

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«КЕРЧЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МОРСКОЙ  
ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

Кафедра «Водные биоресурсы и марикультура»

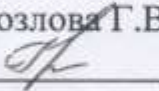
Козлова Г.В.

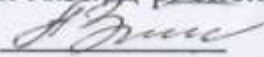
# **ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ**

Курс лекций  
для студентов направления подготовки  
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура  
очной и заочной форм обучения

Керчь, 2016 г.

УДК 597.2 / 5

Составитель: Козлова Г.В. преподаватель кафедры ВБ и МК ФГБОУ ВО «КГМТУ» 

Рецензент: Золотницкий А.П., д-р. биол. наук, профессор кафедры ВБ и МК ФГБОУ ВО «КГМТУ» 

Методические указания рассмотрены и одобрены на заседании кафедры ВБ и МК ФГБОУ ВО «КГМТУ», протокол № 6 от 29 февраля 2016 г.

Зав. кафедрой  А.П. Золотницкий

Методические указания утверждены и рекомендованы к публикации на заседании методической комиссии ТФ ФГБОУ ВО «КГМТУ», протокол № 1 от 31.08. 2016 г.

## СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

ВВЕДЕНИЕ.....	6
<b>ТЕМА 1: ПРЕДМЕТ ГЕНЕТИКИ. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИКИ.....</b>	<b>8</b>
1.1 Содержание дисциплины.....	8
1.2 История развития генетики.....	9
1.3. Цели и основные задачи генетики и селекции рыб.....	13
<b>ТЕМА 2: КЛЕТКА КАК ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА.....</b>	<b>14</b>
2.1 Эукариотическая клетка как единая функциональная система.....	14
2.2 Строение и функции плазматической мембраны.....	16
2.3 Строение и функции основных органелл.....	18
2.4 Строение и функции ядра.....	23
<b>ТЕМА 3: МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ .....</b>	<b>25</b>
3.1. Строение молекулы ДНК.....	25
3.2. Генный уровень организации генетического материала.....	27
3.3. Хромосомный уровень организации генетического материала.....	29
3.4. Хромосомные наборы у рыб.....	33
<b>ТЕМА 4: ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ МОНО - И ДИГИБРИДНОМ СКРЕЩИВАНИИ.....</b>	<b>37</b>
4.1 Закономерности наследования, установленные Г. Менделем.....	37
4.2. Моногибридное скрещивание.....	39
4.3. Дигибридное скрещивание.....	40
<b>ТЕМА 5: ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ.....</b>	<b>42</b>
5.1. Взаимодействие аллельных генов.....	42
5.2. Взаимодействие неаллельных генов.....	44
5.3. Понятие о сцепленном наследовании.....	46
<b>ТЕМА 6: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ КЛАССИФИКАЦИЯ.....</b>	<b>47</b>
6.1. Мутационная изменчивость.....	47
6.2. Мутагены и их классификация.....	50
6.3. Модификационная изменчивость.....	51
<b>ТЕМА 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ, КАК ОБЪЕКТОВ СЕЛЕКЦИИ.....</b>	<b>54</b>
7.1. Общие положения проблем селекции рыб.....	54
7.2. Особенности рыб как объектов селекции.....	58
7.3. Критерии селекционных достижений.....	61

<b>ТЕМА 8. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ РЫБ И СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРИЗНАКИ В ТОВАРНОМ РЫБОВОДСТВЕ.....</b>	<b>66</b>
8.1. Создание модели породы.....	66
8.2. Селекционные признаки в товарном рыбопроизводстве.....	67
8.3. Фенодевианты.....	80
<b>ТЕМА 9. ФОРМЫ И МЕТОДЫ ОТБОРА.....</b>	<b>82</b>
9.1. Искусственный отбор.....	82
9.2. Массовый отбор.....	87
9.3. Селекционный дифференциал.....	88
9.4. Коэффициент наследуемости.....	89
9.5. Индивидуальный отбор.....	90
9.6. Комбинированный отбор.....	95
<b>ТЕМА 10. ТИПЫ СКРЕЩИВАНИЙ В СЕЛЕКЦИИ.....</b>	<b>97</b>
10.1. Инбридинг в селекции рыб.....	97
10.2. Аутбридинг в селекции рыб.....	99
10.3. Воспроизводительное скрещивание.....	100
10.4. Вводное скрещивание.....	101
10.5. Поглочительное скрещивание.....	102
10.6. Понятие гетерозиса.....	104
<b>ТЕМА 11: СПЕЦИАЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ</b>	
11.1. Переопределение пола у рыб.....	107
11.2. Индуцированный мутагенез.....	107
11.3. Индуцированный гиногенез.....	110
11.4. Индуцированный андрогенез.....	113
11.5. Индуцированная полиплоидия.....	114
11.6. Трансгенез.....	117
<b>ТЕМА 12: ПОНЯТИЕ О ПОРОДАХ, ВНУТРИПОРОДНАЯ СТРУКТУРА.....</b>	<b>119</b>
12.1 Понятие о породах.....	119
12.2 Внутрипородные типы.....	120
12.3 Генетические коллекции рыб.....	122
<b>ТЕМА 13: ТЕХНОЛОГИИ ВЫРАЩИВАНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ И РЕМОНТА ПЛЕМЕННЫХ РЫБ. МЕТОДЫ МЧЕНЬЯ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ.....</b>	<b>123</b>
13.1 Условия выращивания селекционного материала.....	123
13.2 Основные методы меченья рыб.....	124
13.3 Генетические маркеры и маркерная селекция.....	127

<b>ТЕМА 14. СИСТЕМА ОРГАНИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ В РЫБОВОДСТВЕ.....</b>	<b>128</b>
14.1 Принципы организации селекционно-племенной работы.....	128
14.2 Основные принципы формирования маточных стад.....	130
<b>СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>132</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Учитывая разнонаправленную деятельность человека в связи с разведением рыб и влиянием на экологию акваторий, можно утверждать, что селекционно-генетические мероприятия являются необходимыми как в процессе domestikации и создания новых пород, так и при разведении озерных, полупроходных, проходных и морских рыб. В связи с этим данная дисциплина занимает важное место при подготовке бакалавров направления 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура».

Целью изучения дисциплины «Генетика и селекция рыб» при подготовке бакалавров направления 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура» является получение необходимых теоретических знаний для практической работы в области аквакультуры и проведения популяционно-генетических исследований, овладение методами анализа наследования признаков в популяциях и чистых линиях, традиционными и современными методами и приёмами селекционно - племенного дела в области аквакультуры.

При изучении дисциплины «Генетика и селекция рыб» ставятся следующие задачи:

- изучение цитологических и молекулярных основ наследственности, хромосомной теории наследственности генетических основ индивидуального развития; анализ причин и последствий генетической и модификационной изменчивости;

- изучение закономерностей наследования различных признаков при скрещиваниях;

- знакомство с методами изучения наследования количественных и биохимических признаков в популяциях и чистых линиях, системами разведения и типами скрещиваний, методами и формами отбора, методами получения промышленных гибридов, специальными (генетическими) методами селекции в аквакультуре;

- научить студентов правильно выбирать и применять генетические методы в селекции рыб, адекватные рыбохозяйственным задачам и конкретным объектам разведения.

Результаты освоения дисциплины используются при изучении последующих дисциплин, обеспечивающих дальнейшую подготовку в указанной области: «Индустриальное рыбоводство», «Прудовое рыбоводство», «Искусственное воспроизводство рыб», «Методы научных исследований».

В результате освоения дисциплины «Генетика и селекция рыб» студент должен:

### **ЗНАТЬ:**

- цитологические основы наследственности;
- особенности гибридологического (генетического) анализа;
- закономерности наследования при моно-, ди- и полигибридных скрещиваниях (менделизм);

- хромосомную теорию наследственности: особенности наследования сцепленных генов, наследование при перекресте хромосом: наследование пола и признаков, сцепленных с полом;

- молекулярные основы наследственности;
- особенности наследования биохимических признаков;
- методы изучения количественных признаков;
- генотипическую и паратипическую изменчивость;
- генетические основы индивидуального развития;
- генетические процессы в популяциях;
- традиционные и генетические методы в селекции рыб.

**УМЕТЬ:**

- пользоваться лабораторным оборудованием, ставить специальные скрещивания и анализировать результаты.

**ВЛАДЕТЬ:**

- методами анализа наследования признаков в популяциях и чистых линиях.

- методологическими основами и современным генетическим аппаратом селекционно-племенной работы с разными видами рыб, используемыми в рыбоводстве.

Конспект лекций написан в соответствии с типовой и рабочей программой курса «Генетика и селекция рыб» и предназначен для студентов КГМТУ.

## ТЕМА 1: ПРЕДМЕТ ГЕНЕТИКИ. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИКИ

План лекции:

- 1) *Содержание дисциплины;*
- 2) *История развития генетики;*
- 3) *Цели и основные задачи генетики и селекции рыб*

### 1.1 Содержание дисциплины

Генетика - наука о наследственности и изменчивости живых организмов. Она изучает принципы хранения, передачи и реализации наследственной информации. В основу генетики легли закономерности наследственности, установленные выдающимся чешским ученым Грегором Менделем (1822—1884) при скрещивании различных сортов гороха. Генетика - это наука, изучающая универсальные закономерности живых организмов - наследственность и изменчивость.

Способность живых организмов передавать потомкам следующего поколения морфологические, физиологические, биохимические особенности, а также характерные черты становления этих особенностей в процессе онтогенеза называется наследственностью. Таким образом, наследственность - это неотъемлемое свойство всех живых существ сохранять и передавать в ряду поколений характерные для вида или популяции особенности строения, функционирования и развития. Наследственность обеспечивает постоянство и многообразие форм жизни и лежит в основе передачи наследственных задатков, ответственных за формирование признаков и свойств организма. Благодаря наследственности некоторые виды (например, кистеперая рыба латимерия, жившая в девонском периоде) оставались почти неизменными на протяжении сотен миллионов лет, воспроизводя за это время огромное количество поколений.

Однако сходство между родителями и потомками не бывает абсолютным. Это связано с изменчивостью - способностью живых организмов, признаков и свойств изменяться, в результате чего возникают некоторые отличия между родителями и потомками. Изменчивость - способность организмов в процессе онтогенеза приобретать новые признаки и терять старые. Изменчивость выражается в том, что в любом поколении отдельные особи чем-то отличаются и друг от друга, и от своих родителей. Причиной этого является то, что признаки и свойства любого организма есть результат взаимодействия двух факторов: наследственной информации, полученной от родителей, и конкретных условий внешней среды, в которых шло индивидуальное развитие каждой особи. Поскольку условия среды никогда не бывают одинаковыми даже для особей одного вида или сорта (породы), становится понятным, почему организмы, имеющие одинаковые генотипы, часто заметно отличаются друг от друга по фенотипу, т. е. по внешним признакам.



Изменчивость - способность организмов в процессе онтогенеза приобретать новые признаки и терять старые. Изменчивость выражается в том, что в любом поколении отдельные особи чем-то отличаются и друг от друга, и от своих родителей. Причиной этого является то, что признаки и свойства любого организма есть результат взаимодействия двух факторов: наследственной информации, полученной от родителей, и конкретных условий внешней среды, в которых шло индивидуальное развитие каждой особи. Поскольку условия среды никогда не бывают одинаковыми даже для особей одного вида или сорта (породы), становится понятным, почему организмы, имеющие одинаковые генотипы, часто заметно отличаются друг от друга по фенотипу, т. е. по внешним признакам.

Таким образом, наследственность, будучи консервативной, обеспечивает сохранение признаков и свойств организмов на протяжении многих поколений, а изменчивость обуславливает формирование новых признаков в результате изменения генетической информации или условий внешней среды.

Задачи генетики вытекают из установленных общих закономерностей наследственности и изменчивости. К этим задачам относятся исследования:

- 1) механизмов хранения и передачи генетической информации от родительских форм к дочерним;
- 2) механизма реализации этой информации в виде признаков и свойств организмов в процессе их индивидуального развития под контролем генов и влиянием условий внешней среды;
- 3) типов, причин и механизмов изменчивости всех живых существ.

## 1.2 История развития генетики

Фактически вплоть до начала 20 века гипотезы о механизмах наследственности имели умозрительный характер. Первые идеи о механизмах наследственности высказывали древние греки уже к V веку до н.э., в первую очередь Гиппократ. По его мнению, половые задатки (т.е. в нашем понимании яйцеклетки и сперматозоиды), участвующие в оплодотворении, формируются при участии всех частей организма, в результате чего признаки родителей непосредственно передаются потомкам, причем здоровые органы поставляют здоровый репродуктивный материал, а нездоровые – нездоровый. Это теория прямого наследования признаков.

Аристотель (IV в до н.э.) высказывал несколько иную точку зрения: он полагал, что половые задатки, участвующие в оплодотворении, производятся не напрямую из соответствующих органов, а из питательных веществ, необходимых для этих органов. Это теория непрямого наследования. Много лет спустя, на рубеже 18-19 веков, автор теории эволюции Ж.-Б. Ламарк использовал представления Гиппократа для построения своей теории передачи потомству новых признаков, приобретенных в течение жизни.

Теория пангенезиса, выдвинутая Ч. Дарвином в 1868 году также базируется на идее Гиппократа. По мнению Дарвина, от всех клеток организма отделяются мельчайшие частицы - "геммулы", которые, циркулируя с током

крови по сосудистой системе организма, достигают половых клеток. Затем, после слияния этих клеток, в ходе развития организма следующего поколения геммулы превращаются в клетки того типа, из которого произошли, со всеми особенностями, приобретенными в течение жизни родителей. Отражением представлений о передаче наследственности через "кровь" является существование во многих языках выражений: "голубая кровь", "аристократическая кровь", "полукровка" и т.д.

В 1871 году английский врач Ф. Гальтон переливал кровь черных кроликов белым, а затем скрещивал белых между собой. В трех поколениях он "не нашел ни малейшего следа какого-либо нарушения чистоты серебристо-белой породы". Эти данные показали, что по крайней мере в крови кроликов геммулы отсутствуют. В 80-е годы 19-го века с теорией пангенезиса не согласился Август Вейсман (A. Weismann). Он предложил свою гипотезу, согласно которой в организме существуют два типа клеток: соматические и особая наследственная субстанция, названная им "зародышевой плазмой", которая в полном объеме присутствует только в половых клетках. Современная генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов - в настоящее время проходит качественно новый этап своего развития, связанный с изучением молекулярных основ строения и функционирования генов и геномов, проблем генетической инженерии и ее использования в медицине, биологической промышленности, сельском хозяйстве и других направлениях науки и практики. Историю генетики условно делят на три этапа.

Первый этап классической генетики (1880 – 1930 гг.), связанный с созданием теории дискретной наследственности (менделизм) и хромосомной теории наследственности (работы Моргана и его школы). В этот этап период были многократно подтверждены законы Менделя на различных растительных и животных объектах. В 1906 году английский ученый В. Бэтсон дал название молодой науке – генетика, а в 1909 году датский генетик В. Йогансен предложил основные термины и понятия генетики.

Второй этап (1930 – 1953 гг.) – углубление принципов классической генетики и пересмотр ряда ее положений, исследования по мутационной изменчивости, доказательства сложного строения гена и генетической роли молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) как материальной основы наследственности в клетке. Второй этап – создание и утверждение хромосомной теории в экспериментальных работах американского ученого Т.Моргана и его учеников К Бриджеса, Г. Меллера на дрозофиле.

Третий этап начинается с 1953 г., когда было описано строение ДНК и ее свойства, начаты и продолжаются работы по выделению ДНК и РНК и расшифровка генетического кода. В последние годы активно исследуются молекулярные основы строения и функционирования геномов, устанавливаются полные нуклеотидные последовательности геномов ряда организмов, в том числе человека, ведутся интенсивные исследования в области генетической инженерии. Подходы к современной генетике наметились в 18-ом и, особенно, в 19-ом веке. Растениеводы-практики, такие как О. Сажрэ и Ш. Нодэн во Франции, А. Гершнер в Германии, Т. Найт в

Англии обратили внимание на то, что в потомстве гибридов преобладают признаки одного из родителей. П. Люка во Франции сделал аналогичные наблюдения о наследовании различных признаков у человека. Фактически всех их можно считать непосредственными предшественниками Менделя.

Однако, только Мендель сумел глубоко продумать и провести спланированные эксперименты. Уже в первоначальной стадии работы он понял, что в эксперименте нужно выполнить два условия: растения должны обладать константно различающимися признаками и гибриды должны быть защищены от влияния чужой пыльцы. Таким условиям удовлетворял род *Pisum* (горох). Константность признаков была предварительно проверена в течение двух лет. Это были следующие признаки: "различия в длине и окраске стебля, в величине и форме листьев, в положении, окраске и величине цветков, в длине цветочных побегов, в окраске, форме и величине стручков, в форме и величине семян, в окраске семенной кожуры и белка". Часть из них оказались недостаточно контрастными и дальнейшую работу он с ними не проводил. Остались только 7 признаков. "Каждый из этих 7 признаков у гибрида или вполне тождественен с одним из двух отличительных признаков основных форм, так что другой ускользает от наблюдения, или же так похож на первый, что нельзя установить точного различия между ними". Признаки, "которые переходят в гибридные соединения совершенно неизменными обозначены как доминирующие, а те, которые становятся при гибридизации латентными, как рецессивные". По наблюдениям Менделя "совершенно независимо от того, принадлежит ли доминирующий признак семенному или пыльцевому растению, гибридная форма остается в обоих случаях той же самой".

Таким образом, заслугой Менделя является то, что из непрерывной характеристики растений он выделил дискретные признаки, выявил константность и контрастность их проявления, а также он ввел понятие доминантности и рецессивности. Все эти приемы впоследствии вошли в любой гибридологический анализ любого организма. В результате скрещивания растений, обладающих двумя парами контрастных признаков, Мендель обнаружил, что каждый из них наследуется независимо от другого. Признаки эти контрастны и не теряются при гибридизации. Работа Менделя не смогла заинтересовать современников и не повлияла на распространенные в конце 19-го века представления о наследственности.

Вторичное открытие законов Менделя в 1900 году Гуго де Фризом в Голландии, Карлом Корренсом в Германии и Эрихом Чермаком в Австрии утвердили представления о существовании дискретных наследственных факторов. Мир уже был готов к тому, чтобы воспринять новую генетику. Началось ее триумфальное шествие. Проверяли справедливость законов о наследовании по Менделю (менделировании) на все новых и новых растениях и животных и получали неизменные подтверждения. Все исключения из правил быстро развивались в новые явления общей теории наследственности.

В 1906 году англичанин Уильям Бэтсон предложил термин "генетика" (от латинского "geneticos" – относящийся к происхождению или "geneo" – порождаю, или "genos" – род, рождение, происхождение). В 1909 году датчанин

Вильгельм Иогансен предложил термины "ген", "генотип" и "фенотип". Но уже вскоре после 1900 года встал вопрос, что такое ген и где он в клетке расположен? Еще в конце 19-го века Август Вейсман предположил, что постулированная им "зародышевая плазма" должна составлять материал хромосом. В 1903 году немецкий биолог Теодор Бовери и студент Колумбийского Университета Уильям Сэттон, работавший в лаборатории американского цитолога Е.Б. Вильсона, независимо друг от друга предположили, что общеизвестное поведение хромосом во время созревания половых клеток, а также при оплодотворении, позволяет объяснить характер расщепления наследственных единиц, постулированный теорией Менделя, т.е. по их мнению гены должны быть в хромосомах.

В 1906 году английские генетики У Бэтсон и Р. Пэннет в опытах с душистым горошком обнаружили явление сцепления наследственных признаков, а другой английский генетик Л. Донкастер тоже в 1906 году в опытах с бабочкой крыжовенной пяденицей открыл сцепленное с полом наследование. На первый взгляд и те, и другие данные явно не укладывались в менделевские законы наследования. Однако это противоречие легко устраняется, если представить, что происходит сцепление генов с одной из хромосом.

С 1910 года начинаются эксперименты группы Томаса Ханта Моргана. Он к середине 20-х годов сформулировал хромосомную теорию наследственности, согласно которой гены расположены в хромосомах "как бусы на нити". Ими был определен порядок расположения и даже расстояния между генами. Именно Морган ввел в генетические исследования в качестве объекта маленькую плодовую мушку дрозофилу (*Drosophila melanogaster*).

В 1929 году А.С. Серебровский и Н.П. Дубинин, еще не зная, что такое ген, на основании результатов собственных исследований пришли к выводу о его делимости. А в 1969 году в США Г. Хорана с сотрудниками синтезировали химическим путем первый ген. Достаточность знаний о механизмах наследственности привела к развитию новой науки – генетической инженерии. С использованием генно-инженерных приемов из многих живых организмов выделяют и изучают гены, переносят гены из одних организмов в другие. В 1976 году была выделена и клонирована ДНК мобильных элементов генома (Г.П. Георгиев с сотрудниками в СССР, Д. Хогнесс с сотрудниками в США). С 1982 года, используя мобильные элементы генома в качестве вектора, содержащего тот или иной ген, начаты опыты по трансформации дрозофилы (Дж. Рубин, А. Спрадлинг, США).

Наиболее крупной фигурой российской генетики был и надолго останется, Н.И. Вавилов, открывший параллельность наследственной изменчивости у растений (1922), и центры происхождения культурных растений (1927). Заслуги Вавилова еще при жизни были оценены современниками. Его имя было занесено на обложку основного в то время генетического журнала "Heredity" вместе с именами других крупнейших генетиков мира. Н.К. Кольцов, глава московской школы генетиков, предложил в 1935 году гипотезу о матричном принципе репродукции гена и предложил

идею, что все гены в хромосоме представляют одну гигантскую молекулу. А.С.Серебровский и Н.П.Дубинин в 1929 году впервые продемонстрировали сложную организацию гена.

Современная генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов - в настоящее время проходит качественно новый этап своего развития, связанный с изучением молекулярных основ строения и функционирования генов и геномов, проблем генетической инженерии и ее использования в медицине, биологической промышленности, сельском хозяйстве и других направлениях науки и практики.

Генетика сыграла решающую роль в разработке эволюционного учения и послужила основой возникновения и развития молекулярной биологии. Также генетика явилась теоретической основой селекции. В настоящее время генетика занимает центральное место среди биологических наук.

### 1.3 Цели и основные задачи генетики и селекции рыб

Целью изучения дисциплины «Генетика и селекция рыб» при подготовке бакалавров направления 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура» является получение необходимых теоретических знаний для практической работы в области аквакультуры и проведения популяционно-генетических исследований, овладение методами анализа наследования признаков в популяциях и чистых линиях, традиционными и современными методами и приёмами селекционно - племенного дела в области аквакультуры.

Селекция – наука, разрабатывающая пути и методы создания новых и улучшения существующих форм животных, растений и микроорганизмов. Теоретической основой селекции, в первую очередь, служит генетика, т.к. рациональное планирование селекционных мероприятий можно только исходя из установленных генетикой общих законов наследования и изменчивости.

Главная роль генетики и селекции рыб состоит в создании высокопродуктивных пород, сортов и штаммов, которые наилучшим образом повышает производительность труда в рыбоводстве, мариккультуре и других направлениях сельского хозяйства.

Селекционер должен знать не только методы отбора, подбора и скрещивания, но и генетические методы, обеспечивающие управление явлениями наследственности и изменчивости. В результате определенных биологических и социальных аспектов, результаты селекционно-племенной работы в рыбоводстве значительно меньше, чем таковые, полученные в работе с теплокровными животными. Это указывает на большие нереализованные возможности в улучшении продуктивных качеств рыб, являющихся объектами культивирования по различным технологиям.

При изучении дисциплины «Генетика и селекция рыб» ставятся следующие задачи:

- изучение цитологических и молекулярных основ наследственности, хромосомной теории наследственности генетических основ индивидуального

развития; анализ причин и последствий генетической и модификационной изменчивости;

- изучение закономерностей наследования различных признаков при скрещиваниях;

- знакомство с методами изучения наследования количественных и биохимических признаков в популяциях и чистых линиях, системами разведения и типами скрещиваний, методами и формами отбора, методами получения промышленных гибридов, специальными (генетическими) методами селекции в аквакультуре;

- изучение формирования племенных стад рыб в репродукторах и племенных хозяйствах,

- изучение биотехники выращивания племенных рыб, использование передового опыта отечественной и зарубежной науки и производства.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Каковы задачи генетики как науки.
2. Охарактеризуйте основные этапы развития генетики.
3. Каковы заслуги Г.Менделя. Что представляет собой гибридологический анализ?
4. В чем состоит значение для генетики открытия явления сцепленного наследования.
5. В чем состоит значение для современной биологии хромосомной теории наследственности.
6. Сформулируйте основные положения хромосомной теории наследственности.
7. Сформулируйте основные цели и задачи дисциплины «Генетика и селекция рыб»?

Литература: [1, 2, 3, 7, 8]

## **ТЕМА 2: КЛЕТКА КАК ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА**

План лекции:

- 1) *Эукариотическая клетка как единая функциональная система;*
- 2) *Строение и функции плазматической мембраны;*
- 3) *Строение и функции основных органелл;*
- 4) *Строение и функции ядра.*

### 2.1 Эукариотическая клетка как единая функциональная система

Основной формой существования жизни является клетка. Клетка представляет собой обособленную, наименьшую по размерам структуру, которой присуща вся совокупность свойств жизни и которая может в подходящих условиях окружающей среды поддерживать эти свойства в самой себе, а также передавать их в ряду поколений. Клетка, таким образом, несет

полную характеристику жизни. Клетке принадлежит роль элементарной, структурной, функциональной и генетической единицы. Это означает, что клетка составляет основу строения, жизнедеятельности и развития всех живых форм – одноклеточных и многоклеточных.

Так, еще в 1858 г. немецкий патолог Р. Вирхов, опираясь на клеточную теорию, созданную в 1839 г. немецким зоологом Т. Шванном широко использовавшим работы немецкого ботаника М. Шлейдена, обосновал тезис, что всякая клетка происходит только от клетки. Р. Вирхов писал: «Клетка есть последний морфологический элемент всех живых тел, и мы не имеем права искать настоящей жизнедеятельности вне неё».

Клетка является элементарной саморегулирующейся структурно-функциональной единицей тканей и органов. В ней протекают процессы, лежащие в основе энергетического и пластического обеспечения изменяющихся структур и уровня функционирования тканей и органов.

Главной функцией клетки является осуществление обмена со средой информацией, веществом и энергией, что подчинено в конечном счете задаче сохранения клетки как целого при изменении условий существования.

Специфика функции клетки закодирована в генетическом материале ядра и определяется работой эндоплазматического ретикулума, аппарата Гольджи, рибосом, биохимическими реакциями, протекающими в гиалоплазме.

Эукариотическая клетка включает в себя следующие структурные элементы: поверхностный аппарат, цитоплазму, которая включает гиалоплазму и органеллы и ядро, основные органеллы эукариотической клетки отображены на рисунке 2.1.

Большое значение в интеграции клеток в единую функциональную систему целостного организма принадлежит структуре и функции клеточной мембраны.

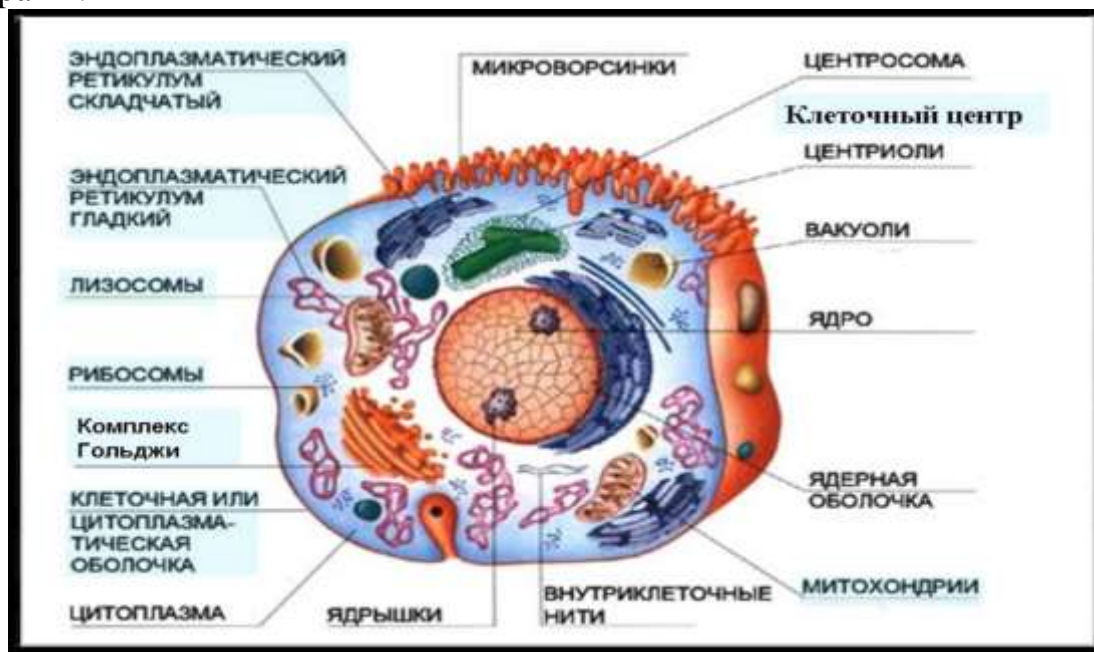


Рисунок 2.1 - Строение эукариотической клетки

Главная функция клетки – адаптация (к собственным внутриклеточным потребностям и к внешним воздействиям), формируется на основе структурных элементов и запрограммированных генетически функций. Клетка – сложная система, подчиняется законам системности: взаимодействие ее элементов придает клетке новое качество (целостность клетки – все элементы ее функционируют в тесном единстве). Каждая клетка стремится к поддержанию собственного гомеостаза (постоянно адаптируется к среде – внутренней среде организма), повреждение каждого элемента ведет к изменению деятельности клетки в целом.

Клетка эволюционирует (возникает – с учетом наследственности в т.ч. мутаций и с учетом типа клеточной дифференцировки, что определяется клеточным окружением; существует определенный срок, стареет и отмирает). Клетка находится под постоянным воздействием внутренней среды организма.

Высокая упорядоченность внутреннего содержимого эукариотической клетки достигается путем компартментизации ее объема – подразделением на «ячейки», отличающиеся деталями химического (ферментативного) состава. Компартментизация способствует пространственному разделению веществ и процессов в клетке.

С клеточным строением связаны важнейшие проявления жизнедеятельности целостного организма: рост, размножение, дыхание, обмен веществ, раздражимость. Потоки информации, энергии и веществ осуществляются непрерывно и составляют необходимое условие сохранения клетки как живой системы.

## 2.2 Строение и функции плазматической мембраны

Важная роль в осуществлении компартментизации принадлежит биологическим мембранам. Биологические мембраны выполняют в эукариотической клетке ряд функций: ограничивающую (барьерную), регуляции и обеспечения избирательной проницаемости веществ, образование поверхностного раздела между водной (гидрофильной) и неводной (гидрофобной) фазами размещения на этих поверхностях ферментных комплексов.

Все биологические мембраны имеют общие структурные особенности и свойства. В настоящее время общепринята жидкостно-мозаичная модель строения мембраны. Основу мембраны составляет липидный бислой (двуслойная мембрана), образованный в основном фосфолипидами. Фосфолипиды – триглицериды, у которых один остаток жирной кислоты замещен на остаток фосфорной кислоты; участок молекулы, в котором находится остаток фосфорной кислоты, называют гидрофильной головкой, участки, в которых находятся остатки жирных кислот – гидрофобными хвостами.

В мембране фосфолипиды располагаются строго упорядоченно: гидрофобные хвосты молекул обращены друг к другу, а гидрофильные головки



— наружу, к воде. Внешняя сторона бислоя структурируется соединениями  $\text{Na}^+$  с жирными кислотами и имеет более плотную консистенцию. Внутренняя сторона бислоя структурируется соединениями  $\text{K}^+$  с жирными кислотами и имеет менее плотную консистенцию.

В плазматическую мембрану включено большое количество мембраносвязанных ферментов, обеспечивающих активный транспорт веществ против градиента концентрации из клетки и в клетку. На это расходуется 1/8 часть энергии основного обмена. Затраты энергии на транспортные процессы очень велики, у человека они составляют более трети всей энергии, выделяемой в процессе метаболизма в клетке.

Пассивное движение через липидную мембрану очень затруднено. Липидная фаза гидрофобна, то есть необходим активный процесс дегидратации ионов. Функцию пассивной ионной проводимости осуществляют ионные каналы - специфические липопротеиновые структуры. Они могут находиться в "закрытом" или "открытом" состоянии, а их селективность определяется геометрией канала, электрическим зарядом структур и белковыми субъединицами.

Ионный баланс в клетке обеспечивается системой активного транспорта против градиента концентрации АТФ-зависимыми ферментами.

Благодаря свойству избирательной проницаемости плазматическая мембрана (плазмолемма) регулирует химический состав внутренней среды клетки. В плазмолемме размещены молекулы рецепторов, которые избирательно распознают определенные биологически-активные вещества. Необходимость активного транспорта возникает тогда, когда нужно обеспечить перенос через мембрану молекул против электрохимического градиента. Этот транспорт осуществляется особыми белками-переносчиками, деятельность которых требует затрат энергии. Источником энергии служат молекулы АТФ.

К активному транспорту относят:

- 1)  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насос (натрий-калиевый насос);
- 2) эндоцитоз;
- 3) экзоцитоз.

Для нормального функционирования клетка должна поддерживать определенное соотношение ионов  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$  в цитоплазме и во внешней среде. Концентрация  $\text{K}^+$  внутри клетки должна быть значительно выше, чем за ее пределами, а  $\text{Na}^+$  — наоборот. Следует отметить, что  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  могут свободно диффундировать через мембранные поры.  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насос противодействует выравниванию концентраций этих ионов и активно перекачивает  $\text{Na}^+$  из клетки, а  $\text{K}^+$  в клетку.

$\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насос представляет собой трансмембранный белок, способный к конформационным изменениям, вследствие чего он может присоединять как  $\text{K}^+$ , так и  $\text{Na}^+$ . На работу натрий-калиевого насоса тратится почти треть всей энергии, необходимой для жизнедеятельности клетки. За один цикл работы насос выкачивает из клетки  $3\text{Na}^+$  и закачивает  $2\text{K}^+$ .

Эндоцитоз — процесс поглощения клеткой крупных частиц и макромолекул. Различают два типа эндоцитоза:

1) фагоцитоз — захват и поглощение крупных частиц (клеток, частей клеток, макромолекул);

2) пиноцитоз — захват и поглощение жидкого материала (раствор, коллоидный раствор, суспензия).

Явление фагоцитоза открыто И.И. Мечниковым в 1882 г. При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивание, края ее сливаются, и происходит отшнуровывание в цитоплазму структур, отграниченных от цитоплазмы одиночной мембраной. К фагоцитозу способны многие простейшие, некоторые лейкоциты. Пиноцитоз наблюдается в эпителиальных клетках кишечника, в эндотелии кровеносных капилляров.

Экзоцитоз - процесс, обратный эндоцитозу: выведение различных веществ из клетки. При экзоцитозе мембрана пузырька сливается с наружной цитоплазматической мембраной, содержимое везикулы выводится за пределы клетки, а ее мембрана включается в состав наружной цитоплазматической мембраны. Таким способом из клеток желез внутренней секреции выводятся гормоны, у простейших — непереваренные остатки пищи.

Для клеток эукариот характерны следующие общие черты:

- Наличие систем, обеспечивающих их жизнедеятельность;
- Поступление извне питательных веществ, реакция на внешние раздражители адаптивными изменениями;
- Сходство в строении молекулярных и субклеточных уровней.

### 2.3 Строение и функции основных органелл

Органеллы — постоянные, обязательно присутствующие, компоненты клетки, выполняющие специфические функции.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или эндоплазматический ретикулум (ЭПР), — одномембранная органелла. Представляет собой систему мембран, формирующих «цистерны» и каналы, соединенных друг с другом и ограничивающих единое внутреннее пространство — полости ЭПС. Мембраны с одной стороны связаны с цитоплазматической мембраной, с другой — с наружной ядерной мембраной. Различают два вида ЭПС: 1) шероховатая (гранулярная), содержащая на своей поверхности рибосомы, и 2) гладкая (агранулярная), мембраны которой рибосом не несут.

Функции ЭПС: 1) транспорт веществ из одной части клетки в другую, 2) разделение цитоплазмы клетки на компартменты («отсеки»), 3) синтез углеводов и липидов (гладкая ЭПС), 4) синтез белка (шероховатая ЭПС), 5) место образования аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи, или комплекс Гольджи, — одномембранная органелла. Представляет собой стопки уплощенных «цистерн» с расширенными краями. С ними связана система мелких одномембранных пузырьков (пузырьки Гольджи). Каждая стопка обычно состоит из 4-х–6-ти «цистерн», является структурно-функциональной единицей аппарата Гольджи и называется диктиосомой. Число диктиосом в клетке колеблется от одной до нескольких сотен. В растительных

клетках диктиосомы обособлены. Аппарат Гольджи обычно расположен около клеточного ядра (в животных клетках часто вблизи клеточного центра).

Функции аппарата Гольджи: 1) накопление белков, липидов, углеводов, 2) модификация поступивших органических веществ, 3) «упаковка» в мембранные пузырьки белков, липидов, углеводов, 4) секреция белков, липидов, углеводов, 5) синтез углеводов и липидов, 6) место образования лизосом. Секреторная функция является важнейшей, поэтому аппарат Гольджи хорошо развит в секреторных клетках.

Лизосомы — одномембранные органеллы. Представляют собой мелкие пузырьки (диаметр от 0,2 до 0,8 мкм), содержащие набор гидролитических ферментов. Ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС, перемещаются в аппарат Гольджи, где происходит их модификация и упаковка в мембранные пузырьки, которые после отделения от аппарата Гольджи становятся собственно лизосомами. Лизосома может содержать от 20 до 60 различных видов гидролитических ферментов. Расщепление веществ с помощью ферментов называют лизисом.

Различают: 1) первичные лизосомы, 2) вторичные лизосомы. Первичными называются лизосомы, отшнуровавшиеся от аппарата Гольджи. Первичные лизосомы являются фактором, обеспечивающим экзоцитоз ферментов из клетки.

Вторичными называются лизосомы, образовавшиеся в результате слияния первичных лизосом с эндоцитозными вакуолями. В этом случае в них происходит переваривание веществ, поступивших в клетку путем фагоцитоза или пиноцитоза, поэтому их можно назвать пищеварительными вакуолями.

Автофагия — процесс уничтожения ненужных клетке структур. Сначала подлежащая уничтожению структура окружается одинарной мембраной, затем образовавшаяся мембранная капсула сливается с первичной лизосомой, в результате также образуется вторичная лизосома (автофагическая вакуоль), в которой эта структура переваривается. Продукты переваривания усваиваются цитоплазмой клетки, но часть материала так и остается непереваренной. Вторичная лизосома, содержащая этот непереваренный материал, называется остаточным тельцем. Путем экзоцитоза непереваренные частицы удаляются из клетки.

Автолиз — саморазрушение клетки, наступающее вследствие высвобождения содержимого лизосом. В норме автолиз имеет место при метаморфозах (исчезновение хвоста у головастика лягушек), инволюции матки после родов, в очагах омертвления тканей.

Функции лизосом: 1) внутриклеточное переваривание органических веществ, 2) уничтожение ненужных клеточных и неклеточных структур, 3) участие в процессах реорганизации клеток.

Вакуоли — одномембранные органеллы, представляют собой «емкости», заполненные водными растворами органических и неорганических веществ. В образовании вакуолей принимают участие ЭПС и аппарат Гольджи. Молодые растительные клетки содержат много мелких вакуолей, которые затем по мере роста и дифференцировки клетки сливаются друг с другом и образуют одну

большую центральную вакуоль. Центральная вакуоль может занимать до 95% объема зрелой клетки, ядро и органоиды оттесняются при этом к клеточной оболочке. Жидкость, заполняющая растительную вакуоль, называется клеточным соком. В состав клеточного сока входят водорастворимые органические и неорганические соли, моносахариды, дисахариды, аминокислоты, конечные или токсические продукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы).

В животных клетках имеются мелкие пищеварительные и автофагические вакуоли, относящиеся к группе вторичных лизосом и содержащие гидролитические ферменты. У одноклеточных животных есть еще сократительные вакуоли, выполняющие функцию осморегуляции и выделения.

Функции вакуоли: 1) накопление и хранение воды, 2) регуляция водно-солевого обмена, 3) поддержание тургорного давления, 4) накопление водорастворимых метаболитов, запасных питательных веществ, 5) окрашивание цветов и плодов и привлечение тем самым опылителей и распространителей семян.

Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и вакуоли образуют единую вакуолярную сеть клетки, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга.

Митохондрии и пластиды относятся к двумембранным органеллам. Форма, размеры и количество митохондрий чрезвычайно варьируют. По форме митохондрии могут быть палочковидными, округлыми, спиральными, чашевидными, разветвленными. Длина митохондрий колеблется в пределах от 1,5 до 10 мкм, диаметр — от 0,25 до 1,00 мкм. Количество митохондрий в клетке может достигать нескольких тысяч и зависит от метаболической активности клетки.

Митохондрия ограничена двумя мембранами. Наружная мембрана митохондрий гладкая, внутренняя образует многочисленные складки — кристы. Кристы увеличивают площадь поверхности внутренней мембраны, на которой размещаются мультиферментные системы, участвующие в процессах синтеза молекул АТФ. Внутреннее пространство митохондрий заполнено матриксом. В матриксе содержатся кольцевая ДНК (6), специфические иРНК, рибосомы прокариотического типа (70S-типа), ферменты цикла Кребса.

Митохондриальная ДНК не связана с белками («голая»), прикреплена к внутренней мембране митохондрии и несет информацию о строении примерно 30 белков. Для построения митохондрии требуется гораздо больше белков, поэтому информация о большинстве митохондриальных белков содержится в ядерной ДНК, и эти белки синтезируются в цитоплазме клетки. Митохондрии способны автономно размножаться путем деления надвое. Между наружной и внутренней мембранами находится протонный резервуар, где происходит накопление  $H^+$ .

Функции митохондрий: 1) синтез АТФ, 2) кислородное расщепление органических веществ.

Согласно одной из гипотез (теория симбиогенеза) митохондрии произошли от древних свободноживущих аэробных прокариотических организмов, которые, случайно проникнув в клетку-хозяина, затем образовали с ней взаимовыгодный симбиотический комплекс. В пользу этой гипотезы свидетельствуют следующие данные. Во-первых, митохондриальная ДНК имеет такие же особенности строения как и ДНК современных бактерий (замкнута в кольцо, не связана с белками). Во-вторых, митохондриальные рибосомы и рибосомы бактерий относятся к одному типу — 70S-типу. В-третьих, механизм деления митохондрий сходен с таковым бактерий. В-четвертых, синтез митохондриальных и бактериальных белков подавляется одинаковыми антибиотиками.

Пластиды характерны только для растительных клеток. Различают три основных типа пластид: лейкопласты — бесцветные пластиды в клетках неокрашенных частей растений, хромопласты — окрашенные пластиды обычно желтого, красного и оранжевого цветов, хлоропласты — зеленые пластиды.

В клетках высших растений хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы. Длина хлоропластов колеблется в пределах от 5 до 10 мкм, диаметр — от 2 до 4 мкм. Хлоропласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя имеет сложную складчатую структуру. Наименьшая складка называется тилакоидом. Группа тилакоидов, уложенных наподобие стопки монет, называется граной. В хлоропласте содержится в среднем 40–60 гран, расположенных в шахматном порядке. Граны связываются друг с другом уплощенными каналами — ламеллами. В мембраны тилакоидов встроены фотосинтетические пигменты и ферменты, обеспечивающие синтез АТФ. Главным фотосинтетическим пигментом является хлорофилл, который и обуславливает зеленый цвет хлоропластов.

Внутреннее пространство хлоропластов заполнено стромой. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты цикла Кальвина, зерна крахмала. Внутри каждого тилакоида находится протонный резервуар, происходит накопление  $H^+$ . Хлоропласты, также как митохондрии, способны к автономному размножению путем деления надвое. Они содержатся в клетках зеленых частей высших растений, особенно много хлоропластов в листьях и зеленых плодах. Хлоропласты низших растений называют хроматофорами.

Функция хлоропластов: фотосинтез. Полагают, что хлоропласты произошли от древних эндосимбиотических цианобактерий (теория симбиогенеза). Основанием для такого предположения является сходство хлоропластов и современных бактерий по ряду признаков (кольцевая, «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, способ размножения).

Лейкопласты. Форма варьирует (шаровидные, округлые, чашевидные и др.). Лейкопласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя образует малочисленные тилакоиды. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты синтеза и гидролиза запасных питательных веществ. Пигменты отсутствуют. Особенно много лейкопластов имеют клетки подземных органов растения (корни, клубни, корневища и

др.). Функция лейкопластов: синтез, накопление и хранение запасных питательных веществ. Амилопласты — лейкопласты, которые синтезируют и накапливают крахмал, элайопласты — масла, протеинопласты — белки. В одном и том же лейкопласте могут накапливаться разные вещества.

Хромопласты. Ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя или также гладкая, или образует единичные тилакоиды. В строении имеются кольцевая ДНК и пигменты — каротиноиды, придающие хромопластам желтую, красную или оранжевую окраску. Форма накопления пигментов различная: в виде кристаллов, растворены в липидных каплях и др. Содержатся в клетках зрелых плодов, лепестков, осенних листьев, редко — корнеплодов. Хромопласты считаются конечной стадией развития пластид.

Функция хромопластов: окрашивание цветов и плодов и тем самым привлечение опылителей и распространителей семян.

Все виды пластид могут образовываться из пропластид. Пропластиды — мелкие органоиды, содержащиеся в меристематических тканях. Поскольку пластиды имеют общее происхождение, между ними возможны взаимопревращения. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение клубней картофеля на свету), хлоропласты — в хромопласты (пожелтение листьев и покраснение плодов). Превращение хромопластов в лейкопласты или хлоропласты считается невозможным.

Рибосомы — немембранные органеллы, диаметр примерно 20 нм. Рибосомы состоят из двух субъединиц — большой и малой, на которые могут диссоциировать. Химический состав рибосом — белки и рРНК. Молекулы рРНК составляют 50–63% массы рибосомы и образуют ее структурный каркас. Различают два типа рибосом: 1) эукариотические (с константами седиментации целой рибосомы — 80S, малой субъединицы — 40S, большой — 60S) и 2) прокариотические (соответственно 70S, 30S, 50S).

В составе рибосом эукариотического типа 4 молекулы рРНК и около 100 молекул белка, прокариотического типа — 3 молекулы рРНК и около 55 молекул белка. Во время биосинтеза белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — полирибосомы (полисомы). В таких комплексах они связаны друг с другом одной молекулой иРНК. Прокариотические клетки имеют рибосомы только 70S-типа. Эукариотические клетки имеют рибосомы как 80S-типа (шероховатые мембраны ЭПС, цитоплазма), так и 70S-типа (митохондрии, хлоропласты).

Субъединицы рибосомы эукариот образуются в ядрышке. Объединение субъединиц в целую рибосому происходит в цитоплазме, как правило, во время биосинтеза белка.

Функция рибосом: сборка полипептидной цепочки (синтез белка).

Цитоскелет образован микротрубочками и микрофиламентами. Микротрубочки — цилиндрические неразветвленные структуры. Длина микротрубочек колеблется от 100 мкм до 1 мм, диаметр составляет примерно 24 нм, толщина стенки — 5 нм. Основным химическим компонентом — белок тубулин. Микротрубочки разрушаются под воздействием колхицина. Микрофиламенты — нити диаметром 5–7 нм, состоят из белка актина.

Микротрубочки и микрофиламенты образуют в цитоплазме сложные переплетения. Функции цитоскелета: 1) определение формы клетки, 2) опора для органоидов, 3) образование веретена деления, 4) участие в движениях клетки, 5) организация тока цитоплазмы.

Клеточный центр включает в себя две центриоли и центросферу. Центриоль представляет собой цилиндр, стенка которого образована девятью группами из трех слившихся микротрубочек (9 триплетов), соединенных между собой через определенные интервалы поперечными сшивками. Центриоли объединены в пары, где они расположены под прямым углом друг к другу. Перед делением клетки центриоли расходятся к противоположным полюсам, и возле каждой из них возникает дочерняя центриоль. Они формируют веретено деления, способствующее равномерному распределению генетического материала между дочерними клетками. В клетках высших растений (голосеменные, покрытосеменные) клеточный центр центриолей не имеет. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы, они возникают в результате дубликации уже имеющихся центриолей. Функции центриолей: 1) обеспечение расхождения хромосом к полюсам клетки во время митоза или мейоза, 2) центр организации цитоскелета.

Органеллы движения присутствуют не во всех клетках. К органеллам движения относятся реснички (инфузории, эпителий дыхательных путей), жгутики (жгутиконосцы, сперматозоиды), ложноножки (корненожки, лейкоциты), миофибриллы (мышечные клетки) и др.

Жгутики и реснички — органеллы нитевидной формы, представляют собой аксонему, ограниченную мембраной. Аксонема — цилиндрическая структура; стенка цилиндра образована девятью парами микротрубочек, в его центре находятся две одиночные микротрубочки. В основании аксонемы находятся базальные тельца, представленные двумя взаимно перпендикулярными центриолями (каждое базальное тельце состоит из девяти триплетов микротрубочек, в его центре микротрубочек нет). Длина жгутика достигает 150 мкм, реснички в несколько раз короче.

Миофибриллы состоят из актиновых и миозиновых миофиламентов, обеспечивающих сокращение мышечных клеток.

Для клеток эукариот характерны следующие общие черты:

- Наличие систем, обеспечивающих их жизнедеятельность;
- Поступление извне питательных веществ, реакция на внешние раздражители адаптивными изменениями;
- Сходство в строении молекулярных и субклеточных уровней.

## 2.4 Строение и функции ядра

Ядро (Nucleus) – структурный компонент эукариотической клетки. Некоторые специализированные клетки на завершающем этапе дифференцировки теряют ядра (эритроциты млекопитающих). Как правило, клетки являются одноядерными, но существуют также двухядерные или многоядерные клетки (гепатоциты, мышечные клетки, некоторые клетки

крови). Форма ядер в основном зависит от формы и функции клетки. Ядро служит важным регулирующим центром клетки; оно содержит наследственные факторы (*гены*), определяющие признаки данного организма, и управляет многими внутриклеточными процессами.

Структурные компоненты интерфазного ядра: ядерная оболочка, хроматин, ядрышко, кариоплазма (рис. 2.2).

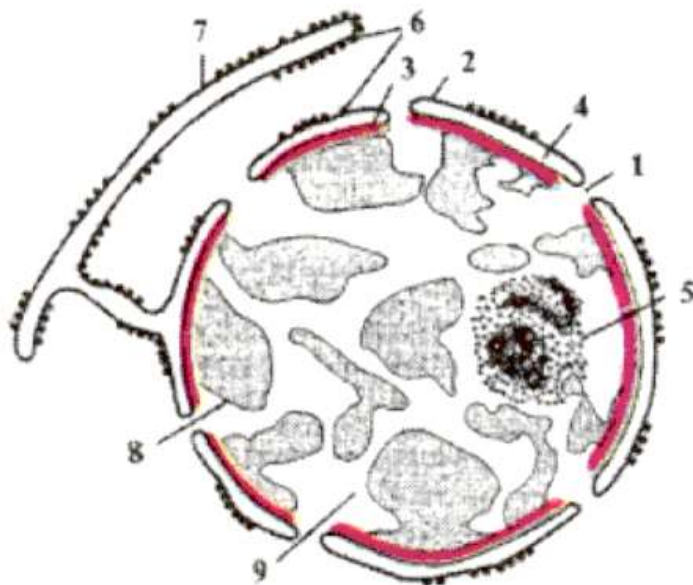


Рисунок 2.2 Схематическое изображение среза клеточного ядра

1-ядерная пора, 2-наружная ядерная мембрана,3-внутренняя ядерная мембрана; 4-околоядерное пространство; 5-ядрышко; 6-рибосомы; 7-гранулярная эндоплазматическая сеть; 8-хроматин.

Ядерная оболочка (кариолема) состоит из двух мембран, между которыми имеется перинуклеарное (околоядерное) пространство. Ядерная оболочка содержит многочисленные поры (порасомы) обладающие избирательной проницаемостью и осуществляющие активный транспорт веществ из цитоплазмы в ядро или в обратном направлении.

Кариоплазма (ядерный сок) - внутренняя среда ядра содержит хроматин ядрышко, гранулярные образования. Основу ядерного сока составляют белки. Ядерный сок образует внутреннюю среду ядра, в связи с чем он играет важную роль в обеспечении нормального функционирования генетического материала.

Ядрышко представляет собой структуру, в которой происходит образование и созревание рибосомальных РНК.

В матриксе ядра имеются фибриллярные белковые образования с диаметром 2-3 нм, которые играют роль цитоскелета. В матриксе содержатся также различные регуляторные ферменты. Хроматин - интерфазное состояние хромосом. В интерфазе хромосомы имеют деспирализованные (эухроматин) и спирализованные(гетерохроматин) участки. Хроматин в основном содержит ДНК и белок, и в незначительном количестве РНК, липиды, углеводы, ионы



различных металлов.

В делящихся клетках хромосомы имеют формы прямых или изогнутых палочек. Центромеры (первичные перетяжки) разделяют хромосомы на два плеча. По месту локализации центромеры хромосомы делятся на метацентрические (равноплечие), субметацентрически (не равноплечие), акроцентрические (расположение центромеры на одном конце). Некоторые хромосомы содержат вторичные перетяжки (ядрышковые организаторы). Также хромосомы в интерфазе участвуют в образовании ядрышка.

В метафазных хромосомах содержатся две спирализованные хроматиды, соединенные центромерой. При завершении клеточного деления хроматиды разделяются и превращаются в самостоятельные хромосомы. При электронной микроскопии видны элементарные структуры хромосом. Сохраняя преемственность в ряду поколений, хромосомы в зависимости от периода и фазы клеточного цикла меняют свое строение.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Сформулируйте положения, на которых основывается представление о клетке, как целостной системе.
2. Каковы строение и функции плазматической мембраны.
3. Каковы основные пути мембранного транспорта?
4. Каковы строение и функции двумембранных органелл клетки: митохондрий и пластид?
5. Каковы строения и функции немембранных органелл клетки?
6. Каковы строение и функции одномембранных органелл клетки?
7. Каковы строение и функции ядра?
8. Почему клетка является открытой системой?
9. Каковы функции ядерного матрикса?

Литература: [1, 2, 5, 7, 8]

## **ТЕМА 3: МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.**

План лекции:

- 1) *Строение молекулы ДНК;*
- 2) *Генный уровень организации наследственного материала;*
- 3) *Хромосомный уровень организации генетического материала;*
- 4) *Хромосомные наборы у рыб.*

### 3.1 Строение молекулы ДНК

Несмотря на относительно невысокое по сравнению с белками содержание, нуклеиновые кислоты играют центральную роль в клетке, поскольку их функции связаны с хранением и передачей генетической информации. Носителем наследственной информации в живых организмах

являются молекулы ДНК. В 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик предложили модель молекулярной организации структуры ДНК, которая с тех пор многократно проверялась и признана правильной.

Нативная молекула ДНК представлена двумя длинными полимерными цепями, соединенными между собой и закрученными в форме двойной спирали. Основная структурная единица одной цепи - нуклеотид. Он состоит из соединенных ковалентными связями дезоксирибозы, азотистого основания и фосфатной группы. ДНК содержит пуриновые азотистые основания (аденин и гуанин) и пиримидиновые основания (цитозин и тимин). Азотистое основание ковалентно соединено с первым атомом углерода дезоксирибозы и формирует структуру, называемую нуклеозидом. Фосфатные группы соединяют соседние нуклеозиды в полимерную цепочку.

Сцепление между цепями обеспечивается особыми водородными связями между аденином (А) и тимином (Т) и между гуанином (Г) и цитозином (Ц).

В каждой цепи нуклеотиды соединяются между собой путем образования фосфодиэфирных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида. Объединяются две цепи в единую молекулу при помощи водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов, образующих разные цепи. Количество таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаковое, и вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание А одной цепи полинуклеотидов всегда связано с Т другой цепи, а Г – тремя водородными связями с азотистым основанием Ц противоположной полинуклеотидной цепочки. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов, в результате чего формируются пары А–Т и Г–Ц, называется комплементарностью (рис. 6). Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, Т–Ц–А–Т–Г), то благодаря принципу комплементарности (дополнительности) станет известна и последовательность оснований противоположной цепи (А–Г–Т–А–Ц).

Нуклеиновые кислоты — это очень длинные полимерные цепочки. Интактные молекулы ДНК содержат в зависимости от вида организмов от нескольких тысяч до многих миллионов нуклеотидов. Для любой последовательности азотистых оснований возможна равная ей по длине комплементарная последовательность, составляющая вторую цепь двойной спирали. Конкретная последовательность пар А—Т и Г—Ц не влияет на структуру молекулы ДНК, образующей двойную спираль. Возможное число различных последовательностей пар оснований в молекуле ДНК практически бесконечно и способно кодировать колоссальное количество информации.

Поскольку цепи ДНК комплементарны, каждая из них при расплетании двойной спирали способна служить матрицей для синтеза новой комплементарной цепи. Последовательность оснований во вновь синтезируемой цепи будет определяться спецификой водородных связей между азотистыми основаниями родительской и вновь синтезируемой цепи.

Таким образом, генетическая информация, содержащаяся в последовательности пар оснований родительской молекулы, будет полностью

воспроизведена в двух дочерних молекулах. Более того, если в процессе удвоения ДНК произошла ошибка и какой-либо нуклеотид во вновь образуемой цепи выпал или оказался некомплементарным исходному, то это может изменить информационное содержание молекулы. Причем логично ожидать, что эта ошибка будет передана дочерним молекулам ДНК в следующих поколениях. Такая замена пары нуклеотидов будет обладать свойствами генетической мутации. Модель структуры ДНК Уотсона и Крика объясняет как способность генов к самоудвоению (репликации), так и их информационные свойства. Молекулы ДНК в эукариотических клетках упакованы с помощью белков и находятся в составе хроматина в ядре.

В структурной организации молекулы ДНК можно выделить первичную структуру – полинуклеотидную цепь, вторичную структуру – две комплементарные друг другу антипараллельные полинуклеотидные цепи, соединенные водородными связями, и третичную структуру – трехмерную спираль с определенными пространственными характеристиками.

Дезоксирибонуклеиновая кислота выполняет чрезвычайно важные функции, необходимые как для поддержания, так и для воспроизведения жизни.

Во-первых, — это хранение наследственной информации, которая заключена в последовательности нуклеотидов одной из ее цепей. Наименьшей единицей генетической информации после нуклеотида являются три последовательно расположенных нуклеотида – триплет. Последовательность триплетов в полинуклеотидной цепи определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле. Расположенные друг за другом триплеты, обуславливающие структуру одной полипептидной цепи, представляют собой ген.

Вторая функция ДНК – передача наследственной информации из поколения в поколение. Она осуществляется благодаря редупликации материнской молекулы и последующего распределения дочерних молекул между клетками-потомками. Именно двухцепочечная структура молекул ДНК определяет возможность образования абсолютно идентичных дочерних молекул при редупликации. Наконец, ДНК участвует в качестве матрицы в процессе передачи генетической информации из ядра в цитоплазму к месту синтеза белка. При этом на одной из ее цепей по принципу комплементарности из нуклеотидов окружающей молекулы среды синтезируется молекула информационной РНК.

### 3.2 Генный уровень организации наследственного материала

Элементарной функциональной единицей наследственности, определяющей возможности развития отдельного признака клетки или организма является ген. Под признаком понимают единицу морфологической, физиологической, биохимической, иммунологической, клинической и любой другой дискретности организма, то есть отдельное качество или свойство, по которому они отличаются друг от друга. Основные свойства гена как

функциональной единицы материала наследственности и изменчивости определяются его химической организацией.

По мере развития генетики и накопления знаний о генетических процессах умозрительное представление о гене как об абстрактной единице наследственности, введённое в научный оборот в 1909 г. Йогансеном, стало приобретать всё более конкретные черты. Сначала гены в хромосомах представлялись как нить из бусинок, лишь механически связанных друг с другом. Только некоторые учёные того времени рассматривали хромосому как огромную молекулу с отдельными участками — генами. При этом гены представлялись чем-то неделимым. Поэтому считалось, что мутация касается гена в целом. Тогда носителями генетической информации, наследственности считали белки, а не ДНК.

Только в конце 30-х годов XX в. появились первые сведения о том, что ген делим, то есть дискретен. Соответствующие исследования провели выдающийся отечественный генетик Александр Сергеевич Серебровский (1892—1948) и его ученики. Они изучали мутации, которые приводили к исчезновению щетинок на теле дрозофилы. Изучение изменчивости разных групп щетинок натолкнуло исследователей на мысль, что они кодируются разными аллелями одного и того же гена, причём эти аллели образуются за счёт мутирования разных субъединиц этого гена.

В дальнейшем оказалось, что кроссинговер может разъединить не только разные гены, но и проходить непосредственно внутри гена. Это также подтвердило, что ген делим. После того, как было доказано, что ДНК — носитель генетической информации, стало ясно, что структурный ген, или, как его ещё называют, локус, — это участок ДНК, который состоит из определённой последовательности нуклеотидов, имеющей специфическое влияние на один или на несколько признаков организма.

Дискретность наследственного материала, предположение о которой высказал ещё Г. Мендель, подразумевает делимость его на части, являющиеся элементарными единицами — гены. В настоящее время ген рассматривают как единицу генетической функции. Он представляет собой минимальное количество наследственного материала, которое необходимо для синтеза тРНК, рРНК или полипептида с определёнными свойствами. Ген отвечает за формирование и передачу по наследству отдельного признака или свойства клетки. Кроме того, изменение структуры гена, возникающее в разных его участках, в конечном итоге приводит к изменению соответствующего элементарного признака.

Функционально нить ДНК подразделяется на большое число отрезков, соответствующих отдельным генам. Каждый ген несёт информацию о первичной структуре отдельной полипептидной цепи, рибосомной РНК, транспортной РНК или выполняет регуляторную функцию. Кроме того, в составе непрерывной нити ДНК, наряду со смысловыми генами, находятся многократно повторяющиеся участки, выполняющие, вероятно, регуляторные или структурные функции.

Ген - это единица хранения, передачи и реализации наследственной информации. В процессе реализации наследственной информации, заключенной в гене, проявляется ряд его свойств. Определяя возможность развития отдельного качества, присущего данной клетке или организму, ген характеризуется дискретностью действия. Ввиду того, что в гене заключается информация об аминокислотной последовательности определенного полипептида, его действие является специфичным. Определяя возможность транскрибирования мРНК для синтеза конкретной полинуклеотидной цепи, ген характеризуется дозированнойностью действия.

В дальнейшем оказалось, что ген представляет собой сложную систему, в которой указанные способности не всегда бывают нераздельными. Ген как функциональную единицу предложено называть цистроном. Именно цистрон определяет последовательность аминокислот в каждом специфическом белке.

Цистрон, в свою очередь, подразделяется на предельно малые в линейном измерении единицы - реконы, способные к рекомбинации при кроссинговере. Выделяют, кроме того, мутоны - наименьшие части гена, способные к изменению (мутированию). Размеры рекона и мутона могут равняться одной или нескольким парам нуклеотидов, цистрона - сотням и тысячам нуклеотидов. Оказалось, что разные функции гена связаны с отрезками цепи ДНК различной величины. Ген имеет сложную структуру, внутри которой могут осуществляться процессы мутирования и рекомбинации. Обнаружены также гены, которые не контролируют синтеза белков, но регулируют этот процесс. Таким образом, возникла необходимость разделить гены на две категории: структурные и функциональные.

Структурные гены определяют последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Функциональные гены, по-видимому, не образуют специфических продуктов, которые можно обнаружить в цитоплазме. Эти гены контролируют функцию других генов.

В настоящее время ген рассматривают как единицу генетической функции. Реальное существование генного уровня организации наследственного материала дало возможность исследователям при анализе характера наследования отдельных признаков открыть главные закономерности, которые легли в основу наших представлений об организации материального носителя наследственности и изменчивости.

### 3.3. Хромосомный уровень организации генетического материала

Термин хромосома был предложен в 1888г. немецким морфологом В.Вальдейером. Работы Т.Моргана и его сотрудников подтвердили значение хромосом как носителей наследственного материала, представленного отдельными генами, а также установили линейное расположение генов по длине хромосомы. Таким образом, в начале XX века была неопровержимо доказана роль хромосом как основного носителя наследственного материала.

В настоящее время считается, что в состав каждой хромосомы входит одна двуспиральная молекула ДНК, которая может удваиваться при подготовке

клеток к делению, после чего каждая из двух одинаковых молекул упаковывается независимо, образуя хроматиды. Хроматиды соединяются между собой в районе первичной перетяжки, или центромеры.

Центромеры выполняют в хромосомах очень важные функции. Они соединяют две сестринские хроматиды, также велика их роль в организации веретена деления. В районе центромеры к хроматидам прикрепляются микротрубочки веретена деления. Центромера располагается внутри гетерохроматического района, где находится сателлитная ДНК, представленная кластерами высокоповторяющихся последовательностей. Одновременно с этим внутри центромеры выявляются уникальные последовательности, которые, вероятно, несут информацию о расхождении хромосом к противоположным полюсам клетки.

Концы хромосом называются теломерами. Они также выполняют важные функции. Когда деление клетки закончено и формируются новые клеточные ядра, с помощью теломер хромосомы прикрепляются к внутренней ядерной мембране, в результате чего каждая хромосома в деспирализованном состоянии занимает в ядре строго определенное место. Помимо этого, теломерные районы предотвращают слипание хромосом своими концами и препятствуют образованию дицентриков - хромосом с двумя центромерами, наличие которых свидетельствует о патологических картинах митоза. Одновременно теломеры стабилизируют хромосомы, защищая их от деградации клеточными нуклеазами. В последнее время стало известно еще одно назначение теломерных концов. Благодаря им, происходит полное завершение редупликации хромосом при подготовке клетки к делению. Уровни упаковки ДНК в хромосоме показаны на рисунке 3.1.

Хромосомы, состоящие из двух хроматид, выявляются во время деления клеток. В них генетический материал неактивен. В период между клеточными делениями хромосомы частично раскручиваются, деспирализуются, переходят в состояние хроматина, и гены, вошедшие в состав эухроматина, активно работают.

Участки ДНК, упакованные в виде гетерохроматина, могут иметь двоякую природу. Различают гетерохроматин факультативный и конститутивный (структурный). Факультативный гетерохроматин представляет собой участки генома, временно инактивированные в тех или иных клетках. Примером такого хроматина служит половой гетерохроматин инактивированной X-хромосомы в соматических клетках женщин. Структурный гетерохроматин во всех клетках постоянно находится в неактивном состоянии и, вероятно, выполняет структурные или регуляторные функции. Кроме молекул ДНК, в состав хромосом входят белки.

Белки, входящие в состав хроматина, разнообразны. Обычно их разделяют на две группы: гистоны и негистоновые белки. Гистоны, характерные только для эукариотических клеток, осуществляют первые этапы упаковки ДНК, очень схожие у большинства изученных объектов. Их взаимодействие с ДНК происходит за счет ионных связей и не зависит от последовательности нуклеотидов в составе молекулы ДНК.

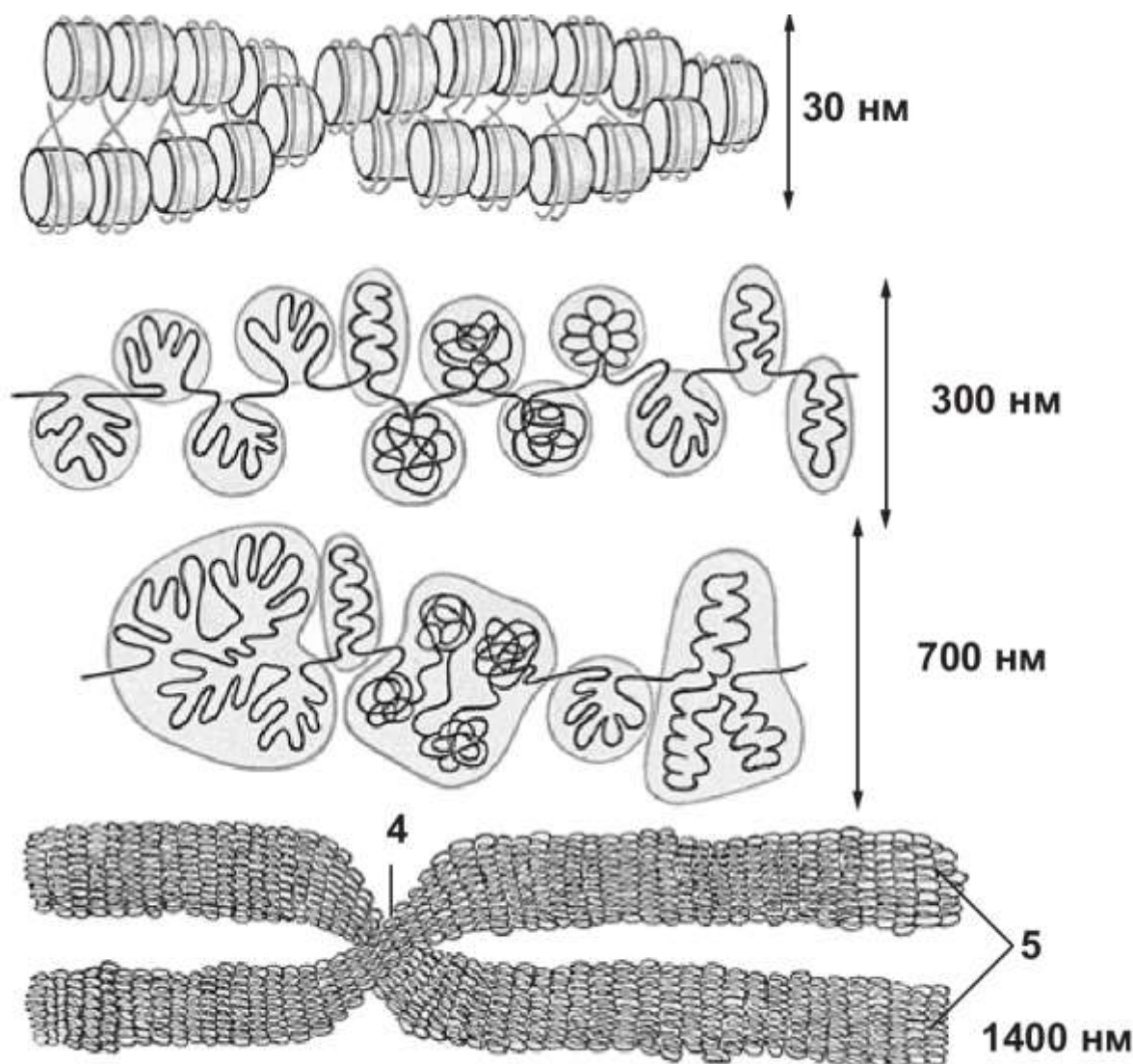


Рисунок 3.1 Уровни упаковки ДНК в хромосоме

Гистоны не отличаются большим разнообразием. Это глобулярные белки, представленные 5-ю - 7-ю типами молекул. Их основные свойства определяются относительно высоким содержанием аминокислот лизина и аргинина. Положительные заряды на аминогруппах указанных аминокислот обеспечивают электростатическую связь гистонов с отрицательными зарядами на фосфатных группах ДНК.

Таким образом, упаковка ДНК в составе хроматина и хромосом имеет двойное значение. С одной стороны, происходит упорядоченное укорачивание длинных молекул, с другой — изменяется активность генов в зависимости от плотности компактизации ДНК, т.е. чем более суперскручена молекула, тем менее активны гены, находящиеся в этой структуре. В частности, активность митотических хромосом практически равна нулю.

При изучении хромосомных наборов различных организмов наиболее информативным является метод исследования кариограммы. Кариограмма — это изображение всех хромосом диплоидного набора клетки, которые распределены по группам и расположены друг за другом в порядке

уменьшения размеров с учетом индивидуальных особенностей каждой хромосомы. Каждая хромосома индивидуальна не только по заключенному в ней набору генов, но и по морфологии и характеру дифференциального окрашивания.

Для изучения кариотипа обычно используют лейкоциты периферической крови. Клетки помещают в питательную среду и побуждают их к делению с помощью специальных стимуляторов деления. Одним из стимуляторов деления является вещество растительного происхождения фитогемагглютинин (ФГА). Под влиянием ФГА клетки начинают делиться путем митоза. Затем в культуральную среду с делящимися клетками добавляют колхицин. Это алкалоид растительного происхождения, обычно получаемый из безвременника (зимовника) осеннего (*Colchicum autumnale*) или других представителей семейства лилейные. Колхицин препятствует образованию микротрубочек из белка тубулина.

В делящейся клетке микротрубочки входят в состав веретена деления и в норме сначала обеспечивают передвижение всех хромосом в область экватора веретена деления, а затем участвуют в расхождении хроматид каждой хромосомы в разные стороны, к разным полюсам веретена деления клетки. Поэтому в присутствии колхицина деление всех клеток останавливается на одной и той же стадии митоза: в конце профазы, непосредственно перед метафазой. В эту стадию все хромосомы полностью конденсированы и хорошо видны в световой микроскоп в виде палочковидных структур, расположенных в одной плоскости. Совокупность всех таких хромосом одной клетки называется метафазной пластинкой.

Для удобства изучения живые клетки помещают в гипотонический раствор поваренной соли. В таком растворе вода заходит в клетку, клетка увеличивается в размере, и хромосомы более свободно распределяются в цитоплазме - на большем, чем прежде, расстоянии друг от друга.

Затем хромосомы окрашивают, фотографируют и изучают их изображение под микроскопом. Окраску проводят простыми, дифференциальными или флюоресцентными красителями, которые помогают идентифицировать хромосомы.

В соответствии с классификацией С.Г. Навашина, выделяют 4 морфологических типа хромосом в зависимости от положения центромеры и относительной длины плеч.

1. Метacentрическая - хромосома с центрально расположенной центромерой, имеет плечи равной длины.

2. Субметacentрическая – центромера несколько смещена от центра, и плечи имеют разную длину.

3. Акроцентрическая – центромера сильно смещена от центра, и одно плечо очень короткое, а другое — очень длинное.

4. Телоцентрическая — состоит только из одного плеча и терминально расположенной центромеры.

Поскольку центромера не может находиться на самом конце хромосомы, то у телоцентрических хромосом во всех случаях обнаружено наличие второго,



пусть очень короткого плеча. Современные данные свидетельствуют о том, что во всех случаях на каждом конце хромосомы должна быть специальная структура — теломера с некоторым количеством прителомерного гетерохроматина. Строение хромосом показано на рисунке 3.2.

Характеристика кариотипа широко используется в ихтиологических работах для уточнения систематического положения вида (кариосистематика), а также для уточнения вопросов эволюции и филогении рыб. По кариологическим данным возможна идентификация межвидовых гибридов, возникших в природных популяциях в результате естественной гибридизации.

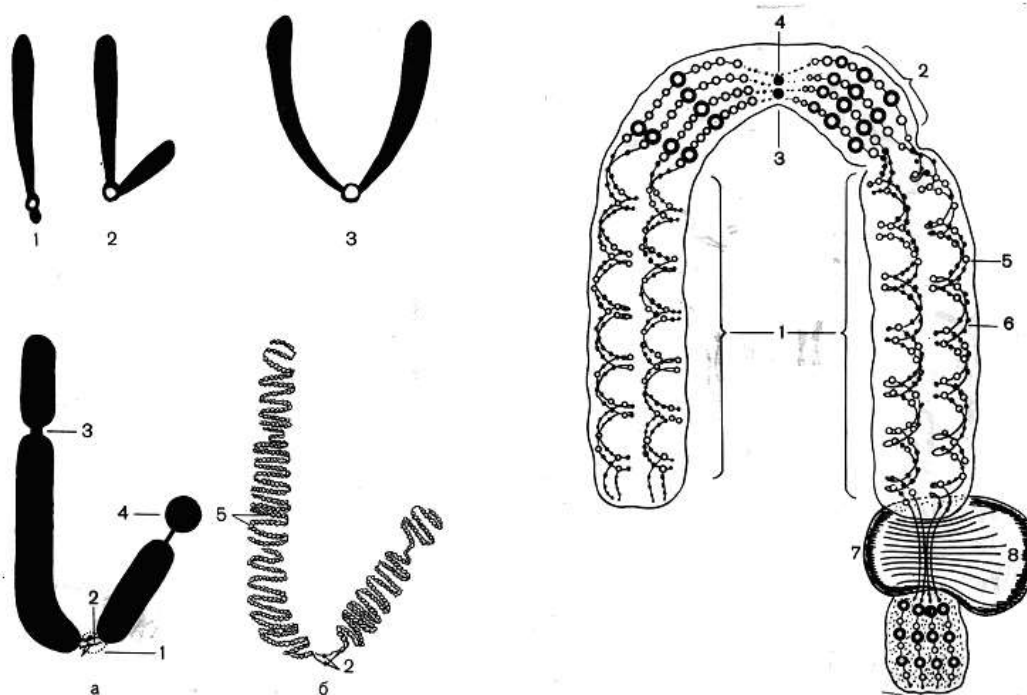


Рис-3.2 Строение и типы хромосом

А - внешний вид; б - внутреннее строение; 1- первичная перетяжка; 2-центромера; 3-вторичная перетяжка; 4-спутник; 5-хромонемы; в - тонкое строение хромонем; 1-эухроматин; 2-гетерохроматин; 3-первичная перетяжка; 4-центромера; 5-хроматида; 6-хромонема; 7-вторичная перетяжка; 8-ядрышко.

### 3.4 Хромосомные наборы у рыб

Совокупность особенностей хромосомного набора (число хромосом, их форма, размеры и другие признаки) является важнейшей характеристикой вида.

Данные по частной генетике рыб имеют огромное значение для работ по селекции. Чтобы изменить какой-либо признак в желаемом направлении, селекционер должен располагать сведениями об особенностях наследования этого признака и роли генетических факторов в ее изменчивости. Кариотип - совокупность количественных и структурных особенностей набора хромосом в соматических клетках одного вида.

Изучение кариотипа разных видов животных и растений позволило выявить ряд общих закономерностей их строения:

1. Правило постоянства числа хромосом состоит в том, что ядра соматических клеток животных содержат характерный для них набор хромосом.

2. Правило парности хромосом.

В отличие от млекопитающих и птиц важную роль в эволюции рыб (карповых, лососевых, осетровых и др.) играла полиплоидия, при которой в соматических клетках происходит кратное увеличение числа хромосом. Полиплоидом по происхождению является, например, карп, который имеет вдвое больше хромосом, чем большинство других карповых рыб (линь, лещ, плотва и др.).

У некоторых рыб в пределах одного вида наблюдается хромосомный полиморфизм (одновременное присутствие в пределах популяции нескольких форм одного и того же признака). Хромосомный полиморфизм у рыб выражается в разном числе и строении хромосом. Так, например, у горбуши  $2n=52-54$ , у радужной форели –  $58-62$ , осетра –  $126 - 130$ .

Число хромосом у разных видов рыб варьирует от 12 до 248. У основных видов, представляющих интерес для товарного рыбоводства диплоидный набор хромосом следующий: карп-100, пелядь-74, радужная форель-58-62, белый амур-48, белый толстолобик-48, серебристый карась-100, сом-60, буффало-99-100, линь-48, белуга-116-118, стерлядь-60, сцуха-18.

В XX – столетии шло быстрое накопление сведений по наследственности и изменчивости рыб. В частности, шли активные исследования по установлению кариотипов рыбообразных и рыб. В настоящее время известны кариотипы около 2 тыс. видов рыб. Исследованиями были охвачены практически все отряды рыб, особенно много видов изучено в отрядах сельдеобразных (Clupeiformes), карпообразных (Cypriniformes) и карпозубых (Cyprinodontiformes). Важнейшим результатом всех этих исследований было установление исключительно большой изменчивости числа хромосом у рыб.

Диплоидные числа у них варьируют в пределах от 12 до 250. Наметилась общая закономерность некоторого снижения числа хромосом (с 48-80 до 40-46) и количества ДНК в хромосомном наборе по мере перехода к относительной более выраженной специализации таксонов рыб.

У миксин (Muxinidae) найдено небольшое число хромосом (42-48) при значительном содержании ДНК. У миног (Petromyzoni), наоборот, хромосом много (152 – 200), особенно у обитателей северного полушария, но количество ДНК невелико. Среди собственно рыб (Pisces) наиболее примитивные группы, в частности хрящевые (акулы, скаты, химеры), эволюционировали в сторону увеличения числа хромосом и параллельного увеличения ДНК. У некоторых скатов кариотип состоит почти из 100 хромосом.

У двоякодышащих (Dipnoi) эволюция кариотипа шла в направлении очень значительного увеличения количества ДНК в ядре – у современных видов оно составляет от 80 до 160пг. Вместе с тем, число хромосом у них невелико (34-38).

Хрящевые ганоиды (осетровые – *Acipenseridae* и веслоносые – *Polyodontidae*) имеют много хромосом (102-150 и более 200) и довольно значительное количество ДНК. Семейство осетровых по числу хромосом и содержанию ДНК в ядре распадается на две группы. К одной принадлежат многохромосомные (более 200) осетровые (*Acipenser güldenstädti* – русский осетр; *A. schrencki* – амурский осетр; *A. baeri* – сибирский осетр; *A. naccarii* – адриатический осетр). К другой – белуга (*Huso huso*), калуга (*Huso dauricus*), стерлядь (*A. ruthenus*), шип (*A. nudiventris*), севрюга (*A. stellatus*), лопатонос (*Scaphirhynchus platorhynchus*), атлантический (балтийский, европейский) осетр (*A. sturio*) имеющие вдвое меньшее число хромосом (102-150). Различия между этими группами в количестве хромосом и количестве ДНК на геном свидетельствуют в пользу гипотезы о полиплоидном происхождении некоторых видов сем. *Acipenseridae*.

Имеются доказательства полиплоидного происхождения и американского веслоноса (*Polyprion spathula*, *Polyodontidae*). Представители отрядов сельдеобразных (*Clupeiformes*) и лососевых (*Salmoniformes*) и близкие к ним семейства сохранили число хромосом ( $2n$  от 48 до 52), характерные для предков современных костистых рыб. У представителей семейства гоностомовые (*Gonostomatidae*) – гоностомы глубоководной (*Gonostoma bathyphilum*) обнаружено всего 12 крупных хромосом. Это пока самое малое число хромосом, найденных у рыб. В том же роду у другого вида – гоностомы продолговатой (*G. elongatum*) – набор состоит из 48 хромосом.

В отряде лососеобразных (*Salmoniformes*) выделяются по своим кариотипам лососевые (*Salmonidae*) и хариусовые (*Thymallidae*). Все рыбы этих семейств в конце третичного или в начале четвертичного периодов прошли через удвоение своего хромосомного набора. У исходного (вероятно, общего для всей группы) тетраплоида должно было быть около 96-100 хромосом. В дальнейшем, в процессе расселения лососей, сигов и хариусов, шла дивергенция кариотипов, сопровождающаяся вторичной диплоидизацией генома. В результате этого число хромосом у всех видов, за исключением хариусов, уменьшилось в той или иной степени. Дивергенция лососевых привела к очень большому разнообразию кариотипов даже в пределах одного рода. Так, у тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) число хромосом меняется в пределах от 74 у кеты (*O. keta*) до 52 у горбуши (*O. gorbuscha*). Близки к лососям и сигам семейства того же отряда – корюшки (*Osmeridae*), аргентины (*Argentinidae*), глубоководные батиголовые (*Bathylagidae*).

В пределах отряда карпообразных (*Cypriniformes*), очень устойчивым по числу хромосом является семейство карповых (*Cyprinidae*). Если не считать немногих полиплоидов, число хромосом здесь варьирует незначительно. Преобладают наборы с 50 хромосомами. Слабая вариация хромосомных наборов у карповых рыб связана, очевидно, с их биологическими особенностями – высокой плодовитостью, многообразием используемых экологических ниш, приспособленностью. Все это требует большой генетической изменчивости, свободной рекомбинации генов.

Полиплоиды возникли в трех семействах – карповые (Cyprinidae), вьюновые (Cobitidae) и чукучановые (Catostomidae) буффало, иктиобус. Это был важный этап в прогрессивной эволюции костистых рыб третичного периода. Среди карповых полиплоидами являются многие виды в подсемействах *Varbinae* (усачи) и *Cyprininae* (карпы). Карп (*Cyprinus carpio*), золотая рыбка (*Carassius auratus*) и двуполоя форма серебряного карася (*C. auratus gibelio*) имеют удвоенные наборы хромосом ( $2n=98 - 104$ ), однополые популяции серебряного карася (*C. a. gibelio*) – утроенные наборы ( $3n=150$ ). У представителей семейства усачи имеются виды с тетраплоидными наборами хромосом (*Varbus brachycephalus* – усач аральский; *V. tauricus* – усач южный). Полиплоидное происхождение карпов, карасей, некоторых вьюновых рыб подтверждается данными об увеличенном количестве у них дублированных локусов. В эволюции ряда семейств карпообразных рыб прослеживается и тенденция к уменьшению хромосомных наборов до 22-30. В отряде карпообразных эволюция кариотипа происходила с разной скоростью и в различных направлениях, что и привело к большой дивергенции хромосомных наборов.

Очень гетерогенным по кариотипам является отряд сомообразных (*Siluriformes*). У некоторых видов диплоидное число хромосом превышает 54-60. У представителей рода канальных сомиков (*Ictalurus*) количество хромосом изменяется от 48 до 62.

Обширный и хорошо изученный отряд карпозубообразных (*Cyprinodontiformes*) служит примером связи между числом хромосом и специализацией. Предполагаемое исходное число хромосом (48) у представителей семейства *Cyprinodontidae* сохранилось только у 45% видов, у остальных оно уменьшилось до 18-20 хромосом. Но у представителей семейства *Poeciliidae* как правило, живородящи преобладает набор с 48 хромосомами, хотя имеются и триплоидные виды и разновидности с 72 хромосомами. У некоторых видов карпозубых внутривидовая изменчивость кариотипов не уступает межвидовой. Эти вариации носят систематический характер, т.к. разновидности из разных мест имеют разное число хромосом.

Очевидно, в процессе заселения (миллионы лет назад) водоемов в обширных тропических лесах исходные формы должны были быть достаточно экологически гибкими и, следовательно, иметь генотипы с максимальной изменчивостью, т.е. со слабым сцеплением генов. Впоследствии выгодной стала максимальная специализация и ограничение изменчивости. В результате этого в ходе отбора получили преимущество особи с малым числом хромосом, т.е. с более устойчивыми генными сочетаниями. Этот пример адаптивной стратегии вида показывает, что в каждом отдельном случае эволюция кариотипа определяется равновесием нескольких сил. Главными из них являются выгода специализации и в то же время необходимость сохранения достаточной пластичности.

Виды с большим числом хромосом при прочих равных условиях имеют больше шансов на завоевание новых, более суровых или более лабильных адаптивных зон. Очевидно поэтому, в высоких широтах виды с большим

числом хромосом являются, вероятно, пришельцами из более южных широт, а виды с небольшим числом хромосом возникли здесь.

### Вопросы для самоконтроля:

1. Охарактеризуйте строение молекулы ДНК. Сформулируйте правило комплементарности.
2. Приведите доказательства роли ДНК в наследственности.
3. Каковы современные представления о строении и свойствах генов.
4. Современные представления о строении хромосом.
5. Каков химический состав хромосом?
6. Каковы особенности морфологии хромосом?
7. Понятие кариограммы.
8. Методика изучения кариограммы.
9. Значение исследования кариограммы для ихтиологических работ.
10. Источник хромосомного полиморфизма у рыб.
11. Особенности кариотипов рыбообразных и рыб.

Литература: [1, 2, 3, 6, 9]

## ТЕМА 4: ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ МОНО - И ДИГИБРИДНОМ СКРЕЩИВАНИИ

План лекции:

- 1) *Закономерности наследования, установленные Г. Менделем*
- 2) *Моногибридное скрещивание;*
- 3) *Дигибридное скрещивание.*

### 4.1 Закономерности наследования, установленные Г. Менделем

Опыты Менделя были тщательно продуманы. До него исследователи выбирали совокупность признаков одного индивида, с которыми было сложнее разбираться, нежели с одним признаком. До него передача признаков рассматривалась часто как единый комплекс (типа – у нее лицо бабушкино, хотя отдельных признаков тут очень много). А Мендель регистрировал передачу каждого признака в отдельности, независимо от того, как передались потомкам другие признаки.

Важно, что Мендель выбрал для исследования признаки, регистрация которых была предельно простой. Это признаки дискретные и альтернативные:

1. дискретные (прерывистые) признаки: данный признак либо присутствует, либо отсутствует. Например, признак цвета: горошина либо зеленая, либо не зеленая.

2. альтернативные признаки: одно состояние признака исключает наличие другого состояния. Например, состояние такого признака как цвет: горошина либо зеленая, либо желтая. Оба состояния признака в одном организме проявиться не могут.

Подход к анализу потомков был у Менделя такой, который до него не применяли. Это количественный, статистический метод анализа: все потомки с данным состоянием признака (например – горошины зеленые) объединялись в одну группу и подсчитывалось их число, которое сравнивали с числом потомков с другим состоянием признака (горошины желтые).

Успеху работы Менделя способствовал удачный выбор объекта для проведения скрещиваний — различные сорта гороха. Особенности гороха:

- 1) относительно просто выращивается и имеет короткий период развития;
- 2) имеет многочисленное потомство;
- 3) имеет большое количество хорошо заметных альтернативных признаков (окраска венчика — белая или красная; окраска семян — зеленая или желтая; форма семени — морщинистая или гладкая; окраска боба — желтая или зеленая; форма боба — округлая или с перетяжками; расположение цветков или плодов — по всей длине стебля или у его верхушки; высота стебля — длинный или короткий);

- 4) является самоопылителем, в результате чего имеет большое количество чистых линий, устойчиво сохраняющих свои признаки из поколения в поколение.

Опыты по скрещиванию разных сортов гороха Мендель проводил в течение восьми лет, начиная с 1854 года. 8 февраля 1865 года Г. Мендель выступил на заседании Брюннского общества естествоиспытателей с докладом «Опыты над растительными гибридами», где были обобщены результаты его работы.

Опыты Менделя были тщательно продуманы. Если его предшественники пытались изучить закономерности наследования сразу многих признаков, то Мендель свои исследования начал с изучения наследования всего лишь одной пары альтернативных признаков.

Мендель взял сорта гороха с желтыми и зелеными семенами и произвел их искусственное перекрестное опыление: у одного сорта удалил тычинки и опылил их пылью другого сорта. Гибриды первого поколения имели желтые семена. Аналогичная картина наблюдалась и при скрещиваниях, в которых изучалось наследование других признаков: при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую формы семян, все семена полученных гибридов были гладкими, от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми все полученные — красноцветковые. Мендель пришел к выводу, что у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один, а второй как бы исчезает. Проявляющийся у гибридов первого поколения признак Мендель назвал доминантным, а подавляемый — рецессивным.

Благодаря аналитическому подходу к скрещиваниям различных линий гороха, чешский ученый Грегор Мендель впервые открыл основные законы генетики. Аналитический подход заключается в строгом подборе скрещиваемых линий. Кроме того, Г. Мендель изучал наследование сначала одного контрастирующего парного альтернативного признака и установил определенную закономерность.

Гибридологический метод Г. Менделя имеет следующие особенности:

- 1) анализ начинается со скрещивания гомозиготных особей ("чистые линии");
- 2) анализируются отдельные альтернативные (взаимоисключающие) признаки;
- 3) проводится точный количественный учет потомков с различной комбинацией признаков (используются математические методы),
- 4) наследование анализируемых признаков прослеживается в ряду поколений.

#### 4.2 Моногибридное скрещивание

Моногибридное скрещивание включает анализ наследования признаков, определяемых одной парой аллельных генов. При скрещивании гомозиготных особей, отличающихся фенотипически одним признаком, все потомство будет единообразно по фенотипу и генотипу:

На основании классических опытов по моногибридному скрещиванию Г. Мендель сформулировал закономерности, которые были названы законами Менделя.

Первый закон Менделя (закон единообразия гибридов первого поколения): при скрещивании генетически однородных форм, которые отличаются по одному признаку, все гибриды первого поколения будут единообразны.

Рассмотрим ситуацию, при котором скрещиваются организмы, различающиеся по одной паре признаков. Тогда, один родитель будет иметь генотип АА, а второй – аа. Такие организмы называются гомозиготными по данной паре генов. В первом поколении у потомства будет одинаковый генотип Аа. Аллель а в фенотипе не проявляется. Такие аллели получили название рецессивных. Аллель А называется доминантным.

Второй закон Менделя (закон расщепления): при скрещивании гибридов первого поколения между собой (Аа × Аа) во втором поколении появляются особи, как с доминантными, так и с рецессивными признаками в среднем соотношении 3:1.

Анализ результатов расщепления показывает, что при полном доминировании наблюдается расщепление по генотипу на 3 класса (1АА: 2Аа: 1аа), а по фенотипу на два фенотипических класса (А - и аа, в соотношении 3А- : 1аа), т.к. гетерозиготы и доминантные гомозиготы имеют одинаковый фенотип.

Закономерности расщепления имеют статистический характер. Это означает, что они наблюдаются только при большом количестве наследуемых объектов.

В своей работе Мендель использовал метод скрещивания и последующий анализ потомства (гибридологический метод), которым широко пользовались с давних времен практики-селекционеры при выведении культурных сортов растений и пород домашних животных.

Мендель впервые применил этот прием как метод научного исследования.

Изучая моногибридные скрещивания, Мендель разработал разные типы скрещиваний, в том числе, анализирующее, которое позволяет выявить генотип особи с доминантным признаком. Такая особь может быть гомозиготной (AA) или гетерозиготной (Aa). Чтобы выявить генотип такой особи, необходимо проанализировать расщепление в скрещивании с гомозиготным рецессивом (aa). Если анализируемая особь гомозиготна, все ее потомки будут единообразны:

Если анализируемая особь гетерозиготна, то среди потомков должно быть расщепление на два фенотипических класса в соотношении 1:1.

Второй закон Менделя формулируется следующим образом: при скрещивании гибридов первого поколения (гетерозиготных организмов), анализируемых по одной паре альтернативных признаков, наблюдается расщепление в соотношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу.

### 4.3 Дигибридное скрещивание

Если родители отличаются двумя парами генов, то такое скрещивание называется дигибридным. Закон единообразия гибридов первого поколения справедлив для любого количества анализируемых признаков:

Расщепление по фенотипу во втором поколении при дигибридном скрещивании при условии полного доминирования по двум генам происходит не на 2, а на 4 фенотипических класса в соотношении: 9A-B - : 3A-bb: 3aaB-: 1aabb.

Цитологическая основа образования гамет при дигибридном скрещивании - процесс мейоза.

Анализ дигибридного скрещивания, предполагает, что гены A, a и B, b находятся в разных парах гомологичных хромосом. Если в профазе первого мейоза образуется два разных бивалента A//a и B//b, тогда в анафазе к противоположным полюсам клетки расходятся хромосомы A/B/ и a/b/ или A/b/ и a/B/. Таким образом, образуются 4 типа гамет: AB, aB, Ab, ab.

Суммируя результаты, получаем: 9A-B -, 3A-bb, 3aaB-, 1aabb. Это соответствует четырем фенотипическим классам. В первом классе (A-B-) проявятся два доминантных гена (как у родителей). Во втором классе (A-bb) первый признак фенотипически будет соответствовать такому же признаку у родителей, а второй признак выявится как новый. Он проявится за счет нового сочетания двух рецессивных генов (bb), имеющих у родителей в скрытом виде. В третьем фенотипическом классе (aaB -), наоборот, первый признак рецессивный новый, не выявляемый у родителей, а второй признак — доминантный, имеющийся у обоих родителей. Четвертый фенотипический класс представлен двумя рецессивными признаками (aabb).

Перекомбинирование генов, имеющих у родителей, лежит в основе комбинативной изменчивости. За счет комбинативной изменчивости у потомков проявляются признаки, отсутствующие у родителей и определяемые рецессивными генами, которые находятся в скрытом виде.



Если рассматривать потомство, полученное на основе дигибридного скрещивания, отдельно по каждому признаку, то для каждой пары альтернативных признаков расщепление будет на два фенотипических класса в соотношении 3:1, как для моногибридного скрещивания. Это наблюдение лежит в основе закона независимого наследования признаков.

Третий закон Менделя формулируется для ди- и полигибридных скрещиваний следующим образом: если признаки определяются генами, локализованными в разных парах гомологичных хромосом, то они наследуются независимо друг от друга. Для каждой пары альтернативных признаков при скрещивании гетерозигот и полном доминировании выявляется расщепление на два фенотипических класса в соотношении 3:1, а в анализирующем скрещивании 1:1.

Основываясь на законе независимого наследования признаков, Г. Мендель вывел цифровые закономерности для полигибридного скрещивания, когда анализируются закономерности наследования более двух пар альтернативных признаков, и каждая пара признаков ведет себя по законам моногибридного скрещивания.

Если скрещиваются между собой две полигетерозиготы, то число разных сортов гамет, образуемых каждым гибридом, составляет  $2^n$ ; число фенотипических классов - также  $2^n$ ; число генотипических классов —  $3^n$ ; число возможных комбинаций гамет, соответствующее количеству ячеек в решетке Пеннета, —  $4^n$ , а формула расщепления по фенотипу при полном доминировании  $(3:1)^n$ , где  $n$  — число аллелей в гетерозиготном состоянии.

Закон независимого наследования признаков имеет большое значение при решении генетических задач. Наследование какого угодно числа признаков можно рассматривать независимо друг от друга. В сложных задачах на полигибридное скрещивание обычно рассматривают закономерности наследования сначала одного признака, затем другого, потом третьего и так далее. Если необходимо определить вероятность рождения ребенка с той или иной комбинацией признаков, то находят вероятность для каждого признака, а затем их перемножают.

Решая задачи, необходимо учитывать, что у человека обычно не бывает большого количества потомков, а законы Менделя имеют статистический характер, они рассчитаны на большую выборку. Следовательно, если в семье двое детей с альтернативными признаками, например, с голубыми и карими глазами, то это не значит, что расщепление 1:1. Необходимо посмотреть, какие фенотипы у родителей. Если оба родителя кареглазые, а в потомстве проявился рецессивный признак (голубые глаза), то оба родителя гетерозиготные, и при большом количестве детей можно ожидать расщепления 3:1.

Таким образом, для человека, как и для всех эукариот, известны все типы взаимодействия аллельных генов и большое количество менделирующих признаков, основанных на этих взаимодействиях. Используя законы наследования менделирующих признаков, можно рассчитать вероятность рождения детей с теми или иными признаками.

Законы Менделя носят статистический характер (выполняются на большом количестве особей) и являются универсальными, т.е. при половом размножении они присущи всем живым организмам. Для проявления законов Менделя необходимо соблюдение ряда условий:

- 1) гены разных аллельных пар должны находиться в разных хромосомах;
- 2) между генами не должно быть сцепления и взаимодействия (кроме полного доминирования);
- 3) должна быть равная вероятность образования гамет и зигот разного типа и равная вероятность выживания организмов с разными генотипами (не должно быть летальных генов);
- 4) должна быть 100% пенетрантность гена, отсутствовать плейотропное действие и мутации гена.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Каковы цитологические основы наследственности при моногибридном скрещивании?
2. Чем обуславливается единообразие гибридов?
3. Биологическая основа статистического характера расщепления.
4. Каковы цитологические основы наследственности при дигибридном скрещивании?
5. Какое значение для решения генетических задач имеет закон независимого наследования признаков?
6. Опишите условия, при которых закон независимого наследования признаков не действует.

Литература: [1, 2, 4, 6, 8]

### **ТЕМА 5: ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ**

План лекции:

- 1) *Взаимодействие аллельных генов;*
- 2) *Взаимодействие неаллельных генов;*
- 3) *Понятие о сцепленном наследовании.*

#### 5.1 Взаимодействие аллельных генов

Изучая закономерности наследования, Г.Мендель исходил из предположения, что один ген отвечает за развитие только одного признака. Например, ген, отвечающий за развитие окраски семян гороха, не влияет на форму семян. Причем эти гены располагаются в разных хромосомах, и их наследование независимо друг от друга. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип представляет собой простую совокупность генов организма.

Однако сам Мендель в ряде опытов столкнулся с явлениями наследования, которые не могли быть объяснены с помощью открытых им закономерностей. Так, при изучении наследования окраски семенной кожуры,

Мендель обнаружил, что ген, вызывающий образование бурой семенной кожуры, способствует также развитию пигмента и в других частях растения. Растения с бурой семенной кожурой имели цветки фиолетовой окраски, а растения с белой семенной кожурой — белые цветки. В других опытах, проводя скрещивание белой и пурпурной фасоли, он получил во втором поколении целый ряд оттенков — от пурпурного до белого. Мендель пришел к заключению, что наследование пурпурного цвета зависит не от одного, а от нескольких генов, каждый из которых дает промежуточную окраску. Можно говорить о том, что Мендель не только установил законы независимого наследования пар аллелей, но и заложил основы учения о взаимодействии генов.

После вторичного открытия законов Менделя начался период проверки их правильности в растениеводстве и животноводстве. Во многих случаях они подтверждались, но в отдельных обнаруживалось, что наблюдаемые числовые отношения фенотипических классов в потомстве, полученном от скрещивания родительских форм, явно не укладывались в классические схемы, построенные на основании законов единообразия, расщепления и независимого комбинирования генов. Это заставило многих исследователей усомниться во всемогуществе законов Менделя и способствовало выяснению причин, вызывающих такие «отклонения».

Эти отклонения можно разделить на две категории. Одна из них статистического характера, связанная с ограниченностью количества получаемого потомства. Вторая категория отклонений связана с различными типами взаимодействия аллельных и неаллельных генов.

Аллельные гены - различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологических хромосом. Аллели определяют варианты развития одного и того же признака. В нормальной диплоидной клетке могут присутствовать не более двух аллелей одного локуса одновременно. В одной гамете два аллеля находиться не могут. Взаимодействие аллельных генов называется внутриаллельным. Аллельными называются гены, занимающие одинаковые локусы в гомологичных хромосомах. Выделяют следующие его виды:

- полное доминирование;
- неполное доминирование;
- сверхдоминирование;
- кодоминирование;
- аллельное исключение.

При полном доминировании один ген полностью подавляет проявление другого аллельного гена (выполняются законы Менделя), при этом гомозиготы по доминантному признаку и гетерозиготы фенотипически неотличимы. Например, ген желтого цвета семян гороха полностью подавляет ген зеленой окраски, ген карего цвета глаз у человека подавляет ген голубой их окраски.

При неполном доминировании (промежуточном наследовании) доминантный ген не полностью подавляет действие рецессивного гена. У гибридов первого поколения наблюдается промежуточное наследование, а во

втором поколении - расщепление по фенотипу и генотипу одинаково 1:2:1 (проявляется доза действия генов). Например, если скрестить растения душистого горошка с красными и белыми цветами первое поколение будет иметь розовые цветки.

Сверхдоминирование – явление взаимодействия, связанное с усилением проявления доминантного гена при помощи рецессивного гена. При сверхдоминировании доминантный ген в гетерозиготном состоянии проявляет себя сильнее, чем в гомозиготном. У мухи дрозофилы имеется рецессивный летальный ген (a) - гомозиготы (aa) погибают. Мухи, гомозиготные по гену А (AA) имеют нормальную жизнеспособность, а гетерозиготы (Aa) - живут дольше и более плодовиты, чем доминантные гомозиготы. Объяснить это можно взаимодействием продуктов генной активности. Считается, что явление сверхдоминирования лежит в основе гетерозиса – преобладания потомков над родителями по некоторым признакам.

При кодоминировании гены одной аллельной пары равнозначны, ни один из них не подавляет действия другого; если они оба находятся в генотипе, оба проявляют свое действие в полную силу. Типичным примером кодоминирования является наследование групп крови человека по системе АВО- (группа АВ) и MN- (группа MN) системам. Таким образом при кодоминировании гены равнозначны.

При аллельном исключении в одних клетках у особи с генотипом Aa активен ген А, а в другой части клеток активен ген а. Например, у человека и млекопитающих каждая плазматическая клетка, гетерозиготная по гену А синтезирует только одну (свою) цепь иммуноглобулинов (антител), определяемую либо геном А, либо геном а.

Своеобразные внутриаллельные взаимодействия наблюдаются в случаях множественных аллелей. Множественными называются аллели, которые представлены в популяции более чем двумя аллельными состояниями. Они возникают в результате многократного мутирования одного и того же локуса хромосомы. В этих случаях помимо доминантного и рецессивного генов появляются еще и промежуточные аллели, которые по отношению к доминантному ведут себя как рецессивные, а по отношению к рецессивному, как доминантные.

Плейотропия – явление, когда один ген оказывает влияние на проявление нескольких признаков, то есть действует множественно.

## 5.2 Взаимодействие неаллельных генов

Неаллельные гены — это гены, расположенные в различных участках хромосом и кодирующие неодинаковые белки. Неаллельные гены также могут взаимодействовать между собой. При этом либо один ген обуславливает развитие нескольких признаков, либо, наоборот, один признак проявляется под действием совокупности нескольких генов.

Взаимодействие неаллельных генов называется межаллельным. Различают следующие его виды:

- комплементарность;
- эпистаз;
- полимерию;
- «эффект положения».

Комплементарное, или дополняющее, взаимодействие генов – потомки первого поколения не повторяют фенотип родителей, а приобретают новый. При комплементарности присутствие в одном генотипе двух доминантных (рецессивных) генов из разных аллельных пар приводит к появлению нового варианта признака. При этом фенотипы скрещиваемых родителей могут быть одинаковыми или разными, а генотипы разные.

Появление нового фенотипа в потомстве связано с дополняющим взаимодействием белков-ферментов нескольких неаллельных генов, определяющих признак.

Эпистаз – тип взаимодействия, когда доминантный ген одной пары подавляет действие доминантного гена другой пары. Иными словами, эпистаз – это межаллельное доминирование. При эпистазе доминантный (рецессивный) ген из одной аллельной пары подавляет действие доминантного (рецессивного) гена из другой аллельной пары. Это явление противоположно комплементарности. Подавляющий ген называется супрессором (ингибитором). Известны два вида эпистаза: доминантный и рецессивный.

При полимерии доминантные гены из разных аллельных пар влияют на степень проявления одного и того же признака. Полимерные гены принято обозначать одной буквой латинского алфавита с цифровыми индексами, например, A<sub>1</sub>A<sub>1</sub> A<sub>2</sub>A<sub>2</sub> a<sub>3</sub>a<sub>3</sub> и т.д. Признаки, детерминируемые полимерными генами, называются полигенными. Таким образом наследуются многие количественные и некоторые качественные признаки у животных и человека: рост, масса тела, цвет кожи и др. Степень проявления этих признаков зависит от количества доминантных генов в генотипе (чем их больше, тем сильнее выражен признак) и в значительной мере от влияния условий среды.

Данные признаки при благоприятных условиях среды могут и не проявиться или быть слабо выраженными. Это отличает полигенно наследуемые признаки от моногенных. Суммирование "доз" полимерных генов (аддитивное действие) и влияние среды обеспечивает существование непрерывных рядов количественных изменений. Минимальное количество полимерных генов, при котором проявляется признак, называется пороговым эффектом.

«Эффект положения генов» - это взаимодействие неаллельных генов одной хромосомы, когда разное расположение генов меняет их функциональную активность. Белок Rh-фактора состоит из белка D, белка C, белка E, определяемых тремя генами, расположенными в одной хромосоме. Организмы с набором генов CDE/cDe и CDe/cDE генетически идентичны (общий баланс генов одинаковый). Однако, у лиц с первой комбинацией генов образуется много антигена E и мало антигена C, а у лиц со второй комбинацией аллелей - мало антигена E и много - C. Вероятно, близкое соседство аллеля E с аллелем C (первый случай) снижает его функциональную активность.

### 5.3 Понятие о сцепленном наследовании

У. Сэттон и Р. Пеннет в 1908 г. обнаружили отклонения от свободного комбинирования признаков согласно третьему закону Менделя. В 1911-12 г.г. Т. Морган описал явление сцепления генов - совместную передачу группы генов из поколения в поколение. Опыты проводились на мухах дрозофилах с учетом двух пар альтернативных признаков - серый и черный цвет тела, нормальные и короткие крылья

Сцепленное наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме. Сила сцепления между генами зависит от расстояния между ними: чем дальше гены располагаются друг от друга, тем выше частота кроссинговера и наоборот. Полное сцепление — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются так близко друг к другу, что кроссинговер между ними становится невозможным. Неполное сцепление — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются на некотором расстоянии друг от друга, что делает возможным кроссинговер между ними.

Независимое наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в разных парах гомологичных хромосом. Некроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых кроссинговер не произошел. Кроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер. Как правило кроссоверные гаметы составляют небольшую часть от всего количества гамет. Нерекомбинанты — гибридные особи, у которых такое же сочетание признаков, как и у родителей. Рекомбинанты — гибридные особи, имеющие иное сочетание признаков, чем у родителей. Расстояние между генами измеряется в морганидах — условных единицах, соответствующих проценту кроссоверных гамет или проценту рекомбинантов. Например, расстояние между генами серой окраски тела и длинных крыльев (также черной окраски тела и зачаточных крыльев) у дрозофилы равно 17%, или 17 морганидам.

Разные пары генов в пределах одной группы сцепления характеризуются различной степенью сцепления в зависимости от расстояния между ними. Чем больше расстояние между генами в хромосоме, тем меньше сила сцепления между ними и, следовательно, чаще образуются путём кроссинговера рекомбинативные типы гамет. Изучив явление сцепления генов и кроссинговер, можно построить *генетические карты* организмов. Генетической картой хромосомы называют схему взаимного расположения генов.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Дайте определение таким понятиям, как аллельные и неаллельные гены.
2. Каков механизм взаимодействия генов?

3. В чем состоит отличие таких взаимодействий, как доминирование и кодоминирование?
4. Охарактеризуйте такие взаимодействия межallelных генов, как комплиментарность, полимерия и эпистаз.
5. Что представляет собой «эффект положения генов»?
6. В чем состоит принципиальная разница между явлениями полного и неполного сцепления.
7. Что представляет собой генетическая карта?

Литература: [1, 2, 4, 5]

## ТЕМА 6: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ КЛАССИФИКАЦИЯ

План лекции:

- 1) *Мутационная изменчивость;*
- 2) *Мутагены и их классификация;*
- 3) *Модификационная изменчивость.*

### 6.1 Мутационная изменчивость

Изменчивость — это свойство организмов приобретать новые свойства или утрачивать прежние; является универсальным свойством живого, от вирусов и микроорганизмов до растений, животных и человека. Различают изменчивость генотипическую (наследственную) и модификационную (ненаследственную).

Генотипическая изменчивость обусловлена изменением генотипа и сохраняется в ряду поколений. Она включает мутационную и комбинативную изменчивость. Первая возникает путем скачкообразного изменения признаков, вторая — путем новых комбинаций родительских признаков в результате скрещивания.

Термин "мутация" впервые ввел в науку голландский генетик Г. де-Фриз. Проводя опыты с энотерой (декоративное растение), он случайно обнаружил экземпляры, отличающиеся рядом признаков от остальных (большой рост, гладкие, узкие и длинные листья, красные жилки листьев и широкая красная полоса на чашечке цветка и т.д.). Причем при семенном размножении растения из поколения в поколение стойко сохраняли эти признаки. В результате обобщения своих наблюдений де-Фриз создал мутационную теорию, основные положения которой не утратили своего значения и по сей день:

- 1) Мутации возникают внезапно, скачкообразно, без всяких переходов;
- 2) Мутации наследственны, т.е. стойко передаются из поколения в поколение;
- 3) Мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (как при модификационной изменчивости), они являются качественными изменениями;

4) Мутации ненаправленны — мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков в любом направлении;

5) Одни и те же мутации могут возникать повторно;

6) Мутации индивидуальны, то есть возникают у отдельных особей.

Процесс возникновения мутаций называют мутагенез, организмы, у которых произошли мутации, — мутантами, а факторы среды, вызывающие появление мутаций, — мутагенными. Способность к мутированию — одно из свойств гена. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной, как правило, связанной с изменениями во внешней среде.

Существует несколько классификаций мутаций.

Мутации по месту их возникновения, генеративные — возникшие в половых клетках. Они не влияют на признаки данного организма, а проявляются только в следующем поколении. Соматические — возникающие в соматических клетках. Эти мутации проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении (черное пятно на фоне коричневой окраски шерсти у каракулевых овец). Сохранить соматические мутации можно только путем бесполого размножения (прежде всего вегетативного).

Мутации по адаптивному значению могут быть полезные — повышающие жизнеспособность особей, вредные, летальные — вызывающие гибель особей, полулетальные — снижающие жизнеспособность особи (у мужчин рецессивный ген гемофилии носит полулетальный характер, а гомозиготные женщины оказываются нежизнеспособными). Нейтральные мутации — не влияющие на жизнеспособность особей. Эта классификация весьма условна, так как одна и та же мутация в одних условиях может быть полезной, а в других — вредной.

Мутации по характеру проявления — доминантные, которые сразу же проявляются или рецессивные — мутации, не проявляющиеся у гетерозигот, поэтому длительное время сохраняющиеся в популяции и образующие резерв наследственной изменчивости (при изменении условий среды обитания носители таких мутаций могут получить преимущество в борьбе за существование).

Мутации по степени фенотипического проявления: крупные — хорошо заметные мутации, сильно изменяющие фенотип (махровость у цветков); малые — мутации, практически не дающие фенотипического проявления (незначительное удлинение остей у колоса).

Мутации по изменению состояния гена: прямые — переход гена от дикого типа к новому состоянию; обратные — переход гена от мутантного состояния к дикому типу.

Мутации по характеру их появления: спонтанные — мутации, возникшие естественным путем под действием факторов среды обитания; индуцированные — мутации, искусственно вызванные действием мутагенных факторов.

Мутации по характеру изменения генотипа: генные, хромосомные, геномные.



Мутационная изменчивость по характеру изменения генотипа делится на генные (точковые) мутации, хромосомные и геномные. Отдельно выделяют цитоплазматические мутации, причиной которых является изменчивость определенных органоидов цитоплазмы (пластид, плазмид, митохондрий и др.)

Генные мутации — это изменения, происходящие в пределах одного гена. Они включают: вставку или выпадение отдельных нуклеотидов (делеция), замену одного нуклеотида на другой, поворот участка гена на  $180^\circ$  (инверсия), удвоение участка гена (дупликация). Это приводит к возникновению различных типов мутаций: миссенс, нонсенс, сдвиг рамки считывания, нарушение сплайсинга, увеличение (экспансия) нуклеотидных повторов и др.

Известно, что один и тот же ген может мутировать в несколько аллельных состояний, образуя серию множественных аллелей. По этому типу наследуются такие признаки, как окраска шерсти у кроликов, наличие светлых пятен на листьях у клевера и др. Поскольку у диплоидных организмов в одной хромосоме не более двух аллелей одного гена, то наследование будет происходить в соответствии с законами Г. Менделя.

Хромосомные перестройки (абerrации) — это мутации, связанные с изменением структуры хромосом. Они могут происходить внутри одной хромосомы и между разными хромосомами.

Среди внутривхромосомных перестроек выделяют:

1) дупликации — один из участков хромосомы представлен более одного раза;

2) делеции (нехватки) — потеря концевой участка хромосомы;

3) инверсии — поворот участка хромосомы на  $180^\circ$ . Различают инверсии перичентрические (инвентированный участок включает центромеру) и парацентрические (инвентированный участок не содержит центромеру).

Межхромосомные перестройки — транслокации — характеризуются перемещением участка одной хромосомы на другую (негомологичную) хромосому. Различают реципрокные и нерципрокные транслокации (транспозиции). В первом случае происходит взаимный обмен участками негомологичных хромосом, во втором — участок хромосомы изменяет свое положение или включается в другую хромосому без взаимного обмена.

Робертсоновские транслокации образуются при слиянии двух центромер акроцентрических хромосом. В результате возникает одна мета- или субметацентрическая хромосома и число хромосом в клетке уменьшается на одну.

Геномные мутации - полиплоидия и гетероплоидия — обусловлены изменением числа хромосом в кариотипе. Полиплоидия — это кратное гаплоидному увеличение числа хромосом ( $n$  — гаплоидное число,  $2n$  — диплоид,  $3n$  — триплоид,  $4n$  — тетраплоид и т.д.). Помимо полиплоидии возможен мозаицизм — наличие генетически разнородных клеток в организме. Это связано с нарушениями в период соматического развития. В результате внутри одного фенотипа появляются участки нового фенотипа.

Полиплоидия играет важную роль в эволюции многих видов (карповые, лососевые, осетровые) - кратное увеличение числа хромосомных наборов. Из

1400 кариотипически изученных видов не менее 150 являются полиплоидами. В частности, карп. Среди осетровых обнаружена тетра- и даже октоплоидные виды.

Гетероплоидия (анеуплоидия) — изменение числа хромосом некратно гаплоидному набору. В результате возникают особи с аномальным числом хромосом: моносомии ( $2n - 1$ ), трисомии ( $2n + 1$ ), тетрасомии ( $2n + 2$ ) и т.д. Причиной образования геномных мутаций является нарушение нормального расхождения хромосом в мейозе (анафазы I и II) и образование аномальных гамет по числу хромосом. При их оплодотворении возникают гетерогонидные зиготы.

### 6.2 Мутагены и их классификация

По источнику возникновения, мутации различаются на спонтанные (т.е. природные, от условий внешней среды зависящие) и индуцированные, т.е. зависящие от человека используемых им мутагенов. Впервые искусственные мутации получены в 1925 году Г. А. Надсенем и Г. С. Филипповым у дрожжей действием радиоактивного излучения радия; в 1927 году Г. Мёллер получил мутации у дрозофилы действием рентгеновских лучей. Способность химических веществ вызывать мутации (действием иода на дрозофилы) открыта И. А. Рапопортом. У особей мух, развившихся из этих личинок, частота мутаций оказалась в несколько раз выше, чем у контрольных насекомых.

Мутагены – это факторы индуцирующие у живых организмов генные и хромосомные мутации. Мутагенами могут быть различные факторы, вызывающие изменения в структуре генов, структуре и количестве хромосом.

По происхождению мутагены классифицируют на эндогенные и экзогенные. Экзогенных мутагенов большинство, к ним относятся различные и многочисленные факторы внешней среды (например, радиационное излучение, алкилирующие агенты, окислители, многие вирусы).

К числу экзогенных мутагенов относят воздействие на соматические или половые клетки организма различных химических соединений. Они вызывают самопроизвольные мутации, ошибки процессов репликации и рекомбинации ДНК, повреждение генов и хромосом. При этом спонтанно возникают все возможные типы генных, хромосомных, геномных и цитоплазматических мутаций, часто опасных для жизнедеятельности организма.

Эндогенные мутагены образуются в процессе жизнедеятельности организма (например, мутации могут возникать под влиянием свободных радикалов, продуктов липопероксидации). Источником многих самопроизвольных мутаций являются эндогенные факторы — некоторые химические соединения, возникающие в организме спонтанно в процессе обмена веществ и вызывающие ошибки процессов репликации, рекомбинации ДНК, изменяющие месторасположение или структуру генетических элементов.

По природе возникновения мутагены классифицирует на физические, химические и биологические.

К физическим мутагенам относят ионизирующие излучения (радиация), ультрафиолетовые лучи (солнце) и повышенная температура. Мутагенное действие различных ионизирующих излучений проявляется в том, что проходя через ткани, они вырывают электроны из внешних оболочек атомов или молекул и меняют их заряд, что ведет к химическим превращениям веществЮ в том числе и ДНК.

В настоящее время в биосфере находятся миллионы химических соединений. К химическим мутагенам относятся диэтилсульфат, иприт, фосфемид, кофеин, акридиновые красители, формальдегид, уретан и др. Химические мутагены всех этих классов могут вызвать генные мутации и мутации, связанные с внутриврохромосомными перестройками.

Мутагенным действием обладают пестициды, гербициды, используемые для борьбы с сорными растениями и вредными насекомыми.

К биологическим мутагенам относят ДНК- и РНК-содержащие вирусы, некоторые полипептиды и белки, например О-стрептолизин и ряд ферментов рестриктаз, а также препараты некоторых ДНК и определенные плазмиды.

Механизмы образования мутаций при действии различных биологических факторов не вполне ясны, однако агенты, содержащие нуклеиновые кислоты, могут вызывать нарушение процессов рекомбинации, что приводит к возникновению мутаций. Действие рестриктаз сводится к «разрезанию» цепей ДНК в месте (локусе) определенной последовательности нуклеотидов, специфичном для каждой рестриктазы.

Последние десятилетия характеризуются интенсификацией производственных процессов в промышленном и сельском хозяйстве. В результате этого в окружающей среде – воздухе, почве, воде – накапливаются огромные количества веществ, часть из которых обладает мутагенной и тератогенной активностью.

### 6.3 Модификационная изменчивость

Модификационная изменчивость иначе называется ненаследственная или комбинативная. Этот тип изменчивости возникает в результате комбинирования генов родительских особей. По этой причине у потомства могут появляться новые признаки. Причины комбинативной изменчивости различные: мейотический кроссинговер, свободное сочетание хромосом и генов, случайное слияние гамет с различным набором генов при оплодотворении.

Большую роль в формировании признаков организмов играет среда его обитания. Каждый организм развивается и обитает в определенной среде, испытывая на себе действие ее факторов, способных изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т.е. их фенотип.

Классическим примером изменчивости признаков под действием факторов внешней среды является разнолиственность у стрелолиста: погруженные в воду листья имеют лентовидную форму, листья, плавающие на поверхности воды, — округлую, а находящиеся в воздушной среде, — стреловидные. Если

же все растение оказывается полностью погруженным в воду, его листья только лентовидные. Некоторые виды саламандр темнеют на темном грунте и светлеют на светлом. Под действием ультрафиолетовых лучей у людей (если они не альбиносы) возникает загар в результате накопления в коже меланина, причем у разных людей интенсивность окраски кожи различна. Если же человек лишен действия ультрафиолетовых лучей, изменение окраски кожи у него не происходит.

Таким образом, изменения ряда признаков организмов вызывается действием факторов внешней среды. Причем эти изменения не наследуются. Так, если получить потомство от тритонов, выращенных на темном грунте, и поместить их на светлый, то все они будут иметь светлую окраску, а не темную, как их родители. Или, собрав семена со стрелолиста, выросшего в условиях полного погружения в воду, и высадив их в мелком водоеме, мы получим растения, листья которых будут иметь форму в зависимости от условий среды (лентовидные, округлые, стреловидные). То есть, данный вид изменчивости не затрагивает генотип и поэтому не передается потомкам.

Модификационная изменчивость носит групповой характер, то есть все особи одного вида, помещенные в одинаковые условия, приобретают сходные признаки. Например, если сосуд с эвгленами зелеными поместить в темноту, то все они утратят зеленую окраску, если же вновь выставить на свет — все опять станут зелеными.

Модификационная изменчивость является определенной, то есть всегда соответствует факторам, которые ее вызывают. Так, ультрафиолетовые лучи изменяют окраску кожи человека (так как усиливается синтез пигмента), но не изменяют пропорций тела, а усиленные физические нагрузки влияют на степень развития мышц, а не на цвет кожи.

Однако не следует забывать, что развитие любого признака определяется прежде всего генотипом. Вместе с тем, гены определяют возможность развития признака, а его появление и степень выраженности во многом определяется условиями среды. Так, зеленая окраска растений зависит не только от генов, контролирующих синтез хлорофилла, но и от наличия света. При отсутствии света хлорофилл не синтезируется.

Несмотря на то, что под влиянием условий внешней среды признаки могут изменяться, эта изменчивость не беспредельна. Даже в случае нормального развития признака степень его выраженности различна. Так, на поле пшеницы можно обнаружить растения с крупными колосьями (20 см и более) и очень мелкими (3-4 см). Это объясняется тем, что генотип определяет определенные границы, в пределах которых может происходить изменение признака. Степень варьирования признака, или пределы модификационной изменчивости, называют нормой реакции.

Норма реакции выражается в совокупности фенотипов организмов, формирующихся на основе определенного генотипа под влиянием различных факторов среды. Как правило, количественные признаки (высота растений, урожайность, размер листьев, удоимость коров, яйценоскость кур) имеют более широкую норму реакции, то есть могут изменяться в широких пределах,

нежели качественные признаки (цвет шерсти, жирность молока, строение цветка, группа крови).

Таким образом, модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: ненаследуемость, групповой характер изменений, соответствие изменений действию фактора среды.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. Модификационная изменчивость многих признаков растений, животных и человека подчиняется общим закономерностям. Эти закономерности выявляются на основании анализа проявления признака у группы особей (n). Степень выраженности изучаемого признака у членов выборочной совокупности различна.

Каждое конкретное значение изучаемого признака называют вариантой и обозначают буквой v. При изучении изменчивости признака в выборочной совокупности составляется вариационный ряд, в котором особи располагаются по возрастанию показателя изучаемого признака. Частота встречаемости отдельных вариантов обозначается буквой p.

Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, поскольку позволяет предвидеть и заранее планировать степень выраженности многих признаков организмов в зависимости от условий внешней среды.

Комбинативная изменчивость может быть связана с миграционными процессами. Комбинативная изменчивость делает организмы более пластичными; они лучше приспосабливаются к меняющимся условиям окружающей среды, способствуя выживаемости вида.

Модификационная изменчивость не затрагивает генотип особи, не передается при половом размножении и отражает изменение фенотипа под действием окружающей среды. Выражается в разнообразии особей, имеющих одинаковый генотип. К этому типу изменчивости относится онтогенетическая изменчивость, возникающая в процессе индивидуального развития, которая является частью более широкого понятия, связанного с модификационной изменчивостью.

Для модификационной изменчивости характерны следующие особенности:

- 1) не передается последующим поколениям;
- 2) является адаптивной, т.е. приспособительной;
- 3) степень проявления модификации зависит от силы и продолжительности действия фактора, вызвавшего данное изменение;
- 4) возможность обратимости модификаций.

Пределы модификационной изменчивости ограничены нормой реакции, которая контролируется генотипом. Норма реакции показывает пределы модификационной изменчивости в зависимости от средовых факторов и может быть широкой и узкой.

Широкая норма реакции характерна для признаков, которые под влиянием факторов среды способны изменяться в широких пределах (например, вес ребенка при рождении). Узкая норма реакции имеет место в том

случае, когда под влиянием условий среды признак изменяется в узких пределах (например, цвет волос, окраска глаз). Таким образом, организм наследует не признак как таковой, а способность формировать определенный фенотип в конкретных условиях среды.

Онтогенетическая изменчивость является разновидностью фенотипической изменчивости и связана с определенной схемой развития особи. Процесс индивидуального развития имеет ряд критических периодов, когда организм наиболее уязвим к различным факторам окружающей среды.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Каково значение изменчивости для селекции?
2. Охарактеризуйте генные, хромосомные и геномные мутации.
3. Назовите свойства мутаций.
4. Роль искусственного мутагенеза в селекции.
5. Каковы причины мутационной изменчивости?
6. Что представляет собой модификационная изменчивость?
7. Каковы причины и значение модификаций.
8. Что такое норма реакции признака?

Литература: [1, 2, 4, 7, 8]

## **ТЕМА 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ, КАК ОБЪЕКТОВ СЕЛЕКЦИИ**

План лекции:

- 1) *Общие положения проблем селекции рыб;*
- 2) *Особенности рыб как объектов селекции;*
- 3) *Критерии селекционных достижений*

### 7.1 Общие положения проблем селекции рыб

Селекция животных - это наука о методах создания новых пород и гибридов сельскохозяйственных животных с нужными человеку признаками и свойствами. Теоретической основой селекции является генетика.

Улучшение продуктивности качеств рыб путем селекции возможно благодаря наличию у них, как и у других организмов, изменчивости многих морфологических, биохимических, физиологических признаков. Значительная часть этих признаков является наследственной.

Селекция разрабатывает способы и методы воздействия на организмы с целью изменения их качеств в нужном для человека направлении. Для работ по селекции огромное значение имеют данные по частной генетике рыб. Развитие многих селекционно-важных признаков коррелятивно связано с развитием воспроизводительной системы. Таким образом, данные по частной генетике и особенностям размножения рыб необходимы для разработки научных основ селекции и племенного дела.

Что бы изменить какой-либо признак в желаемом направлении селекционер должен располагать сведениями об особенностях исследования этого признака у рыб. Улучшение продуктивных качеств рыб путем селекции возможно благодаря наличию у них многих морфологических, физиологических и биохимических признаков. Крайне важно, что эти признаки имеют генетическую основу. Эффективность селекционной работы зависит от глубоких знаний генетики, а также смежных наук – эмбриологии и физиологии рыб.

Переход на индустриальные методы выращивания рыб (в садках, водохранилищах и т.д.) требует их быстрого приспособления к новой среде обитания, новым видам кормов, новым способам размножения. Это должно быть отражено во всех селекционных программах.

Селекция должна начинаться одновременно с одомашниванием новых видов рыб. Опоздание с началом селекционных работ может привести к обеднению генетической структуры разводимого вида (породы) и даже к быстрому его вырождению. При работе с неодомашненными рыбами, являющимися объектами разведения, в особенности с такими ценными видами, как осетровые рыбы, лососи, сиги, задачи селекции оказываются иными. В этом случае главная цель заключается в сохранении сложной естественной популяционной структуры каждого вида. Особенно это актуально для проходных лососевых рыб, обладающих сильным инстинктом дома, т.е. возвращающихся после нагула в море именно в ту реку или озеро и даже точно на то нерестилище, в котором они появились на свет. У таких рыб имеется множество локальных, репродуктивно изолированных популяций, генетически и экологически различающихся между собой.

Имеются достижения и в области исследования количественных признаков рыб. Как правило, они наследуются полигенно и находятся под большим влиянием окружающей среды. Наследуемость многих количественных признаков, в особенности связанных с селекционной ценностью особи (вес, размер тела, жизнестойкость на ранних стадиях развития) невелика.

Главной задачей селекционной работы в этом случае является повышение продуктивных качеств существующих и вновь создаваемых пород рыб. Это повышение может быть достигнуто в первую очередь путем ускорения роста и увеличения выживаемости выращиваемых рыб. Темп роста определяется количеством потребленной пищи и степенью ее усвоения. Поэтому можно говорить о двух направлениях селекции по скорости роста – на более полное выедание кормовых организмов и кормовых смесей (т.е. повышение кормовой активности) и лучшее усвоение пищи (т.е. снижение кормового коэффициента).

В обоих случаях успех селекции будет в значительной степени зависеть от устойчивости рыб к отдельным неблагоприятным изменениям внешней среды и к болезням.

Важнейшей целью селекции прудовых и особенно садковых рыб является повышение их устойчивости к воздействию окружающей среды, в частности к высокой или низкой температуре, к сниженному содержанию в воде кислорода,

к обитанию в кислых водах с низким значением рН, к наличию в воде загрязнителей различного происхождения, накоплению продуктов обмена и т.д. Особое значение отбор на устойчивость приобретает при развитии садкового (так называемого стойлового) содержания рыб и при выращивании рыб в бассейнах, аквариумах и в водоемах–охладителях при электростанциях.

Немаловажную роль в селекционных программах должна играть и селекция на повышение устойчивости рыб к инвазионным и инфекционным заболеваниям, в особенности к широко распространенным (глобальным) вирусным и бактериальным болезням и к очаговым болезням, характерным для определенного района и трудно поддающимся обычным мерам лечения и профилактики. Большое значение для развития прудового и садкового рыбоводства имеет улучшение показателей, связанных с размножением рыб. Задачи селекции в этом случае могут быть очень различными в зависимости от объекта селекции и условий выращивания рыб.

Так, для прудового карпа (*Cyprinus carpio*), пеляди (*Coregonus peled*), тилапии (*Tilapia spp*) выгодно замедление полового созревания. При селекции радужной форели (стальноголовый лосось) (*Salmo gairdneri*) и других лососевых нередко целесообразно добиваться сдвига сроков созревания производителей на более удобное время и создавать породы с разными сроками наступления половой зрелости. Изменение времени созревания, сопровождаемое эффективным ответом на гипофизарные инъекции, необходимо при проведении селекции белого амура (*Stenopharyngodon idella*) и двух видов толстолобиков – белого (*Hypophthalmichthys molitrix*) и пестрого (*Aristichthys nobilis*).

При селекции некоторых видов рыб весьма существенное значение может приобрести отбор на увеличение плодовитости и повышение жизнестойкости эмбрионов. Одной из важнейших, но трудно выполнимых задач селекции является проблема улучшения качества рыб как продуктов питания, т.е. увеличение удельного веса съедобных частей у некоторых видов – уменьшение костистости (карп), снижение жирности и т.д.

Для быстрого созревающих рыб (тилапии) первостепенной задачей является подбор сочетаний, дающих однополое потомство или потомство с полной стерильностью хотя бы одного из полов. Для некоторых видов (канальный сомик *Ictalurus punctatus*) рыб – моногамов, трудно поддающихся воздействию гипофизарных инъекций, существует проблема изменения их этологии, т.к. моногамия увеличивает поголовье производителей.

Для гольцов рода *Salvelinus*, высаживаемых в глубокие пруды, одной из задач селекции является повышение способности рыб к удержанию газов в плавательном пузыре.

Достижение любой из этих целей требует проведение большой, хорошо продуманной и часто очень длительной селекционной работы. Особенно трудно достигается изменение признаков, связанных с размножением. Наследуемость таких признаков обычно невелика, т.к. они определяются в значительной мере хорошо сбалансированными устойчивыми полиморфными генетическими системами, созданными в ходе постоянно действующего



естественного отбора. Не менее сложна и селекция на устойчивость к заболеваниям, требующая выделения специальных изолированных участков и поисков маркеров устойчивости.

Трудности такой селекции заключаются, прежде всего, в природе взаимоотношений между «хозяином» (рыба) и «паразитом» (возбудитель болезни). Обычно возбудитель болезни размножается во много раз быстрее и эффективнее хозяина. В ходе размножения он легко (в результате отбора) может изменить свою генетическую природу и вновь стать опасным для отселекционированного на устойчивость хозяина.

Переход на индустриальные методы выращивания рыб (в садках, водохранилищах и т.д.) требует их быстрого приспособления к новой среде обитания, новым видам кормов, новым способам размножения. Это должно быть отражено во всех селекционных программах.

Селекция должна начинаться одновременно с одомашниванием новых видов рыб. Опоздание с началом селекционных работ может привести к обеднению генетической структуры разводимого вида (породы) и даже к быстрому его вырождению. При работе с неодомашненными рыбами, являющимися объектами разведения, в особенности с такими ценными видами, как осетровые рыбы, лососи, сиги, задачи селекции оказываются иными. В этом случае главная цель заключается в сохранении сложной естественной популяционной структуры каждого вида. Особенно это актуально для проходных лососевых рыб, обладающих сильным инстинктом дома, т.е. возвращающихся после нагула в море именно в ту реку или озеро и даже точно на то нерестилище, в котором они появились на свет. У таких рыб имеется множество локальных, репродуктивно изолированных популяций, генетически и экологически различающихся между собой.

У нерки (*Oncorhynchus nerca*), например, число таких популяций превышает 2000, а у атлантического лосося (семга) (*Salmo salar*) доходит до 10000.

Чтобы избежать генетического обеднения вида, необходимо при разведении и при планировании промысла принимать меры к воспроизводству возможно большего числа локальных и сезонных рас, составляющих данный вид. Эти требования относятся и к воспроизводству многих непроходных пресноводных и морских рыб. Не менее важно сохранить высокую гетерогенность в каждой разводимой популяции, в особенности при работе с такими плодовитыми рыбами, как осетровые, сиги, сазан, лещ (*Abramis brama*) и др.

Приняты следующие задачи улучшения путем селекции проходных рыб:

- 1) Обеспечение быстрого роста молоди в пресноводный период жизни (на рыбзаводах) и ускорение процесса смолтификации, т.е. подготовки молоди к скату в море;
- 2) Повышение плодовитости производителей;
- 3) Повышение общей жизнеспособности и устойчивости молоди к заболеваниям в пресноводный период;

- 4) Ускорение роста и повышение выживаемости (т.е. увеличение коэффициента возврата) в морской период жизни;
- 5) Сокращение сроков пребывания рыб в море.

В последние годы быстро развивается товарное выращивание диких видов рыб (лососей, угрей, тунцов, морских карасей и окуней и многих других) в бассейнах, речных и морских садках. В ряде стран начали появляться морские фермы – отгороженные участки моря на мелководье или плавучие садки, в которых выращивают морских и проходных рыб, применяя интенсивную подкормку и удобрение. В связи с этим возникла задача приспособления рыб путем селекции к такому товарному выращиванию. Применительно к лососевым рыбам это означает замедление полового созревания, ускорение роста и увеличение выживаемости рыб в морских садках.

Задачи селекции будут заключаться в выработке приспособления рыб к плотным посадкам и к жизни в условиях ограниченного передвижения, повышении эффективности использования искусственных кормовых смесей, устойчивости к заболеваниям.

Активный промысел рыб, в особенности при его интенсификации, почти неизбежно приводит к вырождению диких видов рыб – измельчению, ускоренному созреванию, ухудшению качества рыб как пищевого продукта. Эта проблема, в частности, связана с тем, что промыслом изымаются особи крупнее определенного размера (промысловая мера), т.е. изымаются, в том числе, более быстро растущие особи, а более тугорослые остаются как важный компонент нерестового стада.

Методические подходы к селекции и промышленному разведению рыб имеет ряд принципиальных особенностей, по сравнению с селекцией других животных, что связано с биологическими особенностями рыб.

## 7.2 Особенности рыб как объектов селекции

Как объекты селекции рыбы обладают рядом ценных свойств.

К числу таковых относятся

1. Большие возможности селекции на рыбах связаны с их высокой плодовитостью. По плодовитости рыбы значительно превосходят домашних животных. У лососевых рыб число потомков, полученных от самки за один нерест, достигает нескольких тысяч. Плодовитость карповых рыб исчисляется сотнями тысяч.

Так, от элитных самок некоторых пород карпа ежегодно получают до 700 тысяч и более (около миллиона) икринок. Высокая плодовитость рыб позволяет проводить отбор с чрезвычайно высокой интенсивностью, в десятки и даже сотни раз превышавшей возможности отбора у домашних животных. Напряженность отбора на рыбах в десятки раз превышает максимальную возможность отбора при селекции многих домашних животных.

2. Наружное оплодотворение, обитание в водной среде

Важной биологической особенностью является наружное оплодотворение, свойственное большинству видов культивируемых рыб.

Наружное оплодотворение позволяет использовать экспериментальные методики – то есть прямой непосредственный эксперимент на икре, спермиях, эмбрионах.

Это существенно расширяет возможности селекции и делает возможным расширить арсенал методов селекции, в частности - применение специальных генетических методов (индуцированный мутагенез, индуцированный гиногенез, андрогенез, индуцированная полиплоидия и др.), что при работе с сельскохозяйственными животными весьма затруднительно, а в большинстве случаев - практически неосуществимо.

3. Известно, что у большинства домашних животных производители обладают одновременно и племенной и потребительской ценностью. Производители рыб не представляют большой потребительской ценности, в то время как их племенная ценность может быть очень высокой. Так, общая масса товарной продукции потомства, получаемого за один нерестовый сезон от одной самки карпа, составляет примерно 150 ц. Повышение продуктивности на 10% позволяет получить дополнительно от одной самки 15ц. продукции.

4. Небольшие размеры и невысокая стоимость производителей в сочетании с высокой плодовитостью позволяют в одном хозяйстве вырастить многочисленное селекционное стадо. Последнее в сочетании с высокой плодовитостью рыб создает благоприятные предпосылки для концентрации селекционной работы в ограниченном числе хозяйств, что значительно расширяет возможности целенаправленной селекции.

5. Относительно легкая скрещиваемость особей, принадлежащих к разным видам и даже родам, дающим часто плодовитых гибридов, многообразие объектов, культивируемых в одном водоеме (поликультура) и т.д. Это усложняет контроль над чистотой селекционного материала.

Наряду с отмеченными выше положительными свойствами рыб, как объектов селекции имеются особенности, создающие серьезные трудности при проведении селекционной работы:

1. Большинство разводимых видов рыб характеризуется поздним половым созреванием. Например, у карпа смена поколений в обычных прудовых условиях происходит (в зависимости от климатических условий) через 4-6 лет. Таким образом, получение 5-7 селекционных поколений карпа (необходимых для формирования породы) требует не менее 25-30 лет.

2. Специфической особенностью рыб является их обитание в водной среде, затрудняющее непосредственный контакт селекционера с объектом. Большие сложности при проведении селекционной работы связаны с обитанием рыб в водной среде. В процессе выращивания рыбы не могут быть подвергнуты прямому визуальному контролю. В связи с этим селекция по некоторым важным признакам, например по активности потребления корма, оплате корма и т. п., практически невозможна.

Это влияет на следующее:

- При выращивании рыб нельзя, например, вести индивидуальный учет поедания кормов, что делает невозможным проведение прямого отбора по этому признаку.

- Обитание рыб в водной среде создает большие трудности в управлении условиями их выращивания, например при прудовом выращивании нельзя обеспечить стандартные условия, необходимые для оценки селекционного материала.

3. Многие признаки рыб подвержены сильному влиянию внешней среды. В частности рост и развитие рыб непосредственно зависят от ряда внешних факторов и прежде всего, как у всех пойкилотермных животных, от температуры. Большая паратипическая изменчивость признаков, обусловленная прямым влиянием на них внешних факторов, затрудняет выявление у рыб генетических различий. Для оценки генетической ценности отдельных производителей или племенных групп рыб требуется постановка сложных опытов с большим числом повторностей.

Природными факторами в значительной степени определяется уровень развития естественно-кормовой базы в водоеме, непосредственно влияющий на выход рыбной продукции. В прудовых условиях приходится учитывать также воздействие на рыб дефицита кислорода, повышенной эвтрофикацию водоема и т.п. Выращивание селекционируемого материала необходимо вести на фоне этих естественных факторов.

4. На рыбах очень сложно вести индивидуальный учет, который позволял бы проследить за каждой особью от момента ее рождения. Это связано, во-первых, с массовостью материала, и, во-вторых, с большой сложностью индивидуального мечения, которое на ранних стадиях рыб (личинки, мальки) вообще невозможно. В связи с тем, что систематического индивидуального учета на рыбах не ведется, ряд селекционных методов, широко используемых в зоотехнике, как, например, отбор по родословной, в отношении рыб практически неприемлем. Очень сложен индивидуальный учет рыб. Известные надежные способы мечения племенных рыб применяются в основном на взрослых особях.

5. Известно, что разные породы, а также отдельные особи по-разному реагируют на условия содержания. Хорошо отселекционированные породы проявляют свойственную им высокую продуктивность только при достаточно высоком биотехническом уровне, в то время как в неблагоприятных условиях и, особенно, при ограниченном неполноценном питании более приспособленными оказываются обычно беспородные животные.

При селекции домашних животных обычно стремятся создавать оптимальные условия, способствующие более полному проявлению продуктивности у каждой особи. Применительно к селекции рыб такой подход неприемлем по следующим причинам. Продуктивность у рыб является групповым показателем. С хозяйственной точки зрения важна не столько масса отдельной рыбы, сколько общая продукция, то есть масса всех выращенных рыб в расчете на единицу площади или объема водоема. Показатели индивидуальной и общей продуктивности, таким образом, по существу являются разными признаками.

Так, при редкой посадке рыбы растут быстрее, чем при плотной, однако выход продукции с единицы площади пруда при этом снижается. Оптимизация

условий, способствующая достижению более высоких индивидуальных показателей, в этом случае отрицательно сказывается на величине общей продукции.

Процесс одомашнивания и создания культурных пород в аквакультуре находится на разных этапах доместикации в зависимости от видов рыб и степени воздействия направленного отбора. Дальше всех в этом направлении продвинуты такие виды рыб, как карп и форель, которые насчитывают по несколько пород, отличающихся генетическими и биолого-хозяйственными признаками, а также объекты декоративного рыбоводства.

### 7.3 Критерии селекционных достижений

Созданное селекционное достижение в зависимости от своего уровня должно отвечать определенным, характерным только для него, требованиям. Учитывая, что высшим уровнем селекционного достижения в животноводстве является «порода», рассмотрим на её примере основные критерии селекционного достижения.

По принятым в зоотехнии требованиям, порода должна включать в себя не менее двух структурных единиц, которые для пород рыб могут быть в виде отводок, линий или внутривидовых типов. С целью обеспечения сохранности породы и её структурных единиц они должны быть размещены, как минимум, в двух хозяйствах.

Численность породы должна обеспечивать её генетическую стабильность при воспроизводстве. Чтобы коэффициент инбридинга не превышал уровня, требуемого для аутбридных популяций (до 1%), при получении потомства на племя необходимо использовать не менее 25 пар неродственных производителей. Соблюдение этого требования в аквакультуре не представляет большой сложности, так как племенные стада рыб обычно насчитывают сотни производителей. При этом необходимо помнить, что важна не просто численность всего маточного стада, а численность той его части, которая участвует в воспроизводстве, т.е. используется для получения племенного потомства в конкретной нерестовой кампании. В связи с огромной плодовитостью культивируемых в аквакультуре рыб для целей воспроизводства обычно используется лишь ограниченная часть стада (иногда буквально единицы производителей), что даже при довольно большой численности породы может обуславливать её утрату в связи с генетическим дрейфом.

Требования к численности породы определяются также практическими соображениями: поголовье производителей должно исключать возможность случайной её потери и обеспечивать необходимые объемы производства племенной продукции. Обычно считается, что численность породы, заявляемой к апробации, должна быть не менее 500-600 пар, а внутривидового типа - 300 пар. Для видов, затраты на выращивание племенного материала которых значительные, например, осетровых, требования к численности могут быть менее жесткими, и для признания породы, по-видимому, достаточно 150-200 пар производителей.

Существующие породы рыб, как правило, не имеют четких качественных отличий, как, например, различия по окраске у многих пород домашних животных. Такое положение, в первую очередь, связано с ограниченным набором у рыб признаков, пригодных для использования в качестве наследственно закрепленных меток. Обитая в водной среде, рыбы плохо защищены от естественных врагов, а любые изменения внешнего вида, в частности, окраски, делают рыб более заметными, что приводит к повышенному их истреблению.

Вместе с тем, из опыта селекции хорошо известно, что создание генетически изолированной системы, каковой, несомненно, является порода, непременно сопровождается преобразованием морфологического облика рыб. При идентификации пород рыб широко используются различные экстерьерные признаки (индексы): коэффициент упитанности, показатель высокоспинности, индексы ширины тела, наибольшего обхвата и т.п. Каждый из этих показателей в зависимости от условий выращивания рыб может сильно варьировать, в связи с чем четкие различия по ним можно установить лишь между крайними вариантами, как, например, ропшинские и украинские карпы.

Между другими менее контрастными породами различия могут быть выявлены лишь в результате специальных экспериментов с достаточным числом повторностей или при совместном выращивании рыб с различным типом чешуи иного покрова, или с применением специального мечения рыб. При этом более эффективно сравнение по комплексу признаков с применением адекватных методов морфологического анализа.

В последнее время большое внимание уделяется использованию в качестве генетических меток наследуемых различий по некоторым белкам - типам трансферрина, эстераз и других биохимических маркерам, а также по группам крови. Биохимическое маркирование племенных отводок используется, к примеру, в селекционных работах со среднерусским карпом, однако идентификация пород рыб по этим маркерам сопряжена с большими методическими сложностями, что ограничивает их практическое использование.

Также важны такие критерии, как однородность и стабильность. Оба этих критерия характеризуют уровень консолидации селекционного достижения.

Под однородностью понимается сходство всех представителей породы или кросса по характерным для них морфологическим, биологическим и хозяйственным признакам. В первую очередь речь идет о качественных маркерных признаках. В сложных породах, состоящих из нескольких изолированных групп, каждая может иметь свой маркерный признак. То же относится к компонентам (родительским группам) кроссов. Требования однородности при этом предъявляется в пределах каждой из групп.

Сложнее дело обстоит с количественными признаками, разнообразие которых у рыб может быть довольно значительным. Показателем степени однородности для этих признаков служит 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 12-15%, плодовитости самок (при втором и последующем нерестах) - до 15 процентов.

О степени однородности племенного материала можно судить также на основании величины уровня биохимического полиморфизма. У исходного материала, особенно, если он получен в результате скрещивания разнородных групп, его величина довольно высока. Затем в ходе селекции она постепенно снижается и в дальнейшем устанавливается на определенном уровне, что свидетельствует о консолидации породы.

Селекционное достижение считается стабильным, если его характерные признаки стойко наследуются, т.е. остаются относительно неизменными в ряду поколений. Для непосредственной оценки стабильности проводится сравнение родителей и потомства. На рыбах со сравнительно длительным циклом полового созревания такое сравнение практически невозможно, и поэтому о стабильности обычно судят по степени однородности. О стабильности признаков свидетельствует также уровень их повторяемости при повторных циклах размножения или выращивания.

Однородность и стабилизация признаков достигается в результате отбора в ряду поколений. Скорость этого процесса зависит от ряда факторов, в том числе генетической природы признака, исходного генетического разнообразия, интенсивности отбора. По качественным признакам, имеющим простое наследование, как например, чешуйчатый покров у карпа, стабилизация может быть достигнута за одно-два поколения. Количественные признаки со сложным наследованием и сильным модифицирующим влиянием на них условий среды для своей стабилизации требуют значительно большего числа селекционных поколений. Чем выше интенсивность отбора, тем быстрее может достигаться стабилизация признаков, по которым ведется селекция.

Таким образом, число поколений, необходимое для консолидации селекционного достижения, в каждом конкретном случае может быть различным. При интенсивной селекции на относительно однородном материале требуется обычно не менее четырех-пяти поколений, в то время как в других случаях этот процесс может быть более длительным.

Важнейшим критерием хозяйственной ценности пород является продуктивность. Понятие продуктивности у рыб имеет свои особенности. Во-первых, она не может быть непосредственно измерена. О величине этого показателя судят обычно по приросту ихтиомассы, полученной с единицы площади и объема водоема. Понятие продуктивности у рыб, таким образом, несколько условно, так как используемый для её характеристики показатель является свойством не только культивируемого объекта, но и водоема, в котором он выращивается. Повышение продуктивности возможно также за счет применения интенсификационных мероприятий: более высокой плотности' посадки, использования более полноценных корцов и т.д. Поэтому, когда говорят о селекции на повышение продуктивности у рыб, имеют в виду не столько увеличение рыбной продукции, сколько улучшение экономических показателей её производства.

Особенность понятия продуктивности у рыб состоит также в том, что этот показатель носит групповой характер, т.е. является свойством не отдельной особи, как у большинства домашних животных, а всей группы рыб, выращенных в водоеме. Продуктивность у рыб, таким образом, - это интегральный признак, и зависит он в своем выражении от таких составляющих, как рост и выживаемость (жизнеспособность) рыб.

При оценке продуктивности под скоростью роста понимается прирост массы тела за определенный период времени, например, за вегетационный сезон. Существенный интерес при оценке пород представляет использование относительно стабильных характеристик, так называемых констант роста, к числу которых относится используемый в рыбоводстве коэффициент массонакопления и др.

При оценке продуктивности под жизнеспособностью (резистентностью) понимается устойчивость рыб к неблагоприятным факторам среды. Различают общую и специфичную устойчивость. В последнем случае имеется в виду устойчивость к конкретным факторам - дефициту кислорода, низкой или высокой температуре, определенным заболеваниями и т.п.

Непосредственным показателем жизнеспособности рыб является их выживаемость (выход), т.е. соотношение числа выловленных и посаженных на выращивание рыб, выраженное в процентах. Величина этого показателя в значительной степени определяется конкретными условиями выращивания рыб, что затрудняет его использование для характеристики пород. С этой целью может применяться ряд физиологических показателей, коррелирующих с жизнеспособностью: уровень сывороточного белка и гемоглобина в крови, устойчивость к дефициту кислорода и др.

Оценка рыб по специфической устойчивости производится на фоне повышенного уровня фактора, на устойчивость к которому проводится селекция. Важное значение может иметь проведение «стендовых» испытаний с определением устойчивости рыб к определенным стрессовым факторам (повышение концентрации аммиака и т.д.). При оценке резистентности к заболеваниям иногда используют их искусственное заражение возбудителями (биопроба). Однако проведение таких работ возможно лишь на специальной закрытой базе при соблюдении всех требований ветеринарии.

В рыбоводстве для характеристики пород часто используют обобщенный показатель продуктивности - «продуктивность одного гнезда» (при естественном нересте) или «одной самки» (при заводском воспроизводстве), под которой понимают общую массу потомства, полученного от одной самки за один нерестово-вырастной сезон. Обычно у карпа этот показатель находится в пределах 15-20 тонн товарной рыбы, а у элитных производителей он достигает 80 тонн и выше.

Важнейшим показателем продуктивности является оплата корма - расход кормов на единицу прироста продукции. Преимущество определенных пород по этому показателю обычно связано с лучшими показателями роста и жизнеспособности, а также может быть результатом специально проведенной



селекции, позволившей повысить усвояемость кормов, их более экономное использование на прирост.

При оценке селекционных достижений учитывается также выход и качество мясной продукции, а кроме того, ряд репродуктивных признаков (плодовитость, качество икры и спермиев и т.п.).

Для признания селекционного достижения оно должно обладать преимуществом перед известными аналогами по признакам продуктивности, по которым оно заявлено, при выращивании в условиях, для которых оно создано. При этом имеется в виду, что остальные признаки продуктивности находятся в пределах нормативных значений. Эти преимущества могут быть выявлены, как у самого селекционного достижения, так и при скрещивании с другими группами.

В соответствии с Законом Российской Федерации «О селекционных достижениях» к категориям селекционных достижений в животноводстве отнесены: порода, внутривидовый тип, кросс (промышленный гибрид).

Порода - продуктивно изолированная группа рыб, созданная в результате целенаправленной деятельности человека, обладающая генетически обусловленными биологическими и морфологическими свойствами и признаками, причем некоторые из них специфичны для данной группы и отличают её от других таких же групп рыб.

Генетической характеристикой породы и её структурных категорий являются частоты генотипов и генные частоты, при этом возможны и качественные различия, обусловленные наличием или отсутствием определенных генов.

В основе формирования породы лежит целенаправленный отбор, осуществляемый человеком. Каждая порода создается под конкретные потребности человека, это приводит к тому, что породы отличаются друг от друга, прежде всего, по хозяйственно-ценным свойствам. Однако направленный отбор по одним признакам приводит к коррелятивному изменению других, в результате породы отличаются между собой по целому комплексу признаков и свойств.

Важную роль при формировании породы играет и естественный отбор, влияние которого на рыб, особенно в прудовых рыбоводных хозяйствах, чрезвычайно велико.

Каждая порода создается для определенной технологии культивирования и требует конкретных условий для проявления своих свойств. Признанная как селекционное достижение, порода должна сопровождаться нормативно-технологической документацией.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Каково значение генетических знаний для проведения селекционной работы?
2. Охарактеризуйте задачи, принятые для улучшения путем селекции проходных рыб
3. Какова цель селекции при работе с одомашненными видами рыб?

4. Охарактеризуйте основные особенности рыб как объектов селекции.
5. Проанализируйте, в чем состоят преимущества рыб, как объектов селекции.
6. Проанализируйте, в чем состоят сложности рыб, как объектов селекции.
7. Каковы основные показатели продуктивности рыб?
8. На основании каких критериев можно делать вывод об однородности селекционного материала?
9. Каковы основные критерии селекционных достижений?
10. Что представляет собой генетическая характеристика породы?

Литература: [1, 2, 5, 6, 8]

## **ТЕМА 8. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ РЫБ И СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРИЗНАКИ В ТОВАРНОМ РЫБОВОДСТВЕ**

План лекции:

- 1) *Создание модели породы;*
- 2) *Селекционные признаки в товарном рыболовстве;*
- 3) *Фенодевианты.*

### 8.1 Создание модели породы

Селекционная работа начинается с определения общих задач селекции, выбора ее основных направлений и подбора признаков, по которым будет осуществляться селекция. Поэтому, немалое значение приобретает планирование будущей формы, т.е. создание модели породы. При создании модели будущей породы необходимо учитывать ее назначение и те компоненты структуры и физиологических показателей, из которых будет складываться продуктивность.

При этом важно учитывать не только хозяйственно-экономическую значимость признаков, но и их особенности, т.е. характер проявления, фенотипическую и генотипическую изменчивость, корреляцию между отдельными признаками и т.п.

При создании породы на основе выработанной модели необходимо учитывать реальные возможности, складывающиеся из ответов на следующие вопросы:

1. Можно ли с помощью имеющегося материала создать генотипическую изменчивость, обеспечивающую успех селекции?
2. Достаточна ли генотипическая изменчивость создаваемой популяции для комбинирования признаков, по которым ведется селекция?
3. Какие методы отбора в популяции обеспечат наиболее эффективное выделение лучшего потомства и получение новой породы?

4. Какой должна быть генетическая структура породы, чтобы она соответствовала зоологическим условиям региона и отвечала потребностям товарного рыбоводства и рынка?

5. Как испытывать отобранные линии, гибриды и популяции, чтобы надежно выделять лучшие генотипы?

В селекционной работе с рыбами приходится решать обычно две основные задачи:

1. Улучшение продуктивных качеств существующих объектов разведения. Продуктивность в рыбоводстве - суммарный прирост массы рыб, получаемый за определенный период времени с единицы площади или объема (пруда, садка, бассейна). Таким образом, продуктивность представляет собой интегральный признак, зависящий от двух основных показателей: скорости роста рыб и их жизнеспособности.

Возможны разные пути повышения продуктивности. Основными являются ускорение темпов роста за счет более полного использования естественной пищи и искусственного корма на прирост, повышение жизнеспособности рыб.

Улучшение продуктивности - ведущее направление селекции в работах с большинством объектов разведения.

2. Создание пород, приспособленных к конкретным условиям культивирования. Например, при прудовом выращивании на первый план выдвигается задача повышения стрессоустойчивости, приспособленности к чрезвычайно высокой плотности посадки в сравнительно небольших емкостях, при питании почти исключительно искусственными кормами. Важна повышенная устойчивость к влиянию различных стрессовых факторов (травматизации, воздействию гормонами и т. п.).

В северных районах рыбоводства главной задачей является повышение общей холодоустойчивости и особенно зимостойкости. В южных районах – повышение устойчивости к высоким температурам.

В работах со сравнительно новыми объектами (осетровые, сиговые) ведущее направление - повышение приспособленности к факторам доместификации (одомашниванию) – способность рыб расти и размножаться в новых экологических условиях.

Тем не менее, улучшение признаков продуктивности, и в первую очередь – повышение темпов роста рыб, является ведущим направлением селекции в работах с большинством объектов.

Разграничение этих двух задач условно, т.к. в любом случае речь идет об улучшении продуктивности и товарных качеств на фоне конкретных условий выращивания.

## 8.2. Селекционные признаки в товарном рыбопроизводстве

Важнейшими направлениями селекции объектов товарного рыбоводства принято считать следующие:

Карп – повышение эффективности использования, т.е. оплата, корма, скорости роста, общей жизнеспособности, устойчивости к наиболее опасным заболеваниям (краснуха, жаберное заболевание), создание пород, приспособленных к различным зонально-климатическим условиям; создание пород, приспособленных к заводской технологии, в т.ч. для культивирования в условиях с замкнутым водоснабжением.

Форель, лососевые (пелядь)– повышение оплаты корма, скорости роста, общей жизнеспособности и устойчивости к заболеваниям, повышение плодовитости. Приспособление к факторам domestikации, изменение сроков сезонного созревания.

Растительноядные рыбы – приспособленность к факторам domestikации, в т.ч. к заводскому воспроизводству, ускорение полового созревания, изменение сроков сезонного созревания.

Осетровые – приспособленность к факторам domestikации, ускорение полового созревания, повышение темпа роста.

Кошачьи и клариевые сомики – приспособление к факторам domestikации, в т.ч. к культивированию в условиях с замкнутым водоснабжением, изменение этологии размножения, т.е. ликвидация моногамии.

Улучшение признаков продуктивности, и в первую очередь повышение темпа роста, является ведущим направлением селекции в работах с большинством объектов разведения.

Рассмотрим основные селекционные признаки в товарном рыборазведении:

Скорость роста рыб.

Важнейшим признаком, непосредственно связанным с продуктивностью является скорость роста. Быстрорастущие рыбы, как правило, дают более высокий выход общей продукции с единицы площади при меньших затратах кормов на ее производство.

Рост рыб зависит от совокупности внешних и внутренних факторов. Рост относится к полигенным признакам.

При организации селекционных мероприятий необходимо учитывать следующие особенности роста рыб:

1) Рыбы растут в течение всей жизни, однако наиболее интенсивный рост наблюдается в период до достижения ими половой зрелости. Самки у большинства видов крупнее самцов - половой диморфизм, это связано с более ранним половым созреванием самцов, тормозящим соматический рост. (у многих животных половое созревание тормозит ростовые процессы);

2) Скорость роста рыб сильно подвержена влиянию условий среды. Как у всех пойкилотермных животных, рост рыб зависит от температуры воды. Также важно обеспечить пищей, качество корма, гидрохимический режим водоема. При ряде неблагоприятных условий возможна полная остановка роста в продуктивном возрасте. Влияние различных факторов (особенно температуры и условий питания) приводит к огромным различиям по средней массе у особей одного и того же возраста;

3) При определенных неблагоприятных условиях возможна полная остановка роста в продуктивном периоде (чего обычно не наблюдается у теплокровных домашних животных);

4) Изменчивость массы тела рыб характеризуется определенной динамикой: с возрастом влияние среды на рост уменьшается. После завершения эмбриогенеза внутрипопуляционная изменчивость обычно невелика: коэффициент вариации массы у личинок – 2-3%; у мальков он гораздо выше – 40-50%. В дальнейшем изменчивость несколько снижается, составляя у сеголетков 20-30%, двухлетков – 15-20%, трехлетков – 12-15%, у старших возрастных групп около 10%.

Возрастное снижение изменчивости связано с уменьшением влияния условий среды на рост, а также с компенсационным ростом (отстающие особи догоняют остальных, что приводит к снижению общей изменчивости признака).

5) При совместном выращивании большое влияние на рост рыб может оказывать фактор взаимодействия, так как более крупные рыбы угнетают рост мелких, что приводит к усилению индивидуальных различий. Влияние фактора взаимодействия особенно четко прослеживается при сравнении результатов отдельного и совместного выращивания групп рыб, различающихся по массе. В обоих случаях рыбы с большой начальной массой оказываются, как правило, крупнее.

Перечисленные особенности рыб обуславливают сильную модификационную изменчивость массы тела, что затрудняет выявление генетических различий между отдельными индивидуумами.

**Жизнеспособность.**

Под жизнеспособностью понимают устойчивость животных к неблагоприятным факторам среды. Различают общую и специфическую жизнеспособность, имея в виду в последнем случае устойчивость к конкретным факторам (пониженной температуре, дефициту кислорода – гипоксии, определенным заболеваниям и т. п.). Особи, обладающие высокой общей жизнеспособностью, чаще всего проявляют повышенную специфическую устойчивость. Однако повышение резистентности к специфическому фактору (например, к какому-либо заболеванию) не всегда приводит к повышению общей устойчивости.

Жизнеспособность определяют по выживаемости, т. е. относительному количеству особей, выживших за определенный период. Жизнеспособность относится к количественным признакам с полигенным наследованием. Однако по характеру индивидуального проявления этот признак является пороговым и имеет только два альтернативных состояния (рыба выжила или погибла), что делает невозможным применение обычных методов отбора.

Для повышения интенсивности отбора по жизнеспособности проводят выращивание селекционируемого материала на "провокационном фоне", усиливая действие фактора, по которому ведется отбор. Менее устойчивые особи погибают, а более приспособленные сохраняются.

Жизнеспособность находится под контролем естественного отбора, действие которого в процессе domestikации снижается. Любое домашнее животное не может состязаться по жизнеспособности со своим диким предком.

Это относится и к рыбам. Так, в сходных условиях карп, как правило, имеет более низкую выживаемость, чем его дикий предок — сазан. Отселекционированные породы (например, украинские карпы) менее устойчивы к влиянию неблагоприятных факторов по сравнению с примитивными беспородными карпами. Снижение общей жизнеспособности как естественный процесс в ходе одомашнивания животных компенсируется обычно оптимальными условиями их содержания. Этим объясняется безуспешность попыток выращивания хорошо отселекционированных пород в условиях примитивной технологии.

На ранних стадиях онтогенеза смертность у большинства рыб очень высока в результате воздействия множества неблагоприятных внешних факторов (в том числе и пресса различных врагов). На этих же стадиях происходит в основном элиминация генетически неполноценных особей. По мере формирования защитных систем организма гибель рыб уменьшается, у взрослых рыб она почти не превышает уровня смертности у других животных.

Изменяя условия выращивания, можно регулировать выживаемость у одной и той же группы рыб. В оптимальных условиях выживаемость сможет приближаться к 100 %, в том числе и у молоди.

Однако реальные производственные условия далеки от оптимальных и подвержены значительным колебаниям; последнее обуславливает разную выживаемость. При селекции по жизнеспособности важное значение имеют косвенные методы отбора с использованием различных морфологических и физиологических признаков, коррелятивно связанных с общей устойчивостью. В частности, уровень жизнеспособности в определенной степени коррелирует с интенсивностью роста. Более крупные, хорошо растущие особи отличаются, как правило, и высокой выживаемостью.

Общая жизнеспособность рыб, в особенности на ранних стадиях развития, тесно связана с гетерозиготностью и моно – или полигенным гетерозисом. Повышенная гетерозиготность у рыб, как и у других животных и растений, способствует увеличению жизнеспособности. Тесный инбридинг быстро – более чем на 10% за поколение – снижает жизнеспособность.

Корреляция общей жизнеспособности с гетерозиготностью является главной причиной относительно низкой наследуемости этого признака, в большей степени зависящего от совокупного действия многих генов с неаддитивным характером проявления.

О характере наследования у рыб генов повышенной жизнеспособности и устойчивости пока почти ничего не известно. Косвенные наблюдения позволяют предположить, что среди этих генов имеются и доминантные и рецессивные мутации, преобладают, по-видимому, первые.

Жизнеспособность находится под контролем естественного отбора, действие которого в процессе domestikации снижается. Любое домашнее животное не может состязаться по жизнеспособности со своим диким предком.

Это относится и к рыбам. Так, в сходных условиях карп, как правило, имеет более низкую выживаемость, чем его дикий предок – сазан.

На ранних стадиях онтогенеза смертность у большинства рыб очень высока в результате воздействия множества неблагоприятных внешних факторов, в т.ч. и пресса различных врагов. На этих же стадиях происходит в основном элиминация генетически неполноценных особей. По мере формирования защитных систем организма гибель рыб уменьшается. У взрослых рыб она почти не превышает уровня смертности у других животных.

Изменяя условия выращивания, можно регулировать выживаемость у одной и той же группы рыб. В оптимальных условиях выживаемость может приближаться к 100%, в т.ч. и у молоди.

Однако реальные производственные условия далеки от оптимальных и подвержены значительным колебаниям; последнее обуславливает разную выживаемость. При селекции по жизнеспособности важное значение имеют косвенные методы отбора с использованием различных морфологических и физиологических признаков, коррелятивно связанных с общей устойчивостью.

В частности, уровень жизнеспособности в определенной степени коррелирует с интенсивностью роста. Более крупные, хорошо растущие особи отличаются, как правило, и высокой выживаемостью. Однако имеются сведения, что выдающиеся особи-рекордисты обладают пониженной жизнеспособностью. Сильное ускорение роста часто связано с дефектами в развитии половых желез, обуславливающими замедление или прекращение полового созревания. В большинстве случаев эти дефекты наследуются. Накопление таких мутаций стерильности создает определенные проблемы в процессе селекции.

Устойчивость к заболеваниям.

В процессе одомашнивания животных и создания высокопродуктивных пород все большее внимание уделяется специфической устойчивости к отдельным неблагоприятным факторам. К последним относятся различные заболевания, токсические вещества, пониженное содержание кислорода в воде, высокие и низкие температуры воды и т. д.

Повышение устойчивости к опасным инфекционным и паразитарным заболеваниям является одной из самых важных задач в работах со многими объектами товарного рыбоводства. Актуальность этого направления селекции в рыбоводстве связана с существованием природных очагов возбудителей заболеваний.

Наличие генетической изменчивости по устойчивости к заболеваниям обеспечило положительные селекционные результаты в работах со многими видами рыб, в т.ч. с карпом (повышение устойчивости к заболеванию краснухой) и форелью (повышение устойчивости к фурункулезу и алиментарным заболеваниям).

Единственной надежной мерой борьбы в этом случае является повышение наследственной резистентности. Предпосылкой для успешной селекции на устойчивость к заболеваниям служит генетическая изменчивость по резистентности, обнаруженная у многих рыб.

Этот вопрос особенно хорошо изучен на лососевых, у которых обнаружены штаммы, устойчивые к ряду заболеваний: фурункулезу и язвенной болезни (голец, радужная форель), вибриозу (атлантический лосось), бактериальному заболеванию почек (кижуч). У карпа обнаружена наследственная изменчивость по устойчивости к краснухе, воспалению плавательного пузыря, жаберному заболеванию и некоторым другим болезням. Описаны межлинейные различия по устойчивости лососевых рыб к некоторым паразитарным заболеваниям. У карпа обнаружена наследственная изменчивость по устойчивости к краснухе, воспалению плавательного пузыря, жаберному заболеванию и некоторым другим болезням.

Сложность селекции на повышенную резистентность к заболеваниям связана прежде всего с характером проявления самого признака, четкая дифференцировка которого затруднена. Обычно различают здоровых и больных рыб. Больных, в свою очередь, разделяют по состоянию на несколько классов. Например, в работах по селекции на устойчивость карпа к краснухе больных рыб по интенсивности заболевания делят на пять групп.

Кроме того, по окончании вспышки заболевания рыб разделяют на неболевших и переболевших, но выздоровевших. Для проведения генетического анализа и повышения эффективности отбора используют также дополнительные характеристики: интенсивность поражения, динамика течения болезни, ответная реакция на введение определенной дозы возбудителя болезни ("доза-эффект"), иммунологические данные, а также различные морфологические и физиологические признаки, коррелирующие с устойчивостью к заболеванию.

Селекция на устойчивость к инфекционным болезням сталкивается с большими трудностями, связанными со сложной этиологией самого заболевания, возникновение которого может зависеть от ряда биотических и абиотических факторов. Так, многие заболевания возникают лишь в определенных экологических условиях, которые очень сложно воспроизвести в селекционном эксперименте.

У рыб, как и всех животных, существуют разнообразные способы защиты организма от инфекций, вызываемых патогенными микроорганизмами и паразитами.

Этими механизмами являются:

- 1) Наличие в крови клеток-макрофагов (гранулоцитов и лимфоцитов);
- 2) Наличие в организме неспецифических веществ, несущих защитную функцию;
- 3) Лизоцим - фермент класса гидролаз, ведущий к разрушению бактериальной клетки;
- 4) Интерферон - белок, образующийся в клетках организма при вирусных инфекциях, подавляет размножение вирусов;
- 5) Комплемент - белковый комплекс сыворотки крови. С его действием связана устойчивость организма с болезнетворным микробам и освобождение гистамина при аллергических реакциях немедленного типа.



б) В крови и тканях арктических рыб обнаружены гликопротеиды – антифризы, препятствующие образованию кристаллов льда в организме рыб при низких температурах;

7) Способность к образованию в сыворотке крови антител, связывающих чужеродные белки или микроорганизмы, попадающие в тело рыбы.

Самая серьезная трудность при селекции рыб на устойчивость к заболеванию состоит в чрезвычайно медленном темпе селекционного процесса в сравнении с темпом эволюции самого возбудителя, что обеспечивает высокую приспособляемость последнего.

В настоящее время все более ощущается необходимость в селекции рыб на устойчивость к разным токсическим веществам: детергентам, пестицидам, сточным водам животноводческих комплексов и другим промышленным стокам, попадающим в водоемы.

Такую селекцию, однако, следует проводить очень осторожно и только в отношении токсикантов с коротким периодом распада, так как у "устойчивых" рыб возможно прижизненное накопление токсических веществ, что может быть опасным для человека.

Эффективность использования корма

Селекция на эффективность использования корма сопряжена с большими трудностями, так как:

- во-первых, невозможно прижизненно индивидуально учесть съеденный корм;
- во-вторых: из-за потерь корма в результате вымывания и смешивания с почвой пруда;
- в третьих, из-за присутствия в прудах трудно учитываемой естественной пищи.

В связи с этим невозможно учесть и определить величину фактически съеденного рыбами корма. Поэтому при работе с рыбой возможна только косвенная селекция на оплату корма с использованием коррелятивных признаков.

Положительную связь с оплатой корма имеет скорость роста. Быстрорастущий карп эффективнее использует корм, чем сазан.

Для повышения эффективности селекции по оплате важное значение имеют следующие физиологические признаки:

- активность пищеварительных ферментов;
- перевариваемость кормов;
- уровень обмена веществ.

Пищевая ценность рыб

Пищевая ценность рыбной продукции зависит от многих признаков, к числу которых относятся соотношение съедобных и несъедобных частей, вкусовое качество и химический состав мяса, костистость - число межмышечных косточек.

В этом направлении селекция направлена на особенности телосложения: особи с большим выходом мясной продукции характеризуются меньшими размерами головы, округлой формой тела.

Среди интерьерных признаков важнейшим является содержание внутripолостного и межмышечного жира. Внутripолостной жир не представляет пищевой ценности. Его высокое содержание приводит к аномалиям развития гонад и снижению плодовитости.

Слишком высокое содержание межмышечного жира приводит к снижению вкусовых качеств мяса.

Здесь важна методика прижизненного определения жирности еще плохо разработана, что затрудняет селекцию по этому признаку.

Число межмышечных косточек как селекционный признак представляет интерес в работах с карповыми рыбами.

Большое количество мелких межмышечных косточек у карповых рыб снижает их пищевую ценность, в связи с чем, в некоторых странах эти рыбы вообще не пользуются спросом. Число межмышечных косточек у карпа колеблется в широких пределах: так у ропшинского карпа оно варьирует от 53 до 134 (в среднем 80), у немецкого карпа – 70-134 (в среднем около 100).

Высокая внутripопуляционная изменчивость по числу межмышечных косточек (коэффициент вариации более 10%) указывают на возможность эффективного отбора по этому признаку.

Определенный селекционный интерес с точки зрения потребительских качеств у карпов представляет характер чешуйного покрова.

Установлено, что сплошной чешуйный покров у карпа доминирует над зеркальным типом чешуи.

У карпа выделено две пары аутосомных не сцепленных друг с другом генов, т.е. находящихся в разных парах хромосом, определяющих характер чешуйного покрова.

Возможны следующие генотипы и фенотипы карпа:

- 1.Ssnn, SSnn, - чешуйчатые;
- 2.ssnn - разбросанные зеркальные;
- 3.SsNnSSNn, - линейные зеркальные;
- 4.ssNn - голые (кожистые).

Карпы с генотипами SsNN, SSNN, и ssNN, т.е. содержащие NN нежизнеспособны. Эмбрионы, получившие два гена N, т.е. в гомозиготе, погибают на стадии вылупления или вскоре после выхода личинки из оболочки. Это было установлено В.С. Кирпичниковым и К.А. Головинской в 1937 г.

Ген N представляет собой, очевидно, крупную мутацию, скорее всего хромосомную перестройку типа делеции, затрагивающую небольшой участок хромосомы. У гомозигот NN, вероятно, полностью прекращен синтез одного или нескольких жизненно важных белков, и гомозиготные особи выжить не могут.

Хозяйственная ценность разных форм карпа различна. По скорости роста чешуйчатые карпы в большинстве случаев оказываются несколько лучше разбросанных, а линейные – лучше голых, но бывают и обратные соотношения. Вместе с тем линейные и голые карпы всегда растут медленнее чешуйчатых и разбросанных. Отставание карпов с геном N по скорости роста и

жизнеспособности усиливается при неблагоприятных условиях выращивания. Особенно низкой устойчивостью к заболеваниям и зимовке отличаются линейные карпы. В настоящее время от разведения линейных карпов рыбоводства отказываются.

#### б. Воспроизводительная способность

Показателями, характеризующими воспроизводительную способность у рыб являются:

- плодовитость;
- скорость полового созревания;
- сроки нерестового сезона.

В рыбоводстве в первую очередь важны показатели плодовитости самок. Различают абсолютную плодовитость и относительную плодовитость.

Абсолютная плодовитость определяется общим числом икринок в яичнике; относительная плодовитость - числом икринок на 1 кг массы тела.

На практике чаще используют показатель рабочей плодовитости (абсолютной и относительной), т. е. общее количество икры, полученной от самки в течение одного нерестового сезона. Рабочая плодовитость может быть определена у самок прижизненно, что позволяет проводить массовый отбор рыб по этому показателю.

Величина рабочей плодовитости близка к показателю абсолютной плодовитости. Многие рыбы (форель, сиги и др.) выметывают в период нереста почти всю икру, и в этом случае рабочая плодовитость практически соответствует абсолютной. Карп, в частности, в период весеннего нереста выметывает основную часть (около 85 %) икры, при этом количество икры, выметываемой при естественном нересте и получаемой при заводском воспроизводстве, примерно одинаково. Таким образом, количество овулировавших икринок, полученных с применением гипофизарных инъекций, отражает потенциальную рабочую плодовитость самок карпа.

Важнейшей рыбоводной характеристикой является число личинок, получаемых от одной самки. Хотя данный показатель зависит от множества факторов (качества используемых самцов, условий и способов получения потомства и т. п.), он в целом тесно коррелирует с плодовитостью самок и может быть использован для ее оценки.

Селекция на повышение плодовитости является одним из ведущих направлений в работах с лососевыми (например, с форелью) и некоторыми другими видами рыб, имеющими сравнительно невысокую плодовитость. Отбор по плодовитости проводят и в работах с карпом.

Все показатели плодовитости являются чрезвычайно изменчивыми признаками. Коэффициент вариации абсолютной рабочей плодовитости у самок карпа составляет иногда более 30 %, у белого толстолобика доходит до 50 %, у пестрого толстолобика - до 30 %, у пеляди равен 30-40 %. Столь же высокая изменчивость наблюдается по относительной плодовитости и коэффициенту зрелости.

У впервые нерестующих рыб изменчивость всех показателей плодовитости может быть сильно увеличена за счет неравномерного созревания разных особей.

Абсолютная плодовитость тесно коррелирует с массой тела рыб. Коэффициент корреляции между этими признаками составляет обычно 0,6-0,8 и более. Следовательно, селекция по массе тела может привести и к увеличению плодовитости рыб.

Однако необходимо иметь в виду, что особенно крупные рыбы часто бывают яловыми. Не исключено, что очень быстрый рост приводит к нарушению физиологических процессов, регулирующих нормальное половое созревание рыб. Возможна и обратная причина: нарушение в развитии воспроизводительной системы снижает затраты на генеративный обмен и тем самым обеспечивает более интенсивный соматический рост.

Важно отметить, что признаки плодовитости у рыб подвержены сильному влиянию внешней среды. Важное значение имеют показатели, характеризующие качество половых продуктов. У самок учитывают обычно величину (среднюю массу или средний диаметр) икринок, цвет икры и некоторые другие признаки. Диаметр овулировавшей икры является относительно стабильным признаком: коэффициент вариации средних значений (изменчивость по самкам) составляет у сига 3 %, у других рыб (радужная форель, карповые, тиляпия) - 5-7%.

Также, важнейшей характеристикой качества икры является выживаемость потомства в процессе эмбрионального развития.

#### 7. Скорость полового созревания

Скорость полового созревания относится к числу важнейших характеристик воспроизводительной способности рыб. У рыб с медленным половым созреванием (осетровые, растительноядные рыбы и др.) получение зрелых производителей в более раннем возрасте позволяет снизить затраты на выращивание племенного материала, ускорить смену поколений и селекционный процесс в целом. В северных районах это направление селекции является весьма актуальным и для карповодства.

С хозяйственной точки зрения важно, чтобы половое созревание наступило после достижения рыбами товарного возраста, поскольку по мере приближения половой зрелости темпа роста рыб существенно снижается. Поэтому в южных районах иногда возникает необходимость селекции на более позднее половое созревание. Так, в Туркмении самцы карпа созревают в возрасте одного года, а самки - одного-двух лет, что является одной из причин снижения рыбопродуктивности прудов. Этот вопрос особенно актуален при выращивании карпа в тепловодных хозяйствах, где самцы становятся текущими в возрасте нескольких месяцев.

Помимо температуры на скорость полового созревания может оказывать влияние обеспеченность пищей. У карпа в южных зонах улучшение условий нагула и связанное с этим повышение темпа роста приводят к ускорению полового созревания.

Время готовности производителей к нересту представляет практический интерес в селекционных работах со многими видами рыб. У растительноядных рыб и форели более раннее половое созревание позволяет повысить рыбопродуктивность прудов за счет их зарыбления в более ранние сроки. У сиговых рыб важнее иметь поздненерестующиеся формы, так как дает возможность приурочить сроки получения личинок ко времени массового развития кормовых организмов в водоеме. Изменчивость по времени полового созревания самок в нерестовом сезоне особенно свойственна видам, находящимся на начальной стадии одомашнивания (растительноядные рыбы, клариевые сомики и др.)

У белого и пестрого толстолобиков кривая распределения по срокам созревания бывает обычно многовершинной. Так при обследовании маточных стад этих видов в Краснодарском крае выявлено три четко различающихся (с интервалом в 1-2 недели) пика готовности самок к нересту.

Аналогичная прерывистая изменчивость установлена при исследовании цимлянских стад белого толстолобика и белого амура. Повторяемость этого признака в смежных нерестовых сезонах оказалась очень высокой.

Оценивая перспективы селекции в этом направлении, необходимо иметь в виду, что дифференцировка стада на различные сезонные формы и ее закрепление в ряду поколений может возникнуть и под влиянием экологических факторов: созревшие однажды в более ранние сроки особи имеют возможность за счет большего периода нагула лучше подготовиться к очередному нересту и в следующем сезоне созреть раньше других рыб. Так может возникнуть и закрепиться фенотипическая гетерогенность производителей по срокам созревания. Изменчивость по срокам подготовленности к нересту существует и у карпа. Амурский сазан и ропшинские карпы могут нереститься в более ранние сроки при достижении температуры воды 15-16°C.

Приспособленность к заводскому воспроизводству

Селекция на приспособленность к заводскому способу воспроизводства учитывает такие показатели как:

- синхронность созревания производителей;
- положительный эффект на стимуляцию гонадотропными гормонами
- повышенная устойчивость к травматизации.

Важное значение имеют также показатели, характеризующие жизнеспособность молоди, икры при заводской технологии, существенно отличающейся от условий естественного размножения.

Селекция на повышение стрессоустойчивости особенно актуальна в отношении белого толстолобика: гибель производителей этого вида после нерестовой компании часто достигает более 50%. При заводском воспроизводстве карпа достигается высокая гибель самок (до 20%)

Экстерьерные признаки

К экстерьерным признакам, учитываемым при селекции, относятся характер телосложения, окраска наружных покровов, тип чешуйного покрова (у карпа), отсутствие внешних дефектов.

Телосложение - соотношение размеров различных частей тела - учитывается при селекции практически всех животных.

Для получения показателей, характеризующих телосложение рыб, определяют длину тела  $L$  (от конца рыла до конца чешуйного покрова), длину головы  $C$  (от конца рыла до конца жаберной крышки), наибольшую высоту тела  $H$ , наибольшую ширину тела  $B$  и наибольший обхват тела  $O$ .

На основании полученных данных рассчитывают соответствующие селекционные индексы, такие как коэффициент упитанности.

В процессе одомашнивания и селекции рыб (особенно карпа) показатели телосложения сильно изменились. Культурным формам, отселекционированным по темпу роста, свойственны более высокоспинная, округлая форма тела, высокое значение индексов коэффициента упитанности.

Такая же закономерность обнаружена Г. Шпетом при сравнительном анализе признака "округлость" у разных видов рыб: наиболее высокие значения данного индекса имеют сравнительно быстрорастущие виды (лещ, густера, сазан, вобла), в то время как медленнорастущие виды (форель, вьюн, сельдь) имеют более прогонистую форму тела.

Чрезмерная "высокоспинность" может быть связана с анатомическим дефектом - искривлением позвоночника, что, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности и темпа роста. Примером может служить айшгрудский карп: усиленная селекция на высокоспинную (округлую) форму тела привела к ослаблению жизнеспособности и последующей утрате этой ценной породы.

Таким образом, для каждой породы и породной группы должен быть свой стандарт по признакам телосложения, в пределах которого отбор может давать положительные результаты. Выход за пределы этого стандарта в ту или иную сторону может привести к нарушению функциональных систем организма и, следовательно, к снижению продуктивности. Определение такого стандарта является обязательным для всех имеющихся и создаваемых пород рыб.

Также для карпов важен такой экстерьерный показатель, как разнообразие по типу чешуйного покрова. С хозяйственной точки зрения более желательны рыбы с меньшим количеством чешуй на теле. В связи с этим особенно привлекательны голые карпы, но они, как отмечалось выше, обладают пониженной продуктивностью. Важное значение поэтому имеет выведение малочешуйных форм разбросанного карпа, характеризующихся почти полной редукцией чешуйного покрова. Таковы, например, современные немецкие карпы. Сравнительно мало чешуи имеют украинские рамчатые карпы.

Малочешуйные карпы дают несколько больший выход мясной продукции по сравнению с чешуйчатыми (удельный вес чешуи у последних составляет примерно 5 % массы тела рыбы). При отсутствии чешуи, кроме того, упрощается процесс технологической обработки рыб. Карпы, лишенные чешуи, практически не болеют филометроидозом, меньше подвержены заболеванию краснухой, на них слабее сказываются последствия травматизации (приводящие к потере чешуи). Последнее особенно важно при выращивании рыб в садках и бассейнах.

Вместе с тем полная замена чешуйчатого карпа малочешуйной формой вряд ли целесообразна. Чешуйчатые карпы отличаются более высокой холодостойкостью и зимостойкостью. Тип чешуйного покрова можно использовать как метку, что существенно упрощает задачу поддержания в чистоте неродственных групп, используемых в хозяйствах для промышленной гибридизации.

Окраска тела имеет непосредственное селекционное значение только у аквариумных рыб. При работе с прудовыми рыбами отбор ярко-окрашенных особей нежелателен, так как в этом случае рыбы становятся более заметными и тем самым увеличивается опасность их истребления рыбацкими птицами.

Различия по окраске, как и по чешуйному покрову, используют для генетического маркирования разных племенных групп. Создание линий, различающихся по окраске, предусмотрено, в частности, в работах со среднерусским карпом.

#### 9. Интерьерные признаки и физиологические показатели

Для оценки селекционируемого материала используют ряд интерьерных признаков: строение осевого скелета, содержание жира, количество позвонков, относительную длину кишечника, особенности морфологии плавательного пузыря. Сложность работ со всеми этими признаками (как и с другими интерьерными показателями) состоит в трудности их прижизненной оценки. Иногда для этой цели используют рентгеновские установки. Рассмотрим наиболее важные интерьерные признаки в селекции рыб.

Относительная длина кишечника является одним из важнейших показателей, с которым, по-видимому, связаны особенности пищеварения рыб. Величина этого индекса у культурного карпа значительно выше, чем у сазана. Различия по данному признаку наблюдаются также у разных пород и породных групп культурного карпа, при этом отселекционированные группы отличаются большей длиной кишечника.

Соотношение длин камер (передней и задней) плавательного пузыря может быть использовано в селекционных работах с карпом как диагностический признак для оценки доли наследственности амурского сазана. У амурского сазана задняя камера плавательного пузыря хорошо развита и несколько длиннее передней. У карпа, наоборот, задняя камера укорочена. Редукция задней камеры очень сильно выражена у украинских карпов.

Физиологические признаки пока что не нашли широкого использования в селекционной работе с рыбами. Некоторые из них представляют интерес как возможные физиологические тесты на продуктивность. К числу таких признаков относятся гематологические показатели, устойчивость к гипоксии, уровень обмена и др. Установлено, что двухлетки карпа, отстающие в росте, характеризуются относительно невысоким содержанием гемоглобина в крови. А наиболее низкий показатель гемоглобина имеют особо крупные рыбы - рекордисты. Особи с повышенным уровнем гемоглобина отличаются большей устойчивостью к кислородному голоданию.

Таким образом, отбор по массе тела может привести к нежелательным последствиям - к снижению общей жизнеспособности рыб, связанной с анемией.

Установлено, что у карпа устойчивость к гипоксии тесно коррелирует с жизнеспособностью, а в некоторых случаях и со скоростью роста.

Устойчивые к дефициту кислорода особи имеют повышенное содержание сухого вещества в мышцах. Они отличаются также более высокой активностью фермента цитохромоксидазы и повышенной бактерицидной активностью сыворотки крови, что свидетельствует о повышении общей (неспецифической) устойчивости организма. Цитохромоксидаза – фермент, катализирует конечный этап переноса электронов на кислород в дыхательной цепи в процессе биологического окисления.

Локализована во внутренней мембране митохондрий. Устойчивость к гипоксии является очень стабильным признаком. Так группа карпов, определенная в возрасте годовиков как устойчивая к гипоксии, проявила более высокую устойчивость к гипоксии и в возрасте двухлетков. То же наблюдалось и в группе неустойчивых.

Установлена связь племенных качеств производителей с интенсивностью общего обмена. Так икра, полученная от самок с высоким уровнем дыхания, имела более высокий процент оплодотворения (на 5-17%).

Более высокой (на 9%) была масса вылупившихся эмбрионов при пониженном (на 8-10%) числе уродливых особей среди них. Личинки, потомки самок с высокой интенсивностью дыхания, также имели повышенный обмет, из-за чего продолжительность их жизни в условиях полного голодания оказалась ниже. При выращивании в садках потомство от этих самок имело преимущество перед потомством от самок с более низким уровнем дыхания по выживаемости по росту.

## 8.2 Фенодевианты

Фенодевианты - это своеобразная группа изменений, занимающая промежуточное положение между качественными и количественными признаками. Термин «фенодевианты» предложен Лернером в 1954 г. для обозначения наследственных отклонений от нормы, очень изменчивых по проявлению и частоте встречаемости и трудно поддающихся генетическому анализу.

В естественных популяциях рыб попадаются различные абберации, частота которых обычно невелика, но в отдельных случаях оказывается довольно значительной. Это имеет место у карпов.

К наиболее распространенным фенодевиантам относятся:

1. Смещение чешуи - неправильное расположение чешуй на отдельных участках тела;
2. Плавниковые уродства - редукция плавников, завитой спинной плавник, однолопастный хвостовой плавник;
3. Редукция жаберной крышки;



4. Мопсовидность - уродства и недоразвитие челюстных костей;

5. Сращение отдельных позвонков;

6. Нарушения в строении кишечника.

7. Изменения в кожных покровах и в строении чешуи, приводящее к появлению так называемых стеклянных карпов с резко замедленным ростом.

Важнейшие факторы среды, влияющие на пенетрантность и экспрессивность этих аномалий являются температура, обеспеченность кормом, рН, газовый режим водоема.

Количество фенотипов увеличивается при родственном разведении (инбридинг), достигая иногда больших частот – до 30-40%, а в некоторых случаях до 70-80%. Наследование при этом не подчиняется обычным менделевским закономерностям. Обычно фенотипы уступают нормальным рыбам по темпу роста и жизнеспособности. У карпа отставание в скорости роста может быть очень значительным с первых этапов онтогенеза.

Включение в генотип таких сильно действующих плейотропных генов, как гены N (нудус) и L (светлые карпы) сопровождается возрастанием числа фенотипов. У голых и линейных карпов их значительно больше, чем у чешуйчатых и разбросанных. Между разными породными группами рыб наблюдаются большие различия по частоте встречаемости фенотипов. Наличие фенотипов в стаде (популяции) можно рассматривать как своего рода показатель снижения генетического гомеостаза и гомеостаза развития.

Гены или сочетания генов, не обнаруживающие видимого проявления при хорошо сбалансированном генотипе и оптимальных условиях существования, проявляются при нарушении генетического баланса и в неблагоприятной среде.

Действие таких генов зависит от остального генотипа и от многих факторов среды, поэтому наследование фенотипов обычно плохо укладывается в рамки менделевских законов. Увеличение числа фенотипов в стадах одомашненных рыб свидетельствует о нежелательных последствиях селекции, о чрезмерной интенсивности отбора или о слишком тесном инбридинге.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Обоснование создания породы на основе выработанной модели.
2. Особенности роста рыб как селекционная проблема.
3. Селекционные проблемы в оценке жизнестойкости рыб.
4. Оценка морфологических и физиологических признаков при селекции рыб.
5. Воспроизводительная способность рыб как селекционная проблема.
6. Адаптация к заводскому воспроизводству как проблема селекции.
7. Разнообразие по типу чешуйчатого покрова и окраска рыб как проблема селекции.
8. Фенотипы как показатели селекционной работы.

Литература: [1, 2, 5, 7, 9]

## ТЕМА 9. ФОРМЫ И МЕТОДЫ ОТБОРА

*План лекции:*

- 1) *Искусственный отбор;*
- 2) *Массовый отбор;*
- 3) *Селекционный дифференциал;*
- 4) *Коэффициент наследуемости;*
- 5) *Индивидуальный отбор;*
- 6) *Комбинированный отбор*

### 9.1 Искусственный отбор

Целью искусственного отбора является оставление для дальнейшего разведения лучшей с точки зрения селекционера части популяции.

Селекционный процесс включает в себя целый ряд технологических процессов и производственных этапов. Основным объектом работы является селекционный материал, т.е. все отбираемые в процессе селекции особи, группируемые в селекционные номера.

Сам по себе отбор не является источником изменчивости. Он действует на фоне гетерогенности, создаваемой мутациями, рекомбинациями и полиплоидией, и в отношении определенного признака прекращается при достижении гомозиготности по соответствующим аллелям. Искусственный отбор действует как антропогенный фактор. Для сравнения рассмотрим основные формы естественного отбора.

Естественный отбор – это совокупность биологических процессов, обеспечивающих дифференциальное выживание и дифференциальное воспроизведение генотипов в популяциях

Основные формы естественного отбора.

Движущая форма естественного отбора. Для данной формы отбора характерно:

- 1) Действует при направленном изменении условий внешней среды;
- 2) В этом случае особи с признаками, которые отклоняются в определённую сторону от среднего значения, получают преимущества;
- 3) При этом иные вариации признака (его отклонения в противоположную сторону от среднего значения) подвергаются отрицательному отбору;
- 4) В результате в популяции из поколения к поколению происходит сдвиг средней величины признака в определённом направлении. При смене условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде.

Такой отбор способствует закреплению новой формы взамен старой.

Убедительный пример движущего отбора - выработка у микроорганизмов, насекомых, мышевидных грызунов устойчивости к антибиотикам и ядохимикатам. Многочисленными исследованиями установлено, что воздействие на микроорганизмы различными антибиотиками обуславливает за относительно короткий срок устойчивость к дозам, во много

раз превышающим исходную. Это объясняется тем, что антибиотики выступают в качестве фактора отбора, способствующего выживанию устойчивых к нему мутантных форм.

Благодаря быстрому размножению микроорганизмов мутантные особи увеличиваются в числе и образуют новые популяции, невосприимчивые к действию антибиотиков. Увеличение дозы или применение более сильных препаратов вновь создает условия для действия движущего отбора, в результате которого образуются все более и более устойчивые популяции микроорганизмов. Вот почему в медицине неуклонно идет поиск новых форм антибиотиков, к которым еще не приобрели устойчивости патогенные микробы.

В странах с передовой сельскохозяйственной культурой все чаще отказываются от химических средств защиты растений от вредителей (насекомых, грибков), поскольку через ограниченное число поколений движущим отбором фиксируются у вредителей мутации устойчивости к химическим веществам. Вместо химической обработки признано целесообразным через 10-12 лет заменять старый сорт новым, которого еще "не нашли" вредители.

Движущий отбор проявляется в виде устойчивого и, в известной мере, направленного изменения частоты аллеля (генотипа, фенотипа) в популяции.

Конечным результатом движущей формы отбора является полное замещение аллеля (генотипа, фенотипа) другим аллелем (генотипом, фенотипом). Таким образом, движущий отбор приводит к изменению генетической и фенотипической структуры популяции.

Механизм движущего отбора заключается в накоплении и усилении отклонений от первоначального (нормального) варианта признака. Эти отклонения появляются в ходе действия элементарных эволюционных факторов. В дальнейшем первоначальный вариант признака может стать отклонением от нормы.

Движущий отбор приводит к появлению в популяции транзитивного, или переходного полиморфизма. Полиморфизм – это одновременное сосуществование в популяции двух и более аллелей одного гена, двух и более генотипов или фенотипов. Выявить этот тип полиморфизма трудно, поскольку он существует в популяции в течение немногих (нескольких десятков) поколений.

Стабилизирующий отбор (центростремительный) Характеристика стабилизирующей формы естественного отбора.

1) Наблюдается в том случае, если условия внешней среды длительное время остаются достаточно постоянными;

2) В относительно неизменной среде преимущественно обладают типичные, хорошо приспособленные к ней особи со средним вариантом фенотипа, со средним выражением признака;

3) Он устраняет из репродуктивного процесса фенотипы, уклоняющиеся от сложившейся адаптивной нормы, отличающиеся от типичных особей мутантные формы погибают.

Стабилизирующий отбор проявляется в виде сохранения частот аллелей (генотипов, фенотипов) в популяции. Результатом стабилизирующего отбора является сохранение такого состояния популяции, при котором ее средняя приспособленность максимальна. Различают две формы стабилизирующего отбора: очищающий отбор и отбор на разнообразие.

При очищающем отборе сохраняется первоначальный (нормальный) вариант признака. Отклонения от нормального варианта признака снижают приспособленность особей и удаляются (элиминируются) из популяции. В этом случае частота одного из аллелей стремится к 1, а частоты других аллелей данного гена – к нулю.

При отборе на разнообразие отбор часто действует в пользу гетерозигот (превосходство гетерозигот над гомозиготами называется сверхдоминированием). Стабилизирующий отбор на разнообразие приводит к появлению и сохранению в популяции балансируемого (устойчивого) полиморфизма. Этот тип полиморфизма охраняется в популяциях неопределенно долгое время.

Действие стабилизирующего отбора направлено против особей, имеющих крайние отклонения от средней нормы, в пользу особей со средней выраженностью признака.

Стабилизирующий отбор ведет к большой фенотипической однородности популяции. Если он действует длительное время, то создается впечатление, что популяция или вид не изменяются. Однако эта неизменность кажущаяся и касается лишь внешнего облика популяции, генофонд же ее продолжает изменяться на основе появления мутаций, при этом в результате действия стабилизирующей формы отбора мутации широкой нормой реакции замещаются мутациями с тем же значением средней, но более узкой нормой реакции.

В результате действия стабилизирующей формы отбора мутации широкой нормой реакции замещаются мутациями с тем же значением средней, но более узкой нормой реакции. Стабилизирующий отбор в течение сотен тысяч поколений оберегает виды от существенных изменений, от разрушающего влияния мутационного процесса, выбраковывая мутантные формы. Без стабилизирующего отбора не было бы устойчивости (стабильности) в живой природе.

Напротив, стабилизирующий отбор в некоторых случаях как бы "консервирует" фенотипический облик отдельных видов организмов в течение длительного времени.

В некоторых местообитаниях абиотические условия относительно мало изменялись или даже оставались в целом стабильными в течение многих миллионов лет (таковы, например, определенные зоны морского дна). В таких условиях некоторые виды организмов могут сохранять свой фенотипический облик практически неизменным в течение значительных периодов времени. Это так называемые персистирующие формы ("живые ископаемые") - (плеченогие, мечехвосты, гаттерия, латимерия, гинкго). Широко известными примерами таких организмов являются равноногие рачки-щитни *Triops*, организация

которых не подвергалась заметным изменениям с триасового периода (более 200 млн лет); двустворчатые моллюски *Leda*, *Nucula*, *Modiolus*, существующие с каменноугольного периода (около 300 млн лет); плеченогие (брахиоподы) *Lingula*, У мечехвостов внутривидовой полиморфизм не меньше, чем у молодых видов членистоногих, однако любое отклонение от среднего значения признака (от адаптивной нормы) приводит к снижению приспособленности. не претерпевшие изменений с девонского периода (около 380 млн лет).

Известно, что реликтовое растение гинкго и потомок первоящеров гаттерия, а также кистеперая рыба - латимерия существуют почти без изменения миллионы лет. После обнаружения первой латимерии в 1938 году второй экземпляр был пойман лишь в 1952 году; при этом он не имел переднего спинного плавника. Джеймс Смит изначально описал его как *Malania anjouanae*. Позже доскональное изучение образца показало, что его анатомия во всём, кроме этого плавника, такая же, как у первого образца. Эта рыба также была отнесена к виду *Latimeria chalumnae*.

Дизруптивный (разрывающий) отбор (центробежный).

Характеристика дизруптивной формы естественного отбора.

1) Действует при наличии разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. Одна из возможных в природе ситуаций, в которой вступает в действие дизруптивный отбор, — когда полиморфная популяция занимает неоднородное местообитание. При этом разные формы приспособляются к различным экологическим нишам или субнишам;

2) Благоприятствует более чем одному фенотипу, благоприятствуют двум или нескольким крайним вариантам (направлениям) изменчивости;

3) Направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к разрыву популяции на несколько групп (по данному признаку).

Дизруптивный отбор приводит к появлению в популяции несбалансированного (неустойчивого) полиморфизма. Для длительного сохранения в популяции этого типа полиморфизма необходимо выполнение ряда условий:

а) все формы должны быть действительно равно приспособлены;

б) обе формы должны не скрещиваться между собой;

в) среда обитания должна быть неоднородной в пространстве и во времени.

Выполнение даже одного из условий встречается довольно редко, поэтому несбалансированный полиморфизм в пределах популяции – редкое явление. В результате может появиться несколько новых форм из одной исходной. Дарвин описывал действие дизруптивного отбора, считая, что он лежит в основе дивергенции, хотя и не мог привести доказательств его существования в природе.

Дизруптивный отбор способствует возникновению и поддержанию полиморфизма популяций, а в некоторых случаях может служить причиной видообразования.

Примером дизруптивного отбора является образование двух рас у погремка большого на сенокосных лугах. В нормальных условиях сроки цветения и созревания семян у этого растения покрывают всё лето. Но на сенокосных лугах семена дают преимущественно те растения, которые успевают отцвести и созреть либо до периода покоса, либо цветут в конце лета, после покоса. В результате образуются две расы погремка — ранне- и позднецветущая.

Дизруптивный отбор осуществлялся искусственно в экспериментах с дрозофилами. Отбор проводился по числу щетинок, оставались только особи с малым и большим количеством щетинок. В результате примерно с 30-го поколения две линии разошлись очень сильно, несмотря на то, что мухи продолжали скрещиваться между собой, осуществляя обмен генами.

Селекционный номер — размножаемое в одном из селекционных питомников потомство одного или нескольких исходных организмов (рыб), отобранных и изучаемых для выведения новой породы. В естественных, не антропогенных условиях, естественный отбор — это процесс дифференцированного воспроизведения генотипов в популяции, главный фактор эволюции. В этом случае отбор осуществляется действием абиотических (изменение физических условий обитания) и биотических (болезни, вредители, конкуренция за пищу или пространство и др.) факторов.

В практической селекции искусственный отбор — основа создания новых и поддержания типичности уже имеющихся пород или сортов. Каким бы методом ни создавался исходный материал (интродукция, гибридизация, мутагенез, полиплоидия и т.д.) новые формы всегда получают, проводя соответствующий отбор в этом материале.

В естественных и искусственных условиях существует много способов и методов отбора. Так для естественного отбора характерен отбор движущий, т.е. отбор, ведущий к включению в популяцию новых мутаций и комбинаций, которые при изменении условий существования приобретают положительное значение. Отбор движущий обуславливает так или иначе выраженное изменение популяции. В противоположность такому явлению, отбор центростремительный (или стабилизирующий) основан на том, что при сохранении среднего уровня условий среды обитания, при репродукции популяции сохраняются особи, выражение комплекса признаков у которых приближается к среднему для всей популяции. Отклоняющиеся от модального для популяции типа особи элиминируются. Отбор центростремительный сохраняет в популяции определенную однородность особей, т.е. стабилизирует популяцию.

Отбор искусственный сознательный или бессознательный проводится человеком. В результате искусственного отбора на основе наследственности и изменчивости создаются новые хозяйственно-полезные формы (сорта, породы), а также поддерживаются (сохраняются) признаки пород и сортов в процессе их культивирования.

Отбор искусственный бессознательный — наиболее ранняя форма селекции, при которой человек сохранял лучшие и уничтожал худшие формы.

При этом цель создания новых форм, пород или сортов сознательно им не ставилась и результаты отбора оказывались непредвиденными.

Отбор искусственный сознательный, или методический, это сознательно применяемый человеком метод селекции, при котором заранее ставится цель создания породы или сорта с нужными признаками и свойствами. В основном искусственный методический отбор проводится по комплексу признаков, формирующих нужную для селекционера форму. Только в специальных случаях отбор осуществляется по одному какому-нибудь признаку (односторонний отбор), т.к. односторонний отбор, как правило, приводит к снижению общей жизнеспособности организма. Искусственный методический отбор делится на отбор массовый и отбор индивидуальный.

### 9.2 Массовый отбор

Отбор массовый – это отбор, при котором из исходной популяции отбирается большое число сходных по комплексу признаков лучшие особи. Разновидностью массового отбора является отбор негативный, когда отбираются не лучшие экземпляры, а удаляются из селекционного цикла худшие особи. Цель массового отбора – повышение продуктивных качеств за счет высокой гетерогенности популяции.

Достоинством массового отбора является его техническая простота и высокая экономичность в случае четко выраженной немного типичной гетерогенности исходной популяции. Существенный недостаток – невозможность индивидуальной оценки по потомству и вследствие этого потеря крайних лучших генотипов. Они как бы растворяются в массе отобранных экземпляров.

Фактически, массовый отбор – это отбор и сохранение на племя отдельных лучших по фенотипу особей. Признаки при отборе могут быть самыми разнообразными, их выбор зависит от целей селекции. Можно назвать вес и размер тела, экстерьер, окраску, тип чешуйного покрова, отсутствие каких-либо дефектов, устойчивость к неблагоприятным воздействиям окружающей среды и к болезням и т.д. Возможен массовый отбор по скорости созревания половых продуктов и скорости наступления готовности к скату (проходные рыбы – лососи, осетровые). По отдельным интерьерным признакам, например по числу межмышечных костей или их полному отсутствию.

При отборе в качестве показателя отбора используются индексы, основанные на балльной системе нескольких признаков, например, скорости роста, формы тела, жирности и т.д. При массовом отборе необходимо выяснение коррелятивных связей, так как в организме животных многие признаки взаимосвязаны. Корреляционная связь может быть прямой и обратной. Прямая – положительная связь – с увеличением или уменьшением одного признака другой признак также увеличивается или уменьшается. Так, при увеличении роста животного увеличивается и живая масса. Обратная корреляционная связь – с увеличением одного показателя другой уменьшается, то есть изменение значения признаков происходит в противоположных

направлениях. Например, увеличение дозы облучения у животного вызывает уменьшение его плодовитости.

При массовом отборе генотип отобранных особей остается неизвестным, т.к. осуществляется только по фенотипу. Поэтому всегда и ведется риск ошибочности выбора. Массовый отбор является основным методом селекции рыб.

### 9.3 Селекционный дифференциал

Одним из оценочных индексов селекционного процесса является селекционный дифференциал (S). Селекционный дифференциал – это разность между средней величиной количественного признака у отобранной для репродукции группы особей и средней для всего селекционного стада перед отбором.

Для рыбовода, работающего с медленно созревающими рыбами, важно иметь возможность определить эффективность селекции в расчете на один год, т.е. учесть интервал (в годах) между поколениями. Для рыбоводов, имеющих дело с очень плодовитыми рыбами, удобным показателем интенсивности отбора является отношение числа сохраненных на племя особей к их исходному числу, или напряженность отбора

Благодаря возможности проводить отбор повышенной интенсивности рыбоводы обладают существенным преимуществом перед животноводами. Однако следует иметь в виду, что чрезмерное увеличение селекционного дифференциала (S) и интенсивности отбора (i) в результате жесткой браковки может привести к вредным последствиям.

Крайние, сильно отклоняющиеся по какому-либо признаку от среднего его значения рыбы нередко несут так называемые коррелированные изменения. Эти изменения часто отрицательно влияют на жизнеспособность. Было установлено, что самые высокоспинные карпы имеют дефекты в строении позвоночника.

Многопозвонковые особи карпа отличаются пониженной устойчивостью к дефициту кислорода. Среди самых быстрорастущих карпов увеличено число рыб с нарушениями в развитии половых желез, а у рекордистов снижено содержание гемоглобина в крови. У лососевых рыб быстрый рост на первом году жизни сопровождается ускоренным созреванием половых желез, и, как следствие, увеличением числа мелких производителей.

Повышенная устойчивость к фурункулезу у гольцов (*Salvelinus spp.*) оказалось связанной со слабой устойчивостью к жаберной болезни. Известно резкое снижение выживаемости личинок радужной форели (*Salmo gairdneri* – стальноголовый лосось) при многолетней селекции на скорость роста.

Специальный опыт селекции карпа в двух направлениях показал, что эффективность отбора асимметрична – она довольно значительна при отборе на малый вес и невелика при положительной селекции, т.е. на увеличение веса. Асимметрия отбора может иметь разные причины. В отношении карпа установлено, что изменчивость веса в основном неаддитивна.



Аддитивный эффект – суммарное выражение однозначно действующих поли генов. Большого веса достигают особи с высокой степенью гетерозиготности и это делает массовый отбор в ряде случаев безрезультатным. В стадах с повышенной гетерогенностью (полученных в результате гибридизации) отбор эффективен и в плюс-направлении.

У карпов и, вероятно, у многих других рыб, при большой плотности заселения прудов самые крупные в стаде рыбы занимают ведущее место благодаря стартовым преимуществам в размерах и конкуренции за пищу. Их отличие от других особей той же популяции носит в значительной степени ненаследственный характер, хотя они отличаются от остальных и по генетическим особенностям. Наличие в стадах таких особей также должно снижать эффективность плюс-отбора. Массовый отбор в рыбоводстве следует поэтому проводить с умеренной интенсивностью и напряженностью. Интенсивность ( $i$ ) не должна превышать 1,5-2,0.

#### 9.4 Коэффициент наследуемости

Из генетических показателей, служащих в качестве критерия эффективности искусственного отбора в животноводстве и выбора методов селекции, особое место занимает показатель наследуемости. Термин «наследуемость» (heritability) предложил Дж.Л. Лаш в 1939 г. Наследуемость – это доля влияния генетических факторов в общей фенотипической изменчивости.

Символ наследуемости  $h_2$  заимствован из ранних работ С. Райта (1921), который обозначил им «детерминацию признака наследственностью», то есть то, что вслед за Дж.Л. Лашем начали называть наследуемостью. По Дж.Л. Лашу коэффициентом наследуемости называют ту долю фенотипической изменчивости, которая обусловлена генетическими различиями. Коэффициент наследуемости выражается либо в долях единицы (от 0 до 1), либо в процентах. Х.Ф. Кушнер (1964) отмечает, с одной стороны, схематизм этого понятия, поскольку любой признак организма является продуктом совокупного влияния наследственности и условий жизни. С другой стороны, он считает, что практически при тех условиях и возможностях, которые есть, изменчивость у одних признаков больше зависит от факторов среды, а у других – от факторов наследственности.

Коэффициент наследуемости - важнейший популяционно-генетический показатель, так как от него зависит успех селекционной работы. Если наследуемость признака низкая, то косвенные методы оценки генотипа оказываются малоэффективными. Для признаков с высокой наследуемостью эффективен массовый отбор по фенотипу.

Величина коэффициента наследственности может принимать значения от 0 до +1. Коэффициент наследственности не может быть больше единицы и меньше нуля. Величина коэффициента наследственности может изменяться от влияния среды: уровень кормления, условия содержания, сезон года, возраст и т.д.

Величина коэффициента наследственности равного 1, означает, что все наблюдаемое разнообразие особей обусловлено различием их генотипов. Значение коэффициента наследственности равное 0 свидетельствует о наличии фенотипического разнообразия при полном сходстве генотипов различных особей, то есть говорит о модификационной изменчивости признака.

Промежуточные значения коэффициента наследственности говорят о наличии в популяциях как генетической, так и фенотипической изменчивости.

Чем ближе к единице величина коэффициента наследственности, тем больше доля изменчивости признака обусловлена генетическими факторами и тем меньше доля изменчивости, вызываемая факторами среды. В практике селекции коэффициент изменчивости используют для прогнозирования эффективности отбора: чем он выше в изучаемой группе особей, тем больше вероятность того, что отбор приведет у потомков к сдвигу признака в желаемую сторону.

Принято считать, что при коэффициенте наследуемости, равном 0,4 и более, можно успешно вести отбор по фенотипу, при котором в значительной степени затрагивается генотип и в этом случае от лучших родителей можно ожидать и лучшее потомство (массовая селекция).

По признакам с низким коэффициентом наследуемости (меньше 0,4) проводят так называемую семейную селекцию. При семейной селекции осуществляется оценка и отбор не отдельных индивидуумов, а семей и семейств на основе оценки фенотипа и генотипа особей.

Низкие значения коэффициента наследуемости свидетельствуют о малой эффективности селекции даже при самом жестком искусственном отборе.

Все селекционируемые признаки в зависимости от величины коэффициента наследуемости подразделяют на:

- низконаследуемые ( $h^2=0,05-0,25$ );
- средненаследуемые ( $h^2=0,26-0,59$ );
- высоконаследуемые ( $h^2=0,6$  и более).

Наиболее распространенным методом определения коэффициента наследуемости является способ вычисления его путем удвоения коэффициента корреляции между показателями одного и того же признака родителей и потомства.

Таким образом, по величине коэффициента наследуемости судят об эффективности различных методов селекции, от этого показателя в значительной степени зависит успех селекционной работы. Например, если данный показатель меньше 0,3, то массовый отбор считается неэффективным.

#### 9.4 Индивидуальный отбор

В отличие от массового отбора, индивидуальный отбор, или отбор по родственникам является в основном отбором по генотипам. На племя оставляют особей, высокие продуктивные качества которых определены по качеству их ближайших родственников. В растениеводстве и животноводстве существует много технологических приемов этого метода, но в рыбоводстве в

основном используются две формы такого отбора: семейная селекция и оценка производителей по потомству.

Семейная селекция. При этом методе несколько семейств, т.е. потомств от разных пар или небольших групп производителей выращивают при максимально идентичных условиях. Пары производителей иногда скрещивают по диаллельным схемам, используя каждого производителя для получения двух или большего числа семейств.

Скрещивание диаллельное – система скрещивания, при которой испытываемые линии, группы, сорта или породы скрещиваются между собой во всех возможных комбинациях (полные диаллельные скрещивания) или только в части комбинаций (неполные диаллельные скрещивания).

Применяется диаллельное скрещивание для оценки небольшого числа линий по специфической комбинационной способности. После предварительной оценки их по общей комбинационной способности в скрещиваниях по системе топкросс. Диаллельные скрещивания проводят в 3-4 повторениях. Их первичные данные обрабатываются методом дисперсионного анализа соответствующих вариантов.

Топкросс – метод скрещивания, применяемый для определения общей или специфической комбинационной способности инбридных линий в селекции на гетерозис. Состоит в том, что изучаемые линии определяются с одной, специально подобранной формой, называемой тестером, или анализатором. Если тестер обладает широкой генетической основой (синтетическая форма) по данным топкросса оценивают общую комбинационную способность. Линии, которые в комбинации с тестером дали показатели ниже среднего по опыту, выбраковываются. У остальных линий в диаллельных скрещиваниях определяют специфическую комбинационную способность.

Скрещивания реципрокные (взаимные) – скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнского, а в другом – в качестве отцовского родителя: ♀ AA x ♂ aa и ♀ aa x ♂ AA. Скрещивание AA x aa называется прямым, скрещивание aa x AA – обратным. В подавляющем большинстве реципрокных скрещиваний признаки и свойства гибридов не зависят от направления скрещивания. Однако, если развитие каких-либо признаков контролируется цитоплазмой, между реципрокными гибридами будут наблюдаться существенные различия. В этом случае признак будет передаваться только в том скрещивании, где материнской формой берется форма с генетически активной цитоплазмой.

После оценки качества этих семейств выбирают лучшие из них для дальнейшего выращивания и размножения. Оценка семейств производится по средним величинам, рассчитанным для каждой семьи. При разведении карпа в соотношении с общепринятыми методами проведения нереста, вместо пар производителей часто используют «гнезда» - одну самку и двух самцов. Реже семьи являются потомками нескольких (четырех и более) рыб. Семейная селекция при правильном ее проведении может быть очень эффективной.

Если оценка семьи по селекционному признаку требует вскрытия или повреждения рыбы, то для измерения выделяют 20-30 или более особей и при их положительной оценке оставляют на племя их братьев и сестер из той же семьи (т.е. сибсов). Эту разновидность семейной селекции называют сибселекцией.

Выращивание рыб из разных семейств может производиться отдельно (т.е. каждая семья в отдельном водоеме) или совместно, при условии мечения. И тот и другой способы имеют свои преимущества и недостатки. При раздельном выращивании необходима трех- или четырехкратная повторность. Для оценки 10 семейств потребуется, таким образом, 30-40 сходных между собой изолированных прудов, садков или бассейнов. Часто это оказывается трудно преодолимым препятствием для селекционера. При совместном выращивании (в одном водоеме) нелегко провести мечение большого количества рыб из всех семейств. Большие трудности возникают в этом случае в связи с зависимостью темпа роста от их исходного веса

Наличие у рыб компенсаторного роста, т.е. потенции к ускоренному росту особей, находившихся ранее в неблагоприятных условиях содержания, может несколько снизить достоверность расчетов относительных приростов. Различий в посадочных весах на старте можно избежать при помощи метода «множественного выращивания». Сущность этого метода заключается в подращивании сравниваемых групп (семейств) перед основным опытом при разных плотностях.

Посадка отстающей (по весу) группы с меньшей плотностью позволяет быстро выровнять средние веса, т.к. рост рыб в замкнутых водоемах обратно пропорционален плотности населения этих водоемов. Применение «метода множественного подращивания» для выравнивания исходного среднего веса сравниваемых потомств.

Важнейшие условия, которые должны быть учтены при осуществлении семейной селекции в рыбоводстве можно сформулировать следующим образом:

- 1) Выращивание и содержание производителей (особенно самок) до постановки скрещиваний в сходных и благоприятствующих созреванию условиях (снижение вариации общей среды);

- 2) Одновременная постановка скрещиваний, проводимых с целью получения семейств, для последующей оценки;

- 3) Использование при скрещивании преимущественно искусственного осеменения икры;

- 4) Инкубация икры в идентичных аппаратах и в равных количествах, уравнивании температурного и кислородного режима, освещения и скорости обмена воды;

- 5) Выращивание личинок, молоди и рыб старших возрастов в водоемах, относительно богатых пищей (в целях ослабления пищевой конкуренции). Условия выращивания не должны при этом сильно отличаться от условий промышленного содержания рыб;

б) Тщательное выравнивание плотности рыбного населения (по всем семьям) на этапах отдельного выращивания. Существенные различия в плотности могут сильно помешать последующему сравнению семейств. При выращивании рыб в садках, бассейнах или прудах с использованием живых кормов или кормовых смесей, количество корм должно быть одинаковым во всех вариантах опытов;

7) При отдельном выращивании рыб разных семейств необходима не менее чем трехкратная повторность опытов. Вариация прудов обычно намного превышает генетическую вариацию семейств, поэтому прудовые опыты требуют особенно много повторов. Отгороженные участки в одном пруду, так же как сходные между собой бассейны или садки, дают меньший разброс дат;

8) При совместном выращивании рыб разных семейств необходимо выравнивание посадочных весов. Если оно невозможно, надо определить поправочный коэффициент линейной регрессии прироста на исходный вес и внести исправление в наблюдаемые приросты. Очень важно в этом случае снизить по возможности пищевую конкуренцию и обеспечить одновременную посадку рыб из разных семейств (с серийным мечением). Для объективной оценки необходимо иметь два-три дубликатных пруда. Совместное выращивание более чем 10-12 семейств осуществить очень трудно. Для сравнительной оценки достаточно взять без выбора (рандомизировано) по 30-50 особей из каждой семьи;

9) Наличие у рыб сильно выраженного материнского эффекта – влияния условий выращивания и возраста самок на качество их потомства – требует проведения оценки семейств после полного исчезновения этого влияния. В наибольшей степени материнское влияние сказывается на размерах икринки и выживаемости эмбрионов. К концу первого года жизни (в умеренном климате) у карпов материнский эффект исчезает. Наличие долго сохраняющегося материнского эффекта затрудняет проведение ускоренной оценки семейств карпа в лабораторных условиях. Сильный материнский эффект обнаружен и у других видов рыб (радужная форель, атлантический лосось и др.) Отцовский эффект – влияние размеров и возраста самцов на качество потомства – выражен слабее. У карпа он заметен только на протяжении первых двух месяцев жизни.

10) Окончательную оценку и отбор лучших семейств следует проводить, как и в случае массового отбора, преимущественно в том возрасте, в каком рыбы приобретают товарную ценность.

Проверка качества производителей по потомству может быть проведена разными способами. Самым простым методом является сравнение потомств, полученных от пар или гнезд производителей:

В этом случае оцениваются не отдельные производители, а только их сочетание – проводится отбор на общую комбинационную ценность. Очень часто рыбоводы используют упрощенные диаллельные скрещивания. Самцы (или самки) поодиночке скрещиваются с одним или двумя представителями одного пола.

Также может быть использована оценка производителей одного пола: скрещивание каждого из испытываемых самцов с одними и теми же двумя

самками обеспечивает достаточно надежную оценку племенных качеств этих самцов.

Оснащение рыбоводных заводов стандартными аппаратами и лотками для инкубации икры и выдерживания личинок, а также садками для подращивания молоди позволяет широко применять полные диаллельные скрещивания в селекции многих видов рыб.

Главным затруднением при проверке производителей по потомству является не постановка диаллельных скрещиваний, а трудность одновременного содержания многочисленных потомств в одинаковых условиях.

Совместное выращивание сравниваемых семейств, наличие многократной повторности опытов и внесение поправок на разницу в исходном весе в полученные цифры приростов позволяют дать объективную оценку производителей и выбрать лучшие пары или группы для воспроизводства.

Условия, которые надо соблюдать при организации работ по проверке производителей по качеству потомства, остаются такими же, как и при проведении семейной и sibселекции. Допустимо как совместное, так и раздельное выращивание. Оценка потомств можно проводить отдельно по важнейшим продуктивным признакам или же использовать систему индексов, основанную на оценке нескольких признаков по баллам.

Необходимо учитывать сильную зависимость темпа роста от плотности рыбного населения. На выравнивание количества рыб в разных вариантах опыта приходится обращать особое внимание.

При сопоставлении эффективности семейной селекции и проверки производителей по потомству следует иметь ввиду следующее. В случае семейной селекции на племя сохраняются рыбы из наиболее продуктивных и устойчивых семейств, а при проверке по потомству отбираются производители, давшие лучшее потомство.

На проверку производителей уходит один или даже два года, соответственно увеличивается интервал между поколениями. Потеря темпа селекции крайне нежелательна, поэтому в рыбоводстве следует предпочесть семейную селекцию, легко осуществленную благодаря большой плодовитости рыб.

Главным затруднением при проверке производителей по потомству являются трудности одновременного содержания многочисленных потомств в одинаковых условиях. Также важно учитывать тот факт, что родословные рыб практически не ведутся, что создает дополнительные трудности в применении метода оценки по происхождению, то есть продуктивности родственников по восходящей линии.

Индивидуальный отбор наиболее эффективен на поздних этапах селекции, при снижении генетической изменчивости признака (достижении селекционного плато). Однако на ранних этапах селекции индивидуальный отбор из-за более низкой интенсивности может оказаться менее эффективным, чем массовый отбор.

### 9.5 Комбинированный отбор

Сущность комбинированного отбора заключается в последовательном проведении (т.е. в течение одного поколения) семейной селекции, массового отбора и, если возможно, проверки производителей по потомству.

На первом этапе комбинированной селекции ставятся скрещивания гетерогенных, т.е. неродственных, производителей с целью получения небольшого числа потомств. В карповодстве принято получение не более 10 семейств. В процессе выращивания этих семейств производится бонитировка их продуктивных качеств и выбираются лучшие семьи.

На втором этапе осуществляется массовый отбор в нескольких лучших семьях. При наличии в каждом семействе нескольких тысяч особей отбор может быть проведен с большой интенсивностью и напряженностью.

На третьем этапе организуется проверка производителей по потомству. Проверяются производители только одного пола, созревающие раньше. В карповодстве подвергаются проверке самцы. Ко времени созревания рыб другого пола эта проверка должна быть завершена.

Эффективность комбинированного отбора теоретически равна сумме эффективностей каждого из используемых методов отбора, т.е. эффективности семейного и массового отбора и проверка производителей по потомству.

Комбинированный отбор был применен при селекции ропшинского карпа.

Важную роль в селекционной работе играют родственное разведение (инбридинг) и неродственное скрещивание (аутбридинг). Степень инбридинга зависит от степени родства скрещиваемых особей. Принято, что у самооплодотворяющихся животных коэффициент инбридинга достигает максимального значения – 0,50. При скрещивании братьев и сестер (сисбы), а также родителей с детьми он равен 0,25. При других, более отдаленных скрещиваниях снижается до 0,125 и еще меньших значений. У рыб наибольшую величину инбридинга можно получить при гиногенезе.

В ограниченной по численности панмиктической популяции (или в селекционном стаде) неизбежна случайная встреча родственных особей. Чем меньше эффективная величина популяции, тем больше характерный для нее коэффициент инбридинга. При наличии в популяции (стаде) определенной степени инбридинга частоты генотипов в каждом поколении сдвигаются в сторону увеличения числа гомозигот.

При небольшом значении коэффициента инбридинга, например 0,01, степень гомозиготизации незначительна, но она становится более ощутимой при очень малой численности популяции или стада. В рыбоводных хозяйствах в связи с высокой плодовитостью рыб число производителей часто невелико, а при оставлении на племя потомства от одной – двух лучших пар коэффициент инбридинга может достигнуть 0,1-0,25. В результате гомозиготизация происходит довольно быстро. Обычным следствием инбридинга является снижение жизнеспособности и замедление роста потомства – инбредная депрессия. Причина ее – увеличение гомозиготности, в т.ч. переход в

гомозиготное состояние некоторых вредных рецессивных генов. При инбридинге разрушаются многие признаки продуктивности, в т.ч. по скорости роста и жизнеспособности, создаваемые в ходе отбора сложные полигенные гетерозиготные системы.

Хотя в целом инбридинг вреден, он может принести большую пользу в селекционной работе. Эта польза заключается в следующем:

Во-первых, в стабилизации селекционных признаков благодаря повышению гомозиготности и в усилении выражения некоторых из них.

Во-вторых, возможности получения гетерозисных промышленных гибридов в результате скрещивания особей из разных инбредных линий, т.е. это межлинейная промышленная гибридизация.

Скрещивание неродственных особей обогащает породную группу, увеличивает генетическую компоненту ее изменчивости, ускоряя селекцию и снимая вредные последствия инбридинга. Одной из систем разведения является разделение породной группы на две, три или большее число отводков или штаммов. В каждой отводке допускается умеренный инбридинг, в каждом поколении проводится отбор. Время от времени рыб из разных отводков скрещивают друг с другом. Попутно скрещивания используются и для получения товарной продукции.

Другим способом сохранения гетерогенности селекционного стада является создание резервного генного фонда в виде достаточно большой группы рыб, разведение которых не связано с инбридингом. При обеднении (уменьшении изменчивости) какой-либо из отводок, ее представители скрещиваются с рыбами из резервного фонда. В результате утерянная в ходе селекции гетерогенность восстанавливается.

Какова бы ни была система разведения, неограниченно долго сохранять большую гетерогенность породы невозможно, если одновременно не проводится интенсивная селекция. Время от времени необходимы радикальные мероприятия – новые межпородные скрещивания, отдаленная гибридизация, искусственный мутагенез и др.

Перед селекционерами иногда встают задачи совмещения полезных свойств двух пород, разновидностей, видов и даже иногда родов. При подобном синтезе имеется несколько путей решения:

1. Воспроизводительное скрещивание применяется, когда надо сочетать полезные признаки двух скрещиваемых пород или видов. Оно требует очень тщательной селекции во всех гибридных поколениях. С помощью этого метода были созданы украинская и ропшинская породы карпа, гибрид белуги со стерлядью (бестер).

2. Вводное скрещивание используется в тех случаях, когда в высокопродуктивную породу хотят ввести один или немногие ценные признаки другой породы (или вида). После исходного скрещивания двух форм гибриды последующих поколений скрещиваются возвратно с особями улучшаемой породы с сохранением на племя возвратных гибридов, имеющих искомые признаки породы – улучшателя. Если эти признаки определяются доминантными генами с четким проявлением, проблема сохранения нужных



показателей решается сравнительно легко. При рецессивности генов и тем более при полигенном наследовании опасность утери признаков – улучшателей очень велика.

3. Сходным по характеру с вводным является поглотительное скрещивание (или скрещивание насыщающее). После скрещивания двух пород ставится серия возвратных скрещиваний, но гибриды повторно сочетаются только с особями породы – улучшателя, а не улучшаемой (местной) породы.

4. В наибольшей степени избежать инбридинга при синтезе особенностей двух пород позволяет альтернативное скрещивание. При этом попеременное скрещивание гибридов с особями двух пород – улучшателей сопровождается отбором нужных комбинаций признаков. Через три-четыре поколения альтернативное скрещивание заменяется воспроизводительным с целью стабилизации признаков новой гибридной породы.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что представляет собой селекционный номер?
2. Проанализируйте преимущества и недостатки такого метода селекции как массовый отбор.
3. Проанализируйте преимущества и недостатки такого метода селекции как индивидуальный отбор.
4. Коэффициент наследуемости как основной показатель эффективности селекции.
5. Назовите условия, которые должны быть учтены при осуществлении семейной селекции в рыбоводстве
6. Каковы преимущества и недостатки комбинированного отбора?

### **ТЕМА 10: ТИПЫ СКРЕЩИВАНИЙ В СЕЛЕКЦИИ**

План лекции:

- 1) *Инбридинг в селекции рыб;*
- 2) *Аутбридинг в селекции рыб;*
- 3) *Воспроизводительное скрещивание;*
- 4) *Вводное скрещивание;*
- 5) *Поглотительное скрещивание;*
- 6) *Понятие гетерозиса.*

#### 10.1 Инбридинг в селекции рыб

Разведение - это размножение животных, осуществляемое под контролем человека. Различают чистопородное разведение и скрещивание. Биологическая основа метода скрещивания - комбинативная изменчивость.

Чистопородное разведение - это разведение в границах породы, а скрещивание - это получение потомства от производителей, относящихся к

разным племенным группам (породам). Если скрещивают более отдаленные подгруппы и группы (подвиды, виды), то говорят о гибридизации.

По степени родства производителей чистопородное разведение подразделяют на родственное (инбридинг) и неродственное (аутбридинг).

Инбридинг (англ. разведение в себе). Под инбридингом понимают получение потомства от производителей, состоящих в близкой степени родства. Степень родства определяется числом поколений от общего предка.

Спаривание особей, имеющих общего родственника в первом поколении (спаривание типа: брат - сестра), отец-дочь, называют тесным инбридингом или близкородственным разведением. Сибсы - (англ. sibs), потомки одних родителей, родные братья и сестры. Термин используется в генетике человека и животных,

Родственное разведение необходимо для сохранения в селекционируемом стаде ценных генов, полученных от выдающегося родоначальника (семейная селекция).

В остальных случаях говорят об умеренном инбридинге. Умеренный инбридинг ускоряет процесс стабилизации породы. Инбридинг является обязательным приемом при создании генетически однородных групп, предназначенных для промышленной гибридизации.

Для количественного учета степени инбридинга в родословной животного английский генетик Сьюэлл Райт ввел понятие - коэффициент инбридинга (работал на морских свинках), под которым понимают вероятность уменьшения числа гетерозиготных локусов по сравнению с исходным состоянием.

Коэффициент инбридинга позволяет оценить степень гомозиготности той или иной особи.

В рыбоводстве коэффициент инбридинга определяется числом производителей, используемых для размножения.

Генетические следствия инбридинга:

При постоянном инбридинге у потомков происходит постепенная гомозиготизация по большинству генов, по которым исходная популяция была гетерозиготна. В следствие инбридинга происходит расщепление исходной популяции на ряд генотипически различных линий. Так, при гетерозиготности популяции по одному гену Аа, возможно возникновение двух разных гомозиготных линий - АА и аа. Если популяция была гетерозиготна по двум генам АаВв, то могут возникнуть четыре линии: ААВВ, ААвв, ааВВ, аавв. Но инбредные линии не могут стать полностью гомозиготными из-за спонтанного мутагенеза. По этой причине понятие «чистая линия» часто применяемое к линиям, полученным в результате тесного инбридинга не совсем точно: линии могут только приближаться к чистоте.

Родственное разведение ведет, как правило, к угнетению ряда признаков - инбредной депрессии - это снижение жизнеспособности и приспособленности потомства, получаемого при близкородственном скрещивании. Основная причина инбредной депрессии - переход в гомозиготное состояние и, как следствие, - фенотипическое проявление вредных рецессивных генов.

При инбридинге резко снижается выживаемость и плодовитость потомков, а в некоторых случаях близкородственное скрещивание ведет к полной утрате селекционного материала. Генетический аппарат любого организма содержит некоторое количество вредных рецессивных мутаций в гетерозиготном состоянии. При инбридинге эти мутации переходят в гомозиготное состояние.

Поэтому при создании высокоинбредных линий закладывают обычно множество групп, из которых в последствии сохраняется незначительная часть особей, выдержавших длительный инбридинг.

Инбредная депрессия наиболее сильно выражена в популяциях, ранее не подвергавшихся инбридингу. В первых поколениях близкородственного разведения степень депрессии возрастает, в последующих она может стабилизироваться или даже снизиться за счет накопления в популяции генетических факторов, компенсирующих влияние вредных генов.

Последствия инбридинга на рыбах изучена пока недостаточно. Известно, что у карпов одно поколение тесного инбридинга (скрещивание сибсов) снижает темп роста на 15-20%, значительно снижается выживаемость и возрастает количество уродств. У форели скрещивание сибсов снизило выживаемость молоди на 30%, а число особей с морфологическими дефектами увеличилось в 2 раза.

Особенно сильно инбридинг отражается на воспроизводительной системе. Так, у высокоинбредных гиногенетических самок карпа наблюдается задержка полового созревания и различные нарушения в строении яичников. Биологический смысл инбридинга - закрепление желаемой наследственности и повышение гомозиготности.

На генетическом уровне, инбридинг повышает гомозиготность потомства (то есть генетическое сходство), но в то же время это означает, что в результате снижается гетерозиготность (то есть генетическое разнообразие). Гомозиготность появляется также в том случае, когда происходит скрещивание неродственных особей, и на генетическом уровне две формы гомозиготности идентичны. Даже несмотря на идентичность двух форм гомозиготности, различие проводится в том, каким образом эта гомозиготность получается и какие у нее последствия.

Родственные особи более схожи генетически, чем неродственные особи. Следовательно, при скрещивании родственных особей получается потомство, которое является более гомозиготным, чем потомство, получаемое в результате скрещивания неродственных особей; чем ближе самец с самкой друг к другу на родственных ступенях, тем более гомозиготным является потомство.

### 10.2 Аутбридинг в селекции рыб

Аутбридинг - получение потомства от неродственных производителей. Неродственными считают особей, у которых общие предки отсутствуют не менее чем в пяти поколениях. Аутбридингом называют также систему

случайных скрещиваний (панмиксия) при достаточной численности производителей, участвующих в воспроизводстве (20 пар и более).

Аутбридинг сохраняет высокую разнообразие селекционируемой популяции. Обычно его применяют на более поздних стадиях селекционного процесса для обеспечения массовой репродукции племенного материала.

Генетические последствия аутбридинга прямо противоположны результатам инбридинга:

- 1) Он повышает гетерозиготность потомков;
- 2) Объединяет у гибридов аллели, существовавшие у родительских групп порознь;
- 3) Вредные рецессивные гены, которые находились у одного из родителей в гомозиготном состоянии, у гетерозиготных по ним потомкам подавляются доминантными аллелями другого родителя.

### 10.3 Воспроизводительное скрещивание

Воспроизводительное скрещивание (синоним: заводское разведение) - метод разведения сельскохозяйственных животных, применяемый для создания новой, более совершенной породы путём скрещивания животных разных пород. Это скрещивание называют породообразующим. Спаривают животных двух или нескольких пород для получения новой породы, сочетающей в себе ценные качества исходных пород и обладающей рядом новых качеств.

Если в скрещивание вовлечены животные только двух пород, то такое называется простым воспроизводительным скрещиванием.

Если же в скрещивание включены животные трёх и более пород, то такое скрещивание называется сложным воспроизводительным скрещиванием или синтетической селекцией. При этом стремятся, что бы каждая из исходных групп обладала какими-то ценными свойствами, объединение которых было бы желательно в данной породе.

Племенную работу при воспроизводительном скрещивании проводят в четыре этапа.

На первом этапе выявляют и скрещивают животных, которые являются лучшими представителями двух (и более) исходных пород для получения помесей желательного типа. На втором этапе помесей желательного типа разводят "в себе" и закрепляют их наследственность путём однородного подбора. При этом допустимо близкородственное спаривание. На третьем этапе полученную группу животных размножают до количества, позволяющего проводить в ней отбор и подбор без применения вынужденного инбридинга. В этот заключительный период используют тщательную выбраковку тех животных, которые не отвечают стандарту новой породы. На четвертом этапе закрепляют породу.

Воспроизводительное скрещивание получило широкое распространение в рыбоводстве. С использованием этого метода селекции выведены ропшинский, сарбоянский, парский карпы. В частности, сарбоянский карп создан для суровых климатических условий Западной Сибири. Исходный материал -

самки разбросанный карп из Белоруссии, самцы принадлежат к породе ропшинский карп.

Синтетическая селекция легла в основу работы со среднерусским карпом. При этом основным направлением селекции было повысить темпы роста в условиях высокоинтенсивного хозяйства. Использовали четыре породы: украинского и нивского карпов - от них взяли высокие темпы роста и красивый интерьер, также использовали курских карпов, в которых 70% наследственности амурского сазана. Их взяли с целью повышения жизнеспособности селекционного материала. Также, загорские карпы представляли интерес как аборигенная группа, адаптированная к условиям Московской области.

#### 10.4 Вводное скрещивание

Вводное скрещивание - поглотительное скрещивание (синоним: «прилитие крови») - метод разведения сельскохозяйственных животных, применяемый для улучшения или исправления некоторых качеств ценной породы без коренного изменения её свойств.

Вводное скрещивание в селекции используют для передачи исходной породе отсутствующих у нее одного или нескольких полезных качеств. Целью его является: позаимствовать от другой породы недостающих данной породе качеств при сохранении типа и ценных качеств основной породы - поэтому и названо вводным.

Сущность метода состоит в однократном скрещивании самок исходной аборигенной породы с производителями улучшающей породы (порода улучшатель). Лучших производителей из помесей первого поколения в дальнейшем спаривают с самками улучшающей породы, а помесных самок - с лучшими производителями улучшающей породы. Это называется возвратные скрещивания. Потомство от этого скрещивания разводят в себе, применяя строгий отбор животных.

Вводное скрещивание - это небольшое временное отступление от чистопородного разведения с целью позаимствовать от другой породы некоторые недостающие данной породе качества при сохранении типа и характерных ценных признаков основной породы.

На заключительном этапе работы животные основной породы становятся типичными и приобретают новые ценные признаки улучшающей породы. Важно правильно выбрать породу, а из нее производителя для прилития крови. Вводным скрещиванием улучшались почти все породы.

Вводное скрещивание применялось в работе с нивчанским внутривидовым типом украинского чешуйчатого карпа, когда для повышения выживаемости и холодостойкости украинского карпа скрестили с ропшинским и в дальнейшем помесей в двух поколениях скрещивали с украинским чешуйчатым карпом.

Работы проводились с 1965 по 1975 г. в опытном хозяйстве «Нивка», которое расположено в зоне Киевского Полесья. Схема создания - украинского

чешуйчатого нивчанского карпа включает четыре этапа. Улучшаемая порода - украинский чешуйчатый карп. Улучшающая порода - ропшинский карп.

На первом этапе провели одноразовое «прилитие крови» ропшинского карпа. Данная манипуляция осуществлялась путем группового нереста самок украинской чешуйчатой (улучшаемой) породы с ропшинскими самцами.

Второй этап — возвратное рецитрокное скрещивание помесных производителей первого поколения с чистопородными украинскими чешуйчатыми.

Вводное скрещивание применяется обычно в том случае, когда местный материал удовлетворяет в целом требованиям селекционера

### 10.5 Поглочительное скрещивание

Поглотительное скрещивание иначе называют - тнасыщающее скрещивание (син: преобразовательное скрещивание). Это метод разведения животных, применяемый для коренного улучшения малопродуктивных пород, заключается в спаривании животных двух пород (улучшаемой и улучшающей) для получения помесей, которых затем на протяжении нескольких поколений спаривают с производителями улучшающей породы до получения животных желательного типа.

Худшая порода при этом носит название улучшаемой, лучшая — улучшающей. Самки улучшаемой породы, а затем их дочери, внуки, правнучки и т. д. из поколения в поколение скрещиваются с чистопородными производителями улучшающей породы. В результате улучшающая порода как бы поглощает улучшаемую. Признаки улучшаемой породы настолько вытесняются признаками улучшающей, а помеси высших поколений приобретают столь большое сходство с чистопородными животными улучшающей породы, что их приравнивают к этим чистопородным животным.

Главный принцип выбора пород при поглотельном скрещивании — несомненное превосходство улучшающей породы над улучшаемой по комплексу особенно важных хозяйственно полезных признаков.

К улучшаемым породам, обреченным на поглощение, относят породы местные малопродуктивные, плохо поддающиеся улучшению при разведении «в себе», породы, не соответствующие направлению, принятому для данной зоны, а также всевозможные, не имеющие племенной ценности помеси от беспорядочных скрещиваний.

Поглотительное скрещивание применяется для постепенной замены малоценных пород ценным племенным материалом. В рыбоводстве оно не представляет значительного интереса, поскольку альтернативой ему является непосредственная замена малоценного племенного материала более ценным, что достигается достаточно быстро, благодаря высокой плодовитости рыб. Поглотельным (преобразовательным) скрещиванием называют такое, при котором в течение нескольких поколений местная низкопродуктивная беспородная группа животных преобразуется в высокопродуктивную заводскую породу.

Процесс вытеснения свойствами улучшающей породы свойств породы улучшаемой при поглотительном скрещивании происходит в такой последовательности.

В 1-м поколении (1/2) от скрещивания маток улучшаемой породы с производителями улучшающей породы получают помесей, которые наряду со свойствами улучшающей породы еще сохраняют многие свойства породы улучшаемой.

Влияние гетерозиса ведет к некоторому преобладанию у помесей 1-го поколения желательных качеств улучшающей породы. Стойкость местных, приспособленных к данной зоне пород замедляет процесс поглощения их признаков.

У помесей 2-го поколения (3/4) от помесей 1-го поколения с чистопородными производителями гетерозис затухает. Но вследствие накопления наследственности улучшающей породы сходство помесей с ней возрастает, а сходство с улучшаемой породой уменьшается. Накопление наследственности лучшей, более продуктивной породы обычно полностью компенсирует утерю гетерозиса, уменьшает изменчивость и создает преимущество помесей 2-го поколения над помесями 1-го поколения. Но изменчивость помесей 2-го поколения все же велика, и отбор оказывает большое влияние на темпы поглощения и на качество последующих поколений.

У помесей 3-го поколения (7/8) сходство с улучшающей породой по большинству признаков увеличивается настолько, что помесей часто трудно отличить от чистопородных животных не только по экстерьеру, но и по продуктивности. Лишь отдельные наиболее стойкие признаки улучшаемой породы еще сохраняются в значительно ослабленном состоянии.

Поглотительное скрещивание для получения помесей 4-го (15/16) и 5-го поколений (31 /32) оказывает на повышение продуктивности и на изменение экстерьера животных обычно сравнительно небольшое влияние, но имеет большое значение для создания большей устойчивости наследственности.

Помеси 5-го и 6-го поколений настолько мало отличаются от чистопородных животных даже по наследованию достоинств улучшающей породы, что разделения между так называемыми условно-чистопородными животными и животными безусловно-чистопородными не практикуют.

К достоинствам поглотительного скрещивания относятся: быстрота преобразования породного состава стад, возможность добиться этого в широких масштабах, дешевизна такого преобразования, а при правильном выборе улучшающей породы и отсутствие риска.

Поглотительное скрещивание является наиболее простым и весьма действенным средством акклиматизации улучшающей породы в данной зоне, а в ряде случаев — и выведения новых пород.

Чтобы преобразовать стадо породы худшего качества в стадо чистопородных животных другой, лучшей по сравнению с первой, породы путем поглотительного скрещивания, обычно достаточно пяти поколений.

Отрицательная сторона поглотительного скрещивания — потеря потомками не только недостатков улучшаемой породы, но и ее достоинств, в том числе и имеющих явные преимущества перед улучшающей породой.

### 10.6 Понятие гетерозиса

При скрещивании разных видов, рас, пород животных получают гибридные организмы. Эти гибриды первого поколения часто превосходят исходные родительские формы по ряду признаков.

Гетерозис - преимущества гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами: повышение жизнеспособности, плодовитости и продуктивности у гибридов первого поколения.

История изучения гетерозиса начинается в 1760 году работа И.Г. Кельрейтер – академик Российской Академии наук – получил гибрид табака, который был мощнее обоих родителей. Он назвал его «растительный мул» - потомок осла и лошади, давно известный человечеству.

Затем Ч. Дарвин сделал заключение, что гибридизация во многих случаях сопровождается более мощным развитием гибридных организмов. Исходя из своих соображений, Ч. Дарвин провозгласил «великий закон природы», по которому, с точки зрения эволюции вида, скрещивание неродственных групп всегда полезно, а родственное спаривание (инбридинг — у животных, самоопыление — у растений) — вредно.

Научный термин «гетерозис» появился гораздо позже. Его предложил американский исследователь Дж. Шелл в 1914 г. для обозначения мощности гибридов (эффекта скрещивания), и с тех пор он прочно вошел в научную литературу как синоним старого названия «гибридная сила». Но, несмотря на то, что явление гетерозиса известно очень давно, его использование в селекционном процессе началось в 30-е годы двадцатого века.

Различают два типа гетерозиса:

-эугетерозис (настоящий гетерозис). В этом случае гибриды первого поколения обладают комплексом свойств, имеющих приспособительное значение: они характеризуются повышенной общей жизнеспособностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, имеют часто более высокие темпы роста и плодовитости.

-избыточный гетерозис (гигантизм) наблюдается усиленное развитие некоторых органов и функций, не обладающих адаптивной ценностью. Гетерозис при этом носит односторонний характер. Например, увеличение ости у злаковых.

Гетерозисный эффект при неродственном скрещивании обнаружен у многих видов рыб. Значительный гетерозис по жизнеспособности дает, например, скрещивание культурного карпа и амурского сазана. Гетерозисный эффект при скрещивании разных пород и породных групп установлен также в работах с другими прудовыми рыбами.

Гибриды культурного карпа и амурского сазана обладают сильным гетерозисом по росту. В мальковый период они обгоняют родительские формы



по скорости роста на 50% и более. Эти различия заметно усиливаются при пониженной температуре, а также при недостатке пищи. С возрастом этот эффект гетерозиса затухает, у двухлеток различия между гибридами и карпами сглаживаются.

Интересно, что повышенная жизнеспособность гибридов уже четко проявляется на эмбриональных стадиях. Выход гибридных личинок (от заложенной на инкубации икры) обычно на 10-15% и сеголеток на 15-20% выше, чем у карпа.

Особенно ценно, что эти гибриды еще и зимостойки. Так, если в ряде рыбхозов культурный карп не выживал в суровые зимы, годовики – гибриды гибли всего на 30%. Кроме этого, по сравнению с карпом, гибриды более стойки к краснухе. Также, по сравнению с родительскими формами, они обладают повышенной поисковой способностью и начинают питаться при более низкой температуре воды. Внедрение гибридизации карпа и сазана позволило продвинуть карповодство в более северные районы России.

Сильный гетерозис обнаружен по темпу роста и жизнеспособности при скрещивании украинского и ропшинских карпов. Сеголетки-гибриды – имеют темпы роста выше обоих родителей на 25%. Гетерозис по росту и выживаемости также обнаружен у стальноголового лосося и радужной форели.

Гетерозис — явление неустойчивое (кратковременное), оно наиболее ярко (четко) проявляется лишь в первом поколении ( $F_1$ ) скрещивания. Помесные (гибридные) животные при их дальнейшем разведении не дают подобных себе гетерозисных потомков, они не остаются «константными» по гетерозису. Поэтому их не оставляют на племя, а реализуют на мясо. Следовательно, гетерозис нельзя закрепить наследственно, его нужно всякий раз получать заново.

Существует следующая классификация гетерозиса:

- репродуктивный гетерозис — более высокая общая продуктивность животных, связанная с повышением плодовитости (фертильности) и более мощным развитием их репродуктивных органов;

- соматический гетерозис — более сильное развитие вегетативных частей (у растений), органов и частей тела (у животных). У мулов, например, сильно выражен соматический гетерозис, то есть большая живая масса; выше тяговое усилие; повышенное долголетие; особая выносливость; но в то же время репродуктивная система недоразвита. Как правило, они бесплодны. Сказанное выше — это пример частного гетерозиса (мощное развитие касается не всего организма животного, а лишь его отдельных признаков) в отличие от общего гетерозиса, когда имеет место развитие общей массы тела животного, повышение метаболических процессов в организме в целом, что обеспечивает повышение его продуктивности;

- адаптивный гетерозис — повышенная жизнеспособность животных, их лучшая приспособляемость.

Следует отметить, что гетерозис проявляется у помесей и гибридов — межвидовых, межпородных, межлинейных — по ограниченному числу признаков. Он никогда не проявляется по сумме всех родительских признаков.

Помеси (гибриды) превосходят своих родителей не по всем показателям продуктивности, не по всем признакам, не по их сумме, а лишь частично, по отдельным признакам (или группе признаков) или даже по отдельно взятому признаку.

В основе гетерозиса лежат два основных дополняющих друг друга генетических механизма:

- 1) Совмещение у гибридов полезных доминантных генов, накопленных обеими скрещиваемыми формами;
- 2) Увеличение у гибридов общего уровня гетерозиготности.

И в том и в другом случае происходит биохимическое обогащение гибридных особей. Нередко у этих гибридов жизнеспособность повышена, особенно при скрещивании инбредных линий или сильно инбридированных пород.

Важным условием успеха промышленной гибридизации рыб является предельная чистота ее проведения. Гибриды 1-го поколения должны полностью изыматься из водоемов. Оставление их на племя (запланированное или случайное) приводит к засорению маточных стад исходных форм и нередко сопровождается тяжелыми последствиями. Как, например, выпуск бестеров (гибриды 1-го поколения) в естественные водоемы привело к генетическому загрязнению естественных популяций осетровых.

Чистоте промышленной гибридизации могут оказать большую помощь генетические метки – оба родителя и гибриды могут различаться по аллелям генов окраски, чешуи и некоторых биохимических локусов.

В настоящее время считаются наиболее перспективными следующие внутривидовые гибридные комбинации:

- 1) Межпородные помеси карпа *C. carpio*. Сильный гетерозис наблюдается при скрещивании украинского и ропшинского карпов. Хорошие результаты дает скрещивание карпа породы Дор-70 с югославским карпом и с тайваньским (китайским) карпом. Эта последняя комбинация особенно рекомендуется для выращивания в относительно бедных прудах. Гетерозис по выживаемости и продуктивности отмечен при скрещивании венгерских и польских карпов;

- 2) Помеси растительноядных рыб семейства карповых (*Cyprinidae*). При скрещивании белых амуров (*Stenopharyngodon idella*) из рек Янцзы (Китай) и Амур (Россия) наблюдается гетерозис по выживаемости и темпу роста. Такой же гетерозис установлен и для помесей между белыми толстолобиками (*Hypophthalmichthys molitrix*) китайского и амурского происхождения;

- 3) Внутривидовые скрещивания лососевых рыб (*Salmonidae*). Гетерозис обнаружен при некоторых межпородных скрещиваниях радужной форели (*Salmo gairdneri*). Повышенная выживаемость характерна для помесей обыкновенной и альбинотической форелей. Гетерозисными являются гибриды между двумя подвидами симы (*Oncorhynchus masu*), межрасовые гибриды кижуча (*O.kisutch*) и ручьевого гольца (*Salvelinus fontinalis*);

- 4) Помеси сомиков сем. *Ictaluridae*. Скрещивание канальных сомиков (*Ictalurus punctatus*) из разных породных групп или местных штаммов приводит к гетерозису по скорости роста и выживаемости;

5) Гибриды одомашненных (культурных) карпов различных пород с диким амурским сазаном (*C.c.carpio* *C.c.haematopterus*). Карпо – сазаньи гибриды отличаются наличием сильно выраженного гетерозиса на первом году жизни.

Имеются хорошие перспективы практического использования и ряда межвидовых и межродовых гибридов.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. В чем состоит принцип воспроизводительного скрещивания, с какой целью оно проводится?
2. В чем состоит принцип вводного скрещивания, с какой целью оно проводится.
3. В чем состоит принцип поглотительного скрещивания, с какой целью оно проводится?
4. Что представляет собой гетерозис? Охарактеризуйте основные виды гетерозиса.
5. Каково значение явления гетерозиса в селекции рыб?
6. Охарактеризуйте основные формы гетерозиса.

Литература: [1, 2, 3, 8]

## **ТЕМА 11: СПЕЦИАЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ**

План лекции:

- 1) *Переопределение пола у рыб;*
- 2) *Индукцированный мутагенез;*
- 3) *Индукцированный гиногенез;*
- 4) *Индукцированный андрогенез;*
- 5) *Индукцированная полиплоидия;*
- 6) *Трансгенез.*

### 11.1 Переопределение пола у рыб

Рыбы обладают очень пластичной системой репродукции. Неопределенность с половой принадлежностью остается и в онтогенезе. Чаще всего у молодежи нет половых различий до момента полового созревания. При этом даже гистологические исследования гонад не проясняют ситуации с полом.

Итак, у рыб наблюдается в большинстве случаев раздельнополость.

При этом возможны варианты:

- 1) женская гомогаметность и мужская гетерогаметность – у большинства рыб (карп, стальноголовый лосось, белый амур, радужная форель, рыбец).
- 2) Женская гетерогаметность и мужская гомогаметность (японский угорь, тиляпии). Кроме того, есть виды, у которых у одного из полов половая

хромосома непарная. Так, например, самка фундулюса имеет парные половые хромосомы (XX), а самец - непарную половую хромосому (XO).

У основных объектов рыборазведения -- некоторых карповых, лососевых, представителей осетровых рыб - половых хромосом нет. У этих рыб половой детерминизм имеет полихромосомную основу, т. е. гены, кодирующие первичные и вторичные половые признаки рассредоточены по другим соматическим хромосомам.

Наряду с раздельнополыми, среди рыб встречаются гермафродиты.

Различают: ювенальный гермафродитизм, то есть присутствие одновременно женских и мужских половых гонад и соответственно половых клеток только на ранних стадиях развития. У неполовозрелых особей, т. е. параллельное развитие и мужских, и женских гонад и соответственно половых клеток, одни из которых впоследствии отмирают.

Как нормальное физиологическое явление у рыб встречается несколько типов функционального гермафродитизма. Особенно много примеров этого явления у окуневых рыб. Есть виды окуней, которые первую половину репродуктивного периода являются самками, а вторую - самцами. При этом рыбы имеют и первичные, и вторичные половые признаки с нормальным ово- или сперматогенезом и соответствующим полу нерестовым поведением.

Переопределение пола - это естественное или искусственное изменение одного пола в другой вследствие бисексуальной потенции организма.

Управление половым детерминизмом при искусственном разведении рыб имеет большое практическое значение. Особенно полезным этот прием может быть при разведении ценных рыб – осетровых, лососевых. Здесь желательно иметь большое поголовье самок и ограниченное количество самцов, у костистых рыб предпочтительное разведение особей одного определенного пола, обладающего большей скоростью роста, ценно с хозяйственной точки зрения. У карпа (*Cyprinus carpio*) преимущество в росте принадлежит женским особям и составляет примерно 10-30%. Такая же картина наблюдается и у лососевых рыб (*Salmonidae*), а у тропических видов тиляпий (*Oreochromis*) и африканских сомов (*Clarias*) наоборот, мужские особи обладают большей скоростью роста, чем женские.

Выращивание однополого потомства предотвращает бесконтрольный нерест производителей и тем самым обеспечивает возможность регуляции численности рыб (это важно при проведении работ по акклиматизации).

В настоящее время выделилось два течения, раскрывающие возможности регуляции соотношения полов.

Первое - метод гормональной инверсии пола. То есть превращение генотипических самок в функционально полноценных самцов или генотипических самцов в самок.

Андрогены и эстрогены не разрушаются в желудочно-кишечном тракте. Поэтому они добавляются в корма. Включения метилтестостерона в рацион личинок тиляпии в количестве 30-50 мг/кг приводит к тому, что в стаде половозрелых рыб самцы составляют 95-100 %. При добавлении в рацион форели этого же гормона (3 мг/кг) все особи превращались в самцов.

При добавлении в рацион гормона эстрадиола (20 мг/кг корма) у лососей формировалось полностью (на 100 %) женское гомосексуальное стадо. Это называется «феминистический» эффект.

Создание однополых или почти однополых популяций возможно благодаря определению пола вручную, гибридизации, селекции и прямому и косвенному использованию гормонального переопределения пола. Определение пола вручную трудоемко и неэффективно, и скрещивание гибридов применимо только к особым комбинациям видов, в частности, опять же, у тилапии. Недавно также было показано, что у тилапии существует генетическое основание дифференциации пола в зависимости от температуры, то есть что процентное соотношение мужских особей благодаря выращиванию мальков при высокой температуре может быть увеличено путем селекционного разведения.

Самыми применимыми методами получения однополых стад являются прямое переопределение пола с использованием гормонов или косвенное переопределение посредством генетических программ разведения. Прямое переопределение пола может, в общем, применяться вне зависимости от системы определения пола и успешно осуществлялось у ряда видов путем погружения икринок и мальков в гормональные растворы или с использованием питания, основанного на гормональных кормах.

Косвенный подход посредством применения программ разведения требует понимания генетических механизмов определения пола у видов, и основным фактором успешности является то, что это моногенная система, такая как в мужской гетерогаметности (XX женская; XY мужская) у лососевых и некоторых видов тилапии и женской гетерогаметности (WZ женская; ZZ мужская) у некоторых видов тилапии и ракообразных.

Потенциальная выгода от однополых женских стад в лососевой аквакультуре была определена уже давно и связана с большей доступностью женских рыб-производителей и предотвращением преждевременного созревания мужских особей, что приводит к снижению роста, выживаемости и утрате качества мяса после созревания. Использование всего полученного женского потомства с применением переопределенного (неомужского) маточного стада не является универсальным, но в некоторых странах есть сектора, в которых большая часть производства основана на однополом выращивании.

Однополые мужские стада имеют большую хозяйственную ценность в некоторых видах, в частности, у тилапии, потому что в этом виде представлены проблемы в производственной системе как с преждевременным созреванием, так и с нежелательной репродукцией. Такие стада могут выводиться также и путем прямой или косвенной маскулинизации. Добиться переопределения пола на мужской удалось в ряде видов рыб посредством применения экзогенных андрогенов, а именно путем назначения питания, обработанного метилтестостероном, в ранние периоды жизни животных, и широко применяется в питомниках тилапии по всему миру.

Программы разведения для получения полностью мужского потомства относительно легко и успешно осуществляются у видов с женской гетерогаметностью, таких как голубая тилапия (*Oreochromis aureus*) и гигантская пресноводная креветка (*Macrobrachium rosenbergii*). У видов с мужской гетерогаметностью также возможно получение генетически полностью мужского потомства через поколение новых «супермужских особей» YY, и такая программа разведения действует на промышленном уровне в отношении нильской тилапии *O. niloticus*

Программы регулирования пола значимы только для некоторых видов, в отношении которых значительная экономическая выгода появится только при культивировании однополых стад. Прямое индуцирование изменения пола при помощи гормонов может столкнуться с сопротивлением со стороны общественности – потенциальных потребителей обработанной рыбы, несмотря на то, что исследования показали, что чрезмерное количество экзогенного гормона исчезает из тканей рыбы вскоре после прекращения обработки. Более приемлемым будет использование экологически чистых и этически целесообразных подходов (таких как манипуляция экологическим определением пола, а не обработка гормонами).

Косвенные подходы, такие как программы разведения для однополого производства будут более широко приняты обществом, но столкнутся с более серьезной трудностью, ибо они должны основываться на глубоком понимании генетических механизмов определения пола, что потребует больших усилий в исследовательской области.

Регулирование пола может использоваться как форма биологического ограничения на том основании, что любые сбежавшие особи не смогут скрещиваться друг с другом и, следовательно, не смогут формировать устойчивые одичавшие популяции. Чтобы эта технология являлась эффективной формой ограничения, культивируемые стада должны гарантированно на 100 процент являться однополыми, и она может применяться только в том случае, если в принимающей среде обитания нет репродуктивно совместимых видов.

### 11.2 Индуцированный мутагенез

В целом по России с 2007 г. уровень добычи рыбы снижается в среднем ежегодно на 17,7%, следствием чего является уменьшение производства рыбной продукции почти на 10%. Для преодоления этих негативных тенденций в настоящее время утверждена Концепция развития рыбного хозяйства РФ на период до 2020 г., задачами которой являются не только увеличение объемов вылова, но и повышение эффективности использования и развития ресурсного потенциала рыбохозяйственного комплекса в целом.

В настоящее время в товарном рыбоводстве все шире применяются интенсивные методы: выращивание рыб в бассейнах, садках на теплой воде, в установках с замкнутым циклом водоснабжения. В прудовом рыбоводстве также осуществляется переход на интенсивные технологии. Это требует

быстрого создания пород рыб, которые в новых условиях обитания способны обеспечить высокую продуктивность.

Между тем, селекция рыб, основанная только на традиционных методах, каковыми являются скрещивание и отбор, является весьма длительным и трудоемким процессом. Это связано с тем, что наследуемость признаков продуктивности у карпа и других рыб, объектов товарного выращивания, невелика, а смена поколений происходит медленно. Таким образом, одной из важнейших задач сейчас является разработка методов, позволяющих ускорить селекцию рыб, сделать ее более эффективной

В связи с этим в селекционных программах применяется метод искусственного мутагенеза. Искусственный мутагенез – способ повышения генетической изменчивости за счет возникновения мутаций при обработке гамет мутагенами.

Как известно, частота естественных мутаций невелика и составляет примерно 10<sup>-5</sup> (в расчете на 1 ген за одно поколение). Индуцированный мутагенез позволяет значительно повысить частоту мутаций. Таким образом, с помощью данного метода удается обеспечить одно из наиболее важных условий успешной селекции - повышение наследственной изменчивости селекционируемого материала и увеличение генетического разнообразия в популяции.

Однако использование метода индуцированного мутагенеза в животноводстве из-за низкой плодовитости большинства сельскохозяйственных животных и их высокой индивидуальной ценности сопряжено с очень большими трудностями. Рыбы же, напротив, отличаются очень высокой плодовитостью, что делает их перспективным объектом мутационной селекции. Кроме того, внешнее оплодотворение значительно облегчает проведение мутагенных воздействий.

В зависимости от природы мутагена различают радиационный и химический мутагенез. В качестве мутагенов в селекции рыб целесообразно применять алкилирующие соединения и ультрафиолетовое излучение, поскольку они индуцируют в основном генные мутации. Использование ионизирующих излучений приводит к образованию хромосомных перестроек, обуславливающих значительное (до 100%) снижение жизнеспособности и появление большого числа уродств и аномалий. Поэтому оно не нашло применения в селекции рыб.

Идея использовать индуцированный мутагенез для ускорения селекции рыб принадлежит В.С. Кирпичникову (1969). Р.М. Цой с сотрудниками провели обширные исследования по химическому мутагенезу у карпа (1971).

В работах с рыбами в качестве мутагенов были использованы различные алкилирующие соединения с высокой биологической активностью (супермутагены); этиленимин (ЭИ), нитрозоэтилмочевина (НЭМ), диметилсульфат (ДМС) и др. Эти соединения, избирательно воздействуя на ДНК хромосом, повреждают ее, что может привести к возникновению мутаций.

В опытах Р.М. Цоя и сотрудников максимальное увеличение генетической изменчивости наблюдалось при использовании химических

мутагенов в концентрациях близких к полублетальным, т.е. при которых происходит гибель около 50% рыб. Сравнительная оценка ряда химических мутагенов показала, что в селекции рыб наиболее перспективно применение нитрозоэтилмочевины и этиленimina.

Для получения индуцированных мутаций обычно обрабатывают половые клетки (икру, сперму) или ранние зародыши рыб. Генетический эффект тем выше, чем доступнее ядро клетки действию мутагена. С этой точки зрения более эффективна обработка мутагеном зрелых спермиев.

При обработке спермиев снижается также вероятность накопления мутагена в цитоплазме половой клетки и его последующего влияния на развивающийся зародыш. Установлена определенная специфичность мутагенов по характеру вызываемых ими мутаций. Так, например, при обработке спермы карпа НЭМ чаще возникают точковые (генные) мутации, а при обработке спермы ДМС – хромосомные перестройки. У разных видов рыб чувствительность к одному и тому же мутагену может быть различной.

Многие мутагены активны в широком диапазоне концентраций, но наиболее эффективными являются концентрации мутагена, близкие к полублетальным.

Сравнительно недавно в России были начаты исследования по радиационному мутагенезу рыб с использованием в качестве мутагена ультрафиолета, то есть физический мутагенез. Применение индуцированного мутагенеза особенно целесообразно при сильном истощении генетической изменчивости в селекционируемом стаде (что может быть результатом предшествующей интенсивной селекции), когда обычные методы селекции становятся неэффективными.

Об эффективности коротковолнового ультрафиолета в качестве мутагенного агента, способного повысить изменчивость признаков продуктивности у рыб, практически ничего не известно.

Вместе с тем, использование УФ представляет значительный интерес, поскольку спектр повреждений ДНК, возникающих при воздействии УФ, существенно отличается от такового, индуцируемого алкилирующими агентами. Кроме того, в отличие от химических мутагенов, ультрафиолет легко доступен и прост в обращении.

Впервые в селекции рыб (на примере карпа) показано, что УФ-облучение спермиев приводит к увеличению в потомстве генотипической изменчивости количественных признаков, в том числе связанных с продуктивностью. Этот результат указывает на принципиальную возможность использования индуцированного УФ-мутагенеза в селекции рыб, направленной на повышение их продуктивности.

Впервые обнаружено, что снижение температуры инкубации оплодотворенных яйцеклеток приводит к увеличению объема фотореактивации УФ-повреждений хромосом спермиев; в оплодотворенных яйцеклетках рыб имеется кофеин-зависимая система репарации, которая функционирует или до, или во время репликации ДНК.



У карпа обнаружен стимулирующий эффект при УФ-облучении спермиев рыб в малых дозах. Впервые описаны рыбоводно-биологические свойства УФ-мутагенизированного потомства карпа первого и второго поколений. Материалом для опытов служили: - половые продукты (икра и сперма), полученные от производителей карпа среднерусской породной группы. В некоторых опытах использовали половые продукты амурского сазана и парского карпа.

В качестве источника УФ-излучения использовали ртутные бактерицидные лампы. В последствии при инкубации использовали эффект фотореактивации: рассеянный дневной свет, уменьшающую повреждающее действие УФ. Фотореактивация относится к одной из форм репарации живых организмов от повреждений их генетического аппарата.

Важно, что при облучении спермы в малых дозах (0.3-0.8 Дж/м<sup>2</sup>) выявлен стимулирующий эффект облучения. Стимулирующий эффект выражался в увеличении по сравнению с контролем выживаемости эмбрионов и более раннем и дружном вылуплении личинок. Наиболее четко стимулирующий эффект проявлялся при использовании икры невысокого рыбоводного качества. Когда же выживаемость эмбрионов в контроле была достаточно высока, эффект стимуляции был выражен слабее или вообще не проявлялся. Последнее обстоятельство ограничивает использование данного эффекта в практике рыбоводства.

УФ-облучение спермы приводит к увеличению изменчивости количественных признаков у личинок и сеголетков карпа в первом и втором поколениях. Сохранение повышенной изменчивости у мутагенизированных рыб второго поколения указывает на ее наследственный характер. Это открывает возможность использования индуцированного мутагенеза в селекции карпа и других видов рыб.

### 11.3 Индуцированный гиногенез

Гиногенез - это форма полового размножения организмов, при которой сперматозоид, проникая в яйцеклетку, стимулирует её развитие, но его ядро не сливается с ядром яйца и не участвует в последующем развитии зародыша. Это процесс называют ложным оплодотворением - псевдогамией. По этой причине иногда гиногенез рассматривают как одну из форм партеногенеза.

Естественный гиногенез обнаружен у некоторых нематод, костистых рыб, земноводных и многих видов покрытосеменных растений. Иногда в гиногенетических популяциях самцы не известны и яйца осеменяются спермой других видов (например, икра карася молоками щуки). Экспериментально гиногенез может быть получен при осеменении яиц спермой неродственных видов, инактивацией ядра сперматозоида физическими или химическими агентами или механическим удалением мужского пронуклеуса из яйца.

Однако развивающиеся при этом гаплоидные зародыши обычно нежизнеспособны. Для получения диплоидного гиногенеза нужно подавить цитотомию одного из делений созревания яйцеклетки или одного из первых

делений дробления зиготы. В первом случае будет получена диплоидная яйцеклетка, во втором - произойдет диплоидизация одного из бластомеров. Гиногенез используют для получения строго гомозиготных организмов, а также особей одного, обычно женского, пола. В рыбоводстве для получения высокоинбредных линий, предназначенных для промышленной гибридизации, применяется индуцированный гиногенез.

При получении диплоидных гиногенетических самок необходимо решить две задачи: как генетически инактивировать мужские хромосомы и как обойти редукцию хромосомного комплекса.

Для инактивации мужских хромосом сперму обрабатывают высокими дозами мутагенов. С этой целью сперму облучают  $\gamma$ -, X-, и ультрафиолетовыми лучами (радиационный гиногенез), реже обрабатывают химическими веществами (химический гиногенез). При этом подбираются такие дозы мутагенов, при которых мужские хромосомы оказываются полностью разрушенными, но спермий сохраняет способность проникать в яйцеклетку и активировать ее. Более приемлем радиационный гиногенез, поскольку при химическом гиногенезе существует опасность проникновения мутагена в яйцеклетку, что может негативно повлиять на развитие эмбриона.

Для диплоидизации женского набора хромосом используют чаще всего воздействие на икру низкими или высокими сублетальными температурами (температурный шок). Это воздействие проводят до осеменения (стадия метафазы II), вскоре после осеменения (стадия анафазы II) или в период первого деления дробления зародыша. Эффективность температурного шока определяется температурой и продолжительностью воздействия, а также состоянием хромосом до начала воздействия.

С помощью гиногенеза можно решить такие важные вопросы, как определение степени паратипической изменчивости, точная оценка величины инбредной депрессии у рыб, быстрое выявление и анализ наследования рецессивных генов. В селекции индуцированный гиногенез используется, прежде всего, для ускоренного получения инбредных линий с целью последующей промышленной гибридизации на получение эффекта гетерозиса.

Наиболее известный пример гиногенеза — размножение серебряного карася. Гиногенез отмечен также у диплоидных и триплоидных рас мелких живородящих тропических рыбок, относящихся (сем. Poeciliidae), у триплоидных и тетраплоидных щиповок — *Cobitis* (Cobitidae), у преимущественно диплоидного гибридного вида рыб *Menidia clarkhubbsi* (Atherinidae), у триплоидной формы плотвы — *Rutilus* (Cyprinidae).

К недостаткам данного метода селекции рыб следует отнести его трудоемкость и необходимость применять к зародышам и рыбам множество воздействий (температурный шок, гормональная обработка).

#### 1.4. Индуцированный андрогенез

Андрогенез – это форма размножения, при которой в развитии зародыша участвуют мужское ядро (привнесенное в яйцо сперматозоидом) и цитоплазма

яйцеклетки. В природе лишь немногие виды организмов размножаются за счет андрогенеза.

Таким способом размножаются отдельные виды животных (например, наездники *Nabrobrason*) и некоторые растения (кукуруза, табак) в том случае, если женское ядро погибает до оплодотворения (потому этот процесс у них в действительности ложный). Андрогенез можно вызвать искусственно, механически удалив из яйца женское ядро или прибегнув к его инактивации физическими или химическими агентами. Зародыши, возникающие в результате “оплодотворения” таких яйцеклеток, имеют гаплоидный (т.е. один) набор хромосом - мужских - и обычно нежизнеспособны.

Чтобы получить андрогенетическое жизнеспособное потомство, необходимо вызвать удвоение (диплоидизацию) мужского хромосомного комплекса и тем самым компенсировать недостающие женские хромосомы.

Диплоидизация может быть достигнута двумя способами.

- Блокирование первого деления дробления “оплодотворенного” яйца, за счет чего оно становится диплоидным;

- Слияние ядер спермиев при полиспермном оплодотворении.

Если яйцеклетки принадлежат одному виду, а спермии - другому, андрогенез будет межвидовым, а потомство гибридным. И гибриды эти не обычные, а андрогенетические ядерно-цитоплазматические, т.е. произошедшие от отцовского ядра и материнской цитоплазмы.

Искусственный, или индуцированный, андрогенез используется для решения многих задач, таких как получение высокоинбридных линий (выведенных длительным инбридингом - близкородственным скрещиванием) и клонов, регуляция пола, изучение взаимоотношений между ядром и цитоплазмой и т.д.

В последнее время индуцированный андрогенез привлекает все больше внимания в связи с проблемой сохранения редких и исчезающих видов только из генетического материала спермиев. При этом предполагается, что с помощью андрогенеза можно восстанавливать генотипы рыб из криоконсервированной спермы. Значение этого подхода к проблеме сохранения ценных генофондов в существенной мере определяется тем, что способы криоконсервации спермы рыб уже в основном разработаны, в то время как задача длительного хранения яйцеклеток и зародышей пока не решена.

Привлекательность такого подхода в существенной мере определяется тем, что технология криоконсервации спермы уже в основном разработана. Задача же длительного хранения яйцеклеток и зародышей многих животных пока не решена.

Благодаря своим биологическим особенностям осетры представляют собой чрезвычайно удобный объект для исследований по диспермному андрогенезу. Так, яйцеклетки осетровых рыб имеют несколько микропиле (обычно 6-8), что позволяет в экспериментальных условиях, варьируя концентрацию спермиев (т.е. изменяя степень разведения спермы водой), добиться одновременного проникновения в каждую яйцеклетку двух или более спермиев. Кроме того, в яйцеклетках осетровых рыб отсутствуют механизмы,

которые блокировали бы проникновение сверхчисленных спермиев, поэтому они могут беспрепятственно включаться в развитие.

Указанные особенности яйцеклеток осетровых объясняются их приспособленностью к природным условиям: оплодотворение происходит на участках рек с довольно быстрым течением, и наличие нескольких микропиле повышает вероятность проникновения спермия в яйцо.

### 11.5 Индуцированная полиплоидия

Индуцированная полиплоидия - искусственное увеличение у организмов числа гаплоидных наборов хромосом. В рыбоводстве в основном получают особей с триплоидным набором хромосом. Триплоидные рыбы чаще всего стерильны. Стерильность триплоидов обусловлена тем, что третий непарный набор хромосом препятствует нормальному прохождению мейоза в половых клетках.

Это делает их выгодными для товарного выращивания. Преимущество стерильных организмов заключается в том, что они используют энергию для роста, а не для выработки спермы или икры. Установлено, что самки триплоидной форели в половозрелом возрасте по массе на 30% больше диплоидных, что является следствием экономии энергии, необходимой для созревания икры. У триплоидных самцов форели этого же возраста существенного увеличения массы тела не наблюдается.

Наиболее часто используемым и простым способом получения триплоидных рыб является блокирование второго деления мейоза в яйцеклетках при осеменении их необлученными спермиями. При этом к диплоидному женскому пронуклеусу присоединяется гаплоидный мужской и развиваются триплоидные эмбрионы.

Если яйца рыб вскоре после оплодотворения подвергнуть тепловой обработке или давлению, они сохраняют дополнительную хромосому. Вместо двух хромосом такие особи содержат три. Самки этих рыб стерильны.

Основное применение манипуляции хромосомными наборами в аквакультуре было связано со стерильностью индуцированных триплоидов, которые появлялись во многих видах рыб и у некоторых двустворчатых моллюсков. Стерильная рыба более привлекательна для аквакультуры. Во-первых, она больше сил отдает на соматический рост, и, во-вторых, она обеспечивает потенциальное биологическое «ограничение», которое способствует культивированию экзотических генотипов и, возможно, культивированию быстрорастущей трансгенной рыбы в будущем. Но триплоидная рыба не растет быстрее своих диплоидных собратьев, хотя рост может начаться после созревания, когда у триплоидов наблюдается увеличение пропорций.

Все индуцированные триплоидные женские особи рыб, получаемые в настоящее время, были полностью стерильны; у триплоидных мужских особей больше наблюдается развитие гонад, чем у женских особей, они в основном

стерильны, но не следует сбрасывать со счетов редкие случаи плодовитости мужских особей рыб.

Другой способ получения триплоидных рыб заключается в получении тетраплоидных самок и дальнейшем их скрещивании с диплоидными самцами. Тетраплоидных рыб получают путем блокирования с помощью шоков первого деления дробления диплоидных эмбрионов на стадии анафазы митотического деления.

В последнее время для получения триплоидных (стерильных) рыб широко применяют реверсантов, а также гиногенетических особей. Основная идея полиплоидности — позволить хромосоме реплицироваться, но затормозить деление клетки с помощью так называемого «шока». Для этих целей в производстве используют температуру или высокое давление (500-600 кг/см<sup>2</sup> в течение 5-10 мин, в зависимости от вида рыб). В результате такого воздействия разрушается веретено деления, формируется женский пронуклеус и яйцо становится не гаплоидным, а диплоидным. Последующее его оплодотворение нормальной спермой продуцирует триплоид. Индуцированную полиплоидию часто сочетают с отдаленной гибридизацией.

### 11.6 Трансгенез

Трансгенез – это технология генной инженерии, при которой изолированная последовательность генов одного организма помещается в другой организм для передачи нового или модифицированного признака. Такая изолированная последовательность генов называется структурой и состоит из функционального гена и гена-промотора, который действует как переключатель для активации функционального гена. Организмы, полученные в результате успешного трансгенеза, классифицируются как генномодифицированные организмы (ГМО).

При планировании трансгенных исследований важно иметь полные знания о рисках и проблемах в отношении этики, здоровья людей и экологического воздействия трансгенной рыбы, а также понимать политический климат, в котором будет проводиться исследование и который будет регламентировать любые результаты исследования. В ответ на риски и опасения в отношении трансгенной рыбы рекомендовано направлять научно-исследовательские и опытно-конструкторские работы, если возможно, на автотрансгенетическое производство, где вводимая последовательность генов берется из того же вида.

Трансгенез являлся основной темой исследования в генетике рыб с начала 1990-х годов. Исследования в этой области развиты больше, чем в других видах животноводства по причине относительной простоты манипуляций в репродуктивной биологии водных видов. Индукция трансгенеза должна включать ряд шагов: идентификация подходящего целевого гена и разработка структуры; введение гена в оплодотворенные яйцеклетки, обычно с использованием микроинъекций или путем применения электропорации; определение инкорпорации трансгена в геном хозяина; определение экспрессии

трансгена; определение наследуемости трансгена и квантификация эффекта трансгена на целевые и нецелевые признаки.

Последний шаг крайне важен, поскольку он потребуется для полной характеристики свойств трансгенной рыбы, чтобы оценить потенциальные риски, связанные с ее разведением. Основной целью трансгенных исследований в отношении рыб в последнее время стало повышение коэффициента роста в аквакультуре посредством введения генетических структур гормона роста. Исследование также было направлено на другие признаки, такие как контроль заболеваний и репродукции, и трансгенные исследования должны сосредоточиться на таких признаках, которые трудно улучшить, применяя количественные подходы.

Трансгенная рыба также может рассматриваться как эффективная модель для изучения регуляции генов и экспрессии генов и может в потенциале стать биокомбинатом по производству ценных лекарственных препаратов. Упомянутые выше фазы развития были успешно применены к нескольким видам рыб, и были получены трансгенные линии с удивительно высокими показателями роста.

Очевидно, что трансгенез потенциально может приводить к быстрым изменениям в хозяйственно-ценных признаках, но для планирования и проведения такого исследования важно знать о возможных рисках.

В настоящее время промышленное производство трансгенной пищевой рыбы не действует. Единственным примером на современном рынке является GloFish, флюоресцентная трансгенная зебра-рыба, одобренный для продажи, и эта рыба продается только в Соединенных Штатах Америки.

В основе ограниченного коммерческого применения трансгенной рыбы лежат определенные технические причины, но главной причиной является вопрос этического риска, охраны животных, продовольственной безопасности для человека и экологического риска, связанных с разведением трансгенной рыбы.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Влияние гормонов на формирование пола у рыб.
2. Переопределение пола у рыб.
3. Охарактеризуйте достоинства и недостатки метода искусственного мутагенеза в селекции рыб.
4. Охарактеризуйте методику применения метода гиногенеза в селекции рыб.
5. Охарактеризуйте методику применения метода андрогенеза в селекции рыб.
6. Охарактеризуйте методику применения метода индуцированной полиплоидии в селекции рыб?
7. Что представляет собой трансгенез?
8. Каковы перспективы практического применения трансгенных рыб?

Литература: [1, 2, 5, 7, 8]

## ТЕМА 12: ПОНЯТИЕ О ПОРОДАХ, ВНУТРИПОРОДНАЯ СТРУКТУРА

План лекции:

- 1) *Понятие о породах;*
- 2) *Внутрипородные типы;*
- 3) *Генетические коллекции рыб.*

### 12.1 Понятие о породах

Порода – это достаточно многочисленная группа животных одного вида, сложившаяся под влиянием направленной деятельности человека в конкретных условиях и характеризующаяся определенными физиологическими и морфологическими свойствами: типом конституции, экстерьером, продуктивностью, которые стойко передаются по наследству.

Например, В Государственный реестр РФ, опубликованный в 2001 г, внесено 9 пород карпа. Официально породой считается ропшинский карп, карп алтайский зеркальный. Порода имеет относительно устойчивую генетическую структуру.

Фактор изоляции и направленный отбор приводят к повышению уровня гомозиготизации, но лишь до определенного предела. Только гетерозиготность обеспечивает возможность дальнейшей селекции.

Каждая порода создается для определенной технологии разведения и выращивания, а также для определенной климатической зоны. Например, карп «Алтайский зеркальный» создан для природных и экологических условий Западной Сибири – короткое лето и суровая продолжительная зима. Данная порода имеет высокую выживаемость при зимовке.

Татайский карп (г. Таты Венгрия), одна из старейших пород Венгрии, история которой известна с 19 века, включен в генетическую коллекцию Венгрии. Имеют низкую жирность филе и отличается повышенной продуктивностью (25 ц/га).

Поэтому каждая порода конкурентна, то есть создается при определенной технологии разведения и выращивания. Поэтому, если высоко отселектированные породы использовать и выращивать при примитивной технологии, то они не дадут желаемого результата.

Районы для разведения пород и породных групп карпа

Породы и породные группы	Район разведения
1. Украинские породы (чешуйчатая и рамчатая)	Южные районы России (IV-VI зоны прудового рыбоводства); при промышленной гибридизации – также в государствах Закавказья и Средней Азии
2. Ропшинская порода	Северо-Западная зона России, при промышленной гибридизации – повсеместно в рыбхозах I-V зон

3.Сарбоянская порода	Западная Сибирь; при промышленной гибридизации – также в среднем Поволжье
5. Ангелинская зеркальная и чешуйчатая породы	Северный Кавказ (районы неблагоприятные к заболеванию краснухой)
6. Алтайская порода	Южные районы Сибири
7. Черепецкая чешуйчатая и рамчатая породы	Индустриальные хозяйства на теплых водах
8. Среднерусский карп	I-III рыбоводные зоны; при промышленной гибридизации – также в государствах Прибалтики, Белоруссии, Западной Сибири
9. Казахстанский карп	Казахстан, при промышленной гибридизации – также в других государствах Средней Азии и южных районах Западной Сибири
10. Белорусский карп	Белоруссии, при промышленной гибридизации – также в Прибалтике и Центральной зоне России
11. Гибриды первого поколения между культурным карпом и амурским сазаном	Повсеместно в I-V рыбоводных зонах

Универсальные породы отсутствуют (нельзя быть приспособленным ко всему. Одна из важнейших характеристик породы - ее численность. Это важно для предотвращения инбридинга.

Также характеристикой породы является ее гетерогенность, Порода должна быть достаточно пластичной, что обеспечивается формированием внутривидовой структуры: расчленение ее на внутривидовые типы, отводки и линии.

### 12.2 Внутривидовые типы

Внутривидовые типы - внутривидовые группы, имеющие основные признаки породы, но отличающиеся друг от друга по некоторым хозяйственно-ценным признакам и биологическим особенностям.

Породная группа – племенная группа, прошедшая несколько поколений селекции, но еще недостаточно сложившаяся для признания ее в качестве породы. Например, породная группа "Баттерфляй".

Родителями карпов данной породной группы карпа являются среднерусские карпы отводки (Нем/УНКД).

Карпы "Баттерфляй" имеют типично карповый высокоспинный экстерьер, с разбросанным типом чешуйного покрова золотистого цвета.



Хорошая комбинационная способность этой породы позволит в дальнейшем использовать карпа Баттерфляй для получения промышленных гибридов. Эту породную группу разработчики предлагают использовать для получения однополо женского потомства карпа (триплоидные гибриды).

Порода рыб может быть однородна или может состоять из нескольких параллельно селекционируемых групп разного происхождения, называемых отводками.

Экологические (зональные) типы предполагают экологическое расчленение породы. Экологические типы имеют общее происхождение и отличаются друг от друга в основном по приспособленности к специфическим условиям конкретных зон. Например, украинские породы карпа делятся на антонинский, белоцерковный, донецкий и другие экологические типы, они имеют общее происхождение и отличаются друг от друга, в основном, по приспособленности к специфическим условиям конкретных зон.

Отводками в рыбоводстве называют генетические обособленные племенные группы внутри породы. В качестве исходного материала для отводок используют существующие породы, породные группы или беспородные (чаще всего аборигенные) популяции, а так же их помеси. Внутрипородные отводки могут отличаться друг от друга по комплексу морфологических признаков, чешуйному покрову, окраске, экстерьерным показателям т.п. В связи с общим направлением селекции и сходными условиями выращивания отводки обычно сходны по важнейшим хозяйственно ценным свойствам, характерным для породы в целом или для определенного внутрипородного типа.

Каждую отводку воспроизводят отдельно и поддерживают в «чистоте». Вследствие репродуктивной изоляции отводки существенно отличаются по генетической структуре и благодаря этому дают эффект гетерозиса при скрещивании друг с другом.

Линией в рыбоводстве называют группу рыб, имеющих общее происхождение и характеризующихся сравнительно высокой степенью инбридинга. Линиями называют так же группы рыб, создаваемых на основе расчленения племенных отводок. В этом случае линия означает наиболее мелкую внутрипородную структурную единицу.

Например, на базе одной отводки могут закладываться линии, различающиеся по чешуйному покрову, окраске и т.п. Например, есть линии с белой окраской, черные мозаичные карпы, есть линия «белый металлик» - ранее не встречавшийся тип окраски, выраженный металлический блеск чешуи, кожи головы, и плавников, связанный с интенсивным развитием в поверхностном слое кожи пигментных клеток гуанофоров. Чистую рецессивную линию белых карпов с уникальной гомозиготной рецессивной комплекс генов в генетике имеют возможность постановок анализирующих скрещиваний для выяснения характера наследования других вариантов окраски цветных карпов.

Иногда закладываются линии с применением специальных методов: например с помощью индуцированного мутагенеза (мутагенные линии) и

индуцированного гиногенеза (гиногенетические линии).

Семьей в рыбоводстве называют потомства пары или одного гнезда (одна самка и два самца) производителей. В случае парных скрещиваний все особи в потомстве являются братьями и сестрами (сибсы). Иногда семью получают от скрещивания одной самки с несколькими самцами и, наоборот, спермой от одного самца осеменяют икру от нескольких самок. В этом случае семья представлена сибсами и полусибсами.

### 12.3 Генетические коллекции рыб

Селекция представляет собой процесс разведения рыбы в искусственных условиях, затрагивающий только те особи, которые обладают желаемыми фенотипическими признаками, такими как устойчивость к заболеваниям и быстрые темпы роста. Для получения такой рыбы необходима хорошо продуманная программа селекции и племенной работы, последовательно реализуемая на протяжении многих поколений рыб. Успех программ селекции в рыбоводстве зависит, главным образом, от наличия высококачественных производителей (маточного стада), необходимых для производства качественного посадочного материала и молоди, используемых в аквакультуре или для выпуска в естественные водоёмы (например, для пополнения запасов).

Формирование и содержание генетически улучшенного ремонтно-маточного стада в контролируемых условиях, не полагаясь на естественные популяции неизвестной и непредсказуемой производительности, обеспечивает производство качественного потомства в виде гамет, личинок и молоди хорошего качества. Содержание маточного стада является первым необходимым этапом в том случае, если в планы рыбоводного хозяйства входит подращивание личинок; каждое хозяйство должно сформировать собственное маточное стадо путём отбора и разведения самок и самцов высокого качества с известным генетическим фоном.

Живые генетические (или зоологические) коллекции - сформированные совокупности производителей и ремонтного поголовья осетровых всех видов, находящиеся в государственных хозяйствах, оснащенных необходимым оборудованием для обеспечения требуемых показателей прижизненного содержания рыб, в целях сохранения биологического разнообразия и генофонда этих видов (промысловых, редких и исчезающих) и использования их в случае необходимости для искусственного воспроизводства и селекции.

На данный момент существует четыре генетических коллекции рыб:

1. Генетическая коллекции осетровых Азово-Черноморского бассейна, созданная с целью сохранения генофонда этих ценных видов рыб (разработка Южного филиала ФСГЦР). В настоящее время в этой генетической коллекции содержатся 8 видов разновозрастных особей осетровых рыб общей численностью свыше 7000 особей, общей массой около 20 т. Этот коллекционный материал гарантирует не только сохранение осетровых на видовом уровне, но и максимально воспроизводит сложную внутривидовую разнокачественность. В

коллекционном маточном стаде имеются зрелые рыбы русского осетра, севрюги, шипа, стерляди.

2. Коллекция собственных и импортированных пород форели в племзаводе "Адлер", включающая форель "адлер", яртарную, форель "дональдсона", камлоопс, стальноголового лосося, а также черноморского лосося (кумжу).

3. Коллекция пород рыб в Ропше, включающая форель рофор, росталь, стальноголового лосося, карпа ропшинского и пелядь ропшинскую.

4. Коллекция ценных промысловых видов рыб в Ропше, состоящая из атлантического лосося, каспийского лосося (кумжи), двух форм арктического гольца - ладожской и онежской палии и онежского лосося.

Сейчас создается коллекция карпа в Центральном регионе России.

С 2001 г. Московским филиалом ведутся исследования генома рыб (основных объектов аквакультуры России) с использованием молекулярно-генетического анализа ДНК. селекционеров-рыбоводов.

### Вопросы для самоконтроля

1. Закон гомологических рядов мутационной изменчивости Вавилова. Создание первых генетических коллекций.
2. Значение исходного материала для селекции рыб.
3. Охарактеризуйте основные внутривидовые типы.
4. Основные генетические коллекции рыб.
5. Цель создания генетических коллекций.

Литература: [1, 2, 4, 7, 8]

### ТЕМА 13: ТЕХНОЛОГИИ ВЫРАЩИВАНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ И РЕМОНТА ПЛЕМЕННЫХ РЫБ. МЕТОДЫ МЕЧЕНЬЯ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ.

План лекции:

- 1) Условия выращивания селекционного материала;
- 2) Основные методы меченья рыб;
- 3) Генетические маркеры и маркерная селекция.

#### 13.1 Условия выращивания селекционного материала

Известно, что разные породы, а также отдельные особи по разному реагируют на условия содержания. Хорошо отселекционированные породы проявляют свойственную им высокую продуктивность только при достаточно высоком биотехническом уровне, в то время как в неблагоприятных условиях и, особенно, при ограниченном неполноценном питании более приспособленными оказываются обычно беспородные .

При селекции домашних животных обычно стремятся создавать оптимальные условия, способствующие более полному проявлению продуктивности у каждой особи. Применительно к селекции рыб такой подход неприемлем по следующим причинам. Продуктивность у рыб является групповым показателем. С хозяйственной точки зрения важна не столько масса отдельной рыбы, сколько общая продукция, то есть масса всех выращенных рыб в расчете на единицу площади или объема водоема. Показатели индивидуальной и общей продуктивности, таким образом, по существу являются разными признаками.

Так, при редкой посадке рыбы растут быстрее, чем при плотной, однако выход продукции с единицы площади пруда при этом снижается. Оптимизация условий, способствующая достижению более высоких индивидуальных показателей, в этом случае отрицательно сказывается на величине общей продукции.

Другой особенностью, которая должна учитываться при выращивании селекционируемого материала, является сильное влияние на продуктивность рыб природных факторов. Природными факторами в значительной степени определяется уровень развития естественно - кормовой базы в водоеме, непосредственно влияющий на выход рыбной продукции. В прудовых условиях приходится учитывать также воздействие на рыб дефицита кислорода, повышенной эвтрофикацию водоема и т.п. Выращивание селекционируемого материала необходимо вести на фоне этих естественных факторов.

Искусственная оптимизация недопустима, так как может привести к снижению приспособленности рыб к реальным производственным условиям. Это же относится и к технологическим (управляемым человеком) факторам: удобрению прудов, качеству кормов и т.п. Условия выращивания племенного материала при селекции должны соответствовать прогрессивной, но реальной при промышленном выращивании технологии при которой будут культивировать создаваемую или улучшаемую породу. Селекционер должен владеть такой технологией и предвидеть основные тенденции ее развития в перспективе.

### 13.2 Основные методы меченья рыб

Меченье является необходимым элементом многих производственных процессов:

- заготовка производителей, их учет;
- отбор рыб для нерестовой компании;
- племенная работа с ремонтно-маточным стадом;
- определение оптимальных размеров и возраста выпускаемой молодежи;
- идентификация мест выпуска.

Эксперименты и селекционная работа с рыбами также часто требуют меченья рыбы. В рыбоводной практике применяются два типа меченья рыб - серийное и индивидуальное. Серийное меченье применяют при необходимости разделения рыб по полу, возрасту, происхождению, при маркировании групп.

Индивидуальное мечение, при котором каждая особь имеет свою метку, проводят при паспортизации производителей, оценке производителей по потомству, а также при специальных работах, таких как изучение селекционной и возрастной динамики селекционных признаков. Рыб метят обычно весной, при бонитировке, реже во время осеннего учета.

На практике применяют четыре метода мечения рыб - подрезание плавников, маркирование красителями, криоклеймение термоклеймение.

Подрезание плавников - наиболее простой способ, применяемый для серийного мечения, при котором обрезают примерно 2/3 длины одного из парных плавников (грудные, брюшные) или одну из лопастей хвостового плавника (верхнюю или нижнюю). Срез должен быть ровным, под прямым углом к плавниковым лучам. После отрастания плавников на месте среза остается рубец, заметный в течение нескольких лет. Подрезанием парных плавников метят обычно группы, различающиеся по происхождению или возрасту.

Целесообразнее подрезать брюшные плавники, поскольку подрезание грудных плавников препятствует нормальному движению рыб, особенно в раннем возрасте. Для разделения рыб по полу самкам рекомендуется подрезать верхнюю, самцам - нижнюю лопасти хвостового плавника.

Мечение рыб растворами красителей эффективно при работе с рыбами, имеющими крупную чешую. Для мечения применяют стойкие водорастворимые красители, применяемые в текстильной промышленности (чаще всего 3-4% водные растворы активных красителей марки "X"). Растворы вводят в чешуйчатые кармашки путем инъекции. При инъекции необходимо не допускать попадание раствора в мышцы, поскольку это может привести к воспалению.

Инъекции растворов красителей производят как при индивидуальном, так и при групповом мечении рыбы.

Для индивидуального мечения применяют десятичную систему обозначения меток. Значение цифр определяется местом введения красителя, разряды цифр - цветом красителя (синий - единицы, красный - десятки, оранжевый - сотни). Метки наносятся с брюшной стороны.

Красители применяют также при серийном мечении разных возрастных групп. В этом случае метки наносят оранжевым красителем в области спины, присваивая каждой рыбе серийный номер от 0 до 9, в зависимости от последней цифры года рождения. Метки, нанесенные растворами красителей хорошо различимы в течение нескольких лет.

Любая метка - часть информационной системы, и суть содержащихся в ней данных - быть максимально достоверными. Это совершенно необходимо, потому что на поиск и отсеивание неверной информации в больших массивах данных придется затрачивать немало времени и средств. К этим потерям необходимо также добавить и прямые убытки, к которым может привести неадекватное решение, принятое на основе неверной информации. Криоклеймение применимо для индивидуального и серийного мечения рыб с мелкой чешуей и карпов с редуцированным чешуйчатым покровом. У рыб с

крупной чешуей метки, нанесенные с применением криоклеймения, быстро исчезают.

Для криоклеймения используют тавро, охлажденное до низких температур в жидком азоте, диоксиде углерода и т.д. Тавро прижимают к чешуйному покрову рыб на 1-3 с, в результате чего кожа меняет пигментацию, хорошо различимую в течение нескольких лет.

Существует метод высокотемпературного клеймения, при котором рыб клеймят тавром, нагретым до высоких температур. Метки при таком способе мечения заметны очень долго, но процедура клеймения плохо переносится рыбами. Этот метод заключается в том, что рыбу клеймят раскалённым докрасна тавром. Тавро представляет собой отрезок стальной проволоки диаметром 4-6 мм с характерным V-образным изгибом на одном конце и рукояткой - на другом. Для распознавания пола рыбы на левом её боку делают отличительный знак самки или самца. Знак имеет вид двух соединённых под углом линий.

Самок обозначают символом, остриё которого обращено вниз, напоминая две первые черты печатной буквы "И", что означает "икрянка", самка. Самцов обозначают таким же символом, но его остриё обращено вверх, подобно первым двум чертам буквы "М", что означает "молочник", самец. Этот метод термического таврирования рыб имеет недостатки, по истечении времени тавро плохо читается, производители после клеймения долго болеют и даже гибнут. Сам процесс клеймения требует значительной затраты времени. Чтобы ускорить этот процесс уменьшить отрицательное влияние таврирование на организм рыбы, было предложено специальное приспособление. Использование такого приспособления сокращает время пребывания рыбы вне воды, уменьшает опасность теплового шока и позволяет получить более чёткое клеймо.

Матрицы такого клейма изготавливают из полосовой стали толщиной 2 мм. Они быстро нагреваются, хорошо держат тепло, не деформируются и оставляют ясный след, не вызывая большого ожога и выпадения смежных с ожогом чешуи. Всё приспособление весит 500-600 г. Матрицы, вставленные в державку, нагревают в пламени паяльной лампы до тёмно-красного цвета. Нагретое клеймо на 1-2 сек. прижимают к телу рыбы выше боковой линии.

При таврировании следует соблюдать несколько правил:

- 1) клеймо ставят производителям вскоре после нереста;
- 2) предварительно рыбу тщательно обтирают от слизи;
- 3) прижигание делают быстро, сильным нажимом, после чего рыбу немедленно выпускают в пруд.

При меченье рыб важно соблюдать следующие требования:

- 1) меченье должно оказывать минимальное влияние на гидродинамические свойства рыб;
- 2) сохранность меток в течение необходимого времени, в некоторых случаях – до конца жизни рыб;
- 3) высокая скорость меченья;
- 4) легкость обнаружения меток, в том числе в полевых условиях;

- 5) возможность передачи с помощью метки максимального объема информации;
- 6) возможность многократного считывания с меток информации без умерщвления рыб;
- 7) минимальная стоимость меток и оборудования для их прикрепления и обнаружения.

### 13.3 Генетические маркеры и маркерная селекция

Генетический маркер – это изменчивость в гене или последовательность ДНК, которая может быть определена молекулярными методами и использована для идентификации генотипов и, следовательно, для идентификации представляющих интерес особей или групп. До появления достижений молекулярной генетики, основными маркерами являлись изоферменты и другие белки. На сегодняшний день существует множество маркеров ДНК, такие как полиморфизмы митохондриальной ДНК (mtDNA), полиморфизм длины рестрикционных фрагментов (RFLP); случайная амплификация полиморфной ДНК (RAPD), повторы последовательных маркеров (в основном, микросателлитов), полиморфизмы длины амплифицированных фрагментов (AFLPs) и однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs).

Наиболее используемыми в аквакультурной генетике маркерами являются микросателлиты, хотя AFLPs и SNPs применяются все чаще. В настоящее время из банков ДНК для ценных видов аквакультуры, включая карпа, тилапию, креветок, лососевых и сома, разрабатываются полиморфные маркеры ДНК. У этих маркеров есть несколько важных способов применения, которые все больше используются в аквакультуре (в основном, в исследованиях, но также возрастает и коммерческое применение), по мере того как все больше предприятий осуществляют инвестиции в генетические программы и стоимость анализа генетических маркеров снижается.

В настоящее время самым распространенным применением маркеров в генетических программах является применение при присвоении родства, когда эффективность программ селекционного разведения может быть повышена благодаря использованию генетических маркеров для идентификации отобранной рыбы по семьям и, соответственно, по родителям. Отказ от необходимости содержать семьи отдельно (либо во время оценки производительности, либо, по меньшей мере, до тех пор, пока не станет возможной физическая маркировка) должен смягчить проблему экологического воздействия на показатели производительности семьи и обеспечить возможность оценки большего числа семей, что повысит интенсивность селекции и реакцию на отбор.

В селекционной программе разведения генетические маркеры могут использоваться для:

- 1) характеристики потенциальных исходных популяций для формирования генетически изменяемой базовой популяции;

2) понимания структуры естественной популяции для объяснения формирования исходных популяций и оценки рисков, создаваемых разведением генетически измененных запасов;

3) увеличения эффективности селекционного отбора посредством присвоения родства;

4) характеристики более долгосрочного воздействия одомашнивания и генетического управления (или плохого управления) популяций в неволе (например, для определения утраты генетической изменчивости, если эффективный размер популяции является недостаточным).

Генетические маркеры также могут использоваться для составления генетических карт, в которых связанные маркеры приписываются к группам сцепления и, в конечном итоге, к отдельным хромосомам. Генетические маркеры, тесно связанные с генами, которые дополняют количественные признаки, известны как локусы количественных признаков (QTLs). В настоящее время программы генетического картирования действуют в отношении нескольких ценных аквакультурных видов, включая лососевых, канального сома, нильскую тилапию и европейского морского окуня.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что называется мечением рыб?
2. Какие два типа мечения рыб вам известны?
3. Для чего используют эти два метода мечения рыб?
4. Назовите методы мечения рыбы.
5. Как технически осуществляют мечение рыбы?
6. Какие требования необходимо соблюдать при меченье рыбы?
7. Что представляют собой генетические маркеры?
8. С какой целью используются генетические маркеры?

Литература: [1, 2, 4, 6]

#### **ТЕМА 14. СИСТЕМА ОРГАНИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ В РЫБОВОДСТВЕ**

План лекции:

- 1) *Принципы организации селекционно-племенной работы;*
- 2) *Основные принципы формирования маточных стад.*

##### 14.1 Принципы организации селекционно-племенной работы

В комплексе мероприятий, обеспечивающих научно-технический прогресс в рыбоводстве, важнейшее место занимает селекционно-племенная работа.

Работы по селекционно-генетическим исследованиям проводятся в России (ВНИИПРХ, ГосНИОРХ, КрасНИИРХ), где выведено большое



количество продуктивных пород карповых рыб с ценными хозяйственными признаками, в ряде хозяйств сформированы коллекционные маточные стада.

Для условий прудовых хозяйств Западной Сибири и Алтая выведены сарбоянский и алтайский карпы, для условий юга страны – краснодарские породные группы, для хозяйств Северо-Запада и центральной полосы – ропшинская, парская, среднерусская породы. В условиях рыбопитомника «Горячий ключ» Краснодарского края сформированы ремонтно-маточные стада растительноядных рыб, отличающихся высоким уровнем стрессоустойчивости, низкими отходами в период нерестовой кампании, жизнестойкостью получаемого потомства. Всего в России действует 9 племенных заводов и племрепродукторов, занимающихся чистопородным разведением и выращиванием карпа продуктивных районированных пород, который в виде разновозрастного рыбопосадочного материала передается в нагульные рыбхозы. Благодаря их успешной работе доля высокопродуктивных пород карпа и их гибридов в общем объеме производства товарного карпа достигает 30%.

В СССР селекционно-племенную работу проводили в хозяйствах трех категорий. Новые и улучшенные породы создавались в селекционно-племенных хозяйствах высшего типа. Полученное в этих хозяйствах поголовье направляли для разведения в хозяйства второй категории – племенные рассадники или репродукционные хозяйства, основной целью работы которых было массовое воспроизводство породных групп и линий рыб и поставка выращенных производителей в хозяйства третьей категории – обычные рыбоводные хозяйства или фермы.

В селекционно-племенных хозяйствах высшего типа, являющихся базами научно-исследовательских институтов, кроме всех необходимых категорий летних и зимних прудов для выращивания ремонтного молодняка и производителей, было также обязательное наличие 50-100 небольших экспериментальных прудов. Такими хозяйствами были в СССР центральная база ВНИИПРХ «Якоть» в Московской области, рыбоводное хозяйство «Нивки» Киевской области, «Донрыбкомбинат» Донецкой области, хозяйства «Ропша» в Ленинградской области и «Изобелино» в Белоруссии. В Венгрии селекционно-племенными хозяйствами высшего типа, поставляющими рыбопосадочный материал и производителей карпа, растительноядных и хищных рыб почти во все страны зарубежной Европы, являлись рыбопитомник ТЕНАГ (район (медье) Пешт, г. Сазхаломбатта), рыбоводное хозяйство сельскохозяйственной школы «Сарваш», полносистемное рыбоводное хозяйство «Хортобадь».

Основная цель селекционно-племенной работы с карпом и растительноядными рыбами, как в зарубежных странах, так и в нашей республике – получение производителей, обладающих рядом хозяйственно ценных признаков и обеспечивающих получение рыбопосадочного материала в необходимом количестве с заданными характеристиками качества. Основным методом селекции является массовый отбор, в процессе которого племенное стадо рыб в конкретном хозяйстве формируется из лучших особей ремонтного

молодняка и производителей по массе, внешним признакам, темпу роста, рабочей плодовитости.

Требования к качеству породы в разных странах, как правило, разные. Однако для селекции карпа почти повсеместно характерен отбор рыб с высокоспинным экстерьером. В некоторых странах, например, в Чехии, особой популярностью пользуется голый карп, что и определяет одно из направлений селекции. В Венгрии и странах бывшей Югославии наибольшим спросом пользуется зеркальный высокоспинный карп, так как в нем больше процент мяса и съедобных частей, чем у карпа с «прогонистым» экстерьером.

Практически везде, кроме требований к экстерьеру, к племенному стаду предъявляется и то, что новая порода или гибридная форма должна давать не менее, чем на 10% больше товарной рыбы с той же площади прудов (при проведении одних и тех же интенсификационных мероприятий), чем при выращивании рыбы из посадочного материала, полученного от «беспородных» производителей.

Основные принципы организации селекционно-племенной работы в прудовом рыбоводстве были разработаны в 50—60-х годах советскими рыбоводами-селекционерами В.С.Кирпичниковым, К.А.Головинской и А.И.Куземой. С учетом опыта животноводства ими была предложена трехступенчатая схема организации селекционно-племенной работы, предусматривающая три типа рыбоводных хозяйств:

- селекцион оплеменные хозяйства высшего типа;
- племрассадники-репродукторы;
- промышленные хозяйства.

Селекционно-племенные хозяйства высшего типа (1-й тип) занимаются созданием новых пород. Улучшенный племенной материал из таких хозяйств поступает для массовой репродукции в племрассадники-репродукторы (2-й тип). Последние занимаются выращиванием ремонтного и обеспечивающего производителей промышленные хозяйства (3-й тип).

Племрассадники-репродукторы I категории совмещают функции селекционного хозяйства и репродуктора: занимаются улучшением породных качеств и массовым воспроизводством районированных породных и зональных типов украинских карпов.

Племрассадники-репродукторы II категории занимаются массовым воспроизводством внутри породных и зональных типов.

#### 14.2 Основные принципы формирования маточных стад

Создание достаточной сети специализированных репродукторов потребует, вероятно, длительного времени, в течение которого выращиванием и эксплуатацией производителей придется заниматься и обычным промышленным рыбхозам. Организация и методы ведения племенной работы в этих хозяйствах не отличаются от таковых в репродукторах.

Основные принципы формирования маточных стад в репродукторах и промышленных хозяйствах состоят в следующем:

Структура маточных стад должна обеспечивать возможность проведения неродственного промышленного скрещивания. С этой целью в хозяйстве содержат две группы рыб, условно называемые линиями (разные породы, породные группы, отводки одной породы и т.п.).

Каждую из этих групп воспроизводят "в чистоте", в то время как для товарного выращивания используют гибридов первого поколения.

В карповодстве одна из линий часто представлена аборигенным карпом, а другая—завезенным племенным материалом какой-либо отселекционированной группы карпа или амурским сазаном. Двухлинейное разведение растительноядных рыб базируется в основном на разведении рыб, завезенных из Китая и р. Амур.

При двухлинейном разведении целесообразно, чтобы две выращиваемые группы различались между собой по какому-либо наследственно закрепленному признаку, например по чешуйному покрову, окраске, биохимическим маркерам. Такой признак служит меткой, предотвращающей случайное смешение рыб разных групп. В работах с карпом в качестве маркера чаще всего используют тип чешуйного покрова: выращивают чешуйчатых и разбросанных рыб.

Промышленная гибридизация является важным и еще далеко не использованным резервом увеличения производства рыбной продукции.

В целях предотвращения инбридинга при закладке маточного стада (и в дальнейшем при его воспроизводстве) следует использовать не менее 20 пар производителей. При получении потомства на племя проводят обычно групповое скрещивание, при котором объединяют икру и сперму от нескольких производителей. В дальнейшем рыб выращивают совместно в одном пруду при оптимальных условиях, исключая сильную конкуренцию рыб.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Основная цель селекционно-племенной работы.
2. Охарактеризуйте типы рыбоводных хозяйств.
3. Принципы организации селекционно-племенной работы.
4. Принципы формирования маточных стад.

Литература: [1, 2, 4, 9]

## СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная литература

1. Инге-Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции / С.Г. Инге - Вечтомов.: учебник для студентов вузов. - СПб., 2010. - 718с.
2. Крюков, В.И. Генетика количественных признаков. Генетические основы селекции. / В.И. Крюков. Учеб. Пособие для Вузов.- Орел: Изд-воо Орел ГАУ, 2011.- 134с.

### Дополнительная литература

3. Бакай, А.В. Генетика / А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипниченко - М.: Наука, 2007. - 448с.
4. Глазер, В.М. Задачи по современной генетике / В.М. Глазер, А.И. Ким, Н.Н. Орлова - М.: Книжный дом "Университет", 2005.-328с.
5. Иванов, В.И. Генетика / В.И. Иванов, Н.Б. Барышникова.: учебник для студентов вузов. - М., Высшая школа, 2006.- 638
6. Катасонов, В.Я., Селекция рыб с основами генетики / В.Я. Катасов, Б.И. Гомельский. - М.: Агропромиздат, 2005. – 208 с.
7. Крюков, В.И. Рыбоводство. Селекция карпа. Учебное пособие для вузов / В.И. Крюков, Ю.А. Музалевская, П.А. Юшков.- Орел, Изд-во Орел ГАУ, 2007.-59с.
8. Привезенцев, Ю. А. Рыбоводство / Превезенцев Ю.А., Власов В.А.: учебник для студентов вузов. М., 2004. - 455 с.
9. Симаков, Ю.Г. Генетика рыб / Ю.Г. Симаков. - М: МГТА-2000.-342с.

Галина Викторовна Козлова

Генетика и селекция рыб

Конспект лекций

для студентов направления подготовки  
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура  
очной и заочной формы обучения

Тираж \_\_\_\_\_ экз. Подписано к печати \_\_\_\_\_.  
Заказ № \_\_\_\_\_. Объем 8,21 п.л.

Изд-во ФГБОУ ВО «Керченский государственный морской  
технологический университет»  
298309 г. Керчь, ул. Орджоникидзе, 82.