

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

РЕКСТ Татьяна Эдуардовна

**КОМБИНИРОВАННОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И ИХ КОМПЛЕКСОВ
У САМКОК ПЕЛЯДКИ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

Специальность 03.00.15 - генетика

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

Санкт-Петербург

1994

Работа выполнена в секторе генетики и селекции сиговых рыб Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ)

НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ - доктор биологических наук
М. А. Андрияшева

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

доктор биологических наук Л. А. Животовский
кандидат биологических наук С. В. Мильников

БЕДУЩЕЕ УЧРЕЖДЕНИЕ - Всероссийский научно-исследовательский институт прудового рыбного хозяйства (ВНИИПРХ)

Защита состоится " 8 " декабря 1994 в _____ час. _____ мин.

на заседании специализированного совета Д 063.57.21 по защите диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности "Генетика" при Санкт-Петербургском государственном университете (199164, г. С.-Петербург, Университетская наб. 7/9).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке СПОГУ.

Автореферат разослан " 28 " октября 1994 г.

Учёный секретарь
специализированного совета

Л. А. Мамон

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Селекция рыб требует обеспечения высокого уровня гетерогенности материала, сохраняющегося при длительном разведении, чтобы избежать последствий инбридинга, отобрать ценные генотипы и получить гетерозисный эффект. В связи с этим генетика как теоретическая основа селекции должна ответить на такие вопросы как выявление степени гетерогенности селекционируемого материала, определение реакции генотипов в варьирующих условиях среды, дифференцирующей среды, а также уточнение методик массового и индивидуального отборов с учетом анализа связей между признаками. Представляет также интерес сравнительное изучение генетических различий по селекционно-ценным признакам в племенных стадах, семьях и линиях.

Для решения перечисленных задач необходимо провести анализ изменчивости количественных признаков, определить соотношение ее компонент, обусловленных факторами среды, генотипа и взаимодействием генотипа со средой, а также выявить реакции генотипа в варьирующих условиях среды. Большое значение приобретает исследование интегрированной изменчивости, позволяющее получить более полную характеристику фенотипа, чем при изучении изменчивости отдельных признаков.

Цель и задачи исследования. Работа посвящена изучению изменчивости количественных признаков, их связей и комплексов у самок пеляди из групп разной степени гетерогенности (племенных стад, sibсовых семей, инбредных линий и гиногенетических семей).

Цель настоящего исследования заключалась в сравнительном изучении проявления размерно-весовых и репродуктивных признаков, характеризующих продуктивные качества самок пеляди, их связей и комплексов, а также в исследовании влияния массового отбора, проведенного в раннем возрасте, на признаки продуктивности и их комплексы у половозрелых самок пеляди. Для этого были поставлены следующие задачи:

1. Исследование уровня генотипического разнообразия количественных признаков и их комплексов у самок пеляди разного происхождения, и его изменения у рыб, выращенных на контрастных средах.
2. Изучение эколого-генетической структуры изменчивости признаков и их комплексов у самок пеляди разного происхождения.
3. Исследование влияния массового отбора по весу тела го-

дошиков на связи признаков продуктивности и их комплексы у полово-возрелых самок.

Научная новизна. Впервые в сравнительном аспекте исследован уровень генотипического разнообразия в группах пеляди разной степени гетерогенности по признакам продуктивности и их комплексам; а также определена эколого-генетическая структура изменчивости этих признаков и их связей у инбредных рыб. Изучено влияние массового отбора по весу тела на связи признаков самок пеляди и их комплексы в племенных стадах.

Практическая значимость. Полученные результаты и методы анализа можно использовать при изучении структуры изменчивости отдельных признаков, их связей и всего комплекса для характеристики генетической гетерогенности популяций рыб по количественным признакам. Результаты исследования инбредных и гиногенетических самок пеляди могут быть применены при подборе пар для межлинейных скрещиваний, а результаты исследования рыб, выращенных на контрастных фонах, могут быть полезны и при уточнении методики проведения отбора. Результаты анализа действия массового отбора могут быть использованы для оценки его влияния на проявление комплекса признаков продуктивности у половозрелых рыб, что в свою очередь позволит скорректировать стратегию селекции на повышение продуктивности маточных стад.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены и представлены на III Всесоюзном совещании по дососевидным рыбам (Тольятти, 1988), на симпозиуме по генетике количественных признаков (Таллинн, 1989), на IV Всесоюзном совещании по биологии и разведению сиговых рыб (Вологда, 1990), а также на семинарах лабораторий ГосНИОРХа и кафедры генетики и селекции Санкт-Петербургского государственного университета.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 142 страницах машинописного текста и состоит из введения, обзора литературы, результатов, обсуждения, заключения, выводов, рекомендаций списка литературы и приложения. Содержит 14 рисунков и 21 таблицу. Список цитируемой литературы включает в себя 249 наименований, из них 70 - на иностранном языке.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛА. Материалом для исследования послужили 1993 самки пеляди: трехлетки (2+) из sibсовых семей, инбредных линий и гиногенетических семей, а также трехлетние (2+) и четырехлетние (3+) самки из племенных стад. Выращивание самок проводилось в ГосНИОРХе на базе ЦЭС "Ропша" с 1980 по 1988 г. В работе использован материал, полученный М.А. Андрияшевой (1980-1986), Е.В. Черняевой (1981-1986) и Л.А. Поляковой (1983-1986), а также материал, собранный при участии автора (1987-1989).

Самок анализировали по основным размерно-весовым и репродуктивным признакам: 1) весу тела после взятия икры (P, г); 2) длине тела до конца чешуйного покрова (l, см); 3) наибольшей высоте тела (h, см); 4) наибольшей толщине тела (b, см); 5) рабочей плодовитости, или весу взятой икры (R, г); 6) относительной рабочей плодовитости, представляющей собой отношение рабочей плодовитости к весу тела без икры (R₀, %).

Семьи полных sibсов. 9 семей полных sibсов (FS), полученных путем скрещиваний производителей племенного стада (3♂ x 3♀) и созревших в 1982 г., выращивались в благоприятных ("+" среда) и неблагоприятных ("- " среда) условиях. Всего было изучено 432 самки.

Инбредные линии. 8 линий первого (I₁), 6 линий второго (I₂) и 9 линий третьего (I₃) поколений инбридинга были получены путем скрещиваний брат-сестра в 1977, 1981 и 1984 гг. соответственно. Линии I₂ и I₃, так же как и семьи FS, выращивались на "+" и "-" средах. Всего было изучено 893 самки.

Гиногенетические семьи. 5 гиногенетических семей были получены от потомков первого поколения гиногенеза при индивидуальных скрещиваниях гиногенетических самок и гиногенетических самцов (1♂_g x 1♂_g) в 1983 г. Всего было исследовано 148 самок.

Племенные стада. Изучались самки четырех племенных стад первого, второго и третьего поколений селекции по плодовитости и второго поколения селекции по сроку нереста. В каждом стаде проводили отбор по массе тела в возрасте 1 года. Во всех стадах молодежь отбирали с напряженностью 50%, а в стадах F₁ селекции по плодовитости и F₂ по сроку нереста проводили отбор с напряженностью 5%. Всего было изучено 520 рыб.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ. Нормальность распределения самок по признакам устанавливали с помощью критерия χ^2 .

Изменчивость признаков была изучена с помощью дисперсионного

анализа. Для определения уровня генотипической изменчивости самок применяли однофакторный дисперсионный анализ и вычисляли внутриклассовый коэффициент корреляции (r_{1c}), отражающий уровень генотипического разнообразия. С целью изучения влияния среды и генотипа на изменчивость исследуемых признаков был проведен двухфакторный дисперсионный анализ.

Анализ связей признаков проводили с помощью корреляционного, регрессионного и ковариационного методов. Для изучения структуры сопряженной изменчивости признаков проводились однофакторный и двухфакторный ковариационные анализы (Шеффе, 1980).

Для анализа комплекса признаков был применен многомерный метод главных компонент (Дубров, 1978). Для удобства сопоставления проводили стандартизацию исходных признаков. Затем вычисляли проекции главных компонент и анализировали их как отдельные признаки. На основе результатов компонентного анализа делали расчет показателей обобщенной изменчивости комплекса признаков (Животовский, 1984).

Г Л А В А III . Структура изменчивости признаков продуктивности и их комплексов у самок пеляди различного происхождения.

Признаки продуктивности. В связи с отсутствием измерений толщины тела у самок FS, I_2 и G_1 , мы не приводим в автореферате данные по этому признаку. Характеристика остальных признаков дана в табл. 1. Как видно из таблицы, выращивание рыб в контрастных условиях приводит к значительному уменьшению средних значений большинства признаков. Например, по весу тела самки, выращенные на "+" среде, почти вдвое превосходят самок, содержащихся на "-" среде.

Коэффициент вариации признаков у инбредных рыб увеличивается в большинстве случаев по сравнению с семьями сибсов, а так же при содержании самок на "-" среде.

Исследование генетической изменчивости признаков показало, что самки сибсов (FS) имеют в основном более низкий уровень генотипического разнообразия по сравнению с инбредными (I_1 и I_2) и гиногенетическими (G_1) самками (табл. 2). При анализе самок, выращенных на разных средах, по большинству признаков установлено увеличение уровня генетических различий на "-" среде.

Исследование эколого-генетической структуры изменчивости (табл. 3) показало, что большая часть изменчивости признаков объясняется средовыми различиями. Генотипические различия значительно

Таблица 1

Характеристика признаков продуктивности самок пеляди разного происхождения

Группа рыб	с р е д а	п	Р, г		l, см		h, см		R, г		Ro, %	
			X min-max	CV, %	X min-max	CV, %	X min-max	CV, %	X min-max	CV, %	X min-max	CV, %
FS	+	216	450.7 409-486	9.5	31.08 29.9-32.2	2.9	8.93 8.7-9.2	4.5	100.1 92.8-104.5	16.2	22.26 21.3-24.2	12.1
	-	216	246.7 220-293	11.6**	26.20 25.7-27.7	3.8***	6.93 6.5-7.4	5.6***	55.2 48.2-61.5	14.6	22.47 20.9-23.7	12.9
I ₁	+	287	372.7 315-421	13.6+++	29.01 27.6-30.0	3.8+++	8.09 7.4-8.5	6.9+++	72.7 53.9-82.8	18.8	19.52 18.5-20.3	16.5+++
	-	116	328.2 193-283	12.6	25.41 23.7-26.7	3.7	6.62 6.2-7.0	5.7	40.0 27.1-53.9	20.0	16.83 14.1-20.5	17.3
I ₃	+	181	330.4 296-419	10.9	29.07 27.4-29.7	3.5+++	8.30 7.5-8.8	4.7	81.8 57.5-91.6	22.9+++	21.48 19.2-22.6	18.3+++
	-	149	224.0 164-299	13.6**	24.66 22.6-26.7	3.9	6.70 6.0-7.6	5.6*	36.3 25.4-53.0	23.4	16.09 14.5-17.7	17.8
G ₁	+	148	297.5 261-319	12.2++	27.29 26.6-28.2	3.8+++	7.75 7.4-8.0	5.2	59.4 46.9-73.3	21.3+++	20.60 18.0-23.1	18.4+++

Примечание. +++ - показаны достоверные отличия от FS.

*** - показаны достоверные отличия от "+" среды.

Таблица 2

Генотипическое разнообразие ($r_{ic} \pm nr_{ic}$) самок пелюди разного происхождения по отдельным признакам продуктивности, связям и комплексам признаков.

Признак	С и б с ы	И н б р и д и н г			Гиногенез
	FS ^φ	I ₁	I ₂	I ₃	G ₁
1	2	3	4	5	6
Вес P, г	$\frac{0.27 \pm 0.11}{0.42 \pm 0.12}$	0.35 ± 0.05	$\frac{0.37 \pm 0.06}{0.21 \pm 0.08}$	$\frac{0.22 \pm 0.06}{0.26 \pm 0.06}$	0.30 ± 0.07
Длина l, см	$\frac{0.44 \pm 0.13}{0.32 \pm 0.11}$	0.30 ± 0.05	$\frac{0.49 \pm 0.06}{0.50 \pm 0.07}$	$\frac{0.11 \pm 0.06}{0.25 \pm 0.06}$	0.30 ± 0.07
Высота H, см	$\frac{0.12 \pm 0.07}{0.43 \pm 0.13}$	0.28 ± 0.05	$\frac{0.59 \pm 0.05}{0.32 \pm 0.08}$	$\frac{0.35 \pm 0.06}{0.30 \pm 0.06}$	0.29 ± 0.07
Толщина b, см	$\frac{-}{-}$	0.23 ± 0.05	$\frac{-}{-}$	$\frac{0.22 \pm 0.05}{0.22 \pm 0.06}$	-
Рабочая плодovitость R, г	$\frac{0.02 \pm 0.20}{0.23 \pm 0.10}$	0.27 ± 0.05	$\frac{0.40 \pm 0.06}{0.49 \pm 0.07}$	$\frac{0.03 \pm 0.05}{0.22 \pm 0.06}$	0.37 ± 0.07
Относительная плодovitость R ₀ , %	$\frac{0.07 \pm 0.05}{0.07 \pm 0.05}$	0	$\frac{0.21 \pm 0.06}{0.32 \pm 0.08}$	$\frac{0.03 \pm 0.05}{0.07 \pm 0.05}$	0.17 ± 0.06
С в я з и п р и з н а к о в					
R - P	$\frac{0.14 \pm 0.07}{0.44 \pm 0.13}$	-	$\frac{0.59 \pm 0.05}{0.89 \pm 0.02}$	-	-
R - l	$\frac{0.67 \pm 0.04}{0.55 \pm 0.05}$	-	$\frac{0.24 \pm 0.10}{0.28 \pm 0.11}$	-	-
R - R ₀	$\frac{0.31 \pm 0.03}{0.58 \pm 0.05}$	-	$\frac{0}{0}$	-	-

1	2	3	4	5	6
	Комплекс признаков				
Продуктивность (I ГК)	0.22 ± 0.05	0.35 ± 0.05	0.44 ± 0.06	0.16 ± 0.05	0.40 ± 0.06
	0.41 ± 0.05		0.61 ± 0.05	0.64 ± 0.05	
Репродуктивные качества (II ГК)	0.14 ± 0.05	0	0.15 ± 0.05	0.15 ± 0.05	0.04 ± 0.04
	0.08 ± 0.04		0.19 ± 0.08	0.09 ± 0.06	
Экстерьер (III ГК)	0.11 ± 0.05	0.04 ± 0.03	0.11 ± 0.05	0.16 ± 0.05	0.07 ± 0.05
	0.22 ± 0.05		0.16 ± 0.07	0.13 ± 0.05	

Примечание. Над чертой - "+" среда
Под чертой - "-" среда.

----- - показаны достоверные отличия на средах,
xx - показаны достоверные отличия от FS.

- данные получены М.А. Андришевой и А.Н. Ляшенко (1985).

ниже средних различий. Наименьший вклад генотипа имеют сибсы. В инбредных линиях вклад генотипа в 4-5 раз выше, чем у сибсов. Анализ взаимодействий генотип-среда (см. табл. 3) показал, что у сибсов уровень взаимодействий по всем признакам выше, чем в инбредных линиях.

Связи признаков продуктивности. В результате исследования связей признаков установлено усиление корреляций у инбредных рыб по сравнению с семьями сибсов. При выращивании самок на контрастных средах также наблюдалось усиление связей признаков на "-" среде.

При снижении уровня генотипического разнообразия связей признаков на контрастных средах наблюдается увеличение вклада генотипа на "-" среде (см. табл. 2). Исследование эколого-генетической структуры изменчивости связей признаков показало, что инбредные линии имеют больший вклад генотипа, чем сибсы (см. табл. 3).

Комплекс признаков продуктивности. Корреляционную матрицу признаков анализировали методом главных компонент. В результате анализа были выделены три интегральных признака (главные компоненты - ГК), имеющие одинаковую структуру у самок разного происхождения и объясняющие 85-90% общей изменчивости исходных призна-

Таблица 3

Эколого-генетическая структура изменчивости признаков продуктивности и их связей
у самок пчелы из сибирских семей и инбредных линий (p^{1n} , z)

Признак	Источник изменчивости											
	среда			генотип			взаимодействие генотип-среда			случайная		
	FS *	I ₂	I ₃	FS *	I ₂	I ₃	FS *	I ₂	I ₃	FS *	I ₂	I ₃
Признаки продуктивности												
P, г	92.1	60.3	82.7	0.1	7.4	3.5	2.6	1.5	0.6	5.4	10.6	13.2
l, см	89.7	81.7	86.0	1.4	9.3	1.5	2.6	0.7	0.8	6.3	8.3	11.7
H, см	90.4	81.5	80.0	0.1	6.0	6.8	2.8	2.4	0.4	6.8	10.1	12.8
b, см	-	-	78.2	-	-	4.1	-	-	0.5	-	-	17.2
R, г	86.9	72.9	82.9	0	11.5	1.4	1.7	0	0.4	11.4	15.6	15.3
R ₀ , %	0	7.4	54.4	6.8	20.3	1.7	0	0	0	93.2	72.3	43.9
Связи признаков												
R - P	93.7	85.2	-	0.7	9.4	-	2.2	1.1	-	4.8	4.3	-
R - l	92.5	81.6	-	0.5	11.1	-	2.1	0	-	4.9	7.1	-
R - R ₀	49.0	25.2	-	20.5	0	-	0	0	-	30.5	74.8	-

* - Данные получены М.А. Андрияшевой и А.Н. Ляшенко (1985).

Примечание. Приведены только достоверные значения вкладов.

ков: 1) "продуктивность" (I ГК); 2) "репродуктивные качества" (II ГК); 3) "экстерьер" (III ГК).

Установлены значительные ($P < 0,05$) генетические различия самок по комплексу признаков, причем уровень генотипического разнообразия по главным компонентам оказался выше, чем по отдельным признакам (см. табл. 2). Большим уровнем характеризуются группы, обладающие меньшей гетерогенностью (инбридинг, гниогенез). Анализ этого уровня на контрастных средах выявил увеличение генотипического разнообразия на "-" среде.

Результаты исследования обобщенной изменчивости (табл. 4) показали, что ее параметры позволяют дифференцировать группы разного происхождения: в инбредных потомках наблюдается высоко достоверное увеличение значений обобщенной дисперсии по сравнению с сибсовыми семьями. Во всех группах происходит закономерное снижение уровня обобщенной изменчивости на "-" среде, что можно объяснить усилением множественных корреляций между признаками в неблагоприятных условиях. Аналогичную тенденцию можно отметить для обобщенного коэффициента вариации (см. табл. 4).

Таблица 4

Показатели обобщенной изменчивости признаков продуктивности у самок пелиды различного происхождения

Комплекс признаков	Происхождение	Обобщенная дисперсия $S + m_s^2$	Обобщенный коэффициент вариации $e_v, \%$
P, l, h, b, R, R ₀	I ₁	2.04+0.07	6.16
	I ₃	1.18+0.05	4.72
		0.79+0.04	5.09
P, l, h, R, R ₀	FS	3.32+0.14	3.65
		2.54+0.11	4.50
	I ₂	5.48+0.28+++	6.26
		3.35+0.20	6.36
	G ₁	4.06+0.21 ++	6.09

Примечание. Над чертой - "+" среда,
под чертой - "-" среда.
+++ - сравнение с FS; *** - сравнение с "+" средой.

Г Л А В А IV. Изучение влияния отбора на признаки продуктивности и их комплексы у племенных самок пеляди

Отдельные признаки продуктивности. Исследование последствий массового отбора у племенных самок показало существенное влияние отбора на средние значения и изменчивость отдельных признаков (табл. 5). И при умеренном (50%-й), и при жестком (5%-й) отборах наблюдалось увеличение значений признаков по сравнению с группой рыб "без отбора", но при этом жесткий отбор в основном увеличил значения размерно-весовых признаков, но не улучшил репродуктивные качества самок.

Влияние умеренного отбора проявилось в стадах, селекционированных по плодовитости, в то время как жесткий отбор проявился в стадах обоих направлений селекции.

Комплекс признаков продуктивности. В результате исследования комплекса признаков методом главных компонент было выявлено изменение структуры связей при отборе. При этом умеренный отбор в большинстве случаев привел к незначительному "уплотнению" структуры корреляций (рис. 1, б), в то время как жесткий отбор разрушил множественные корреляции признаков во всех рассмотренных стадах (рис. 1, в).

Действие отбора на комплекс признаков было оценено с помощью анализа средних значений главных компонент (рис. 2). Как видно из рисунка, "продуктивность" (I компонента) в целом значительно повысилась ($p < 0,01$) как при 50%-м, так и при 5%-м отборе. Но анализ "репродуктивных качеств" (II компонента) показывает, что умеренный отбор приводит к повышению, а жесткий - к снижению ($p < 0,01-0,001$) репродукции рыб.

При изучении показателей обобщенной изменчивости (табл. 6) установлено, что во всех стадах наблюдалось уменьшение величины обобщенной дисперсии при умеренном отборе. Жесткий отбор также уменьшил значение обобщенной дисперсии. Аналогичные изменения были характерны и для обобщенного коэффициента вариации.

Таблица 5

Характеристика самок пелледи из племенной стады по признакам продуктивности

F	в о з р .	о т б о р	n	Вес P, г		Длина l, см		Высота h, см		Рабочая плод. R, г		Относит. плод. R ₀ , %	
				$\bar{X} \pm m\bar{x}$	CV, %	$\bar{X} \pm m\bar{x}$	CV, %	$\bar{X} \pm m\bar{x}$	CV, %	$\bar{X} \pm m\bar{x}$	CV, %	$\bar{X} \pm m\bar{x}$	CV, %
F ₁ по R ₀	2+	6/0 50% 5%	36	400.1±10.1	15.3	29.5±0.2	4.2	8.5±0.08	5.7	73.7±2.3	18.6	18.57±0.53	17.0
			65	387.9± 4.9	10.1	29.5±0.1	2.7	8.5±0.06	5.4	72.3±1.8	19.6	18.73±0.43	18.6
			22	422.7± 9.1	10.1	29.8±0.2	3.5	8.8±0.08	4.2	60.8±3.2	18.7	19.24±0.80	19.5
F ₁ по R ₀	3+	6/0 50% 5%	23	567.2±23.3	19.7	32.6±0.4	5.2	9.7±0.19	9.2	141.3±7.6	25.7	24.91±0.88	16.9
			33	603.4±10.4	10.6	33.5±0.2	3.7	10.0±0.08	5.0	165.7±3.7	13.8	27.51±0.49	10.9
			8	644.4±24.2	10.6	33.9±0.4	3.2	10.1±0.14	3.9	171.6±5.2	8.6	26.81±1.07	11.3
F ₂	1+	6/0 50%	12	304.6± 4.5	5.1	27.5±0.2	2.9	7.5±0.09	4.0	50.8±3.0	20.4	16.67±0.94	19.5
			57	322.7± 4.4	10.3	28.0±0.1	3.4	7.7±0.05	4.6	57.5±1.4	18.0	17.80±0.34	14.4
F ₃	2+	6/0 50%	61	409.5± 8.4	16.0	29.9±0.2	5.4	8.4±0.07	6.8	94.9±3.1	25.7	23.09±0.58	19.5
			90	432.1± 6.3	13.9	30.6±0.1	5.2	8.6±0.05	5.8	109.2±2.5	22.5	25.30±0.50	19.1
F ₂ по CH	2+	6/0 50% 5%	17	376.2±13.6	14.9	29.1±0.4	5.3	8.1±0.10	5.1	86.8±4.3	20.5	23.15±0.95	16.9
			17	337.6± 8.9	9.4	29.5±0.3	3.4	8.3±0.11	5.6	93.5±3.0	13.2	24.12±0.52	8.9
			26	419.2± 9.1	11.1	29.9±0.2	3.7	8.6±0.09	5.5	96.7±2.1	11.3	23.17±0.46	10.0
F ₂ по CH	3+	6/0 50% 5%	12	564.6±30.2	18.6	32.7±0.5	5.5	9.6±0.22	8.0	127.5±8.6	23.2	22.64±1.17	17.9
			15	559.3±12.6	8.7	33.1±0.3	3.5	9.8±0.11	4.3	142.9±6.7	18.2	25.71±1.30	19.6
			21	606.9±16.9	12.8	33.4±0.3	4.4	10.0±0.11	4.9	143.9±6.8	21.7	23.59±0.70	13.6

Примечание. Здесь и далее F₁, F₂, F₃ по R₀ - соответственно 1-е, 2-е и 3-е поколения селекции по относительной плодовитости. F₂ по CH - 2-е поколение селекции по сроку нереста.

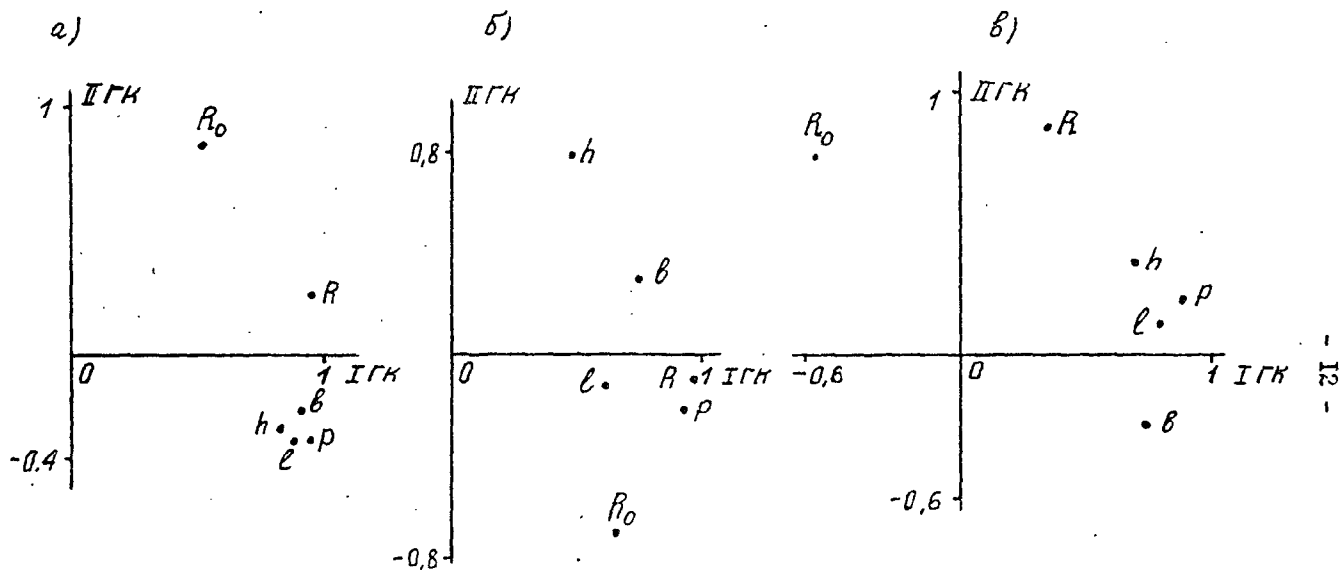


Рис. 1. Структура главных компонент по весовым коэффициентам у самок пеляди F_2 селекции по сроку нереста:
 а - без отбора; б - отбор 50%; в - отбор 5%.

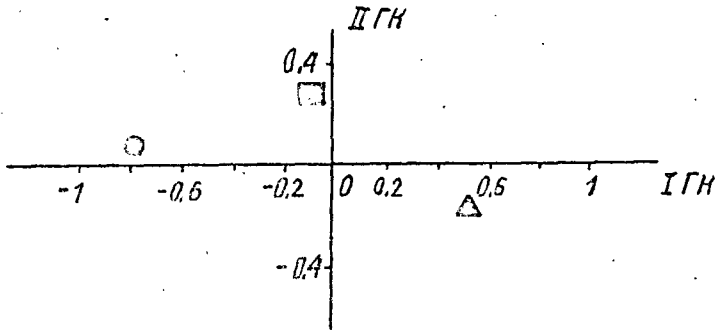


Рис. 2. Средние значения комплекса признаков самок F₂ селекции по сроку нереста в пространстве главных компонент.
○ - без отбора; □ - отбор 50%; △ - отбор 5%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований изучена фенотипическая изменчивость самок пеляди на уровне отдельных признаков, парных связей и их комплексов, что позволяет получить более полную характеристику фенотипа и проследить за его изменением в результате инбредного и гиногенетического разведения.

Как показали результаты исследования структуры изменчивости признаков продуктивности и их комплексов, уровень генотипического разнообразия самок пеляди разного происхождения закономерно увеличивается с возрастанием степени гомозиготизации рыб. Это обстоятельство дает возможность использовать генотипическую компоненту дисперсии признаков в качестве контроля уровня генетической гетерогенности популяции пеляди. Наличие повышенного уровня генотипического разнообразия признаков в инбредированных потомствах позволяет отобрать линии для скрещиваний с целью получения гетерозисного эффекта.

При анализе генетических различий у самок, выращенных на контрастных экологических фонах, по некоторым признакам, по основным связям, а также по комплексу признаков установлено значительное увеличение уровня генотипического разнообразия у рыб, содержащихся на "-" среде. Этот факт, а также наличие взаимодействия гено-

Таблица 6

Показатели обобщенной изменчивости признаков продуктивности:
у самок пеляди из племенных стад

Происхождение	Возраст	Отбор	n	Обобщенная дисперсия $S^2 \pm m_{S^2}$	Обобщенный коэффициент вариации $C_v, \%$
F ₁ по R ₀	2+	6/0	36	2.77±0.309	7.34
		50%	65	2.11±0.171 ***	6.43
		5%	22	2.14±0.310	6.22
	3+	6/0	23	4.56±0.630	7.70
		50%	38	2.53±0.274 ***	5.42
		5%	8	2.22±0.717 *	5.09
F ₃ по R ₀	2+	6/0	61	2.13±0.170	6.03
		50%	90	1.77±0.122	5.29
F ₂ по CH	2+	6/0	17	1.71±0.299	5.69
		50%	17	1.63±0.285	5.43
		5%	26	2.11±0.283	6.04
	3+	6/0	12	4.91±1.097	8.19
		50%	15	4.10±0.773	7.22
		5%	21	2.03±0.311 *	5.04

Примечание. Показаны достоверные отличия от группы
"без отбора".

тип-среда по рассматриваемым признакам, связям и комплексам может свидетельствовать о дифференцирующем характере "-" среды, максимально выявляющей норму реакции генотипа.

Таким образом, полученные результаты позволяют уточнить методику проведения отбора и рекомендовать отбор селекционно-ценных генотипов в условиях недостатка корма.

В результате анализа совокупности признаков были выделены три интегральных признака (главные компоненты), имеющих одинаковую структуру у самок разного происхождения и объясняющих 85-90% общей изменчивости: а) "продуктивность" самок (I ГК); б) "репродуктивные качества" (II ГК); в) "экстерьер" (III ГК).

Интерпретация и анализ главных компонент как интегральных признаков открывают возможность не только более полной оценки фенотипа, но и прогнозирования селекционно-генетической работы с маточными стадами пеляди.

Установленные различия самок разного происхождения по показателям обобщенной изменчивости показывают, что селекционный процесс глубоко затрагивает структуру изменчивости комплекса признаков и в дальнейшем показатели обобщенной изменчивости могут быть использованы для дифференцирования групп разного происхождения.

Практический интерес представляют итоги исследования действия массового отбора у молоди на признаки продуктивности половозрелых самок, в ходе которого установлено значительное влияние отбора на отдельные признаки и весь их комплекс. Следует обратить внимание на неоднозначное действие умеренного ($V = 50\%$) и жесткого ($V = 5\%$) отбора, что наглядно видно при анализе структуры и средних значений главных компонент, где хорошо проиллюстрированы стабилизирующее действие умеренного отбора, позволяющего сохранить генфонд популяции, и дестабилизирующая роль жесткого отбора, при котором на племя отбираются "рекордисты" по весу тела, обладающие низкими воспроизводительными способностями.

Таким образом, поставленные в настоящем исследовании задачи выполнены полностью и полученные результаты имеют не только теоретическую, но и практическую значимость. Проведенные исследования могут считаться началом большой работы по изучению компонент изменчивости количественных признаков у рыб. В дальнейшем интерес может представлять изучение обобщенной изменчивости признаков на уровне отдельных семей и линий, а также исследование эколого-генетической структуры изменчивости интегральных признаков.

В результате исследований последствий массового отбора показано преимущество умеренного отбора перед жестким отбором. Однако для дальнейших исследований необходимо провести анализ действия отбора у потомков отобранных рыб.

ВЫВОДЫ

1. Исследован уровень генотипического разнообразия отдельных признаков по-разному характеризующих продуктивность, парных связей и их комплексов, возрастающий по мере увеличения степени гомозиготизации рыб.

2. Установлено повышенное генотипическое разнообразие у самок, выращенных в условиях недостатка корма, что, по-видимому, свидетельствует о дифференцирующей способности "-" среды, на которой предпочтительнее проводить отбор.

3. Анализ эколого-генетической структуры изменчивости при-

наков выявил большую дифференцированность инбредных линий по сравнению с семьями sibсов.

В результате исследования эколого-генетической структуры изменчивости самок различного происхождения признаки были разделены на две группы:

а) признаки, изменчивость которых в сильной степени зависит от влияния среды, взаимодействия генотип-среда и в меньшей степени - от влияния генотипа (размерно-весовые признаки, рабочая плодовитость);

б) признаки, изменчивость которых в сильной степени зависит от влияния генотипа, и в меньшей степени - от влияния среды и взаимодействия генотип-среда (относительная плодовитость).

4. При исследовании комплекса признаков продуктивности были получены три интегрированные характеристики (главные компоненты), имеющие общую структуру у самок разного происхождения и объясняющие 85-90% общей изменчивости признаков: 1) "продуктивность" самок; 2) "репродуктивные качества"; 3) "экстерьер".

В результате получены количественные характеристики комплексных признаков (главных компонент), позволившие провести оценку продуктивных качеств и репродуктивных способностей самок из семей и линий.

5. Оценено влияние отбора различной напряженности на отдельные признаки и их комплексы у племенных самок. Показано, что умеренный отбор (50%) существенно повлиял на изменчивость как признаков, так и их комплексов в стадах, селекционированных по плодовитости, тогда как жесткий отбор (5%) повлиял на изменчивость признаков в стадах разного направления селекции.

6. Установлено влияние отбора как на величину, так и на направление связей основных признаков продуктивности. Умеренный отбор (50%) незначительно ослабил, а жесткий отбор (5%) разрушил парные фенотипические корреляции между размерно-весовыми и репродуктивными признаками.

7. В результате исследования комплекса признаков у племенных самок установлено стабилизирующее действие умеренного отбора и дестабилизирующее действие жесткого отбора на величину и изменчивость интегральных признаков. Показано, что оба вида отбора приводят к увеличению значения нового интегрального признака "продуктивность" но при умеренном отборе одновременно увеличивается значение интегрального признака "репродуктивные качества", в то время как жесткий

отбор снижает значение этого показателя.

8. Выявлено изменение структуры главных компонент в результате отбора. Показано, что умеренный отбор в большинстве случаев практически не изменил сложившуюся структуру множественных корреляций, а в некоторых случаях привел к ее незначительному "уплотнению" в пространстве главных компонент. Жесткий отбор ослабил и частично разрушил множественные корреляции во всех рассмотренных стадах.

РЕКОМЕНДАЦИИ

1. В связи с проявлением высокого уровня генотипического разнообразия количественных признаков в условиях недостатка корма рекомендовать проведение отбора самок пеляди на "-" среде, что позволит с большей вероятностью отобрать селекционно-ценные генотипы.

2. Применять оценку продуктивных качеств пеляди по всему комплексу признаков, что даст возможность получить оптимальную характеристику фенотипа.

3. В связи с наличием высокого уровня генотипического разнообразия в инбредных линиях на всех этапах анализа признаков рекомендовать отбор и скрещивание генетически отдаленных линий, что позволит ожидать проявление гетерозисного эффекта.

4. Проводить отбор умеренной напряженности, позволяющий стабилизировать проявление количественных признаков и сохранить высокий уровень гетерогенности в маточных стадах.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Рекст Т.Э., Андрияшева М.А., Черняева Е.В. Генетическая и средовая дифференциация инбредных линий пеляди по признакам продуктивности - В кн.: Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тез. III Всесоюз. совещ., 1988а. Тольятти. С. 258-259.
2. Рекст Т.Э., Андрияшева М.А., Черняева Е.В. Эколого-генетическая структура изменчивости признаков продуктивности и их связей у самок пеляди различного происхождения. Сообщение I. Дифференциация линий второго поколения инбридинга по размерно-весовым и репродуктивным признакам // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1988б. Вып. 276. С. 126-135.
3. Рекст Т.Э., Подякова Л.А. Продуктивность гиногенетических самок пеляди и их использование в селекции // Тез. IV Всесоюз. совещ. по сиговым рыбам. 1990. Вологда. С. 139-141.

4. Андрияшева М.А., Рекст Т.Э., Черниева Е.В. Эколого-генетическая структура изменчивости признаков продуктивности и их связей у самок пеляди различного происхождения. Сообщение II. Связи размерно-весовых и репродуктивных признаков в sibсовых семьях и гибридных линиях // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1992. Вып. 304. С. 176-193.

Т.Э. Рекст