского ун-та. Естественные науки. – Казань, 1957.
159. Кузема А.И. Украинские породы карпа / А.И.Кузема // Тр.совещ. по вопросам прудового рыбоводства, 1953. – С. 65 – 70.
160. Кузьмин А. Н. Развитие воспроизводительной системы у карпов, обитающих в разных широтах / А.Н. Кузьмин //Изв. ВНИОРХ. – Т. 43, вып.1. – 1957. – С. 364.
161. Кузьмин А.Н. Половое созревание и анализ нарушений гаметогенеза у самцов чира – *Coregonus nasus* (Pallas) при выращивании их в прудах и озерах Северо-Запада СССР/ А.Н. Кузьмин, А.М. Чуватова. – Вопр. ихтиологии. – 1970. – Т. 10, вып. 1 (60). – С. 69–82.
162. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин– 4е изд. – М.: Высш. шк., 1990. –352 с.

163. Ланкин В.С. Генетико-физиологические закономерности воспроизведения многоплодных животных / В.С. Ланкин// Генетика. – 2004. – Т.40. – №1. – С.74-87.
164. Ланкин В.С. Доместикационное поведение и его адаптивное значение у копытных животных/ В.С. Ланкин//Новосибирск: Наука, 1996. – 173 с.
165. Лебедев П.Т. Биохимические исследования органов и тканей животных/ П.Т. Лебедев, А.Т. Усович. - М.: Россельхозиздат, 1976. - С. 382-383.
166. Лебедева Л.И. Влияние условий выращивания на показатели молоди радужной форели / Л.И. Лебедева. – Вопр. ихтиологии. – 1978. – Т. 18, вып. 3. – С. 526 – 532.
167. Левонтин Р. Генетические основы эволюции /Р. Левонтин // М.: Мир, 1978. – 351 с.
168. Ленинджер А. Основы биохимии. – М.: Мир, 1985. – 679 с.
169. Леоненко Е.П. Оснащенность организма рыб гемоглобином как показатель жизнестойкости и продуктивности / Е.П. Леоненко //Эколого-физиологические особенности крови рыб. – М., 1968 . – С. 42 – 49.
170. Лиманский В.В. К методу определения общего белка в сыворотке крови рыб / В.В. Лиманский, Е.Н. Бекина // Науч. тр. ВНИИПРХ. – М., 1984. – Вып. 42. – С. 125 – 129.
171. Лобченко В.В. Рыбохозяйственные исследования прудов и естественных водоемов Молдавии / В.В. Лобченко, В.И. Домарчук– Кишинев, 1985. – С. 33 – 43.
172. Лукьяненко В.И. Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина рыб / В.И.Лукьяненко, А.С.Васильева, В.В. Лукьяненко. – Наука: С.-Петербургское отд-ние, 1991. – 392 с.
173. Лысая Н.М. Об изучении состава крови лососей в период нерестовых миграций / Н.М. Лысая // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбного хозяйства. – 1951. – Т. 35. – С. 1102.
174. Майр Э. Популяции, виды и эволюция/ Э.Майр //М.: Мир, 1974. – 264 с.
175. Маляревская А.Я. Азотистый обмен у карпа при разном соделржании

- кальция в воде и корме / А.Я. Маляревская // Некоторые вопросы физиологии пищеварения и обмена веществ у рыб. – Киев, 1962. – С. 83 – 85.
176. Мартышев Ф.Г. Прудовое рыбоводство. – М.:Высш. шк., 1973.–428 с.
177. Мартышев Ф.Г. Возрастной подбор в карповодстве/ Ф.Г. Мартышев, И.М. Анисимова, Ю.А. Привезенцев. – М.: Колос, 1967. – 79 с.
178. Марьяновская М.В. Некоторые показатели крови сеголетков в возрастных непроточных прудах при различной плотности посадки/ М.В. Марьяновская//Пути повышения продуктивности рыбоводных прудов. – М.: Моск. Рабочий, 1976. – С. 64.
179. Масленникова Н.В. Аминокислотный состав суммарного белка печени и семенников балтийской трески в процессе сперматогенеза/ Н.В. Масленникова, В.П. Корженко // Науч. докл. высш. шк. биолог. науки.– 1972. - № 9. – С. 44-48.
180. Мауер Р. Дискэлектрофорез. – М.: Мир, 1971. – 247 с.
181. Мейен В. А. Изменение полового цикла самок костистых, рыб под влиянием экологических условий / В. А. Мейен //Известия АН СССР, серия биологическая, № 2. – 1944.
182. Методика определения экономической эффективности использования в сельском хозяйстве результатов научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ, новой техники, изобретений и рационализаторских предложений / Под ред. Лозы Г.М. – М.: Колос, 1980. – 112 с.
183. Меттлер Л. Генетика популяций и эволюция / Л.Меттлер, Т.Грегг // М.:Мир, 1972. – 324 с.
184. Микодина Е.В. Некоторые морфофизиологические показатели самцов кефалей во время нерестового хода и предварительные данные их гормональной стимуляции /Е.В. Микодина, Г.В. Норвилло// Физиологические основы воспроизводства морских и проходных рыб. – М., 1983. – С. 14 – 19.
185. Моружи И.В. Система создания и промышленного использования новой породы рыб алтайский зеркальный карп. – Новосибирск, 1995. – 67 с.

186. Морузи И.В. Сравнительная морфологическая характеристика сеголетков и двухлетков алтайского зеркального карпа / И.В. Морузи, Н.И. Жданова, С.П. Черноротов // Селекционно-племенная работа при интенсификации животноводства в Сибири: сб. науч. тр./ВАСХНИЛ, Сиб. отделение. СибНИПТИЖ. – Новосибирск, 1989. – С. 107 – 111.
187. Морузи И.В. АРМ рыбовода новая программа для селекционеров; Информ. листок № 44395/ И.В. Морузи, А.В. Лямец; /ЦНТИ. – Новосибирск, 1995. – 2 с.
188. Морузи И.В. Генетическая характеристика алтайского зеркального карпа по некоторым полиморфным системам: Информ. листок № 45395 / И.В. Морузи, Е.В. Пищенко, И.В. Пак /ЦНТИ. –Новосибирск, 1995. –3 с.
189. Московкин Л.И. Распределение типов трансферринов и картина эстераз у карпа (*Cyprinus carpio* L.) / Л.И.Московкин, К.А. Трувеллер и др.// Биохимическая генетика рыб. – Л.,1973. – С.120–128.
190. Мусселиус В.А.(ред.). Лабораторный практикум по болезням рыб. – М.: Лег. и пищ. пром-сть. – 1983. – 296 с.
191. Мухина Л.Э. Сравнительная характеристика самцов разных групп радужной форели *Salmo gairdneri* Rich., выращенных в условиях Куйбышевской области / Л.Э. Мухина // Вопр. ихтиологии. – 1985. – Т. 25, вып. 6. – С. 115 – 119.
192. Ненашев Г.А. Наследуемость некоторых морфологических (диагностических) признаков ропшинских карпов / Г.А. Ненашев // . ГосНИОРХ. – 1966. – Т. 61. – С. 125 – 135.
193. Ненашев Г.А. Наследуемость некоторых селекционных признаков у карпа / Г.А. Ненашев // Изв. ГосНИИОРХ. – Л., 1969. –Т. 65. – С. 185 – 195.
194. Ненашев Г.А. Динамика аллельных частот генов трансферрина, эстеразы и αглицерофосфатгидрогеназы у сеголетков карпа в процессе их выращивания на теплых водах / Г.А. Ненашев, Г.И. Тихомирова //Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – М., 1987. – С. 60 – 65.

195. Никитина И.В. Морфологическая и физиологическая характеристика крови рыба и шемаи / И.В. Никитина // Сб. студенческих работ Карело-финского ун-та, 1954. – Вып. 2. – С. 37-38.
196. Никольский Г.В. Частная ихтиология/ Г.В.Никольский. – М.: Советская наука, 1954. – 436 с.
197. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1980. – 184 с.
198. Никольский Г.В. Рыбы равнинного течения р.Или. / Г.В. Никольский, Н.А. Евтюхов //Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1940а. – Т. 49, № 34. – С. 187– 200.
199. Никольский Г.В. Рыбы равнинного течения р.Или / Г.В. Никольский, Н.А. Евтюхов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1940б. – Т. 49, № 56. – С. 57– 69.
200. Никоро З.С. Теоретические основы селекции животных / З.С. Никоро, Г.А. Стакан, З.Н. Харитоновна, Л.А. Васильева, Э.Х. Гинзбург, Н.Ф. Решетникова. – Новосибирск: Наука, 1968. – 155 с.
201. Новоженин Н.П. Зависимость качества потомства от возраста производителей радужной форели: автореф. дис. ... канд. биол. наук/ Н.П. Новоженин. – М., 1972. – 16 с.
202. Остроумова И.Н. //Изв. ГосНИОРХ . – 1977. – Т.127. – С.86–99.
203. Остроумова И.Н. Показатели крови и кроветворения в онтогенезе рыб/ Остроумова И.Н. //Изв. ГосНИОРХ. – 1957. – Т. 43, вып. 3.
204. Остроумова И.Н. О нарушении постоянства внутренней среды у сеголетков карпа под влиянием низкой температуры во время зимовки / И.Н. Остроумова, Л.Я. Штерман, В.В. Чернова //Тез. докл. Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб. – М., 1973. – С. 250.
205. Паавер Т.К. Биохимическая генетика карпа *Cyprinus carpio L.*/ Т.К. Паавер– Таллин, 1983. – 122 с.

206. Паавер Т.К. О полиморфизме миогенов и некоторых ферментов у карпа (*Cyprinus carpio L.*) / Т.К. Паавер // Биохимическая и популяционная генетика рыб. – М.: Наука, 1979. – С. 162 – 166.
207. Паавер Т.К. Генетический полиморфизм белков ропшинского карпа / Т.К. Паавер // Проблемы генетики и селекции рыб. – Л., 1980. – С. 81 – 93
208. Павлов В.А. Исследования по физиологии крови рыб. Сообщ. 1./ В.А. Павлов, В.Г. Кролик // Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови пресноводных рыб: Тр. Бородин. биол. ст. в Карелии. – 1936. – Т. 9, вып. 1. – С. 56-60.
209. Песлак Я.К. Влияние возраста и темпа роста самок балтийского лосося на потомство при искусственном воспроизводстве рыб/ Я.К. Песлак
210. Песлак Я. К. Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря / Я.К. Песлак. – Рига, 1968. - С. 227-234.
211. Песлак Я. К. Влияние качества производителей на качество выращиваемой на рыбных заводах молоди лосося/ Я.К. Песлак // Обмен веществ и биохимия рыб. – М., 1967. – С. 73-74.
212. Песлак Я.К. Характеристика качества потомства балтийского лосося по морфофизиологическим показателям производителей при искусственном воспроизводстве / Я.К. Песлак, Ю.А. Клявсонс // Материалы XIV конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. - Рига, 1968. - Т.1, ч. 1. - С. 103-108.
213. Песлак Я.К. Связь морфофизиологических показателей балтийского лосося с качеством потомства при искусственном воспроизводстве: автореф. дис. ... канд. биол. наук/ Я.К. Песлак. - М., 1973. - С. 1-27.
214. Пищенко Е.В. Биологические и продуктивные особенности алтайского зеркального карпа седьмого поколения селекции: Дис. ... канд. биол. наук/ Е.В. Пищенко– Новосибирск, 1999. – 120 с.
215. Пищенко Е.В. Изменчивость экстерьерных признаков Алтайского зеркального карпа/ Е.В. Пищенко // Биологическая продуктивность водо-

емов Западной Сибири и рациональное использование: Материалы . науч. конф. – Новосибирск: Новосибир. отд-ние СибрыбНИИПроект, 1997. – С. 260 – 262

216. Пищенко Е.В. Количественная оценка продуктивности молоди карпа разного происхождения / Е.В. Пищенко // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. – М.:Изд-во ВНИРО, 1997. – С. 292 – 293.
217. Пищенко Е.В. Полиморфные белки / Е.В. Пищенко //Материалы конф. молодых ученых/ Новосибирск: ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. – 1996. – С. 2.
218. Пищенко Е.В. Сравнительная оценка двухлетков карпа по морфологическим признакам / Е.В. Пищенко // Состояние водных экосистем Сибири. – Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 1998. – С. 239 – 240.
219. Пищенко Е.В. Сравнительная характеристика по полиморфным белковым системам крови и мышц азиатских групп карпа с рыбами, разводимыми в европейской части России: Информ. листок № 47595 / Е.В. Пищенко; ЦНТИ. – Новосибирск, 1995. – 3 с.
220. Пищенко Е.В. Характеристика лейкоцитов у двухлетков алтайского зеркального карпа седьмого поколения селекции/ Е.В. Пищенко, Н.В. Ефанова, А.Ф. Бакшеев // Состояние водных экосистем Сибири. – Томск, Томский государственный университет, 1998. – С. 239 – 240.
- 221.** Пищенко Е.В. Продолжительное влияние низких температур во время зимовки на состояние сеголетков карпа. - Рыбоводство и рыбное хозяйство, №12, - 2007. С. 36-40
222. План селекционно-племенной работы с приобским типом алтайского зеркального карпа. – Составители: Иванова З.А., Моружи И.В., Пищенко. - Рукопись. – Новосибирск. – 1997. – 48 с.
223. План селекционно-племенной работы с приобским типом алтайского зеркального карпа. – Составители: Иванова З.А., Моружи И.В., Пищенко.- Рукопись. – Новосибирск. – 2005. – 48 с.
224. Плохинский А.Н. Биометрия / А.Н. Плохинский; СО АН СССР. – Новосибирск, 1961. – 364 с.

225. Положение об апробации селекционных достижений в животноводстве/ МСХ СССР. Гл. упр. жив-ва. – М., 1976. – 38 с.
226. Попов О.П. Физиолого-биохимическая характеристика функционального состояния карпа (*Cyprinus carpio L.*) в процессах заводского воспроизводства, селекции и товарного выращивания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / О.П. Попов – М., 1986. – 25 с.
227. Попова Г.В. Получение и хранение молок белого амура, белого и пестрого толстолобиков / Г.В. Попова // Новые исследования по разведению растительноядных рыб. – М., 1968. – С. 56 – 78.
228. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М.: Пищепромиздат, 1966. – 365 с.
229. Привольнев Т.И. Методы изучения крови рыб / Т.И. Привольнев // Жизнь пресных вод СССР. – М.; Л., 1959. – Т. 4., ч. 2.
230. Производство рыбы и методы интенсификации прудового рыбоводства в колхозах и совхозах Сибири. – Новосибирск, 1973. – С. 190 – 198.
231. Проссер К.Л. Акклиматизация к холоду метаболических процессов и центральной нервной системы у рыб / К.Л. Проссер // Клетка и температура среды. – М.; Л., 1964. – С. 245 – 253.
232. Пучков И.В. Физиология рыб / И.В. Пучков. – М.: Пищепромиздат, 1954. – 245 с.
233. Радзинская Л.И. Общее количество крови и гемоглобина в онтогенезе осетровых рыб в условиях искусственного выращивания: автореф. дисс. канд. биол. наук / Л.И. Радзинская. – М., 1961. – 18 с.
234. Регеранд Т.И. Выделение липопротеидов сыворотки крови человека методом осаждения и определение их липидного состава / Т.И. Регеранд, Е.И. Лизенко и др. // Лабораторное дело, 1990. – № 4. – С. 48 – 52.
235. Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь / Н.Ф. Реймерс. – М.: Наука, 1990. – С. 544.
236. Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб России/ Ю. С. Решетников, О. А. Попова, Л. И. Соколов и др.; Решетников Ю. С. (ред.); РАН. Ин-т.

- пробл. экологии и эволюции им. А. Н. Северцова и др. – М.: Наука, 2002.
– Т. 1. – 379 с.
237. Рогинский Я.Я. Закономерности пространственного распределения групп крови у человека: (К проблеме антропологии «окраинных народов») / Я.Я. Рогинский // Тр. ин-та этнографии АН СССР. – 1947. – Т.1. – С.216 – 234.
238. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику /Рокицкий П.Ф. – Минск, 1974. – 447 с.
239. Романовский
240. Савостьянова Г.Г. Массовый отбор в форелеводстве / Г.Г. Савостьянова. – М.: Генетика, 1969. – № 7 .
241. Савостьянова Г.Г. Сравнение нескольких племенных групп радужной форели по их рыбохозяйственной ценности / Г.Г. Савостьянова //Изв. ГосНИОРХ, 1971. – Т. 74.
242. Савостьянова Г.Г. О разноразмерности икринок радужной форели / Г.Г. Савостьянова, Е.С. Слуцкий // Изв. ГосНИОРХ, 1974. – Т. 97. – С. 34.
243. Световидова А.Г. Зимование карпа в прудовых хозяйствах / А.Г. Световидова. – М.:Наука, 1961. – 93 с.
244. Сельскохозяйственная биология. – 1981. – Т. 16, № 3. – С. 359 – 367.
245. Сергеев Ю.С. Методы количественной оценки продуктивности рыб/ Ю.С. Сергеев. – М.:Пищ. пром-сть, 1972. – С. 116.
246. Серпунин Г.Г. Гематологические показатели сеголетков карпа во время зимовки / Г.Г. Серпунин // Тр. Калинингр. техн. ин-та рыбн. пром-сти и хоз-ва. – 1980 . – № 91 . – С. 66 – 69.
247. Слоним А.Д. Экологическая физиология рыб/ А.Д. Слоним и др. – М.: Высш. шк., 1971. – 448 с.
248. Слуцкий Е.С. Динамика изменчивости рыб по длине тела на примере белого амура/ Е.С. Слуцкий // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов, 1970. – Сб. №5. – 178 с.

249. Слуцкий Е.С. Изменчивость белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) в условиях искусственного воспроизведения: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е.С. Слуцкий– Л., 1971. – 18 с.
250. Слуцкий Е.С. Изменчивость сеголетков карпа по длине и весу тела / Е.С. Слуцкий // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. – М., 1972. – № 9.
251. Слуцкий Е.С. Карп ропшинской породы /Е.С. Слуцкий// Породы карпа (*Cyprinus carpio* L.). – Под ред. А.К. Богерука.–М.:ФГНУ «Росинформагротех», 2004. – С. 12 – 43.
252. Слуцкий Е.С. Об изменчивости некоторых рыбоводных признаков у самок белого амура на Цимлянском нерестововырастном хозяйстве/ Е.С. Слуцкий // Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1971. – Т. 5. – С. 12 – 22.
253. Слуцкий Е.С. Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект) / Е.С. Слуцкий //Изв.ГосНИОРХ. – 1978. – Вып.134. – С.31–34.
254. Слуцкий Е.С. Морфологическая характеристика ропшинских карпов 6-го селекционного поколения / Е.С. Слуцкий, А.С. Зонова, К.В. Пономаренко // Изв. ГосНИОРХ. – 1976. – Т.107.
255. Слуцкий Е.С. Динамика изменчивости размерных показателей карпа на первом году жизни / Е.С. Слуцкий, Ю.Ф. Тищенко // Изв. ГосНИОРХ. – 1978а. – Т. 130. – С. 5.
256. Слуцкий Е.С. Изменчивость и корреляционные связи морфологических признаков у сеголетков ропшинского карпа / Е.С. Слуцкий, Ю.Ф. Тищенко // Изв. ГосНИОРХ. – 1978б. – Т. 130. – С. 10 –36.
257. Смирнов В.В. Применение методов морфологических индикаторов в экологии рыб/ В.В. Смирнов, А.М. Божко и др. // Тр. Сев. НИИ оз. рыб. хоз-ва, 1972. – Т. 7. – 167 с.
258. Смирнова Е.Н. Новый мокрый способ осеменения икры рыбца/ Е.Н. Смирнова, С.С. Кузьмина // Рыбн. хоз-во. – 1966. – № 11. – С. 24–26.
259. Смирнова Л.И. О физиологической роли лейкоцитов в пищеварении рыб / Л.И. Смирнова. – Вопр. ихтиологии. – 1962. – Вып. 7. – С. 83 – 85.

260. Смирнова Л.И. Сезонные изменения лейкоцитарного состава крови леща и окуня / Л.И. Смирнова // Гидробиологический журнал. – 1966. – Т. 2, № 4. – С. 96 – 99.
261. Смитт Л.С. Введение в физиологию рыб/ Л.С. Смитт // Сокр.пер. с англ. В.И.Лапина. – М.: Агропромиздат, 1986. – 134 с.
262. Солбриг О. Популяционная биология и эволюция / О.Солбриг, Д.солбриг // М.: Мир, 1982. – 488 с.
263. Сорвачев К.Ф. Азотсодержащие вещества мышц однолетнего карпа во время зимовки / К.Ф. Сорвачев. – Биохимия. – 1959. – Т. 24, вып. 2. – С. 241 – 247.
264. Сорвачев К.Ф. Изменения белков сыворотки крови карпа во время зимовки / К.Ф. Сорвачев. – Биохимия. – Т. 22, вып. 5. – С. 872 – 877.
265. Сорвачев К.Ф. Основы биохимии питания рыб / К.Ф. Сорвачев. – М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. – 247 с.
266. Спасская Т.Х. Гематологические показатели каспийского рыбца и жерева в речной период жизни / Т.Х. Спасская //Тез. докл. Всесоюз. конф. по экологической физиологии рыб. – 1973. – С. 163–164.
267. Справочник нормативно-технологической документации по товарному рыбоводству. – М.: Агропромиздат, 1986. – Т. 1. – 261 с.
268. Сребницкая Л.И. Сравнительное изучение мышечных и сывороточных белков некоторых видов рыб семейства карповых: автореф. дис. ... канд. биол. наук/ Л.И. Сребницкая. – Ташкент, 1970. – 19 с.
269. Стратегия развития аквакультуры в Российской Федерации на период до 2020 года. – М.: Росинформагротех, 2007. – 34 с.
270. Стребкова Т.П. Некоторые физиологические показатели крови у двухлетков чешуйчатых карпов, выращенных при разной плотности посадки / Т.П. Стребкова //Эколого-физиологические особенности крови рыб. – М.:Наука, 1968. – С. 50–56.
271. Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб / Н.С.Строганов. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 443 с.

272. Таммер М.Ф. О полиморфизме сывороточных и мышечных белков у леща и сазана при электрофорезе на полиакриламидном геле / М.Ф. Таммер, Т.О. Паавер // Продукционно-биологические особенности и условия обитания рыб в оз. Ясхан Туркменской ССР. – Таллин, 1984. – С.141 – 150.
273. Тимофеев-Ресовский Н.В. Краткий очерк теории эволюции //Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М.:Наука, 1977. – 297 с.
274. Тимофеева Н.А. Изучение крови гибрида белуги со стрелядью в сравнении с исходными видами / Н.А. Тимофеева // Тр. Саратовского отд-ния Гос.НИОРХ, 1960. – Т.6. – С.124.
275. Тихонов В.Н. Использование групп крови при селекции животных/ Тихонов В.Н. – М.: Колос, 1967. – 392 с.
276. Тищенко Ю.В. Изменчивость и взаимосвязь морфобиологических признаков у производителей чудского сига / Ю.В. Тищенко //Изв. ГосНИОРХ, т.130. – 1978. – С.34.
277. Тищенко Ю.В. Ступенчатый отбор в селекции рыб / Ю.В. Тищенко // Биология и воспроизводство рыб // Науч. тр. ГосНИОРХ.– 1985. – Вып. 235. – С. 816.
278. Томиленко В.Г. Племенные карпы Румынии/ В.Г. Томиленко, В.В. Лобченко //Совершенствование биотехники рыбоводства в Молдавии. – Кишинев, 1983. – С. 47–53.
279. Трувеллер К.А. Электрофоретические исследования белков сельдей *Clupea harengus L.* / К.А. Трувеллер, Н.М. Алферова, Н.А. Масленникова // Биохимическая генетика рыб. – Л.,1973. – С.188–194.
280. Трувеллер К.А., Нефедов Г.Н. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинах полиакриламидного геля/ К.А. Трувеллер, Г.Н. Нефедов // Науч. докл. высш. шк. Биол.науки. – М.,1974. –№ 9. – С.137–140.
281. Турдаков А.Ф. Свойство спермиев некоторых исыккульских рыб /А.Ф. Турдаков // Вопр. ихтиологии. – 1962. – Т. 2, вып. 2. – С. 453–459.

282. Турдаков А.Ф. Воспроизводительная система самцов рыб /А.Ф. Турдаков. – Фрунзе, 1972. – 154 с.
283. Турдаков А.Ф. Исследование теплоустойчивости спермиев нескольких видов костистых рыб /А.Ф. Турдаков, Н.А. Аминова // Вопр. ихтиологии. – 1973. – Т. 13, вып. 2(79). – С. 238–244.
284. Фам Тхе. Электрофоретические исследования белковых фракций у годовиков и двухлеток карпа/ Тхе Фам // Животновед. наука, – 1975. – Т. 12, вып. 5, – С. 96-100.
285. Федорченко В.И. Скорость созревания карпа при различных темпах роста / В.И. Федорченко // Труды ВНИИПРХа. – М., 1971. – Т XVII. – С. 225–233.
286. Фоминых Г.З. Динамика биологических показателей сеголеток карпа при разных методах зимовки / Г.З. Фоминых //Рыбоводство в Сибири и на Дальнем востоке/ ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. – Новосибирск, 1982. – С. 51–59.
287. Фоминых Г.З. Биохимическая характеристика молоди карпа при разных методах зимовки / Г.З.Фоминых, Н.П.Мицкевич // Науч. техн. бюл. /ВАСХНИЛ. Сиб. отдние. – 1985. – Вып. 33. – С. 29–31.
288. Хогачка П. Стратегия биохимической адаптации / П.Хогачка, Дж. Соме-ро– М.: Мир, 1977. – 265 с.
289. Ходжер Л.Ч. Продуцирование спермы байкальским омулем *Coregonus autumnalis micratorius (georgi)*/ Л.Ч. Ходжер // Вопр. ихтиологии. – 1981. – Т. 21, вып. 2(127). – С. 243–247.
290. Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов ТСХ без элюирования с силикогеля // Лабораторное дело. – 1971. – № 8. – С. 490–493.
291. Чарыёв Р. О половом созревании сазана (*Surpinus caspius*) в годовалом возрасте/ Р. Чарыёв // Известия АН Туркменской ССР. – Серия биологическая. – № 1. – 1965.

292. Черфас Н.Б. Исследование по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа / Н.Б. Черфас, К.А. Трувеллер // Сообщ. 3.– Генетика, 1978. – Т. 14, № 4. – С. 599–604.
293. Черфас Н.Б. Новые генетические методы селекции рыб / Н.Б. Черфас, Р.М. Цой– М., 1984. – 110 с.
294. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции/ С.С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
295. Шварц С.С. Опыт методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных / С.С. Шварц, Л.Н. Добринский и др.// Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных: тр. НИИ биологии. Урал. фил. АН СССР. – 1961. – Вып. 51. – С. 156.
296. Шмальгаузен И.И. Интегрирующие факторы эволюции / И.И. Шмальгаузен. – Природа, 1938. –№ 6.
297. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции / И.И. Шмальгаузен– Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 395 с.
298. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса / И.И. Шмальгаузен. – М.: Наука. – 1983. – 360 с.
299. Шпет Г.И. Увеличение темпа роста и продуктивности в эволюции животных / Г.И. Шпет– Киев: Урожай, 1971. – 112 с.
300. Штурбина М.А. Характеристика молоди севрюги при выращивании её в различных условиях / М.А. Штурбина //Тр. Саратовского отд-ния Каспийского фил. ВНИРО. – 1951. – Т. 1. – С. 243.
301. Щеглова Н.В. К вопросу об эстеразах у карпа / Н.В.Щеглова, Ю.И.Илясов // Биохимическая и популяционная генетика рыб. – Л., 1979. – С.176–180.
302. Щербенок Ю.И. Гибридологический анализ наследования эстераз и трансферринов сыворотки крови ропшинского карпа / Ю.И. Щербенок //Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. – Л., 1976. – Т. 107. – С. 48–53.

303. Щербенок Ю.И. Связь полиморфных систем эстераз и трансферрина с хозяйственно важными признаками карпа / Ю.И. Щербенок // Биохимическая генетика рыб. – Л., 1973. – С. 129–137.
304. Эйсер Ф.Ф. Современные проблемы селекции животных / Ф.Ф. Эйсер // С.-х. биология. – 1981. – Т. 16, № 3. – С. 359–367.
305. Энгельс Ф. Диалектика природы / К. Маркс, Ф. Энгельс // Соч. – 2-е изд. – Т. 20. – С. 526.
306. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1966. – 467 с.
307. Яблоков А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М., 1976. – 345 с.
308. Яковлев В.Н. Генетический метод исследования популяций карповых рыб / В.Н. Яковлев, Ю.Г. Изюмов, Касьянов А.Н. // Биол. науки. – 1981. – Т. 2. – С. 98–101.
309. Яковлева А.С. Индивидуальная изменчивость морфологических признаков чира (щоккура) водоемов Ямала и Полярного Урала / А.С. Яковлева // Биология и продуктивность водных организмов: тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. – 1970. – Вып. 72 – С. 10–11.
310. Яржомбек А.А. Справочник по физиологии рыб / А.А. Яржомбек, В.В. Лиманский, Т.В. Щербина – М.: Агропромиздат, 1986. – 192 с.
311. Яржомбек А.А. Временные рекомендации по определению физиологического состояния рыб по физиолого-биохимическим данным / А.А. Яржомбек, Н.Ф. Шмаков, В.В. Лиманский // ВНИИПРХ. – М., 1982. – 53 с.
312. Alexander I.B. A comparison of feve the methode commonli used to measure protein concentrations in fish sera / I.B. Alexander, I.A. Ingram // J. Fish. Biol. – 1980. – Vol. 16. – P. 115–122.
313. Vacos, 2001
314. Balon, 1995
315. Bartlet J.C., Ivercon J.L (1966).

316. Costea E. Rezultatele privind cresterea crapului impostat din URSS (Ukraina) in canditiile din Romania/ E. Costea, A. Cristian// Bul. cerc. piscic. – 1971. – Vol.30, №1. – P.18 – 26.
317. Csani V. Egynemu utodok. Uj utakon a halszaporitas / V. Csani, L. Horvath // Termeszett Vilaga. – 1976. – №8. – P.347 – 352.
318. Davis B.J. Disk electrophoresis.2: Metod and application to human serum proteins/ B.J. Davis // Ann. N. Y. Acad. Sci. – 1964. – Vol. 121. – P. 404–427.
319. Dobrovolov I., Tsekov A., Dobrovolova S. Biochemical polimorphism of the muscle myogens in the carp *Cyprinus carpio* L. / I. Dobrovolov, A.Tsekov, S. Dobrovolova //Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci. – 1981. – Vol. 2. – P. 245–248.
320. Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species / Th. Dobzhansky. – N. Y. : Columbia Univ. Press, 1937. – XVI. – 364 p.
321. Dobzhansky Th. Genetics of the evolushionary process / Th. Dobzhansky. – N.Y.; L.: Columbia Univ.press, 1970. – P. 23.
322. Dobzhansky Th. Genetics of the Origin of Species / Th. Dobzhansky: 3rd.ed., Columbia Univ.press. N.Y., 1951. – P. 10.
323. Drilhon A.A. Etude biologique de quelques protides seriques de sonqs de poissons au mogen delectrophorese sur papier / A.A. Drilhon // Compt. rend. Soc. Biol. – 1954. – Vol. 148, N 1.
324. Dunham R.A Review of the status of aquaculture genetics / R.A. Dunham, K. Majumdar, E. Hallerman, D. Bartley, G. Mair, G.Hulata, Z. Liu, N. Pongthana, J. Bakos, D. Penman, M. Gupta, P. Rothlisberg // In R.P. Subasinghe, P. Bueno, M.J. Phillips, C. Hough, S.E. McGladdery & J.R. Arthur, eds. Aquaculture in the Third Millennium. Technical Proceedings of the Conference on Aquaculture in the Third Millennium, Bangkok, Thailand, 2025, February 2000. – PP. 137–166. – NACA, Bangkok and FAO, Rome.
325. Ellis A.E. The leucocytes of fish J.A. review / A.E. Ellis– Fish biol. – 1977. – P. 453–491.
326. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection / R.A. Fisher– Oxford:

Clarendon press. – 1930. – 272 p.

327. Harrington R.W. Temperature induces meristic variation among three homozygous genotypes (clones) of selffertilizing fish *Rivulus marmoratus* / R.W. Harrington, R.A. Crossman– *Can. J. Zool.*, 1976. – Vol. 54, № 7. – P. 1143–1155.
328. Hegenauer J. Iron and susceptibility to infection disease / J. Hegenauer, P. Saltman– *Science*. – 1975. – Vol. 188, № 4192. – P. 1038–1039.
329. Heincke G. Naturgeschichte des Hegins. 1. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in deneuropaischen Meeres / G. Heincke– *Adh. Dtsch. Seefisch.* – Ver. 1898.
330. Hisatomi, Satoh, Tokunag, 1993
331. Holmes R.S. The developmental multiplicity and isoenzyme status of cavian esterases / R.S. Holmes, C.J. Masters. – *Bioch. Biophys. Acta.* – Vol. 132, № 2. – P. 379–399.
332. Hochman L. The Volum of Milt and Vitality of Sperms in *Coregonus lavaretus maraena* Bloch from Pound Culture/ L. Hochman, M. Penaz // *Zoologicke Listy*. – 1970. – Vol. 19, nom. 3. – P. 281–292.
333. Kempinska H. Wpluw intensywnosci selekcji na liczebnosć samis i samcow karpia w poszegolnych klasach wieku / H. Kempinska– *Roczn. nauk roln, ser.H.* – 1974. – Vol. 96, № 3. – P. 57–74.
334. Kimura M. "Stepping stone" model of population / M. Kimura– *Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Mishima.* – 1953. – Vol. 3. – P. 63–65.
335. Kimura M. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance / M. Kimura, G.H. Weiss. – *Genetics (US)*. – 1964. – Vol. 49. – P. 561–576.
336. Kok Leng Tay, Garside E.T. Meristic comparisons of populations of mummichog *Fundulus heteroclitus* (L.) from Sable Island and mainland Nova Scotia / Kok Leng Tay, E.T. Garside– *Can. J. Zool.*, 1972. – Vol. 50, № 1. – P. 13–17.
337. Li C.C. Genetic equilibrium under selection / C.C. Li. – *Biometrics*. – 1967. – Vol. 23. – P. 397– 484.

338. Lieder U. Über einige genetische Probleme in der Fischzucht / U. Z. Lieder. – Fischerei. – 1956. – 5, № 12. – P. 133–142.
339. Lieder U. Bedeutung, Stand und Aufgaben der Fischzucht / U. Lieder–Dtsch. Fischerei Ztg. – 1969. – 16, № 2. – P. 53–58.
340. Malecot G. Decrease of relationship with distance / G. Malecot. – Cold Spring Harbor Symp. – Quant. Biol. – 1955. – Vol. 20. – P. 52 – 53.
341. Malecot G. Identical loci and relationship/ Malecot G. // Proc. V. Berkeley symp. math. stat. prob. – Berkeley: Univ. Cal. press, 1967. – Vol. 4. – P. 317–332.
342. Manwell C. The genetics of hemoglobin in hybrids. 1. A molecular basis for hybrid vigour/ C. Manwell, C.V.A Baker., W. Childers //Comp.Biochem.Physiol. – 1963. – Vol. 10, № 1. – P. 103–120.
343. Merla G. Ungünstige Inzuchtfolgen in der Karpfenwirtschaft / G. Merla // Z. Binnenfischerei DDR. – 1972. – Vol. 19, № 5. – P. 155–157.
344. Moav R. Breeding schemes for the genetic improvement of edible fish/ R. Moav, G. Wohlfarth, M. Soller // Breed Assoc.Israel.Progress Report. – 1963.– 1964. – 46 p.
345. Muller H.J. Our load of mutation / H.J. Muller // Amer. J. Hum. Genet. – 1950. – Vol. 2. – P. 111–176.
346. Muller W. Der gegenwärtige Stand der Karpfenzucht in der DDR / W. Muller. – Z. Binnenfischerei DDR. – 1975, № 5. – P. 136–141.
347. Nagel L. Erfahrungen bei der Intensivierung der Fischproduktion durch die Einführung der Stufenproduktion und die Konditionsfütterung der Satzkarpfen in VEB Binnenfischerei Dresden / L. Nagel. – Binnenfischerei DDR. – 1977. – Vol. 24. – P. 185–190.
348. Nyman L. Protein variation in Salmonidae / L. Nyman– Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. – 1967. – Vol. 47. – P. 538.
349. Pojoga J. Race metis et hybrides chez la carpe / J. Pojoga. – Bull. franc. piscic. 1972. – Vol. 44, № 244. – P. 134–142.

350. Reisenbishler R.R. Genetic differences in growth and survival of juvenile hatchery and wild steelhead trout, *Salmo gairdneri* / R.R. Reisenbishler, J.D. McIntyre. – Fish. Res. Board Can, 1977. – V.34, № 1. – P. 123–128.
351. Schaperclaus W. Die Bewertung der Karpfen bei der Zuchtauslese/ W. Schaperclaus. – Z. Fischerei. – 1955. – Vol 4, №78. – P.483 – 519.
352. Schaperclaus W. Lehrbuch der Teichwirtschaft/ W. Schaperclaus. – Zweite Aufl. Berlin, Hamburg. 1961. – 582 p.
353. Schaperclaus W. Stand der Leistungspufungs verfahren in der Karpfenteichwirtschaft / W. Schaperclaus. – Dtsch.Fischerei Ztg. – 1958. – Vol.5, №2. – P.52 – 62.
354. Schmidt J. Racial investigations. 10.The Atlantik cod (*Gadus callarias* L.) and local races of the same / J. Schmidt // Compte Rendue Traveau Lab. Carlsberg. – Copenhagen, 1930. – Vol. 18, № 6. –P. 171.
355. Schnakenbeck W. Rassenuntersuchungen am Hering// Ber. Dtsch. Wiss. Kommiss. Meeresforsch / W. Schnakenbeck. – Berlin, 1927. – Bd 3, H. 2, pt. 2, – S. 1 – 1205.
356. Schnakenbeck W. Zum Ressenproblem bei den Fishen / W. Schnakenbeck. – Ztschr. Morphol. Oeol. Tiere, 1931. – Bd 21, H.2. – S.406 – 556.
357. Smisek J. Identifikovani genotypu v osupeni kapra pomoci uneleno vyteru / J. Smisek. – Bul. VUR Vodnany. – 1970. – Vol. 6, № 1. – P. 20 – 27.
358. Schmidt J. Racial investigations. 1. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same/ J. Schmidt. — In: Compte rendue traveau lab. Carlsberg. Copenhagen . – 1919. – Vol. 13, № 3. – P. 279—396.
359. Schmidt J.Racial investigations. 5. Experimental investigations with *Zoarces viviparus* L./ J. Schmidt. — In: Compte rendue traveau Lab. Carlsberg. Copenhagen. – 1920. – Vol. If, N 9. – P. 1– 14.
360. Schmidt J.Racial investigations. 7. Annual fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus* L. / J. Schmidt. — In: Compte rendue traveau Lab. Carlsberg. – Copenhagen, 1921. – Vol. 14, № 15. – P. 1 – 24.

361. Schmidt J. Racial investigations. 10. The Atlantik cod (*Gadus callarias* L.) and local races of the same / J. Schmidt. – *Compte Rendue Traveau Lab. Carlsberg*. – Copenhagen, 1930 – Vol. 18, № 6. – P.171.
362. Schnakenbeck W. Rassenuntersuchungen am Hering/ Schnakenbeck W. // *Ber. Dtsch. Wiss. Kommiss. Meeresforsch. Berlin*, 1927. Bd 3, H.2, pt 2, S. 1 – 1-205.
363. Schnakenbeck W. Zum Ressenproblem bei den Fishen / W. Schnakenbeck.- *Ztschr. Morphol. Oeol. Tiere*, 1931, Bd 21, H.2, S. – P.406-556.
364. Smisek J. Identifikovani genotypu v osupeni kapra pomoci uneleno vyteru// *Bul. VUR Vodnany*. – 1970. – Vol. 6, №1. – P.20-27.
365. Stefan J. Zmiany zachodzace w skladzie procentowym frakcji bialkowjch suzowicy krwi narybku karpia w okresie morfogenezy/ J. Stefan. – *Jospodarka rybna*. – N 12 (330). – Warszawa, 1978. – P. 10 –11.
366. Stegman K. Chemical composition of commercially important fish of the United States. U. S. / K. Stegman, M.E. Stunsby, A.B. Hall. – *Fish. Wild. Serv. Fish. Ind. Res.* – 1967, 3(4). – P.29 – 46.
367. Stegman K. Pierwsze rodowody w hodowli karpi / K. Stegman // *Zootechnika*. Warszawa, 1969. – №7 . – P.71 – 94.
368. Taning A. V. Experimental study of meristic characters in fish.//*Biol.Revs.* – 1952. – Vol. 27, № 2.–P. 169–193.
369. Wlodek I.M. Studies on the variability of carp population in ponds / I.M. Wlodek // *Verh. inst. ver. Limnol. Warszawa*, 1967. – Vol. 16. – P. 3.
370. Wlodek I.M. Obecne kierunki rozwoju hodowli i selekcji karpia. (proba syntezy) / J.M. Wlodek // *Roczn. nauk roln., ser. H.* – 1972. – Vol. 94, № 3. – P. 123 – 138.
371. Wlodek I.M. Znaczenie praktyczne i hodowlane systematyki zoologicznej (rasy, odmiany) karpia *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 / J.M. Wlodek. – *Krakow-Olstyn*, 1973. – № 70. – P. 34–52.
372. Wright S. Classification of the factors of evolution / S.Wright. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1955. – V. 20.

373. Wright S. Evolution in Mendelian populations / S. Wright // *Ibid.* – 1931. – Vol. 16. – P. 97–159.
374. Wright S. Isolation by distance / S. Wright // *Genetics (US)*. – 1943a. – Vol. 28. – P. 114–138.
375. Wright S. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetic of populations / S. Wright.— *Evolution*, 1948. – V. 2, № 2.
376. Wright S. Physiological genetics, ecology of populations and natural selections/ S.Wright. – *Perspect. Biol. Med.*, 1959. – V. 3, № 1.
377. Wright S. Systems of mating / S. Wright // *Genetics (US)*. – 1921. – Vol. 6. – P. 111–178.
378. Yuren J.H.J., Huttingh J.// *Fish. Biol.* – 1978. – Vol. 13. – P. 305 –313.
379. Yamazaki F. The spermiation of goldfish (*Carassius auratus*) as a bioassay for salmon (*Oncorhynchus tshawyscha*) gonadotropin/ F. Yamazaki, E.M. Donaldson // *Gen. Compar. Endocrinol.* – 1968. - Vol. 10, № 3. – P. 383-391.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Приложение 2

Приложение 3

Сводные результаты по количеству живых клеток до инъекции

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	957,2	478,6	2
Внутри возраста	9745,3	79,9	122

Сводные результаты по количеству живых клеток после инъекции

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	15609,8	7804,9	2
Внутри возраста	52168,1	417,3	125

Сводные результаты по количеству мертвых клеток до инъекции

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	1615,1	807,6	2
Внутри возраста	9958,5	81,6	122

Сводные результаты по количеству мертвых клеток после инъекции

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	338,9	169,4	2
Внутри возраста	5594,3	44,8	125

Сводные результаты концентрации клеток до инъекции

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	14,9	7,4	2
Внутри возраста	4581,1	39,2	117

Сводные результаты концентрации клеток после инъекции

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	246,3	123,2	2
Внутри возраста	5648,4	45,2	125

Сводные результаты по объему эякулята

Источник варьирования	Сумма квадратов	Вариансы	Степень свободы
Между возрастом	2352,8	1176,4	2
Внутри возраста	23950,7	97,4	246

Приложение 4

Приложение 5

Приложение 7