



УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ
ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

В.Я. КАТАСОНОВ
Б.И. ГОМЕЛЬСКИЙ

СЕЛЕКЦИЯ РЫБ С ОСНОВАМИ ГЕНЕТИКИ

Допущено Управлением кадров, учебных заведений и социального развития Минрыбхоза СССР в качестве учебного пособия для студентов вузов, обучающихся по специальности 31.16 "Водные биоресурсы и аквакультура"

РИБ КНИГ СЕРГЕЯ ГАЛУШАКА



EX LIBRIS OF SERGEY GALUSHAK



МОСКВА
ВО "АГРОПРОМИЗДАТ"
1991

ББК 47.2
К 29
УДК 639.3(075.8)

Редактор С. Н. Шестак

Рецензенты: кафедра прудового рыбоводства КТИРПиХ
(В. Г. Саковская), проф. В. С. Кирпичников

Катасонов В. Я., Гомельский Б. И.

К 29 Селекция рыб с основами генетики. — М.: Агропромиздат, 1991. — 208 с. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).
ISBN 5-10-001658-2

Изложены данные по частной генетике (наследованию качественных и количественных признаков), биохимической генетике, развитию воспроизводительной системы и цитогенетике размножения рыб. Освещены традиционные и современные генетические (гиногенез, мутагенез, полиплоидия и др.) методы селекции. Дана характеристика существующих и создаваемых пород рыб. Описана селекционно-племенная работа.

Для студентов рыбохозяйственных вузов.

К 3903020000-143 305-91
035(01)-91

ББК 47.2

Учебное издание

КАТАСОНОВ ВЯЧЕСЛАВ ЯКОВЛЕВИЧ
ГОМЕЛЬСКИЙ БОРИС ИЛЬИЧ

СЕЛЕКЦИЯ РЫБ С ОСНОВАМИ ГЕНЕТИКИ

Зав. редакцией Л. В. Корбут
Художественный редактор В. А. Чуракова
Технический редактор Ю. Г. Москалева
Корректор Т. Р. Сидорова

ИБ № 6700

Сдано в набор 11.10.90 г. Подписано в печать 09.01.91. Формат 60x88¹/₁₆. Бумага офсетная № 2. Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12,74. Усл. кр.-отт. 13,10. Уч.-изд. л. 14,24. Изд. № 109. Тираж 2 500 экз. Заказ № 420. Цена 60 коп.

Московская типография № 9 НПО "Всесоюзная книжная палата" Государственного комитета СССР по печати. 109033, Москва, Волочаевская, 40.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО "Агропромиздат", 107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

ISBN 5-10-001658-2

© В. Я. Катасонов, Б. И. Гомельский, 1991

ВВЕДЕНИЕ

Рыбоводство — сравнительно молодая отрасль, обеспечивающая человека белком. Хотя выращивание дикого предка карпа-сазана — было известно более двух тысяч лет назад, его одомашнивание произошло значительно позднее. Первые культурные породы карпа были выведены в странах Западной Европы в XVII—XVIII столетиях. Позднее стали разводить радужную и ручьевую форель, серебряного карася, линя и некоторых других рыб.

Почти до последнего времени число разводимых объектов ограничивалось лишь единичными видами: в нашей стране — это карп и в небольшом объеме форель. Со второй половины текущего столетия началось интенсивное освоение рыб дальневосточного комплекса — белого амура, белого и пестрого толстолобика, а также (в ограниченном масштабе) черного амура. В последние годы в прудовую культуру введены новые объекты — несколько видов буффало, американский канальный сомик и веслонос. Ведутся работы и по одомашниванию аборигенных видов осетровых — стерляди и ленского осетра, а также пеляди.

Разводимые рыбы в основном все еще мало отличаются от своих диких предков. Культурные породы имеют лишь у карпа и радужной форели.

На современном этапе наряду с дальнейшим прогрессом традиционного прудового рыбоводства все большее значение приобретают новые формы — выращивание рыб в садках и бассейнах, водоемах-охладителях электростанций и других промышленных объектов. Интенсивное развитие получает культивирование рыб в установках с частично или полностью замкнутым водоснабжением.

Успешное развитие всех форм товарного рыбоводства возможно лишь на основе комплексной интенсификации. Важнейшее значение при этом имеет селекционно-племенная работа, направленная на качественное преобразование объекта разведения — выведение новых пород и создание высокопродуктивных племенных стад рыб, их рациональное использование.

Ряд биологических особенностей рыб определяет специфику методического подхода к их селекции и промышленному разведению. В отличие от животноводства в рыбоводстве, как и в растениеводстве, селекционер имеет дело с массовым материалом. Ряд существенных

отличий имеется в селекции рыб и по сравнению с растениеводством. Рыбоводство имеет свою систему приемов и методов селекционно-племенной работы, построенную на общих принципах, однако учитывающих биологические особенности рыб.

Первые научные работы по генетике и селекции прудовых рыб в СССР относятся к 30-м годам. Чрезвычайно большое значение имели проведенные в те годы В. С. Кирпичниковым, К. А. Головинской и Е. И. Балкашиной исследования по генетике чешуйного покрова у карпа, результаты которых сразу же стали использоваться в селекционно-племенной работе. В 30-е годы на Украине под руководством А. И. Куземы началась селекционная работа с карпом, завершившаяся созданием двух украинских пород. В довоенный период В. С. Кирпичниковым были выполнены исследования по гибридизации карпа с сазаном, подтвердившие высокую эффективность промышленного скрещивания в рыбоводстве. В конце 40-х — начале 50-х годов были организованы работы по селекции ропшинского, белорусского и парского карпов (В. С. Кирпичников, Д. П. Поликсенов, К. А. Головинская). В этот же период К. А. Головинской и Д. Д. Ромашовым были проведены исследования однополной формы серебряного карася, завершившиеся открытием естественного гиногенеза у данного вида.

Интерес к вопросам селекции и племенной работы возрастал параллельно с развитием прудового рыбоводства. В СССР он был связан со строительством крупных рыбоводных хозяйств, повышением уровня интенсификации. Уже в середине 60-х годов стало очевидным несоответствие запросов промышленности и состояния селекционно-племенного дела в отрасли. Прудовые хозяйства нуждались в больших по численности маточных стадах карпа, укомплектованных высокопродуктивными производителями. В этот период вопросы селекции и племенной работы начали интенсивно разрабатывать многие отраслевые институты. В 60–70-х годах были развернуты работы по созданию комплекса районированных пород карпа — среднерусского, краснодарского, казахстанского. Одновременно продолжалась селекция ропшинского, украинских, белорусского и парского карпов. В Западной Сибири были организованы работы по выведению сарбоянского карпа. В настоящее время селекция карпа ведется также в Молдове, Грузии, Литве. Проводятся работы по созданию породы карпа, предназначенной для разведения в садках на теплых водах. Большой вклад в организацию и проведение этих работ внесли А. И. Кузема, В. С. Кирпичников, К. А. Головинская, Д. П. Поликсенов, позднее Ю. П. Боброва, Р. М. Цой, В. Я. Катасонов, В. Г. Томиленко, В. А. Коровин, Ю. И. Илясов, А. С. Зонина, В. В. Лобченко, А. И. Чутаева и др.

ГосНИОРХом под руководством М. А. Андрияшевой выполнен комплекс селекционных исследований пеляди.

Селекционные работы ведутся также с растительноядными рыбами, форелью и некоторыми видами осетровых.

Развитию селекционных работ с рыбами способствовали успехи в

изучении генетических особенностей объектов разведения. С начала 70-х годов были расширены исследования по частной генетике карпа: было изучено наследование признаков окраски (В. Я. Катасонов) и ряда биохимических признаков (К. А. Трувеллер, Л. И. Московкин, Т. Паавер, Ю. И. Щербенок и др.). Исследования по биохимической генетике впоследствии были развернуты и на других прудовых рыбах — белом амуре, белом и пестром толстолобиках, буффало, канальном сомике и др.

Большие заслуги принадлежат советским ученым в разработке специальных генетических методов селекции рыб. В 50–60-х годах в лаборатории генетики ВНИИПРХа под руководством К. А. Головинской был разработан метод индуцированного гиногенеза у карпа. Позднее во ВНИИПРХе (Н. Б. Черфас, Б. И. Гомельский, А. В. Рекубратский и др.) были осуществлены исследования по гиногенезу и полиплоидии у гибридов карпа и серебряного карася, разработаны методы гормональной и генетической регуляции пола, УФ-мутагенеза у карпа. Р. М. Цоем (КазНИИРХ) проведены исследования по использованию в селекции рыб химического мутагенеза.

Большое значение имеют также работы по количественной генетике рыб (В. С. Кирпичников, Г. А. Ненашев, М. А. Андрияшева), отдаленной гибридизации и селекции осетровых рыб (Н. И. Николукин, И. А. Бурцев), промышленной гибридизации белого и пестрого толстолобиков (Б. В. Веригин, А. П. Макеева и др.).

Параллельно с развитием селекционно-генетических исследований рыб разрабатывались научные основы организации и методы ведения племенного дела. На основе изучения опыта животноводства и с учетом данных по генетике рыб в 50–60-х годах были разработаны первые рекомендации по методам селекции и системе организации племенной работы в рыбоводстве (работы К. А. Головинской, В. С. Кирпичникова, А. И. Куземы, Д. В. Шаскольского). К этому времени окончательно сложились представления о необходимости создания в отрасли специализированных селекционно-племенных хозяйств и широкого применения промышленного скрещивания, позволяющего использовать эффект гетерозиса.

Исследования по племенной работе в течение длительного времени были направлены прежде всего на разработку биотехники выращивания ремонтного стада и содержания производителей карпа, способов проведения бонитировки. Начиная с 60-х годов возникла необходимость исследований, связанных с широким внедрением в прудовое рыбоводство поликультуры, появлением новых форм рыбоводства — хозяйств индустриального типа, разработкой и освоением заводского способа воспроизводства. Важное значение имели разработка и внедрение в практику селекционно-племенной работы эффективных методов группового и индивидуального мечения и анестезии племенных рыб.

Селекционно-генетические исследования рыб ведутся и за рубе-

жом. Большое значение в развитии теории и методов селекции рыб имеют работы Е. Пробста, У. Лидера, В. Шаперклауса, В. Штеффенса (ГДР), К. Стегмана, Ж. Влодека (Польша), Ж. Смишека (Чехо-Словакия), В. Вундера (ФРГ), Р. Моава, Г. Вольфарта (Израиль) и др. В США, Канаде, Норвегии достигнуты большие успехи в селекции лососевых рыб. Особую известность получили исследования по селекции форели Дональдсона, существенно превосходящей по росту и плодовитости исходную форму. Во Франции, Дании, Норвегии интенсивно ведутся исследования по генетике и селекции радужной форели. В тропических и субтропических странах уделяется большое внимание разведению и селекции тилапий. В некоторых странах Юго-Восточной Азии, и прежде всего в Китае и Японии, значительные успехи достигнуты в селекции декоративных рыб.

Главы 1–3 и 9 написаны Б. И. Гомельским, остальные – В. Я. Катановым.

Основу изложенного в настоящем пособии материала составляют обобщенные литературные сведения, а также опыт практической работы и данные собственных исследований авторов. В ряде случаев при описании селекционных достижений использованы оригинальные сведения, любезно представленные В. Г. Томиленко (по украинским породам карпа), Ю. П. Бобровой (по парскому карпу), Ю. И. Илясовым (по краснодарскому краснухостойчивому карпу), Ю. П. Бабушкиным (по ропшинскому карпу) и другими, за что авторы выражают им искреннюю признательность. Авторы очень благодарны рецензентам В. С. Кирпичникову и В. Г. Саковской за тщательный критический разбор рукописи, позволивший избежать ряда неточностей и ошибок. Авторы искренне признательны также А. В. Рекубратскому и Е. В. Панкратевой за помощь при подготовке рукописи книги.

Глава 1. МАТЕРИАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ЦИТОГЕНЕТИКА РАЗМНОЖЕНИЯ

§ 1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ РЫБ

У рыб, как и у других животных, носителями наследственной информации являются хромосомы.

Важная особенность хромосом заключается в их способности изменять свою структуру в зависимости от фазы клеточного цикла. Хромосомы достигают максимальной компактности на стадии метафазы митоза, когда они располагаются в экваториальной плоскости деления, образуя метафазную пластинку. Путем анализа метафазных пластинок проводят подсчет числа хромосом и изучение их структуры.

Метафазные хромосомы состоят из двух хроматид, соединенных центромерой – особым образованием, к которому прикрепляются нити веретена деления. Участки хромосомы, разделенные центромерой, называются плечами. В зависимости от положения центромеры различают следующие типы хромосом (рис. 1):

- а) метацентрические – плечи хромосомы равной длины;
- б) субметацентрические – плечи хромосомы немного различны по длине;
- в) субтелоцентрические – плечи хромосомы крайне различны по длине;
- г) акро(тело)центрические – центромера расположена очень близко к одному из концов хромосомы.

Соматические клетки организмов, размножающихся обычным половым способом, содержат двойной, диплоидный ($2n$) набор хромосом, который состоит из двух гаплоидных (n) наборов. Один гаплоидный набор имеет материнское происхождение, другой – отцовское. Диплоидный набор состоит из пар гомологичных хромосом, имеющих одинаковые генный состав, размеры и структуру.

Совокупность хромосом соматической клетки, определяемую их числом, величиной и формой, называют кариотипом. Наряду с общим числом хромосом часто подсчитывают число хромосомных плеч. При проведении кариологических исследований кариотип систематизируют, т. е. располагают хромосомы по форме и размерам (рис. 2 и 3).

В настоящее время кариотипы изучены примерно у двух тысяч видов рыб, что составляет около 10 % общего числа известных видов. В табл. 1 даны сведения о хромосомных наборах объектов рыбоводства и некоторых промысловых видов.

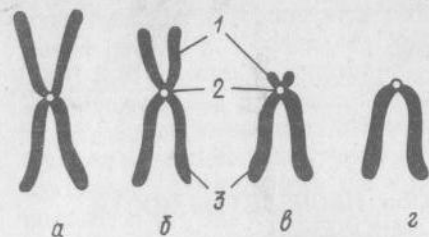


Рис. 1. Типы метафазных хромосом:

а — метацентрическая; б — субметацентрическая; в — субтелоцентрическая; г — акро(тело)центрическая; 1 — короткое плечо; 2 — центромера; 3 — длинное плечо

Рыбы отличаются большим разнообразием кариотипов. Диплоидное число хромосом варьирует у разных видов от 12 до 250. Характер распределения по этому признаку (рис. 4) показывает, что около 70% видов имеют 42–50 хромосом. Считается, что именно такие значения диплоидных чисел были характерны для предков современных рыб. В процессе эволюции наблюдались существенные преобразования кариотипов, которые приводили или к уменьшению, или к значительному увеличению числа хромосом. Наблюдаемую в настоящее время большую изменчивость по кариотипам объясняют тем, что рыбы представляют собой древнюю, очень гетерогенную группу животных, эволюция которой длится несколько сотен миллионов лет.

Изменения числа хромосом в ходе эволюции могут осуществляться двумя способами: 1) путем полиплоидии — увеличения числа хромосом за счет добавления целых хромосомных наборов; 2) за счет хромосомных перестроек.

Основным доказательством происшедшей полиплоидизации генома является наличие кратных различий по числу хромосом у рыб близких систематических групп. Так, большинство видов семейства карповых имеют по 48–50 хромосом (см. табл. 1). В то же время кариотипы золотого и серебряного карася (двуполая форма), а также сазана

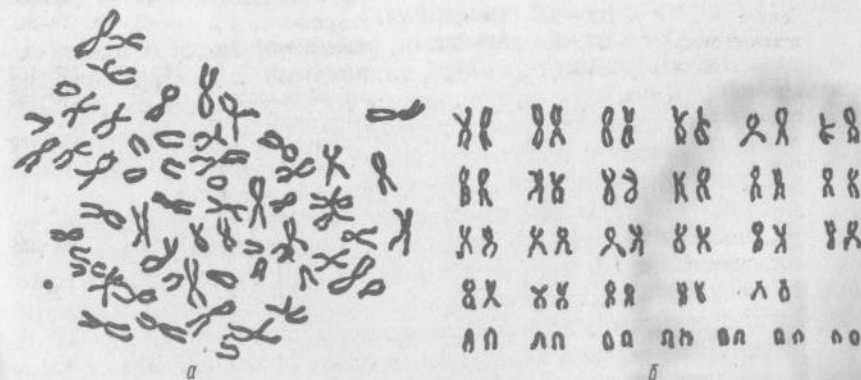


Рис. 2. Метафазная пластинка (а) и кариотип (б) радужной форели ($2n = 60$) (Уэно, Миллер, 1971)

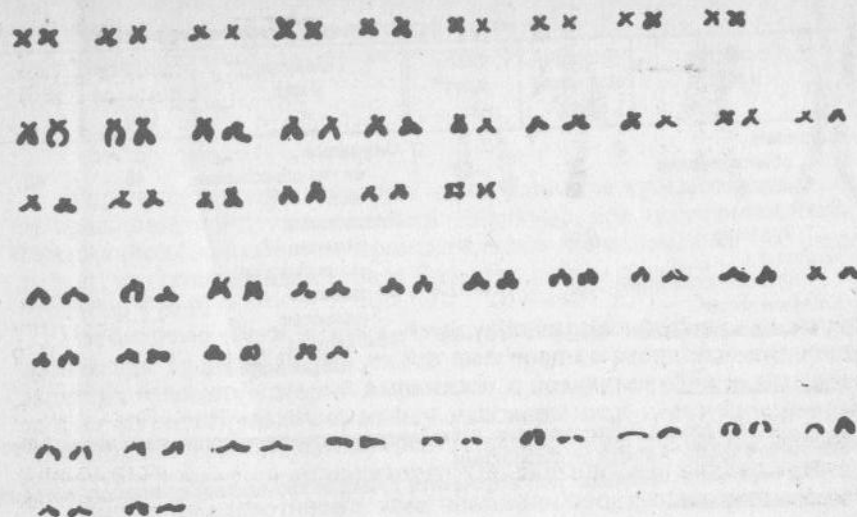


Рис. 3. Кариотип карпа ($2n = 100$)

1. КАРИОТИПЫ ОБЪЕКТОВ РЫБОВОДСТВА И НЕКОТОРЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ

Семейство и вид	Диплоидное число ($2n$)*	Число плеч*	Семейство и вид	Диплоидное число ($2n$)*	Число плеч*
Веслоносы			Карповые		
веслонос	120	160	лепц	50	80
Осетровые			плотва	50	78–84
стерлядь	$118 \pm 2^{**}$	188–200	линь	48	80–86
севрюга	118 ± 2	188	белый амур	48	84–88
шип	118 ± 2	172	белый толстолобик	48	68–86
белуга	118 ± 2	184–186	пестрый	48	74–86
русский осетр	250 ± 8	339–342	толстолобик		
сибирский осетр	248 ± 5	308	сазан (карп)	100–104	148–168
Сельдевые			золотой карась	100	148–160
океаническая сельдь	52–54	58–60	серебряный карась		
Пососевые			двуполая форма	100	148–160
пелядь	74	96	однопольные		
сиг	80	98–102	гиногенетические		
радужная форель	58–62	104	формы		
атлантический	54–60	72–74	триплоидная ($3n$)	150–160	252–288
лосось			тетраплоидная ($4n$)	206	352
кумжа	78–82	98–100	Тресковые		
кета	74	100–102	треска	46	54
чавыча	68	100–104	Кефали		
кижуч	60	100–140	лобам	48	48
нерка	57–58	102–104	остронос	48	48
горбуша	52–54	100–104			

Продолжение

Семейство и вид	Диплоидное число (2n)*	Число плеч*	Семейство и вид	Диплоидное число (2n)*	Число плеч*
Щуковые			Окуневые		
обыкновенная щука	50	50	окунь обыкновенный	48	48
Чукучановые			Цихлидовые		
буффало	100	—	тиляпия мозамбикская	44	44—50
Сомовые			тиляпия нильская	40	42
сом обыкновенный	60	100—120	Камбаловые		
Кошачьи сомы			камбала морская	48	48
канальный сомик	56—58	92—94			

* Показан размах наблюдающейся внутривидовой изменчивости по кариотипам, обусловленной хромосомными перестройками.

** В кариотипах осетровых рыб встречаются точечные хромосомы, количество которых может варьировать.

(карпа) состоит из 100 хромосом, соответственно у этих рыб вдвое больше содержание ДНК на ядро. Это показывает, что в процессе эволюции родов *Carassius* и *Cyprinus* имела место полиплоидизация генома и они являются по отношению к большинству карповых рыб тетраплоидами. Удвоение хромосомного набора у сазана и карасей произошло, как полагают, более 50 млн. лет назад. Полиплоидами являются и другие представители семейства карповых — некоторые усачи, маринки, османы.

Сходная картина наблюдается в семействе осетровых. Большинство рыб имеют по 118 хромосом, а русский и сибирский осетры — по 248—250 (см. табл. 1). В настоящее время предполагается, что в эволюции осетровых произошли даже две последовательные тетраплоидизации, причем у исходных, не сохранившихся до настоящего времени предков, было около 60 хромосом.

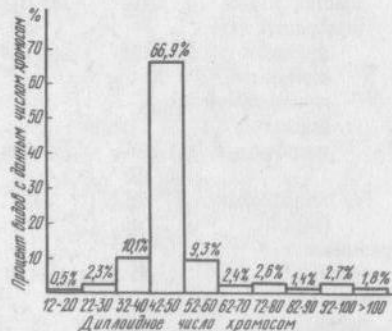
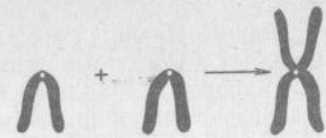


Рис. 4. Распределение рыб по числу хромосом (Жирничников, 1987)

Рис. 5. Схема образования метацентрической хромосомы в результате слияния двух акроцентрических хромосом



В процессе эволюции прошли через удвоение хромосомного набора представители других семейств. Например, все чукучановые и лососевые рыбы являются по происхождению полиплоидами. Это доказывает, что полиплоидия играла большую роль в преобразованиях кариотипов у рыб.

Необходимо иметь в виду, что в процессе длительной эволюции возникших древних тетраплоидов шел процесс вторичной диплоидизации их геномов, который выражался в возникновении (в основном за счет мутаций) различий между удвоившимися в результате полиплоидизации генов. Поэтому все тетраплоидные по происхождению рыбы в настоящее время являются функциональными диплоидами.

Изменения кариотипов в ходе эволюции происходят также за счет хромосомных перестроек. Различают следующие типы структурных изменений хромосом: транслокация — обмен участками в пределах одной хромосомы или между разными хромосомами; инверсия — переворачивание участков хромосом на 180°; дупликация — удвоение участков хромосом и делеция — потеря отдельных участков. В некоторых случаях хромосомные перестройки могут приводить к изменению числа хромосом или хромосомных плеч.

Большое значение в преобразованиях кариотипов у рыб имел особый вид транслокаций — центрические слияния, т. е. соединения двух акроцентрических хромосом в области центромеры с образованием одной метацентрической хромосомы (рис. 5). В результате число хромосом уменьшается, а число хромосомных плеч остается неизменным. Центрические слияния играли, например, большую роль в эволюции кариотипов у дальневосточных лососей. Число хромосом у разных видов варьирует от 74 до 52, а число плеч практически одинаково (см. табл. 1). Соответственно меняется и структура кариотипа — по мере уменьшения общего числа хромосом среди них становится больше метацентрических и меньше акроцентрических. В принципе возможен и обратный процесс — центрическое разделение одной метацентрической хромосомы на две акроцентрические. Однако вероятность разделения гораздо ниже, поскольку для этого необходимо образование второй центромеры. Такие типы перестроек хромосом, центрические слияния и разделения, по имени цитогенетика К. Робертсона, впервые их описавшего, часто называют робертсоновскими транслокациями.

Структурные изменения хромосом могут привести и к внутривидовой изменчивости рыб по кариотипам. Такая изменчивость часто наблюдается у лососевых рыб. Например, у радужной форели диплоидное число может колебаться от 58 до 62, у кумжи — от 78 до 82 (см. табл. 1).

Данные кариологического анализа широко используются в эволюционных и таксономических исследованиях рыб. Изучение хромосомных наборов необходимо в работе с отдаленными гибридами, а также при разработке специальных генетических методов селекции.

§ 2. ГЕНЕТИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА У РЫБ

Половая принадлежность каждой особи определяется балансом генов, которые запускают программу развития признаков или мужского, или женского пола. У большинства раздельнополых организмов баланс полоопределяющих генов, обеспечивающий возникновение четко дифференцированных по полу особей, поддерживается системой половых хромосом. Механизмы поддержания баланса у разных организмов могут значительно различаться. Например, у дрозофилы гены, определяющие женский пол, находятся в X-хромосомах, а детерминирующие мужской – в неполовых хромосомах (аутосомах); Y-хромосома полоопределяющих факторов не имеет. Пол особи определяется отношением числа X-хромосом к числу гаплоидных наборов аутосом. У млекопитающих Y-хромосома детерминирует мужской пол независимо от числа X-хромосом в геноме.

Наряду с детерминацией пола половые хромосомы выполняют еще одну функцию – регулируют соотношение полов в потомстве. Появление у раздельнополых организмов самок и самцов в равном соотношении достигается тем, что один из полов, гомогаметный, имеет две одинаковые половые хромосомы, а другой, гетерогаметный, – две разные. Гетерогаметным полом может быть как мужской, так и женский, в первом случае половые хромосомы обозначают X и Y, во втором – Z и W (рис. 6).

У многих организмов половые хромосомы гетероморфны, т. е. различаются между собой по форме и размерам. На этом основана возможность их выявления с помощью кариологического анализа. Из всех

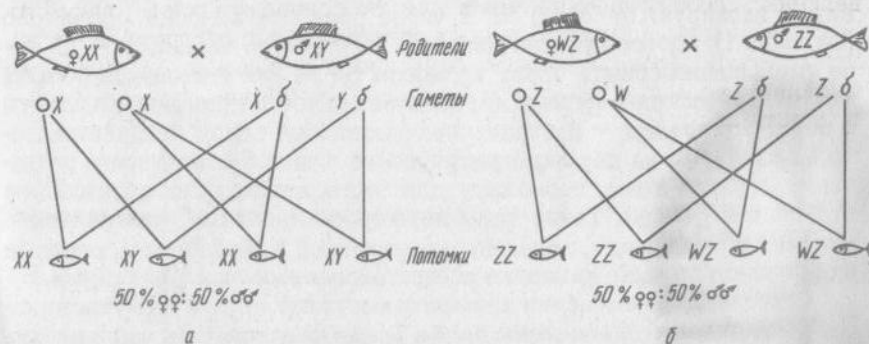


Рис. 6. Регуляция соотношения полов в потомстве при мужской (а) и женской (б) гетерогаметности

кариологически исследованных рыб (около 2000 видов) половые хромосомы были идентифицированы всего у 50 видов. Чаще встречалась мужская гетерогаметность, цитологически выявленная примерно у 30 видов рыб, в том числе среди объектов рыбоводства – радужной форели. Реже наблюдалась женская гетерогаметность.

Наряду с цитологическим методом наличие половых хромосом может быть доказано генетически. По признакам окраски, сцепленным с полом, был определен тип гетерогаметности у некоторых аквариумных рыб. Например, у гуппи (*Poecilia reticulata*) и медаки (*Oryzias latipes*) были выявлены признаки окраски, характеризующиеся односторонним мужским наследованием – от отцов сыновьям. Такое наследование наблюдается при локализации соответствующих генов в Y-хромосоме.

Результаты межпопуляционных и межвидовых скрещиваний показали, что у пецилии (*Xiphophorus maculatus*) и тилипии (р. *Oreochromis*) имеются два типа женских хромосом (W и X), причем W-хромосома доминирует над мужской (Y), а X-хромосома ею подавляется. Это приводит к тому, что близкие виды или даже разные популяции одного вида могут иметь или мужскую (♀ XX, ♂ XY) или женскую (♀ WY, ♂ YY) гетерогаметность.

У многих объектов рыбоводства наличие половых хромосом было доказано в результате использования некоторых специальных методов, в частности индуцированного гиногенеза (см. гл. 9). Принадлежность гиногенетических потомств исключительно к женскому полу указывает на гомогаметность самок у данного вида. Присутствие самок и самцов в гиногенетических потомствах предполагает женскую гетерогаметность.

Путем гормонального воздействия на ранних этапах онтогенеза у рыб можно осуществить фенотипическое переопределение (инверсию) пола, т. е. развитие семенников у генотипических самок или яичников у генотипических самцов. Структура половых хромосом у переопределенных особей остается неизменной. По половому составу потомств от скрещивания таких рыб можно определить тип гетерогаметности. При мужской гетерогаметности инвертированные самцы XX при скрещивании с обычными самками XX будут производить однополо-женское потомство:

$$\sigma \text{ инв. XX} \times \text{♀ XX} \rightarrow 100\% \text{ ♀♀ XX.}$$

При женской гетерогаметности потомство от такого скрещивания состоит из самцов и самок:

$$\sigma \text{ инв. WZ} \times \text{♀ WZ} \rightarrow 25\% \sigma\sigma \text{ ZZ} + 50\% \text{ ♀♀ WZ} + 25\% \text{ ♀♀ WW.}$$

Использование таких методов позволило определить тип гетерогаметности у многих объектов рыбоводства – карпа, белого амура, белого толстолобика, радужной форели, кижуча. У всех этих видов выявлена мужская гетерогаметность (♂ XY, ♀ XX).

Таким образом, у многих видов рыб, у которых половые хромосомы цитологически не выявляются, их наличие доказано генетически. По-видимому, у большинства раздельнополых рыб имеются цитологически неразличимые (изоморфные) половые хромосомы. Изоморфизм половых хромосом, а также наличие и мужской, и женской гетерогаметности свидетельствуют об определенной лабильности полоопределяющих механизмов у рыб.

Наглядным примером такой лабильности может служить гермафродитизм у некоторых рыб. Среди беспозвоночных животных обоеполость обычно характерна для примитивных, низкоорганизованных форм. У рыб гермафродитизм по своей природе вторичен — он возник на основе раздельнополости. Он свойствен не примитивным, а эволюционно высокоорганизованным рыбам — морским карасям, каменным окуням и др. Гермафродитизм у рыб может быть синхронным и последовательным. В первом случае в гонадах одновременно развиваются и мужские, и женские половые клетки, при этом возможно самооплодотворение. При последовательном гермафродитизме особь функционирует сначала как самка, а потом как самец (протогиния) или наоборот (протандрия).

При гермафродитизме действие генов, детерминирующих развитие мужских и женских признаков, находится в относительном равновесии. Программа развития этих признаков в онтогенезе определяется взаимодействием генотипа и среды. Считается, что гермафродитизм у рыб возник как адаптивное приспособление, позволяющее регулировать половую структуру популяции.

§ 3. ЗАКЛАДКА ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ПОЛА У РЫБ

Развитие воспроизводительной системы включает процессы гаметогенеза и гонадогенеза.

Гаметогенезом называют процесс превращения исходных половых клеток в гаметы — яйцеклетки и сперматозоиды.

Гонадогенез — процесс формирования и развития половых желез в онтогенезе.

У рыб, как и других позвоночных животных, зачаточные (или первичные) половые клетки (ППК), от которых ведут начало все половые клетки взрослого организма, обособляются на очень ранних этапах эмбриогенеза. ППК у рыб становятся морфологически различными на стадии гастрюлы; первоначально они появляются в краевой зоне зародыша (в эктомерозодерме) и отсюда мигрируют к месту будущей закладки половых желез. Здесь между почечными протоками и кишечником ППК выстраиваются двумя продольными цепочками. Вслед за этим начинается разрастание эпителия, покрывающего стенку полости тела, который постепенно окружает первичные половые клетки. В результате этого процесса происходит формирование зачатков половых желез (рис. 7).

Рис. 7. Зачаток половой железы 15-дневного малька карпа, в центре расположена первичная половая клетка; стрелкой показана стенка полости тела



Сроки концентрации первичных половых клеток и закладки гонад у рыб разных систематических групп различаются. Например, у осетровых концентрация ППК отмечается у 1–3-дневных личинок, гонады формируются в возрасте 13–45 дней. У карпа выстраивание ППК в две продольные цепочки выявляется на 3–4-е сут после вылупления, формирование гонад происходит на 9–12-е сут.

Число ППК различно у разных видов, однако обычно составляет несколько десятков. В период миграции ППК не делятся. Их размножение начинается уже после того, как они попадут в гонады. В результате митотических делений ППК появляются половые клетки, которые называются гониями. После многочисленных последовательных делений количество гониев быстро увеличивается. Одновременно происходит развитие соматических тканей гонады. В результате этих процессов размеры половых желез увеличиваются.

Закладка и формирование гонад происходят у самок и самцов сходным образом, поэтому этот период развития воспроизводительной системы называют индифферентным. Вслед за ним наступает период дифференцировки пола — появление и развитие признаков, характерных для самок и самцов. Различают анатомическую и цитологическую дифференцировку половых желез. Анатомическая дифференцировка затрагивает признаки строения гонад, по которым начинают различаться зачатки яичников и семенников. При цитологической дифференцировке появляются различия в направлении развития половых клеток. У самцов первоначально индифферентные гонии превращаются в сперматогонии и начинается процесс сперматогенеза. У самок появляются оогонии и начинается процесс оогенеза.

У большинства исследованных рыб анатомическая дифференцировка гонад предшествует цитологической. Например, у карпа (и других карповых рыб) первым признаком, по которому начинают различаться яичники и семенники, является характер прикрепления гонад к стенке полости тела. Зачаток семенника сохраняет на поперечном срезе вид удлиненого выпячивания, соединенного со стенкой полости тела в одной точке — непарным мезорхием (рис. 8, а). В то же время зачаток яичника прирастает свободным краем к стенке полости тела и оказывается прикрепленным в двух точках — двумя мезовариями. Между гонадой и стенкой полости тела образуется полость яичника, играющая впоследствии роль яйцевода (рис. 8, б). В дальнейшем в

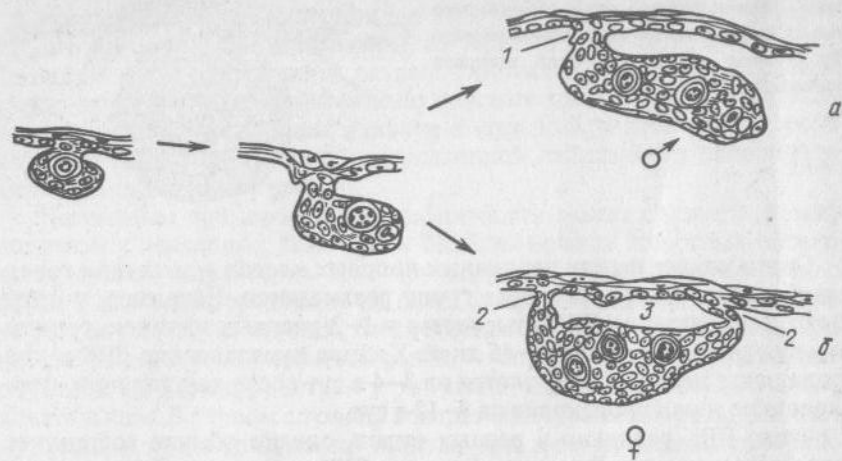


Рис. 8. Схема анатомической дифференцировки гонад у карповых рыб:

а — развитие семенника; б — развитие яичника; 1 — непарный мезорхий; 2 — мезоварии; 3 — овариальная полость (Натали и др., 1947)

гонадах происходит цитологическая дифференцировка. При выращивании карпа в прудах умеренной зоны анатомическая дифференцировка половых желез наблюдается примерно в двухмесячном возрасте, а цитологическая — в конце первого вегетационного сезона.

У некоторых рыб в процессе дифференцировки пола наблюдается ювенальный гермафродитизм. Например, при ювенальной протогинии зачатки яичников первоначально появляются у всех особей. В дальнейшем у самок развитие яичников продолжается, а у будущих самцов женские половые клетки дегенерируют и начинает развиваться мужская генеративная ткань. Такая картина была описана у горбуши, вьюна и некоторых других видов.

Направление дифференцировки пола детерминировано действием полоопределяющих генов, которые запускают программу развития половой системы соответствующего пола. Реализация этих программ осуществляется через последовательную цепь гормональных регуляций, причем большое значение на начальных этапах дифференцировки пола у рыб имеют половые стероидные гормоны — женские (эстрогены) у самок и мужские (андрогены) у самцов. На этом основана возможность искусственной регуляции дифференцировки пола у рыб под воздействием половых гормонов. Обработка андрогенами генотипических самок может сдвинуть нормальный процесс дифференцировки пола и индуцировать развитие семенника. Аналогично путем воздействия эстрогенами можно вызвать переопределение пола у генотипических самцов. Необходимым условием достижения инверсии пола является воздействие на ранних этапах онтогенеза, до начала цитоло-

гической дифференцировки половых желез. У переопределенных особей развиваются анатомически и цитологически нормальные половые железы, характерные для другого пола. По репродуктивным показателям такие рыбы обычно не отличаются от нормальных производителей. В настоящее время метод гормональной инверсии пола используется для искусственной регуляции пола у многих объектов рыбоводства (см. гл. 9).

§ 4. ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Важнейшей составной частью гаметогенеза является мейоз. В процессе мейоза происходит уменьшение вдвое (редукция) числа хромосом, т. е. переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра. Фазы мейоза, относящиеся к первому делению, обозначают цифрой I, ко второму — II.

Функционально и морфологически женские и мужские гаметы различаются коренным образом. В связи с этим процессы оо- и сперматогенеза имеют существенные различия, хотя общие закономерности мейоза являются универсальными.

Оогенез. Развитие женских половых клеток начинается с митотических делений оогониев, количество которых за счет этого значительно увеличивается. В интерфазе, предшествующей мейозу, происходит репликация ДНК; каждая хромосома редуцируется с образованием двух сестринских, соединенных в области центромеры, хроматид.

Женские половые клетки, вступившие в мейоз, называются ооцитами, в частности до завершения первого деления мейоза ооцитами первого порядка. Процесс развития ооцитов разделяют на 4 периода: синаптенного пути, протоплазматического роста, трофоплазматического роста и созревания.

Термином "синаптенный путь" обозначают сложные преобразования хромосом ооцитов, связанные с конъюгацией и кроссинговером, в начале профазы первого деления мейоза (профазы I). Эта фаза мейоза, в свою очередь, подразделяется на ряд стадий. Схема развития ооцитов синаптенного пути, прото- и трофоплазматического роста представлена на рис. 9.

На первой стадии профазы I, лептотене, тонкие хромосомные нити заполняют все ядро. В этот период идет подготовка к последующей конъюгации гомологичных хромосом. Сама конъюгация происходит на следующей стадии — зиготене. Для зиготены характерно расположение хромосом в виде "букета", когда на одном из участков ядра наблюдается их плотное скопление, а остальное пространство заполняется одиночными хромосомными нитями. Такой характер распределения хроматина вызван тем, что конъюгирующие хромосомы прикрепляются концами к определенному участку ядерной мембраны. В конце зиготены может наблюдаться сжатие всех хромосом в плотный синаптический клубок.

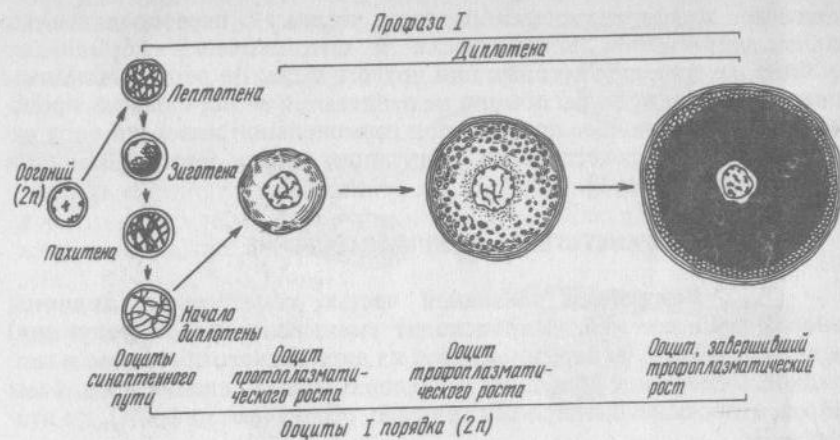


Рис. 9. Схема развития ооцитов синаптенного пути, прото- и трофоплазматического роста

В начале пахитены начинается разворачивание клубка хромосом. В конце этой стадии толстые хромосомные нити заполняют все пространство ядра. В пахитене гомологичные хромосомы плотно прилегают друг к другу. Именно в этот период происходит кроссинговер. В начале диплотены гомологичные хромосомы начинают отталкиваться друг от друга, между ними появляются просветы. На ранней диплотене период синаптенного пути в развитии ооцитов завершается, мейотические процессы блокируются и женские половые клетки начинают интенсивно расти.

В процессе прото- и трофоплазматического роста в ооцитах происходит накопление запасных питательных веществ, необходимых для развития зародышей. В период роста наблюдается высокая транскрипционная активность хромосом, т. е. интенсивный синтез и накопление молекул рибонуклеиновой кислоты (РНК). Необходимость в создании большого запаса РНК обусловлена тем, что гены зародышей рыб становятся транскрипционно активными лишь на стадии гастрюлы. До этого этапа развития синтез белков осуществляется с использованием РНК, накопленной в ооцитах.

Для синтеза большого количества РНК в диплотенных хромосомах появляются многочисленные боковые петли, которые являются местами активной транскрипции. Благодаря образованию таких петель хромосомы на этой стадии приобретают вид ершиков, и поэтому их называют "ламповыми щетками". По периферии ядра располагаются многочисленные ядрышки, также играющие большую роль в синтезе РНК.

В период протоплазматического роста размеры клеток увеличиваются за счет роста имеющей однородную структуру цитоплазмы (см. рис. 9). Вокруг ооцитов формируется состоящая из отдельных

клеток фолликулярная оболочка, которая служит для переноса питательных веществ.

В период трофоплазматического роста увеличение размеров ооцита происходит в основном за счет накопления желтка. Появляются многочисленные вакуоли, капли и глыбки желтка, которые постепенно заполняют практически всю цитоплазму. Формируется многослойная оболочка ооцитов, образуется микропиле — отверстие в оболочке, через которое в дальнейшем в яйцеклетку проникает сперматозоид. Ооциты значительно увеличиваются в объеме и достигают конечных (дефинитивных) размеров (см. рис. 9). У большинства рыб в ооцитах, завершивших трофоплазматический рост, ядро или расположено в центре клетки, или чуть смещено в сторону анимального полюса, где находится микропиле и небольшой участок цитоплазмы, свободной от желтка. В ооцитах осетровых и лососевых рыб ядро расположено на анимальном полюсе недалеко от оболочки клетки.

Период роста ооцитов может продолжаться в течение многих лет в зависимости от сроков достижения самками половой зрелости. За это время диаметр клеток увеличивается примерно в 50–200 раз (с 20 до 1000–5000 мкм), а объем в сотни тысяч — миллионы раз.

Ооциты, завершившие трофоплазматический рост, способны перейти к созреванию. Этот переход осуществляется под воздействием гонадотропных гормонов, которые синтезируются в гипофизе. Выделение гипофизом гонадотропных гормонов у самок стимулируется под влиянием нерестовой обстановки, а также ряда абнотических факторов. В рыбоводстве широко применяется искусственная стимуляция созревания, при которой самкам вводится суспензия гипофизов.

Завершившие трофоплазматический рост ооциты находятся на стадии поздней диплотены профазы I. При переходе к созреванию в женских половых клетках возобновляются мейотические процессы, заблокированные в начале периода роста.

Период созревания начинается с миграции ядра к анимальному полюсу*. В дальнейшем оболочка ядра разрушается и хромосомы выходят в цитоплазму — в это время ооцит находится на последней стадии профазы I — стадии диакинеза (рис. 10). Вскоре появляется веретено первого деления мейоза, и хромосомы располагаются в его экваториальной плоскости, формируя метафазную пластинку. Вслед за этим первое деление быстро завершается. В процессе мейоза в женских половых клетках из одного оогония образуется только одна полноценная яйцеклетка. Другими продуктами деления являются направительные (или полярные) тельца, которые впоследствии дегенерируют. В первом мейотическом делении расходятся гомологичные хромосомы, поэтому его продукты, первое направительное тельце и ооцит

* По смещению ядер ооцитов к анимальному полюсу определяют готовность самок к гипофизарной инъекции (см. главу 18).

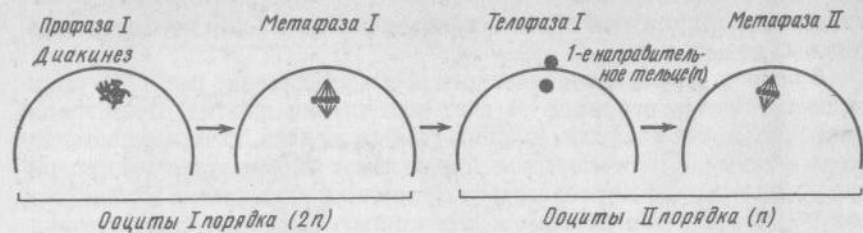


Рис. 10. Схема развития ооцитов периода созревания

второго порядка имеют гаплоидное число хромосом (n), каждая из которых состоит из двух хроматид (см. рис. 10).

Практически сразу после окончания первого деления мейоза начинается второе, которое протекает до стадии метафазы (см. рис. 10). На этом этапе мейоз блокируется и ооциты овулируют: фолликулярная оболочка разрывается и они выходят в полость яичника (у большинства рыб) или в полость тела (у осетровых и лососевых). Овулировавшие, способные к оплодотворению ооциты обычно называются яйцами, яйцеклетками или зрелыми икринками. Они могут быть выметаны самками при нересте или отцежены при заводском воспроизводстве. С цитогенетической точки зрения яйцеклетка рыб представляет собой ооцит II порядка на метафазе второго деления мейоза, которое завершается в процессе оплодотворения.

В отличие от периода роста созревание ооцитов происходит очень быстро. От гипофизарной инъекции до получения "текучей икры" в зависимости от температуры проходит всего 12–24 ч.

Сперматогенез. Развитие мужских половых клеток начинается с митотических делений сперматогониев. В результате их интенсивного размножения образуются цисты – окруженные общей оболочкой группы клеток, происходящие от одного сперматогония. В цистах, расположенных в стенках семенных канальцев, происходит дальнейшее развитие мужских половых клеток, причем в каждой цисте клетки развиваются синхронно.

Мужские половые клетки, вступившие в мейоз, называются сперматоцитами I порядка. Дальнейший ход сперматогенеза разделяют на три периода: роста, созревания и формирования (рис. 11).

В период роста в сперматоцитах I порядка осуществляются преобразования хромосом, сходные с описанными для ооцитов синаптенного пути (рис. 11). На этом этапе развития может наблюдаться некоторое увеличение размеров половых клеток.

В течение периода созревания происходят два последовательных мейотических деления. В первом делении расходятся гомологичные хромосомы, поэтому два дочерних сперматоцита II порядка имеют гаплоидное число хромосом, каждая из которых состоит из двух сестринских хроматид. В результате второго деления, в котором расходятся сестринские хроматиды, образуются две сперматиды (см. рис. 11).

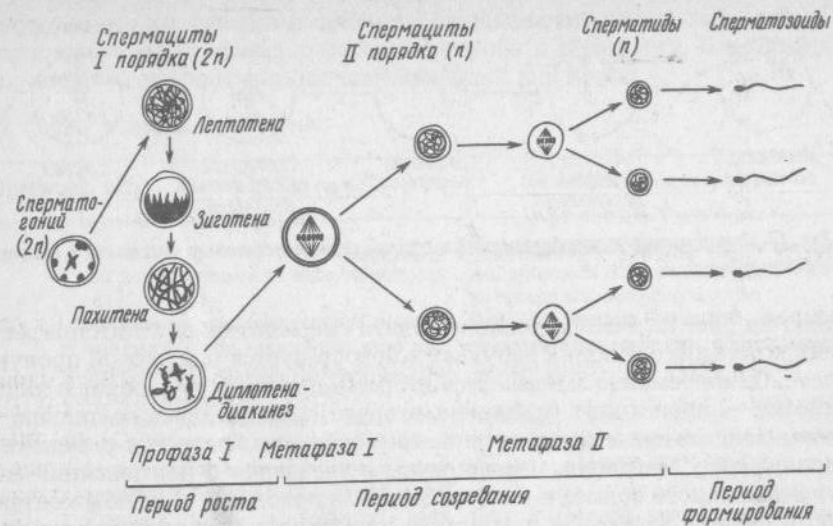


Рис. 11. Схема сперматогенеза у рыб

В период формирования происходит процесс спермиогенеза – превращение сперматид в способные к активному передвижению сперматозоиды. Формируются головка сперматозоида, его средняя часть и хвост. После завершения спермиогенеза оболочки цист разрываются, и сперматозоиды выходят в просветы семенных канальцев.

Процесс сперматогенеза в целом сопровождается значительным уменьшением размеров половых клеток. Так, например, у карпа диаметр сперматогониев перед началом мейотических преобразований составляет около 8 мкм, а диаметр головки сперматозоидов всего 1,5 мкм.

Поскольку в мужских половых клетках не накапливаются ни питательные вещества, ни продукты транскрипции, задержки мейоза на стадии профазы I в сперматогенезе не наблюдается. Кроме того, в отличие от яйцеклеток сперматозоиды представляют собой клетки, полностью завершившие мейоз. Поэтому искусственная стимуляция созревания самцов гонадотропными гормонами необходима лишь для секреции спермиальной жидкости, разбавляющей скопления сперматозоидов.

Оплодотворение. Это процесс соединения мужской и женской гамет в зиготу, способную развиваться в новый организм. Являясь начальным этапом зародышевого развития, период оплодотворения продолжается от осеменения – контакта проникшего через микропиле сперматозоида с цитоплазмой яйцеклетки, до кариогамии – объединения гаплоидных ядер половых клеток в диплоидное ядро зиготы.

Схема ядерных преобразований в период оплодотворения у рыб



Рис. 12. Схема ядерных преобразований в период оплодотворения у рыб (н. т. — направительное тельце)

дана на рис. 12. Вскоре после контакта сперматозоида с цитоплазмой яйцеклетки его головка набухает и преобразуется в мужской пронуклеус. Одновременно завершается второе мейотическое деление в яйцеклетке — происходит отделение второго направительного тельца, а оставшаяся в цитоплазме группа хромосом преобразуется в женский пронуклеус. Мигрируя, пронуклеусы встречаются в центральной части анимального полюса и некоторое время находятся в тесном контакте. В период сближения и контакта пронуклеусов происходит редупликация хромосом с образованием сестринских хроматид. В дальнейшем оболочка пронуклеусов исчезает и мужские и женские хромосомы объединяются, формируя метафазную пластинку первого деления дробления. После его завершения образуются две зародышевые клетки (бластомеры) (см. рис. 12).

Динамика ядерных преобразований при оплодотворении определяется как видовой принадлежностью рыб, так и температурой. При 20 °С у карпа отделение второго направительного тельца наблюдается через 11 мин после осеменения, а образование двух бластомеров примерно через 60 мин. У радужной форели при 10 °С аналогичные этапы наступают соответственно через 70 и 450 мин.

§ 5. СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ РЫБ

Гаметогенез сопровождается изменением размеров, формы и других признаков половых желез. Это послужило основанием для составления шкал зрелости, с помощью которых по внешнему виду гонад можно судить о степени развития половых клеток. В табл. 2 и 3 дано макро- и микроскопическое описание яичников и семенников разных стадий зрелости.

Состояние половых желез определяется степенью развития половых клеток старшей генерации. В то же время на всех стадиях присутствуют половые клетки резервного фонда, находящиеся на более ранних этапах гаметогенеза. Сроки наступления отдельных стадий определяются как видовой специфичностью рыб, так и условиями среды, в первую очередь температурным режимом.

В качестве показателя степени развития половых желез рыб часто

используют коэффициент зрелости (гонадосоматический индекс), т. е. отношение массы гонад к массе тела особи в процентах. В табл. 2 и 3 приведены его ориентировочные значения для карпа.

2. СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ ЯИЧНИКОВ РЫБ

Стадия	Внешний вид гонад	Гистологическая картина
I	Тонкие прозрачные нитевидные тяжки; пол визуально не идентифицируется ($K_{зр} < 0,1$)	Половые клетки представлены оогониями, ооцитами синаптенного пути и начала протоплазматического роста
II	Бледно-розовые лентовидные прозрачные тяжи; вдоль гонады проходит кровеносный сосуд; пол идентифицируется визуально ($K_{зр} = 0,1-0,8$)	Половые клетки старшей генерации представлены ооцитами протоплазматического роста
III	Непрозрачные массивные тяжи бледно-желтого или бледно-оранжевого цвета; сквозь оболочку видны разно-размерные ооциты ($K_{зр} = 0,5 - 3,5$)	Половые клетки старшей генерации представлены ооцитами трофоплазматического роста
IV	Яичники занимают большую часть полости тела; сквозь оболочку видны многочисленные ооциты дефинитивного размера ($K_{зр} = 3 - 25$)	Ооциты старшей генерации завершили трофоплазматический рост
V	Нерестовое состояние; икринки находятся в полости яичника или полости тела и выделяются при легком надавливании на брюшко самки	Половые клетки старшей генерации представлены созревшими овулировавшими ооцитами
VI	Посленерестовое состояние; яичники небольшого размера, дряблые, воспаленные	Лопнувшие фолликулы, резорбирующиеся невыметанные икринки и половые клетки резервного фонда, старшая генерация которых представлена ооцитами прото- или трофоплазматического роста

3. СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ СЕМЕНИКОВ РЫБ

Стадия	Внешний вид гонад	Гистологическая картина
I	Тонкие прозрачные нитевидные тяжки; пол визуально не идентифицируется ($K_{зр} < 0,1$)	Половые клетки представлены сперматогониями, не приступившими к активному размножению
II	Сероватые округлые непрозрачные тяжи; пол идентифицируется визуально ($K_{зр} = 0,05 - 0,4$)	Половые клетки представлены активно размножающимися сперматогониями; сформированы семенные каналцы, образуются цисты
III	Массивные тяжи белого или розовато-белого цвета ($K_{зр} = 0,3 - 4,0$)	Активная волна сперматогенеза; встречаются цисты с мужскими половыми клетками на всех этапах развития
IV	Семенники занимают значительную часть полости тела; при надавливании на брюшко выделяется капля густой спермы ($K_{зр} = 2 - 10$)	Волна сперматогенеза завершается; просветы семенных каналцев заполнены скоплениями сперматозоидов

Стадия	Внешний вид гонад	Гистологическая картина
V	Нерестовое состояние; при легком надавливании на брюшко самца выделяется жидкая сперма	То же
VI	Посленерестовое состояние; семенники дряблые, воспаленные	Пустые семенные каналцы с остаточными сперматозоидами; в пристенном слое каналцев находятся сперматогонии, составляющие резервный фонд половых клеток

§ 6. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ГИНОГЕНЕЗ И ГИБРИДОГЕНЕЗ У РЫБ

У животных известны особые формы полового размножения, при которых процессы мейоза и оплодотворения в значительной степени трансформированы. У рыб выявлены однополо-женские формы, размножающиеся путем гино- и гибридогенеза.

Гиногенез (гино – самка, генез – происхождение) – форма полового размножения, при которой после осеменения мужские хромосомы инактивируются и дальнейшее развитие протекает под контролем только женских хромосом. При этом способе размножения выпадает важнейшая составная часть процесса оплодотворения – кариогамия, или слияние ядер. Гиногенез – довольно редкое явление, описанное только у нескольких видов рыб, в том числе у широко распространенного в водоемах нашей страны серебряного карася. Гиногенез у этого вида был открыт в 40-х годах советскими генетиками Д. Д. Ромашовым и К. А. Головинской.

У серебряного карася существуют две морфологически сходные формы: двуполоя, размножающаяся обычным половым путем, и однополо-женская, гиногенетическая. Различия в способе размножения наглядно выявляются по результатам скрещиваний (табл. 4).

4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДВУХ ФОРМ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

Признак	Двуполоя форма	Однополоя форма
Способ размножения	Обычный половой	Гиногенез
Состав потомства при скрещивании самок:		
с самцами серебряного карася	Серебряные караси, самки и самцы	Серебряные караси, самки
с самцами карпа или золотого карася	Гибриды, самцы и самки	Серебряные караси, самки
Плоидность соматических клеток и число хромосом	2n, 100	3n, ~ 150
Плоидность яйцеклеток	n	3n
Участие сперматозоида в оплодотворении	Слияние мужского и женского пронуклеусов	Мужские хромосомы элиминируются

Потомство от скрещивания самок двуполой формы с самцами серебряного карася состоит из самок и самцов. При скрещивании с самцами близких видов образуются гибриды. Потомство самок однополой формы независимо от видовой принадлежности самцов состоит только из самок серебряного карася. Это доказывает, что мужские хромосомы участия в развитии не принимают.

Кариологические исследования, проведенные Н. Б. Черфас, показали, что две формы серебряного карася резко различаются по числу хромосом – рыбы двуполой формы имеют 100 хромосом, а однополой около 150, т. е. гиногенетическая форма является триплоидной (3n).

У гиногенетических форм рыб выработался механизм, предотвращающий редукцию числа хромосом в женских половых клетках. У гиногенетических самок серебряного карася это достигается коренной трансформацией мейоза: первое деление до конца не завершается и отделения первого направительного тельца не происходит. Овулировавшие ооциты находятся на метафазе второго (и единственного) мейотического деления и имеют нередуцированное триплоидное число хромосом. После осеменения головка спермия, находящаяся в яйцеклетке, не преобразуется в мужской пронуклеус, сохраняет вид плотного хромосомного клубка и впоследствии элиминируется (рис. 13). В это же время отделением единственного направительного тельца завершается мейоз в яйцеклетке. Оставшаяся в цитоплазме группа хромосом преобразуется в женский пронуклеус и в дальнейшем образует метафазную пластинку первого деления дробления (рис. 13).

Таким образом, у самок однополой формы серебряного карася весь мейотический процесс редуцирован до одного деления, сходного с обычным митозом. Это, с одной стороны, не приводит к уменьшению числа хромосом, а с другой – устраняет рекомбинацию генетического материала. Поэтому гиногенетические потомки каждой самки сохраняют материнский генотип и генетически однородны, т. е. представляют собой клон.

Существование двух форм приводит к тому, что соотношение полов у серебряного карася в водоемах может очень сильно варьировать. В водоемах, где обитает только гиногенетическая форма, этот вид представлен самками, которые нерестятся с самцами близких



Рис. 13. Схема ядерных преобразований в период после осеменения у гиногенетической формы серебряного карася; точкой обозначены инактивированные мужские хромосомы

видов. Если в водоеме имеются обе формы, соотношение полов сдвинуто в сторону преобладания самок. Например, если самцы встречаются с частотой 20 %, то примерно столько же рыб представлены самками двуполой формы, а остальные 60 % – самками однополой формы. До середины 50-х годов в водоемах европейской части СССР и Западной Сибири встречалась лишь однополовая форма, а в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке – обе формы. В настоящее время вследствие многочисленных перевозок рыб ареал обитания двуполой формы значительно расширился.

Гиногенетическая триплоидная форма серебряного карася распространена также в странах Европы, в Китае, Японии. В Японии найдена и тетраплоидная (4n) гиногенетическая форма, имеющая около 200 хромосом.

Сравнительно недавно (в 1982 г.) В. П. Васильевым с сотрудниками был выявлен гиногенетический способ размножения у щиповок (семейство вьюновые, род *Cobitis*), обитающих в центре европейской части СССР. Наряду с двумя диплоидными двуполовыми видами, размножающимися обычным половым способом, были обнаружены одна триплоидная и две тетраплоидные гиногенетические формы. Эти формы имеют гибридное происхождение, их кариотипы содержат гаплоидные наборы разных видов. У рыб описано еще пять аналогичных комплексов, состоящих из нескольких двуполох диплоидных видов и одноположенских, обычно полиплоидных, гиногенетических гибридных форм – в семействах карповых (роды *Rutilus* и *Phoxinus*), педилиевых (роды *Poecilia* и *Poeciliopsis*) и атериновых (род *Menidia*). Существование таких комплексов показывает определенную связь гиногенеза с межвидовой гибридизацией и полиплоидией.

Другая форма полового размножения – гибридогенез – обнаружена только у рыб рода *Poeciliopsis*. Гибридогенные формы представлены только самками, размножающимися с самцами близких видов. Соматические клетки таких самок диплоидны и содержат гаплоидные наборы хромосом двух разных видов. В половых клетках на ранних этапах оогенеза все хромосомы отцовского происхождения элиминируются и в яйцеклетки попадает только гаплоидный набор материнских хромосом. Процесс оплодотворения протекает нормально и в результате слияния ядер гамет вновь образуются гибридные особи. Такой процесс элиминации отцовских хромосом и их повторное поступление происходят при гибридогенезе в каждом новом поколении.

Развитие яйцеклеток рыб вообще без участия сперматозоидов, т. е. партеногенетически, невозможно. Даже при гиногенезе, который по своим генетическим последствиям сходен с партеногенезом, осеменение необходимо. Считается, что без вносимой сперматозоидом клеточной органеллы центросомы не может быть сформировано полноценное веретено первого деления дробления. У рыб наблюдается только так называемый псевдопартеногенез, который выражается в появлении в

неосеменных яйцеклетках неправильных выпячиваний и выростов цитоплазмы. В дальнейшем такие икринки неизбежно погибают.

Глава 2. НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У РЫБ

§ 7. ГЕНЕТИКА ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА У КАРПА

По характеру чешуйного покрова карпы делятся на четыре основных типа (рис. 14):

чешуйчатые – чешуя правильными рядами покрывает все тело;

разбросанные – крупные ("зеркальные") чешуи разбросаны по всему телу, иногда образуют более или менее правильные, прерывистые или непрерывные ряды;

линейные – крупные чешуи образуют ровный, как правило, непрерывный ряд вдоль боковой линии; иногда могут появляться дополнительные ряды чешуи;

голые – тело практически лишено чешуи, немногочисленные чешуи могут находиться у основания плавников.

Разбросанных и линейных карпов иногда называют обобщенным термином "зеркальные".

Закономерности наследования признаков чешуйного покрова у карпа были впервые изучены в 30-е годы советскими генетиками В. С. Кирпичниковым, Е. И. Балкашиной и К. А. Головинской. Тип чешуйного покрова определяется двумя независимо наследующимися генами, каждый из которых имеет по два аллеля (S, s и N, n). Чешуйчатые карпы имеют генотип $SSnn$ или $Ssnn$, разбросанные – $ssnn$, линейные – $SSNn$ или $SsNn$, голые – $ssNn$. Рыбы, имеющие доминантный аллель N в гомозиготном состоянии (NN), нежизнеспособны и погибают в период вылупления.

В табл. 5 приведено ожидаемое соотношение рыб с разными фенотипами в потомствах при всех возможных типах скрещивания.

Карпы с редуцированным чешуйным покровом были известны в Европе еще в XVII в. Считается, что первоначально в результате мутации $S \rightarrow s$ появились разбросанные карпы. Впоследствии независимая мутация $n \rightarrow N$ привела к возникновению линейных и голых рыб.

Гены чешуйного покрова обладают широким плейотропным действием, т. е. влияют на многие признаки рыб (табл. 6). Особенно сильное действие оказывает аллель N . Линейные и голые карпы отличаются замедленным темпом роста и пониженной жизнеспособностью. Эти различия усиливаются при выращивании рыб в неблагоприятных условиях. Плейотропное действие аллеля s гораздо слабее, хотя между чешуйчатыми и разбросанными карпами наблюдаются определенные различия по ряду признаков (см. табл. 6).

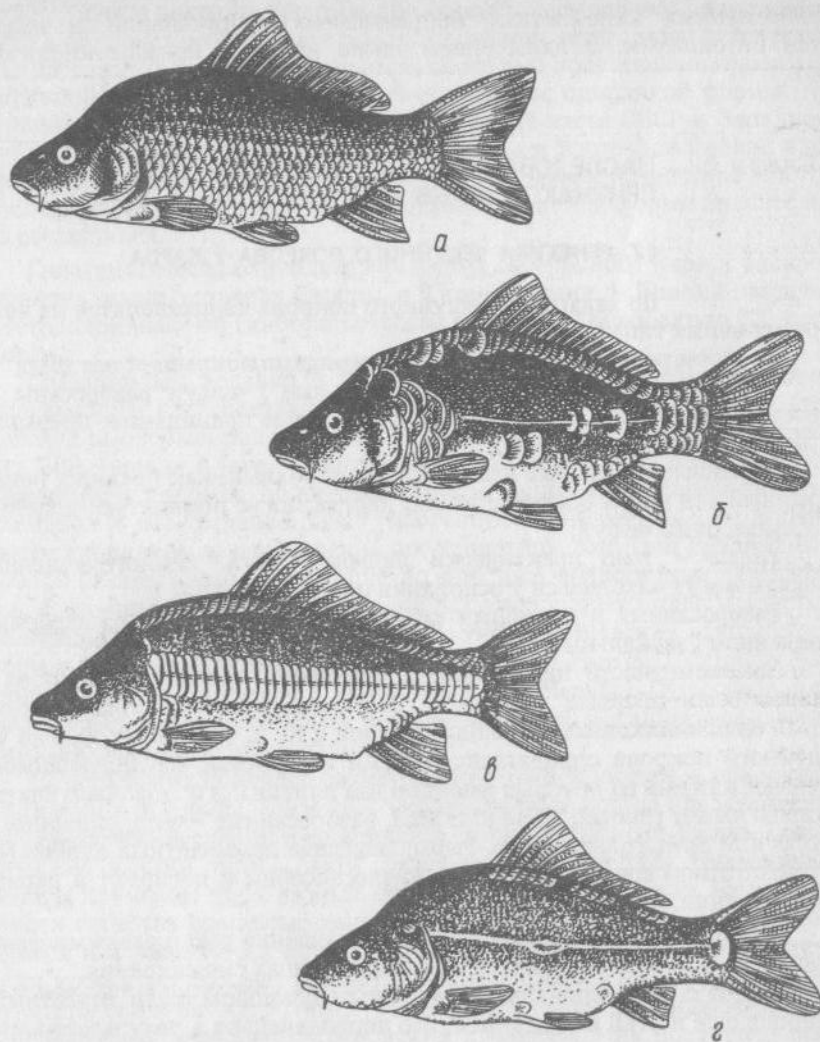


Рис. 14. Типы чешуйного покрова у карпа (Кирпичников, 1979):

а — чешуйчатого; б — разбросанного; в — линейного; г — голого

При благоприятных условиях выращивания разбросанные карпы практически не уступают чешуйчатым по темпу роста и жизнеспособности.

У разбросанных карпов наблюдается большая изменчивость по сте-

5. ОЖИДАЕМОЕ СООТНОШЕНИЕ РЫБ С РАЗНЫМИ ФЕНОТИПАМИ В ПОТОМСТВАХ ПРИ РАЗНЫХ ТИПАХ СКРЕЩИВАНИЯ

Родители	Чешуйчатые	Разбросанные	Линейные	Голые
Чешуйчатый × чешуйчатый:				
$SSnn \times SSnn, SSnn \times Ssnn$	100	0	0	0
$Ssnn \times Ssnn$	75	25	0	0
Чешуйчатый × разбросанный:				
$SSnn \times ssnn$	100	0	0	0
$Ssnn \times ssnn$	50	50	0	0
Чешуйчатый × линейный:				
$SSnn \times SSNn, SSnn \times SsNn$	50	0	50	0
$Ssnn \times SSNn$				
$Ssnn \times SsNn$	37,5	12,5	37,5	12,5
Чешуйчатый × голый:				
$SSnn \times ssNn,$	50	0	50	0
$Ssnn \times ssNn$	25	25	25	25
Разбросанный × разбросанный:				
$ssnn \times ssnn$	0	100	0	0
Разбросанный × линейный:				
$ssnn \times SSNn$	50	0	50	0
$ssnn \times SsNn$	25	25	25	25
Разбросанный × голый:				
$ssnn \times ssNn$	0	50	0	50
Линейный × линейный*:				
$SSNn \times SSNn, SSNn \times SsNn$	33,3	0	66,7	0
$SsNn \times SsNn$	25	8,3	50	16,7
Линейный × голый*:				
$SSNn \times ssNn$	33,3	0	66,7	0
$SsNn \times ssNn$	16,7	16,7	33,3	33,3
Голый × голый*:				
$ssNn \times ssNn$	0	33,3	0	66,7

* В этих скрещиваниях 25 % потомков (NN) погибает; в таблице дано расщепление среди жизнеспособных рыб.

6. ВЛИЯНИЕ ГЕНОВ ЧЕШУЙНОГО ПОКРОВА НА НЕКОТОРЫЕ ПРИЗНАКИ КАРПА (КИРПИЧНИКОВ, 1987)

Признак	Чешуйчатые	Разбросанные	Линейные	Голые
Масса сеголетков*				
благоприятные условия	100	93—96	85—88	79—80
неблагоприятные условия	100	83—94	42—70	37—72
Масса двухлетков	100	94—96	86—91	83—84

Признак	Чешуйчатые	Разбросанные	Линейные	Голые
Жизнеспособность сеголетков *				
благоприятные условия	100	91—98	87—93	80—92
неблагоприятные условия	100	93—95	36—37	28—60
Среднее число мягких лучей				
в спинном плавнике	18,8	18,7	16,4	15,4
в анальном плавнике	5,0	5,0	3,8	3,6
Среднее число глоточных зубов	9,2	9,6	7,6	7,4
Число жаберных тычинок	24,6—25,1	24,3—24,8	19,4—21,6	18,5—20,5
(вариация средних)				
Количество эритроцитов, млн/см ³	1,93	1,99	1,76	1,69
Содержание гемоглобина, г/%	9,02	8,87	8,18	8,28
Интенсивность жирового обмена	Низкая	Низкая	Высокая	Очень высокая
Способность к регенерации* плавников	100	76	39	19

*В % значения данного признака у чешуйчатых карпов.

пени редукции чешуйного покрова. У одних рыб крупная чешуя может покрывать практически все тело, у других, так называемых рамчатых, чешуя расположена только по краям тела. У линейных карпов ряд чешуй вдоль боковой линии может быть прерывистым, иногда появляются дополнительные ряды чешуй. Такая вариация определяется действием многочисленных генов-модификаторов, которые усиливают или ослабляют фенотипическое проявление "основных" генов.

Иногда бывает сложно отличить разбросанных карпов от линейных или голых. В таких случаях в качестве дополнительных диагностических признаков используют различные морфометрические показатели. Особенно надежным признаком является число мягких ветвистых лучей в анальном плавнике — у разбросанных карпов (как и у чешуйчатых) их всегда 5, а у линейных и голых 4 и менее (вплоть до полной редукции мягких лучей).

Изменчивость карпов по чешуйному покрову используют в рыбоводстве. Как уже отмечалось, линейные и голые карпы имеют пониженные продуктивные качества. Кроме того, при скрещивании этих форм между собой за счет выщепления гомозигот *NN* происходит потеря значительной части потомства. В связи с этим еще в 40-е годы был поставлен вопрос об удалении линейных и голых карпов из маточных стад промышленных хозяйств. В настоящее время карпы, имеющие аллель *N*, встречаются в рыбных хозяйствах страны довольно редко.

Аллели *S* и *s* используют в качестве маркеров разных племенных групп, в частности при организации двухлинейного разведения (см. главу 16). При этом одна линия, разводимая в хозяйстве, представлена чешуйчатыми карпами, другая — разбросанными. Формирование "разбросанных" линий не представляет сложности, поскольку при скрещивании разбросанных рыб между собой расщепления по чешуйному покрову не происходит. Труднее создать "чешуйчатую" линию, в которой не наблюдалось бы выщепления разбросанных рыб. Избавиться от расщепления можно только путем удаления из стада гетерозигот *Ss*. Для определения генотипа проводят анализирующие скрещивания чешуйчатых рыб с разбросанными: гомозиготные (*SS*) особи дают только чешуйчатых потомков, а гетерозиготные (*Ss*) — чешуйчатых и разбросанных в соотношении 1:1.

§ 8. ГЕНЕТИКА ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ У ОБЪЕКТОВ РЫБОВОДСТВА

У рыб известна изменчивость по окраске тела, которая вызывается мутациями генов, контролирующих синтез пигментов или строение пигментных клеток.

В некоторых странах культивируют карпов с измененной окраской — хромистов. Цветовые вариации особенно широко распространены в Юго-Восточной Азии. В Японии цветные карпы (кои) являются объектами декоративного рыбоводства и их разведение носит коммерческий характер.

В середине 60-х годов небольшие партии цветных карпов были завезены из Японии в СССР. В. Я. Катасоновым с помощью гибридологического анализа были определены закономерности наследования некоторых типов окраски.

Карпы, имеющие доминантный признак "светлая окраска", выглядят так же, как обычные рыбы, длительное время находившиеся на светлом фоне. Осветление покровов вызывается устойчивой контракцией (сжатием) меланофоров. Рыбы с таким признаком гетерозиготны по мутантному гену *L* (*Ll*), гомозиготы *LL* нежизнеспособны. Ген *L* в гетерозиготном состоянии обладает сильным плейотропным действием, которое выражается в снижении выживаемости рыб, изменении многих морфометрических и физиологических признаков.

Карпы, имеющие мутантный ген *D*, обладают характерным светло-желтым рисунком — полосой на спине вдоль спинного плавника и своеобразным орнаментом на голове (рис. 15). Этот признак доминирует над обычной окраской. Гомозиготы *DD* жизнеспособны; при скрещивании двух гетерозигот между собой (*Dd* × *Dd*) наблюдается расщепление в соотношении 3:1 (с рисунком — без рисунка). По скорости роста и жизнеспособности карпы с рисунком практически не отличаются от обычных.

Голубая окраска у карпа вызывается отсутствием в покровах жел-

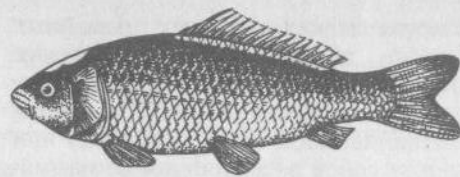


Рис. 15. Карп с признаком рисунк

того пигмента. Этот признак контролируется рецессивным геном *r*. При скрещивании обычного карпа (*RR*) с голубым (*rr*) потомство состоит только из рыб с нормальной окраской (*Rr*), во втором поколении наблюдается расщепление 3:1.

Оранжевая окраска у карпа появляется при отсутствии в покровах меланофоров — клеток, в которых вырабатывается черный пигмент меланин. Этот признак вызывается совместным действием двух генов — *b*₁ и *b*₂: оранжевые особи имеют генотип *b*₁*b*₁*b*₂*b*₂. Рыбы, у которых присутствует хотя бы один доминантный аллель (*B*₁*b*₁*b*₂*b*₂ или *b*₁*b*₁*B*₂*b*₂), имеют обычную окраску. При скрещивании гетерозигот по обоим генам между собой (*B*₁*b*₁*B*₂*b*₂ × *B*₁*b*₁*B*₂*b*₂) в потомстве наблюдается расщепление 15:1 (обычные — оранжевые).

Личинки *b*₁*b*₁*b*₂*b*₂ вследствие полного отсутствия черного пигмента прозрачны и легко отличимы от обычных. По мере развития и роста рыб в кожных покровах образуется большое количество оранжевого пигмента, который и определяет характер окраски.

Оранжевые карпы по сравнению с обычными отличаются замедленным темпом роста и пониженной выживаемостью.

Сочетание генов *r* и *b*₁*b*₂ (генотип *rr b*₁*b*₁*b*₂*b*₂) приводит к появлению у рыб белой окраски.

Некоторые из генов окраски предложено использовать в качестве естественных маркеров линий и отводок. Так, одна из отводок среднерусского карпа (см. главу 12) имеет ген рисунка *D*. Гены *b*₁ и *b*₂ благодаря раннему проявлению в онтогенезе используются при разработке специальных генетических методов селекции.

У радужной форели также известны формы с измененной окраской. Рecessивный ген *a* определяет альбинизм, т. е. отсутствие всех типов пигментов; альбиносы имеют желтоватую окраску и красные зрачки. Гомозиготы по другому мутантному гену *G*(*GG*) характеризуются золотистой окраской, глаза при этом остаются пигментированными. Гетерозиготы по этому гену (*Gg*) имеют промежуточную темно-желтую окраску паломино. При скрещивании двух гетерозигот между собой (*Gg* × *Gg*) в потомстве наблюдается расщепление 1:2:1 (золотистые — паломино — обычные).

Альбиностическая форма известна также у канального сомика.

§ 9. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО ВНЕШНИМ ДИСКРЕТНЫМ ПРИЗНАКАМ У РЫБ ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ

У рыб, обитающих в естественных водоемах, иногда встречаются особи, резко отличающиеся от других по фенотипу. Во многих случаях появление таких рыб вызвано наследственными изменениями — мутациями. Спорадически возникающие мутанты служили исходным материалом для закрепления разнообразных признаков у объектов товарного и аквариумного рыбоводства. У многих видов из природных водоемов были описаны цветные особи (хромисты), рыбы с крупной "зеркальной" чешуей, удлинненными плавниками и т. п. Обычно такие мутанты уступают особям дикого типа в жизнеспособности и элиминируются естественным отбором.

Устойчивое сосуществование в популяциях форм, различающихся по дискретным признакам, называют полиморфизмом. Поддержание полиморфизма может вызываться различными причинами: разнонаправленным действием отбора, преимуществом гетерозигот по сравнению с гомозиготами и другими.

По данным В. В. Зюганова, у трехиглой колюшки наблюдается полиморфизм по числу и расположению боковых костных пластинок. Этот признак определяется действием двух основных генов. Описаны три основные морфы: *trachurus*, *semiarmatus* и *leiurus* (рис. 16), — различающиеся также по устойчивости к солености. В морских популяциях колюшки преобладает более устойчивая форма *trachurus*, а в пресноводных две другие формы.

Другим примером полиморфизма у рыб может служить разнообразие окраски у самцов гуппи, обитающих в природных водоемах. У этого вида выявлено большое число генов окраски, вызывающих появление у самцов разнообразных цветных пятен, полос или пигментацию всего тела. Полиморфизм самцов по окраске поддерживается разно-

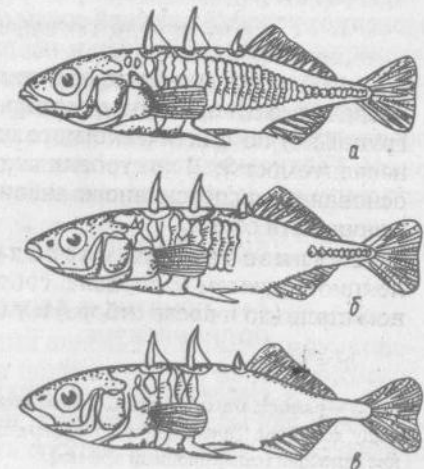


Рис. 16. Основные морфы трехиглой колюшки:

a — *trachurus*; *б* — *semiarmatus*; *с* — *leiurus* (Зюганов, 1981)

направленным действием отбора. Половой отбор способствует усилению пигментации, поскольку самки выбирают в качестве партнеров наиболее окрашенных самцов. С другой стороны, именно такие самцы в первую очередь становятся жертвами хищников.

Альтернативные дискретные вариации признаков получили название фенотипов. Закономерности внутривидовой изменчивости по фенотипам изучает фенетика популяций. Признаки, выделяемые в фенотипы, могут быть самыми различными. У атлантического лосося были выбраны такие признаки, как число пятен на жаберных крышках и вдоль боковой линии, у хариуса — особенности рисунка спинного плавника, у светящегося анчоуса — расположение и число фотофоров. По составу фенотипов, частоте их встречаемости можно определять генетическую структуру популяции, выявлять динамику ее изменения.

§ 10. ФЕНОДЕВИАНТЫ У РЫБ

Среди рыб встречаются особи, имеющие те или иные уродства. Наиболее часто наблюдаются нарушения в строении костей черепа, редукция жаберной крышки, искривления позвоночника. Во многих случаях уродства являются наследственно обусловленными, однако их проявление во многом зависит от условий внешней среды. Такие изменения морфологического строения рыб получили название фенотипов. Наследование фенотипов не поддается четкому генетическому анализу. Нередко при изучении таких признаков говорят лишь о наследственной предрасположенности к уродству.

Уродливые особи часто отличаются от нормальных рыб замедленным темпом роста и пониженной выживаемостью. Частота фенотипов у выращиваемых в искусственных условиях рыб обычно выше, чем у обитающих в природных водоемах, что связано с уменьшением напряженности естественного отбора.

Частота и характер проявления фенотипов в большой степени зависят от условий внешней среды. При выращивании одного и того же потомства в благоприятных и неблагоприятных условиях доля уродливых рыб может значительно варьировать.

Частоту фенотипов можно рассматривать как своеобразный показатель общего генетического состояния селекционируемого материала. Увеличение доли уродливых рыб может быть следствием слишком жесткого одностороннего отбора, инбридинга и т. п.

Глава 3. БИОХИМИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА РЫБ

§ 11. ПОНЯТИЕ О БЕЛКОВОМ НАСЛЕДСТВЕННОМ ПОЛИМОРФИЗМЕ

Наследственная дискретная изменчивость свойственна не только для морфологических, но и для некоторых биохимических признаков. В частности, четкую генетическую детерминацию имеет

белковый полиморфизм, т. е. существование у многих белков нескольких изоморфных форм (изоформ). Такая изменчивость характерна как для белков, не имеющих ферментативную активность, так и для ферментов. В последнем случае изоформы называют изоферментами или изоэнзимами (изозимами).

В основе белкового полиморфизма лежат мутации генов, кодирующих полипептидные цепи. Изменения в нуклеотидной последовательности молекулы ДНК отражаются в первичной структуре белковой молекулы в виде замещения или выпадения одной из аминокислот. В результате таких изменений образуются изоформы белков, которые могут различаться некоторыми свойствами, в частности подвижностью в постоянном электрическом поле. На этом основано их разделение с помощью электрофореза. Метод электрофоретического анализа является основным при изучении белкового полиморфизма.

При электрофорезе разделение белков на изоформы происходит на инертной среде-носителе, в качестве которой используют крахмальный или полиакриламидный гель. Значение pH геля подбирают с учетом изоэлектрической точки белка, так чтобы белковая молекула приобрела отрицательный заряд. Исследуемую пробу наносят на анодный полюс пластинки с гелем; под влиянием электрического поля белки начинают перемещаться к катоду. Скорость миграции зависит как от суммарного заряда, так и размеров молекул. Различающиеся по скорости движения белки размещаются на разных участках геля. После окрашивания выявляется спектр полос — электрофореграмма, которая характеризует фенотип особи по данному белку. Выявленная с помощью электрофореза изменчивость белков отражает изменчивость кодирующих их генов.

Каждый ген обозначают сокращенным английским названием белка, например: *Hb* — ген гемоглобина, *Tf* — ген трансферрина, *Est-1* — ген эстеразы-1. Аллельным вариантам гена обычно присваивают буквенные индексы, например Tf^a , Tf^b , Tf^c или $Est-1^a$, $Est-1^b$. Каждый аллель кодирует соответствующую изоформу белка — *A*, *B*, *C* и т. д. Также применяют цифровое обозначение аллелей, например $Hb^{0,80}$, $Hb^{1,00}$, $Hb^{1,15}$. Цифровые индексы отражают относительную подвижность соответствующих изоформ в электрическом поле. За единицу (или 100 %) принимают подвижность наиболее часто встречающейся изоформы.

Если ген, кодирующий простой (мономерный) белок, находится в гомозиготном состоянии, на электрофореграмме появляется только одна полоса, причем гомозиготы по разным аллелям различаются по месту расположения этой полосы (рис. 17, 1–4).

Для подавляющего большинства белков характерно кодоминантное наследование, при котором каждый аллель гетерозиготы функционирует независимо, синтезируя свою полипептидную цепь. Поэтому у гетерозигот на электрофореграмме имеются две полосы (см. рис. 17, 5–10).

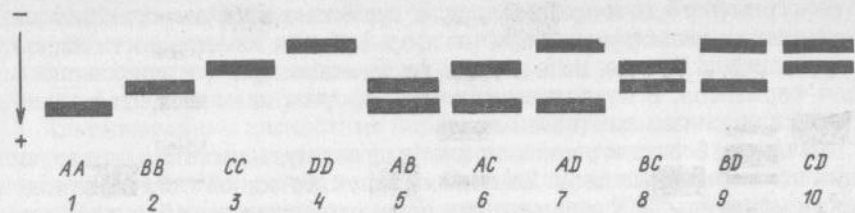


Рис. 17. Схема электрофореграммы некоторых типов трансферрина у карпа (Щербенюк, 1973)

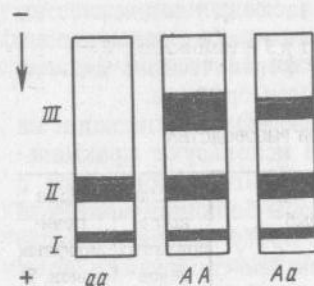


Рис. 18. Схемы электрофореграммы миогенов у карпа; показан полиморфизм III зоны (Трувеллер и др., 1973)

Некоторые гены имеют так называемые нулевые аллели, которые вообще не дают активного белкового продукта. В таких случаях наследование осуществляется по доминантно-рецессивному типу. В качестве примера можно привести полиморфизм по миогену-3 у карпа. У гомозигот по нулевому аллелю (M_y^{aa}) на электрофореграмме соответствующая фракция белка отсутствует (рис. 18). У гетерозигот (M_y^{Aa}) и гомозигот по активному аллелю (M_y^{AA}) полоса присутствует, причем у гомозигот она заметно толще, что обусловлено большим количеством синтезируемого белка (см. рис. 18).

У полимерных белков, молекула которых состоит из нескольких субъединиц, количество изоформ может возрастать. Это связано с возможностью соединения субъединиц в разных сочетаниях. Так, у гетерозигот по гену, кодирующему димерный белок, на электрофореграмме выявляются три полосы (рис. 19, а). Средняя фракция представляет собой гетерополимер, состоящий из двух разных субъединиц (A^1A^2). При тримерной структуре белка число изоформ у гетерозигот возрастает до 4 (рис. 19, б), при тетрамерной — до пяти (рис. 19, в).

Для рыб, как и для других животных, наследственный полиморфизм белков представляет обычное явление. В среднем у рыб полиморфны около 20 % всех исследованных кодирующих белки генов (табл. 7). Список некоторых полиморфных белковых систем у карпа и радужной форели представлен в табл. 8.

Наследственная обусловленность белкового полиморфизма была многократно подтверждена результатами гибридологического анализа — скрещиванием особей с известными белковыми фенотипами и

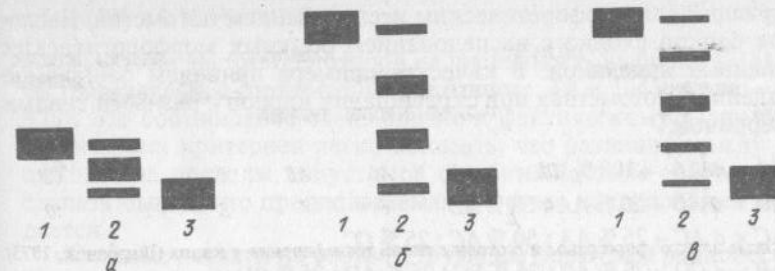


Рис. 19. Схема электрофореграммы полимерных белков:

а — димерный, б — тримерный, в — тетрамерный белки; 1 и 3 — гомозиготы; 2 — гетерозиготы (Кирпичников, 1987)

7. УРОВЕНЬ БЕЛКОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА У НЕКОТОРЫХ ОБЪЕКТОВ РЫБОВОДСТВА

Вид рыб	Число исследованных генов	Доля полиморфных генов, %	Вид рыб	Число исследованных генов	Доля полиморфных генов, %
Русский осетр	44	25	Белый амур	35	4—7
Радужная форель	30	38	Белый толстолобик	35	7—9
Горбуша	30	16	Пестрый толстолобик	22	2,5
Пелядь	41	25	Канальный сомик	16	31
Карп	44	48			

8. НЕКОТОРЫЕ ПОЛИМОРФНЫЕ БЕЛКОВЫЕ СИСТЕМЫ У КАРПА И РАДУЖНОЙ ФРЕЛИ

Название белка	Обозначение гена	Число аллелей	
		Карп	Радужная форель
Трансферрин	Tf	8	2
Альбумин	Alb	4	2
Гаптоглобин	Hp	2	—
Миоген-3	My-3	2	—
Креатинкиназа	Ck	2	2
Фосфоглюкомутаза	Pgm	2	2
Аспаратаминотрансфераза	Aat	2	2
Эстераза-1	Est-1	3	2
Эстераза-2	Est-2	4	2
Супероксиддисмутаза	To	2	3
Малатдегидрогеназа-1	sMdh-1	2	2
Малатдегидрогеназа-4	sMdh-4	2	4
Лактатдегидрогеназа-B1	Ldh-B1	3	3
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	G6pd	3	2

последующим электрофоретическим исследованием потомства. Наследование белков сходно с наследованием обычных морфологических качественных признаков. В качестве примера приведем ожидаемое расщепление в потомствах при скрещивании карпов с разными типами трансферринов:

$$\text{♀ AA} \times \text{♂ AA} \rightarrow 100 \% \text{ AA}$$

$$\text{♀ AA} \times \text{♂ AB} \rightarrow 50 \% \text{ AA} : 50 \% \text{ AB}$$

$$\text{♀ AC} \times \text{♂ AC} \rightarrow 25 \% \text{ AA} : 50 \% \text{ AC} : 25 \% \text{ CC}$$

$$\text{♀ AB} \times \text{♂ CD} \rightarrow 25 \% \text{ AC} : 25 \% \text{ BC} : 25 \% \text{ AD} : 25 \% \text{ BD}$$

При изучении рыб, обитающих в естественных условиях, проведение гибридологического анализа часто невозможно. В таких случаях характер наследования белков можно определить путем сравнения фактического соотношения рыб с разными фенотипами с теоретически ожидаемым, рассчитанным по закону Харди-Вайнберга. Согласно этому закону в любой достаточно большой популяции, в которой наблюдается свободное скрещивание особей между собой, а влияние инбридинга и отбора незначительно, уже во втором поколении устанавливается следующее равновесное соотношение особей с разными генотипами:

$$p^2 \text{ AA} : 2pq \text{ AB} : q^2 \text{ BB},$$

где p и q — частоты аллелей; AA , AB и BB — соответствующие генотипы.

Определив величины p и q , можно рассчитать соотношение всех трех генотипов и сравнить их с фактическими.

В качестве примера приведем результаты исследования полиморфизма тихоокеанской сельди из Охотского моря по ферменту пероксидаза, осуществленного Л. В. Богдановым с сотрудниками. Электрофоретический анализ этого фермента показал, что все исследованные особи разделились на три фенотипических класса. Рыбы двух классов имели на электрофореграмме по одной полосе, расположенной на разных участках геля, рыбы третьего класса — обе полосы. Исходя из этих данных, наиболее вероятна гипотеза, согласно которой пероксидаза контролируется одним геном (Px), имеющим два аллеля (Px^a и Px^b). Наблюдаемое соотношение фенотипов было следующим: $n_{AA} - 146$ шт., $n_{AB} - 63$, $n_{BB} - 9$ шт., всего было исследовано (N) 218 особей.

Рыбы с фенотипом AA имеют два аллеля Px^a , гетерозиготы AB — один аллель. Поэтому частота аллеля Px^a (p) в выборке равна

$$p = \frac{2n_{AA} + n_{AB}}{2N} = \frac{2 \cdot 146 + 63}{2 \cdot 218} = 0,814.$$

Частота аллеля Px^b (q) равна $1 - p$, или 0,186. Теоретические частоты фенотипов будут следующими:

$$p^2 (AA) = 0,814^2 = 0,662; 2pq(AB) = 2 \cdot 0,84 \cdot 0,186 = 0,303;$$

$$q (BB) = 0,186^2 = 0,035.$$

Умножив частоты генотипов на численность выборки (218), получаем теоретическое соотношение фенотипов: $AA - 144$ шт., $AB - 66$, $BB - 8$ шт. Это соотношение очень близко к фактическому. С помощью статистических критериев легко показать, что различия между ними не выходят за пределы допустимой ошибки. На этом основании можно сделать вывод, что предполагаемая гипотеза наследования подтверждается.

Сходные расчеты по соответствующим формулам равновесия могут быть сделаны при наличии трех или большего числа аллелей одного гена.

Большие различия между фактическими и теоретическими распределениями могут объясняться ошибочностью гипотезы наследования или действием разнообразных факторов, нарушающих генетическое равновесие, — наличием в выборке рыб из двух популяций, различием в выживаемости рыб с разными генотипами, инбридингом и т. п.

Белковый полиморфизм у рыб имеет адаптивное значение. Изоформы могут различаться по таким признакам, как теплоустойчивость, тканевая специфичность, функциональная активность в разных условиях. Большая изменчивость по биохимическим признакам способствует лучшей приспособляемости популяций и вида в целом.

Основным механизмом, поддерживающим белковый полиморфизм, является преимущество гетерозигот по сравнению с гомозиготами. В настоящее время имеются многочисленные данные, показывающие, что гетерозиготы даже по отдельным белковым системам часто превосходят гомозиготы по жизнеспособности, темпу роста и некоторым другим признакам. Еще большее адаптивное значение играет гетерозиготность особей по многим генам.

Поддержанию белкового полиморфизма в популяциях способствуют и другие факторы, например изменение направленности отбора в зависимости от условий внешней среды, когда отбор действует в пользу то одного, то другого аллеля.

§ 12. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БЕЛКОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА В СЕЛЕКЦИИ РЫБ

Данные по белковому полиморфизму широко используются в селекционной работе. Их применение позволяет решать ряд специальных задач селекции.

По частотам аллелей белковых систем можно определять степень генетического различия между группами рыб — породами, линиями, отдельными природными популяциями. Для этого по приведенной ниже формуле рассчитывают индексы генетического сходства (I):

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

где x_i и y_i — частоты i -го аллеля данного гена в двух сравниваемых группах рыб. Индекс сходства может варьировать от 0 до 1. Чем больше его значение, тем больше генетическое сходство между двумя группами рыб.

Приведем пример расчета индекса сходства. При изучении полиморфизма по белку, контролируемому двумя аллелями (a и b) одного гена, в линиях I и II были получены следующие данные:

Линия	Частоты аллелей	
	a	b
I	0,6	0,4
II	0,3	0,7

Подставив в формулу значения частот аллелей, рассчитаем индекс сходства:

$$I = \frac{0,6 \cdot 0,3 + 0,4 \cdot 0,7}{\sqrt{(0,6^2 + 0,4^2)(0,3^2 + 0,7^2)}} = 0,84.$$

Если имеются данные по аллельным частотам нескольких белковых систем, определяют средний индекс сходства:

$$\bar{I} = \frac{\sum (\sum x_i y_i)}{\sqrt{\sum (\sum x_i^2) \sum (\sum y_i^2)}}.$$

9. ИНДЕКСЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СХОДСТВА МЕЖДУ РАЗЛИЧНЫМИ ГРУППАМИ КАРПА И САЗАНА (ПААВЕР, 1973)

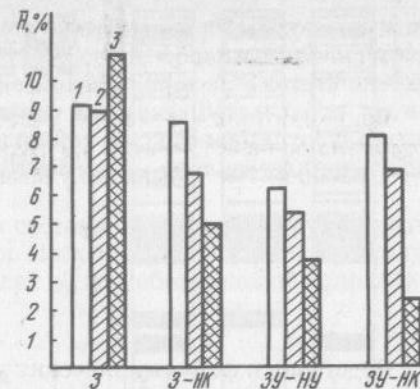
Группа рыб	ЕС	АС	ЭК	РК
Европейский сазан (ЕС)	X			
Амурский сазан (АС)	0,59	X		
Эстонский карп (ЭК)	0,88	0,61	X	
Ропшинский карп (РК)	0,73	0,81	0,77	X

В табл. 9 приведены результаты сравнения различных групп карпа и сазана по семи полиморфным белковым системам. Наибольшие генетические различия наблюдаются между европейским и амурским сазанами ($I = 0,59$). Эстонский карп близок к европейскому сазану, от которого ведет свое происхождение. Ропшинский карп ближе к амурскому сазану, что хорошо согласуется с историей создания этой породы (см. главу 12).

Определение степени генетических различий между группами рыб позволяет уточнять происхождение отдельных стад и линий, прогнозировать возможное проявление эффекта гетерозиса при скрещиваниях.

Данные по белковому полиморфизму используют также для определения средней гетерозиготности (H), т. е. количества генов, находящихся в гетерозиготном состоянии от общего числа исследованных генов (в %). По данному показателю можно судить об уровне гетеро-

Рис. 20. Изменение средней гетерозиготности в трех поколениях среднерусского карпа: 1—3 поколения селекции; буквами обозначены разные отводки (Катасонов и др., 1986)



генности селекционируемого материала и степени инбридинга. На рис. 20 показано изменение средней гетерозиготности в трех поколениях среднерусского карпа. Снижение уровня гетерозиготности указывает на то, что в процессе селекции наблюдался инбридинг.

Аллельные варианты белков могут служить маркерами линий или отводок. Для этого при закладке или воспроизводстве племенной группы используют производителей, гомозиготных по какому-либо аллелю. Например, некоторые отводки среднерусского карпа маркированы определенными типами трансферрина (см. главу 12). Такое маркирование дает возможность поддерживать селекционный материал в чистоте.

Прижизненное тестирование производителей по большому числу белковых систем позволяет проводить их генетическую паспортизацию. Это дает возможность прогнозировать генетический состав потомств, что очень важно для их идентификации в случае совместного выращивания.

С помощью электрофоретического анализа белков можно идентифицировать межвидовые гибриды рыб. В качестве генетических маркеров в таких случаях используют видоспецифические формы белков.

Генетический контроль за чистотой исходных видов используется, например, в работах с белым и пестрым толстолобиками. Гибриды этих видов характеризуются повышенной продуктивностью, поэтому такую гибридизацию часто проводят в промышленном масштабе. В то же время гибриды плодовиты и внешне мало отличаются от чистых видов, в связи с чем имеется опасность засорения стад гибридными особями. А. Н. Паюсовой и Т. Н. Целиковой предложены методы определения происхождения рыб по электрофоретическим спектрам белков. На рис. 21 показана схема электрофореграмм белков сыворотки крови белого и пестрого толстолобиков и их гибридов. Гибриды в отличие от родительских видов имеют две фракции преальбуминов, одну из которых они унаследовали от белого толстолобика, а другую от пестрого.



Рис. 21. Схема электрофоретических белков сыворотки крови толстолобиков и их гибрида; хорошо видны различия по зоне I (преальбумины):

1 — белый толстолобик; 2 — пестрый толстолобик; 3 — гибрид от скрещивания двух видов (Паюсова, Целикова, 1983)

Методы электрофоретического анализа белков широко используют также при изучении видов, обитающих в природных водоемах. С их помощью устанавливается популяционная структура видов, проводится генетический контроль за рациональным промыслом и воспроизводством рыб.

§ 13. НАСЛЕДОВАНИЕ ГРУПП КРОВИ У РЫБ

У рыб, как и у других животных, на поверхности эритроцитов имеются антигены — высокомолекулярные вещества полисахаридной или белковой природы, способные при введении в чужеродный организм вызывать иммунную реакцию, выражающуюся в образовании белковых антител. Изменчивость по эритроцитарным антигенам обуславливает различия между особями по иммунологическим признакам (группам крови).

Изменчивость рыб по эритроцитарным антигенам выявляют с помощью реакции гемагглютинации — склеивания эритроцитов под влиянием специфических антител — агглютининов. В качестве источника антител обычно используют сыворотку крови животных-реципиентов (чаще всего кроликов), которых предварительно иммунизируют путем введения в кровеносное русло эритроцитов рыб-доноров. В ответ на иммунизацию в организме реципиента вырабатываются антитела к эритроцитарным антигенам доноров. При проведении реакции гемагглютинации полученную иммунную сыворотку смешивают с эритроцитами исследуемой рыбы. При наличии в сыворотке соответствующих антител появляются комочки склеившихся эритроцитов (положительный ответ). При отсутствии антител однородная суспензия эритроцитов остается без изменения (отрицательный ответ).

Изменчивость антигенных свойств эритроцитов имеет четкую генетическую детерминацию. Каждая система групп крови контролируется действием одного гена, имеющего несколько аллелей. Каждый аллель вызывает образование специфического антигена. Встречаются также нулевые аллели, не дающие продукта. При наследовании групп крови может наблюдаться как доминирование одних аллелей над другими, так и кодоминирование.

Двухаллельная кодоминантная система определения групп крови была выявлена у радужной форели. Поскольку у гетерозигот образуются оба антигена, сочетание аллелей r_1 и r_2 обеспечивает появление трех возможных фенотипов:

Генотипы	$r_1 r_1$	$r_1 r_2$	$r_2 r_2$
Фенотипы (группы крови)	R-1	R-1-2	R-2

Расщепление в потомстве от скрещивания рыб с различными фенотипами полностью соответствовало ожидаемым соотношениям.

$$\text{♀ R-1} \times \text{♂ R-1} \rightarrow 100 \% \text{ R-1}$$

$$\text{♀ R-1} \times \text{♂ R-2} \rightarrow 100 \% \text{ R-1-2}$$

$$\text{♀ R-1} \times \text{♂ R-1-2} \rightarrow 50 \% \text{ R-1} : 50 \% \text{ R-1-2}$$

$$\text{♀ R-1-2} \times \text{♂ R-1-2} \rightarrow 25 \% \text{ R-1} : 50 \% \text{ R-1-2} : 25 \% \text{ R-2}$$

Генетическая изменчивость по эритроцитарным антигенам была описана также у ручьевой форели, плотвы, атлантической сельди, европейского анчоуса и некоторых других видов рыб. Данные по наследованию групп крови могут быть использованы в селекционных работах и популяционных исследованиях.

Глава 4. ГЕНЕТИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

§ 14. ПОНЯТИЕ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ПРИЗНАКА

К количественным относят признаки с непрерывным варьированием. В отличие от качественных признаков они не имеют четко обособленных фенотипических классов и выражаются определенным числовым значением. К таким признакам относятся все признаки продуктивности (скорость роста, жизнеспособность и т. п.), экстерьерные, физиологические и многие другие признаки. Количественные признаки определяются множеством генов и, кроме того, зависят от условий среды, что обуславливает их значительную изменчивость.

Разграничение признаков на качественные и количественные в определенной мере условно. Так, например, тип чешуйного покрова у карпа относится к качественным признакам. Однако зеркальные карпы могут иметь различное число чешуек, что определяется генами-

модификаторами и условиями среды, и, таким образом, этот признак можно рассматривать и как количественный с непрерывным варьированием. Количественные признаки, в свою очередь, могут быть представлены в виде дифференцированных фенотипических классов, например: крупные, средние и мелкие особи; здоровые, больные и погибшие рыбы и т. п.

В основе наследования количественных и качественных признаков лежат общие генетические закономерности, что впервые было показано шведским ученым Г. Нильсоном-Эле на примере полимерных качественных признаков. Проявление полимерных признаков зависит от сочетания нескольких генов с суммарным (кумулятивным или аддитивным) эффектом, в связи с чем разные генотипические классы имеют различную степень выражения признака.

В опытах Г. Нильсона-Эле при скрещивании двух форм пшениц, различающихся по окраске — темно-красной (генотип $A_1A_1A_2A_2$) и белой (генотип $a_1a_1a_2a_2$), — гибриды первого поколения имели промежуточную (розовую) окраску. Во втором поколении наблюдалось расщепление на пять классов в соотношении 1:4:6:4:1, имеющих в зависимости от общего числа доминантных генов A_1 и A_2 различную окраску — от темно-красной до белой. При скрещивании форм, различающихся по трем парам аллелей (темно-красные — $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ и белые — $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$), в потомстве было семь фенотипических классов с разной интенсивностью окраски в соотношении 1:6:15:20:15:6:1.

При большом числе генов, влияющих на признак, число фенотипических классов может быть очень велико. Различия между ними становятся незначительными, и распределение приобретает непрерывный характер, свойственный количественным признакам. Различия между фенотипическими классами могут еще более сглаживаться в результате влияния на признак условий внешней среды.

Таким образом, количественные признаки можно представить как полимерные, обусловленные действием многих генов и зависящие от условий внешней среды.

Большинство количественных признаков имеют нормальное распределение, которое графически выражается в виде плавной кривой с симметричным расположением частот вариант, убывающих в обе стороны от среднего значения признака (рис. 22, а). Асимметрия в

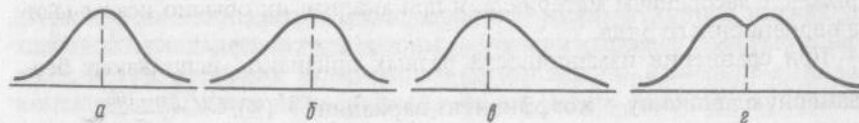


Рис. 22. Типы распределения по количественному признаку:

а — нормальная кривая; б — правосторонняя и в — левосторонняя асимметрии в распределении; г — двухвершинная кривая; пунктирной линией показано среднее значение признака

распределении, т. е. смещение среднего значения признака в левую или правую сторону от середины кривой (рис. 22, б и в), может быть следствием отбора или специфического характера изменчивости самого признака. Многовершинная кривая (рис. 22, г) свидетельствует о том, что вариационный ряд состоит из смеси особей, принадлежащих к разнородным группам с различным значением признака.

Причиной многовершинной кривой может быть и расщепление по отдельным генам, сильно влияющим на количественный признак. Такой характер распределения может быть, например, по массе тела у группы карпов, состоящей из смеси чешуйчатых и разбросанных (расщепление по гену S) или разбросанных и голых карпов (расщепление по гену N), в связи с плейотропным действием генов S и N (см. главу 2).

Важнейшими характеристиками распределения являются среднее значение признака и степень рассеивания отдельных вариантов (вариабельность, или изменчивость, признака). В качестве показателя степени изменчивости признака служит среднее квадратическое отклонение (σ), определяемое с учетом суммы квадратов отклонений каждой отдельной варианты x от среднего значения признака \bar{x} :

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}},$$

где n — число отдельных вариант.

В селекционных расчетах для характеристики изменчивости признаков чаще всего используют квадрат среднего квадратического отклонения — дисперсию, или дисперсию, σ^2 .

Кривая распределения с высокими значениями σ или σ^2 выглядит более растянутой, что связано со значительным рассеиванием отдельных вариантов вокруг средней. Крутая кривая свидетельствует о слабой изменчивости признака.

В соответствии со статистическими закономерностями при нормальном распределении в пределах $\pm 1\sigma$ от среднего значения находится 68,3%, $\pm 2\sigma$ — 95% и $\pm 3\sigma$ — 99,7% всех возможных вариантов. Таким образом, вероятность того, что значение отдельных вариантов отклонится от средней величины признака за пределы 3σ , чрезвычайно мала (0,3%). Такие варианты рассматривают как случайные, связанные, например, с засорением материала, и при анализе их обычно исключают из вариационного ряда.

При сравнении изменчивости разных признаков используют безразмерную величину — коэффициент вариации CV (%): $CV = \frac{\sigma \cdot 100}{\bar{x}}$.

Размер исследуемой выборки всегда ограничен, и поэтому установленные статистические параметры (\bar{x} , σ , CV) носят приближенный характер. Возможное их отклонение от истинных значений в генеральной совокупности характеризуют средней квадратичной (стандартной) ошибкой S , определяемой по формуле

$$S_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}; S_{\sigma} = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}; S_{CV} = \frac{CV}{\sqrt{2n}},$$

где $S_{\bar{x}}$, S_{σ} и S_{CV} — стандартные ошибки соответственно среднего значения, среднего квадратического отклонения и коэффициента вариации.

Из приведенных формул следует, что чем меньше изменчивость признака и более многочисленна выборка, тем меньше ошибка определенных статистических параметров.

Зная величину выборочного показателя и его стандартную ошибку, можно определить с заданной вероятностью интервал, в котором может находиться его истинное значение в генеральной совокупности, из которой сделана выборка. Так, например, при средней величине (\bar{x}) массы исследованных рыб 500 г и ошибке ($S_{\bar{x}}$) = 20 г можно с вероятностью 95 % ожидать, что в генеральной совокупности значение средней массы ($\bar{x} \pm 2S_{\bar{x}}$) находится в пределах от 460 до 540 г; при более жестких требованиях, например с вероятностью 99,7 %, интервал возможных значений ($\bar{x} \pm 3S_{\bar{x}}$) составит от 440 до 560 г.

Непрерывный характер изменчивости количественных признаков, их зависимость от большого числа генов и факторов внешней среды делают невозможным применение к ним обычных методов генетического анализа. Главная задача при исследовании таких признаков состоит в оценке доли генетической изменчивости в общей наблюдаемой фенотипической изменчивости признака, которую находят с использованием специальных методов математической статистики.

§ 15. НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Если для качественных признаков характерно жесткое генетическое детерминирование, т. е. генетической информации, передаваемой от родителей потомкам, соответствует, как правило, строго определенное фенотипическое проявление признака (см. главу 2), то для количественных признаков этот процесс выражен менее четко: наследуется лишь определенная норма реакции признака — диапазон, в пределах которого могут проявляться его фенотипические значения, варьирующие под влиянием внешней среды. Поэтому применительно к количественному признаку используют понятие наследуемости, характеризующее наследственную обусловленность изменчивости признака.

При скрещивании особей, различающихся по количественным признакам, потомство имеет, как правило, промежуточное значение признаков при сравнительно невысокой их изменчивости. В случае возвратного скрещивания с родительскими формами средние значения признаков уклоняются в сторону родителя, с которым произведено скрещивание. В F_2 среднее значение признаков остается без изменений (по сравнению с F_1), однако существенно увеличивается изменчивость. При этом возможно появление крайних вариантов, отсутствующих у исходных форм, что существенно увеличивает возможности отбора.

В F_3 кривые распределения располагаются по-разному, в зависимости от того, из какой части вариационного ряда взяты для скрещивания особи F_2 .

Сравнивая характер изменчивости признака в F_1 и F_2 , можно приближенно определить число генов n , по которым различались исходные особи:

$$n = \frac{D^2}{8(\sigma_{F_2}^2 - \sigma_{F_1}^2)},$$

где D — различие между средними значениями у исходных родительских особей; $\sigma_{F_1}^2$ и $\sigma_{F_2}^2$ — дисперсии (вариансы) этого признака в F_1 и F_2 .

Расчеты, проведенные на некоторых растениях и животных, показали, что число основных генов, определяющих различие скрещиваемых форм по количественным признакам, сравнительно невелико (обычно не более 10), хотя, конечно, этим не исчерпывается общее число генетических факторов, влияющих на эти признаки.

Важнее знать, в какой мере наблюдаемая изменчивость по признаку обусловлена генетическими факторами, т. е. какова наследуемость признака. Решение этого вопроса осуществляют путем разложения наблюдаемой фенотипической дисперсии (σ_{ph}^2) на ее составляющие компоненты: генотипическую (σ_G^2) и паратипическую (σ_E^2) дисперсии: $\sigma_{ph}^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$.

Генотипическая дисперсия (σ_G^2), обусловленная влиянием наследственных факторов, включает аддитивную и неаддитивную компоненты изменчивости.

Аддитивная изменчивость (σ_A^2) связана с разнообразием генов, каждый из которых обладает собственным фенотипическим эффектом независимо от сочетания с другими генами.

Неаддитивная изменчивость возникает за счет взаимодействия аллелей одного гена (доминирование или сверхдоминирование) или разных генов (комплементарность, эпистаз). Взаимодействие неаддитивных генов является результатом их случайного сочетания и поэтому не может быть закреплено отбором. Большая изменчивость по таким генам затрудняет селекцию, однако она может иметь важное значение в возникновении гетерозисного эффекта — усилении проявления признака у гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами (см. главу 7).

Паратипическая (средовая) дисперсия (σ_E^2) отражает варьирование признака под воздействием условий внешней среды. Это означает, что особи с одинаковым генотипом в разных условиях могут иметь различную величину признака. Примером такой изменчивости "в чистом виде" может служить разнообразие генетически идентичных особей в пределах одного индивидуального потомства (клона) однополной формы серебряного караса (см. главу 1).

Дисперсия σ_E^2 включает также компоненту взаимодействия геноти-

па со средней, выражающуюся в разной реакции различных генотипов на изменение условий среды. Например, дефицит кислорода в воде прудов приводит к замедлению роста рыб. Однако разные особи могут по-разному реагировать на изменение этого фактора, что обуславливает дополнительное варьирование рыб по росту. При разложении фенотипической вариации компоненту генотип – среда обычно отдельно не выделяют, учитывая ее совместно с паратипической вариацией.

Отношение величин генотипической вариации к общей фенотипической вариации изменчивости называют коэффициентом наследуемости признака (h^2):

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_{ph}^2}, \quad \text{или} \quad h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}.$$

Показатель h^2 определяет меру наследования признака. Чем больше σ_G относительно σ_{ph} , тем в большей степени наблюдаемая фенотипическая изменчивость обусловлена наследственными факторами и тем выше, следовательно, вероятность передачи свойств родителей потомству.

Величина h^2 может иметь значения в пределах от 0 до 1 (или от 0 до 100 %).

В селекционных работах важное значение имеет оценка доли генотипической изменчивости, обусловленной аддитивными генами, от которых непосредственно зависит эффективность отбора – наследуемость в узком смысле слова:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_{ph}^2}.$$

Наследуемость в узком смысле слова отражает генетическую изменчивость и не учитывает эффекты, связанные с доминированием и другими взаимодействиями генов.

§ 16. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА НАСЛЕДУЕМОСТИ

Существует множество способов оценки коэффициента наследуемости признаков, которые можно объединить в три основные группы: 1) по фактическому селекционному эффекту (реализованная наследуемость); 2) по степени сходства родителей с потомками и 3) на основании дисперсионного анализа компонентов фенотипической изменчивости семей.

Реализованную наследуемость можно определить на селекционируемом материале, сопоставляя значения признака в исходном стаде (до и после отбора) и у потомков отобранных рыб:

$$h^2 = \frac{R}{S},$$

где S – разница между средними значениями признака у отобранных особей и в целом по стаду до отбора (селекционный дифференциал); R – изменение признака за одно поколение селекции (селекционный эффект).

Например, если средняя масса рыб в исходном стаде составляла до отбора 400 г и после отбора 650 г, а у потомков – 450 г, то S и R соответственно равны 250 и 50 г, а $h^2 = 0,2$.

Если отбор проводился только у особей одного пола (например, по рабочей плодовитости среди самок), то при оценке реализованной наследуемости величину селекционного эффекта умножают на 2.

Реализованную наследуемость можно оценивать также путем сравнения средних величин признака двух групп потомков, которые получены от родителей, прошедших и не прошедших отбор по данному признаку или отобранных в разных ("плюс" и "минус") направлениях.

Метод определения реализованной наследуемости относительно прост. Для его осуществления нет необходимости в проведении специальных опытов, так как он может быть определен непосредственно по результатам селекции. Однако при определении величины реализованной наследуемости часто возникают существенные искажения, связанные с тем, что различия по средней величине у родительского стада и потомков могут обуславливаться наряду с генетическими причинами различиями в условиях выращивания. Ввиду этого реализованную наследуемость можно использовать лишь для ориентировочной оценки коэффициента наследуемости количественного признака.

Оценка коэффициента наследуемости по сходству родителей с потомками основана на проведении корреляционного или регрессивного анализа данных по величине признаков у родителей и их потомков.

При сравнении потомков с обоими родителями (т. е. со средним значением признака у отца и матери) коэффициент наследуемости численно равен коэффициенту прямолинейной корреляции r или регрессии b : $h^2 = r$ или $h^2 = b$.

При сравнении потомков только с одним из родителей $h^2 = 2r$ или $2b$.

В отличие от коэффициента корреляции коэффициент регрессии не зависит от генетической структуры родительского стада и степени изменчивости самого признака, в связи с чем ему обычно отдается предпочтение при определении h^2 .

Определение наследуемости по коэффициентам прямолинейной корреляции и регрессии не нашло широкого применения, что связано прежде всего с их большой нестабильностью (особенно r). Для получения достоверных результатов при их расчете необходим анализ большого числа родителей и их семей, выращенных в одинаковых условиях, что для рыб сложно осуществить. К тому же для некоторых признаков, которые не могут быть определены у родителей (например, выживаемость, выход продукции с единицы площади водоема и т. п.), применение этих методов невозможно вообще.

Определение наследуемости путем дисперсионного анализа компонентов фенотипической изменчивости семей основано на разложении общей фенотипической вариации

Рассматриваемый способ определения коэффициента наследуемости преимущественно учитывает эффект аддитивных генов, т. е. вычисленные значения соответствуют наследуемости в узком смысле слова.

§ 17. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВЕЛИЧИНУ ПОКАЗАТЕЛЯ НАСЛЕДУЕМОСТИ

Величина коэффициента наследуемости зависит от многих факторов.

Значение этого показателя определяется прежде всего особенностями самого признака, его стабильностью. Высокая наследуемость свойственна многим меристическим признакам (число позвонков, жаберных тычинок, жестких и мягких лучей в плавниках и т. п.), закладывающимся рано в онтогенезе и в дальнейшем практически независимым от условий среды. Пластические признаки, как, например, длина головы, высота туловища, длина кишечника и др., напротив, очень лабильны и поэтому обычно имеют невысокую наследуемость.

При прочих равных условиях величина показателя наследуемости тем выше, чем генетически более разнородна исследуемая группа. В естественных популяциях генетическая изменчивость, как правило, очень высокая. У домашних животных по большинству признаков она снижается, причем тем больше, чем интенсивнее ведется селекция по соответствующему признаку. Все признаки, важные для существования вида (жизнеспособность, плодовитость и т. п.), находятся под влиянием естественного отбора, что соответственно обуславливает относительно невысокую наследуемость. Снижение генетического разнообразия может быть также в результате близкородственного разведения. Отдаленные скрещивания, напротив, ведут к существенному увеличению значений h^2 . Увеличение генетической изменчивости возможно также за счет применения специальных методов, например искусственного мутагенеза (см. главу 9).

Значение показателя наследуемости признака зависит и от условий выращивания рыб. Чем разнообразнее условия, тем выше паратипиская (ненаследственная) изменчивость и, следовательно, тем ниже величина наследуемости. Благоприятные условия выращивания способствуют более полному проявлению генетических потенций, что ведет к повышению значений h^2 . Однако чрезмерная оптимизация условий может, напротив, затруднять проявление генетических различий, обуславливая тем самым снижение коэффициента наследуемости признака. Например, при обильном кормлении все группы рыб независимо от их генетических особенностей могут одинаково интенсивно расти, в то время как при умеренном кормлении различия могут оказаться хорошо выраженными в связи с разной способностью групп эффективно использовать корма на природ.

И, наконец, коэффициент наследуемости может оказаться различ-

ным в зависимости от способов его определения. В частности, при оценке по матерям (или совместно по отцам и матерям) он может иметь завышенное значение по сравнению с оценкой по отцам в связи с проявлением ненаследуемого, так называемого материнского эффекта. Сущность этого эффекта заключается в том, что разные по физиологическому состоянию самки рыб продуцируют икру разного качества, что соответствующим образом отражается на потомстве (особенно в раннем возрасте).

Следует также иметь в виду, что используемые для расчета коэффициента наследуемости формулы имеют определенные ограничения: они полностью справедливы лишь при условии свободного скрещивания и отсутствия отбора. Существенные отступления от этих условий могут приводить к искажениям в получаемых величинах h^2 .

Таким образом, коэффициент наследуемости не является величиной постоянной. Он характеризует конкретную группу рыб в конкретных условиях. Даже на одной и той же группе рыб, но в разных опытах или при определении разными методами величина h^2 может различаться. Тем не менее оценка этого показателя имеет большое практическое значение для прогноза эффективности селекции. Чем выше значения h^2 , тем вероятнее передача отобранными особями своих положительных качеств и, следовательно, тем выше селекционный потенциал. Так, например, наследуемость признаков экстерьера у рыб сравнительно высока (0,3–0,4 и выше) и селекция по ним ведет к быстрому изменению формы тела. В то же время отбор по скорости роста менее эффективен, что соответствует обычно низким показателям его наследуемости (0,2–0,1 и ниже).

§ 18. НАСЛЕДУЕМОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У РЫБ

Сведения по наследуемости количественных признаков у рыб пока очень ограничены. Обобщенные данные по карпу, радужной форели, пеляди, канальному сомику и тилляпии даны в табл. 11.

11. НАСЛЕДУЕМОСТЬ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ОБЪЕКТОВ РЫБОВОДСТВА

Признак	Вид рыб	Наследуемость
Масса тела	Карп, радужная форель, канальный сомик	0,1–0,5
Жизнеспособность	Радужная форель, пелядь	0,1–0,2
Содержание жира в мясе	Карп, радужная форель, канальный сомик	0,2–0,5
Относительная плодовитость	Радужная форель, пелядь	0,2
Число чешуй в боковой линии	Карп	0,4
Число ветвистых лучей в анальном плавнике	Карп	0,6
Общее число позвонков	Радужная форель, карп, пелядь	0,7–0,9
Число тычинок на первой жаберной дуге	Карп	0,8–0,9

К признакам с высокой наследуемостью (0,6–0,9) относится ряд счетных признаков (число позвонков, ветвистых лучей в планиках, жаберных тычинок). В связи с отсутствием селекционной значимости этих признаков отбор по ним не проводят, и поэтому их генетическая изменчивость высока.

Средний уровень наследуемости (0,2–0,5) имеют экстерьерные репродуктивные и некоторые физиологические признаки. Генетическая изменчивость по ним обычно высока. Однако все они сильно подвержены влиянию условий, что соответственно снижает величину h^2 .

Важнейшие признаки продуктивности (темпы роста, жизнеспособность) имеют обычно невысокую наследуемость. Это связано, с одной стороны, с проведением отбора по ним и, с другой – с сильным влиянием на них условий среды. Напряженный отбор по массе тела в ряду поколений может привести к почти полному истощению генетической изменчивости (h^2 приближается к 0). Жизнеспособность находится под жестким контролем естественного отбора, и поэтому гетерогенность по этому признаку не может быть высокой.

По сравнению с большинством животных рыбы имеют относительно невысокие значения коэффициента наследуемости признаков продуктивности. Даже у интенсивно селекционируемых животных, таких как свиньи и птицы, наследуемость привеса может достигать значений 0,4–0,5 и выше, в то время как у рыб обычно не более 0,2. Низкие значения h^2 показателей продуктивности в ряде случаев могут быть следствием интенсивного отбора, возможности которого у рыб чрезвычайно велики. Однако и в стадах, почти не подвергавшихся селекции, наследуемость признаков продуктивности также, как правило, сравнительно невысока.

Низкие значения коэффициента наследуемости большинства признаков, в том числе и показателей продуктивности, связаны прежде всего с их сильной зависимостью от условий среды. Во-первых, рыбы больше, чем другие животные, подвержены непосредственному влиянию естественных, неуправляемых или слабоуправляемых факторов, таких, например, как температурный и гидрохимический режимы водоемов, обеспеченность рыб кормовыми организмами и т. п. И во-вторых, рыбы, как пойкилотермные животные, имеют более широкую норму реакции, что соответственно обуславливает повышенную паратипическую изменчивость признаков.

Таким образом, низкие значения h^2 , часто получаемые у рыб, не обязательно связаны с истощением генетической изменчивости. Даже при уровне наследуемости 0,1 и ниже генетическое разнообразие племенного стада может оставаться еще значительным и при интенсивном отборе может обеспечивать относительно высокую эффективность селекции рыб.

§ 19. ПОВТОРЯЕМОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Для ориентировочной оценки коэффициента наследуемости признака можно использовать показатель повторяемости, который определяют путем измерения признака у одних и тех же особей в разном возрасте или при разных условиях содержания. По полученным данным рассчитывают коэффициент корреляции. У рыб в качестве показателя повторяемости чаще используют коэффициент внутрикласовой корреляции r_w , рассчитываемой с помощью дисперсионного анализа.

Коэффициент повторяемости отражает степень устойчивости признака в онтогенезе. Его величина дает чаще всего завышенную оценку наследуемости – возможный ее предел. Однако низкая повторяемость однозначно свидетельствует о невысокой наследуемости признака. Так, М. А. Андрияшева установила, что повторяемость диаметра икринок у самок пеляди в смежных нерестовых сезонах составила в среднем 0,82, коэффициент наследуемости 0,45; по относительной плодовитости повторяемость была более низкой – 0,54, соответственно ниже было и значение h^2 – 0,20.

Чтобы избежать завышенной оценки коэффициента повторяемости, стремятся охватить более длительный период наблюдений или создавать по возможности наиболее контрастные условия, на фоне которых может быть более точно оценена степень устойчивости признака.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое изменчивость и эволюция кормотипов рыб? 2. Дать определение гамето-генеза и оплодотворения. 3. Описать стадии зрелости половых желез рыб. 4. Что включает в себя наследование качественных морфологических признаков у рыб? 5. Что такое биохимическая генетика рыб.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

§ 20. ПОНЯТИЕ СЕЛЕКЦИИ

Селекция – комплекс мероприятий, направленных на улучшение качества объекта разведения за счет изменения его генетических свойств. Конечной целью селекции является выведение новой породы, внутривидового типа, кросса и т. п., отвечающих определенным хозяйственным требованиям. Селекционные работы необходимы также для поддержания на достаточно высоком уровне продуктивности уже имеющихся пород.

В дословном переводе термин "селекция" означает отбор. Действительно, без отбора селекция невозможна. Однако в современном представлении этот термин имеет более широкий смысл, поскольку в селекционной работе наряду с отбором используют и другие приемы, в первую очередь целенаправленный подбор и скрещивание. У рыб все большее распространение получает ряд специальных генетических методов селекции.

Теоретической основой селекции является генетика. Знание закономерностей наследования признаков позволяет селекционеру разработать целенаправленную программу селекционных работ, определить наиболее эффективные направления и методы селекции, дать прогноз ее результатов. Достижение успехов в селекции невозможно также без глубоких знаний биологии объекта разведения, биотехники его воспроизводства и выращивания.

§ 21. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАК ОБЪЕКТОВ СЕЛЕКЦИИ

Благодаря некоторым биологическим особенностям рыб они являются удобным объектом для селекции. К ним относятся прежде всего высокая плодовитость, сравнительно небольшие размеры и соответственно низкая индивидуальная стоимость, а также наружное оплодотворение.

По плодовитости рыбы значительно превосходят многих животных. У лососевых рыб число потомков, получаемых от самки за один нерестовый сезон, достигает нескольких тысяч. Плодовитость же карповых рыб исчисляется сотнями тысяч, причем от отдельных самок удается получить более 1 млн. личинок.

Высокая плодовитость рыб позволяет проводить отбор с чрезвычайно высокой интенсивностью, в десятки и сотни раз превышающей возможности отбора на домашних животных.

Сравнительно мелкие размеры разводимых рыб определяют относительно невысокую стоимость выращивания и содержания производителей, в то время как стоимость продукции, полученной при выращивании их потомства, может быть довольно значительной. Так, общая масса товарных двухлетков, выращенных из потомства, получаемого от одной самки карпа за нерестовый сезон, составляет примерно 150–200 ц. Повышение продуктивности производителей на 10 % позволяет получать дополнительно 15–20 ц товарной рыбы.

Относительно невысокая стоимость выращивания производителей рыб в сочетании с их высокой плодовитостью являются благоприятными предпосылками для концентрации селекционной работы в ограниченном числе хозяйств. Племенные стада крупных рыбоводных хозяйств содержат несколько сот и даже тысяч производителей карпа, растительноядных рыб или форели, что обеспечивает широкие возможности для целенаправленной селекционной работы.

Важной биологической особенностью рыб является наружное оплодотворение. Возможность непосредственного экспериментального воздействия на мужские и женские гаметы, а также развивающиеся эмбрионы существенно расширяет арсенал методов селекции и позволяет применять специальные генетические методы (см. главу 9), которые в работах с другими домашними животными затруднены или вообще практически неприемлемы.

Несмотря на перечисленные благоприятные предпосылки, практическая селекция рыб сталкивается с рядом трудностей.

Большинство видов рыб характеризуется поздним созреванием. Так, самки карпа в обычных прудовых условиях созревают (в зависимости от температурно-климатических условий) в возрасте от 4–6 лет, белого и пестрого толстолобика 5–7, белого амура 7–8, осетровых рыб 10–12 лет. В связи со значительным интервалом между поколениями селекционные работы с рыбами носят длительный характер: для получения пяти-шести поколений, необходимых для формирования породы карпа, требуется как минимум 25–30 лет.

Большие сложности при проведении селекционной работы связаны с обитанием рыб в водной среде, что исключает прямое наблюдение за объектом. При прудовом выращивании рыб нельзя, например, вести индивидуальный учет поедания кормов. Групповой учет кормовых затрат также сопряжен с большими трудностями, поскольку часть корма, вносимого в пруд, размывается, перемешивается с илом и не используется рыбой. В связи с этим прямой отбор рыб по такому важнейшему показателю, как эффективность использования корма, оказывается практически невозможным.

Обитание рыб в водоемах создает большие трудности в отношении управления условиями среды. При прудовом выращивании очень

сложно обеспечить стандартные условия, необходимые для оценки селекционируемого материала.

Рыбы относятся к пойкилотермным животным, рост и развитие которых непосредственно зависят от температуры. Сильное влияние на рост рыб оказывает и ряд других факторов, и прежде всего условия питания. Варьируя плотностью посадки, от которой в большой степени зависит обеспеченность рыб естественной пищей, можно вырастить в условиях умеренного климата сеголетков карпа средней массой от 5 г (и менее) до 100–150 г и более. Сильное влияние на рост рыб могут оказать также кислородный и гидрохимический режимы прудов, токсикологическая обстановка и ряд других факторов. Большая паратипическая изменчивость признаков, обусловленная условиями среды, затрудняет выявление генетически обусловленных различий у селекционируемых рыб. Для оценки генетической ценности отдельных производителей или племенных групп требуется постановка сложных опытов с большим числом повторностей, что возможно только при наличии хорошо оснащенной экспериментальной базы.

Очень сложен индивидуальный учет рыб. Это связано, во-первых, с массовостью материала, при которой проследить за каждой особью практически невозможно, и, во-вторых, с большой сложностью индивидуального мечения рыб, особенно на ранних возрастных стадиях.

Массовость материала, мелкие размеры, сложность мечения и большая подвижность рыб создают трудно решаемую проблему сохранения чистоты племенного материала. Засорение племенного материала возможно самыми различными путями, особенно в раннем возрасте рыб.

В работах со многими домашними животными большое значение придается индивидуальным показателям продуктивности, например удою молока у коров, настригу шерсти у овец, скороспелости у свиней. Применительно к рыбам более важную роль играют групповые показатели: прирост общей массы рыб на единицу площади, расход кормов на единицу прироста в расчете на всю выращенную продукцию и т. п., что также должно учитываться при определении методических подходов к селекции рыб.

Глава 6. НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

§ 22. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ЦЕЛИ СЕЛЕКЦИИ

В селекционной работе приходится решать в основном две задачи: улучшение продуктивных качеств объекта разведения и создание пород, приспособленных к конкретным условиям культивирования. Разграничение этих задач условно, так как в любом случае речь идет об улучшении продуктивности на фоне конкретных условий выращивания.

При прудовом выращивании особое значение имеет приспособленность рыб к определенным температурно-климатическим условиям.

Так, в северных районах рыбоводства (и отчасти в умеренной зоне) главной задачей является повышение общей холодостойкости и особенно зимостойкости рыб. При разведении в южных районах возникает необходимость повышения устойчивости рыб к высоким температурам. Зональные различия касаются и таких важных экологических факторов, как гидробиологический и гидрохимический режимы прудов, особенности токсикологической обстановки и эпизоотической ситуации.

При селекции рыб в специфических условиях индустриальных хозяйств первостепенное значение имеют задачи повышения стрессоустойчивости пород, приспособленности к чрезвычайно высокой плотности посадки при выращивании в сравнительно небольших емкостях, питанию почти исключительно комбикормом при отсутствии естественной пищи, высокому содержанию в воде экзометаболитов.

В работах со сравнительно новыми объектами товарного рыбоводства (растительноядные, сиговые, осетровые) ведущим направлением является повышение приспособленности к факторам domestikации. Важное значение имеет при этом способность одомашниваемых рыб нормально развиваться в новых экологических условиях, которые могут существенно отличаться от естественной среды обитания осваиваемого вида.

В работах с некоторыми видами рыб большое внимание уделяется улучшению репродуктивных показателей, связанных с воспроизводительной способностью.

Селекция по другим признакам – экстерьерным, интерьерным, некоторым физиологическим показателям – имеет вспомогательное значение и направлена в основном на решение указанных выше задач.

§ 23. СКОРОСТЬ РОСТА

Скорость роста является важнейшим признаком, непосредственно связанным с продуктивностью.

Под продуктивностью понимают прирост рыбной продукции, полученной за известный период с единицы площади или объема водоема. Это интегральный показатель, зависящий от скорости роста и выживаемости рыб. Быстрорастущие рыбы, как правило, дают более высокий выход общей продукции с единицы площади при меньших затратах кормов на ее производство.

При проведении селекционных работ необходимо учитывать следующие особенности роста рыб:

1. Рыбы растут в течение всей жизни, однако наиболее интенсивный рост наблюдается до начала полового созревания.

У многих объектов рыбоводства (каarp, растительноядные рыбы, форель и др.) самки крупнее, чем самцы (половой диморфизм), что связано с более ранним созреванием самцов, тормозящим соматический рост.

2. Скорость роста рыб сильно подвержена влиянию условий среды. Как и у всех пойкилотермных животных, рост рыб в первую очередь зависит от температуры внешней среды. Существенное влияние на рост рыб оказывают обеспеченность пищей, качество корма, гидрохимический режим прудов. Влияние любого из перечисленных факторов, особенно температуры и питания, приводит к огромным различиям в массе у особей одного и того же возраста и происхождения. При определенных условиях возможна полная остановка роста в продукционном возрасте (чего обычно не наблюдается у теплокровных домашних животных).

Сказанное выше обуславливает сильную модификационную изменчивость массы тела и затрудняет выявление генетических различий между отдельными индивидуумами и группами рыб. Наследуемость данного признака оказывается, как правило, относительно низкой. Например, у карпа коэффициент наследуемости массы тела обычно не превышает 0,2 (см. главу 4), что определяет низкую эффективность отбора рыб по этому признаку.

3. Изменчивость массы тела рыб характеризуется определенной динамикой. После завершения эмбриогенеза она обычно невелика: коэффициент вариации массы у личинок карпа 2–3 %, у мальков гораздо выше – 40–50 %. В дальнейшем изменчивость постепенно снижается: коэффициент вариации массы тела составляет у сеголетков 20–30 %, двухлетков 15–20, трехлетков 12–15, у старших возрастных групп около 10 %. Примерно такая же динамика изменчивости массы тела наблюдается и у других прудовых рыб.

Возрастное снижение изменчивости связано с компенсационным ростом: отстающие особи догоняют остальных, что приводит к снижению общей изменчивости признака.

4. При выращивании разновозрастных рыб большое влияние на рост может оказать фактор взаимодействия: более крупные особи угнетают рост более мелких, что приводит к усилению индивидуальных различий. Влияние фактора взаимодействия четко прослеживается при сравнении результатов раздельного и совместного выращивания групп рыб, различающихся по массе. В обоих случаях рыбы с большей начальной массой оказываются, как правило, крупнее. Однако при совместном выращивании эти различия усиливаются, и причем тем больше, чем выше плотность посадки рыб. Поэтому более точная оценка сравниваемых групп рыб может быть дана при их раздельном выращивании в сходных условиях с достаточным числом повторностей.

Характеристикой скорости роста является прирост массы тела животного за определенный промежуток времени.

Непосредственное сравнение наблюдаемых величин конечной массы M_k или прироста Π возможно лишь при близких значениях исходной массы M_0 сравниваемых рыб. При больших стартовых различиях находят откорректированные значения M'_k и Π' :

$$M'_k = M_k + K(\bar{M}_0 - M_0);$$

$$\Pi' = \Pi + K(\bar{M}_0 - M_0),$$

где \bar{M}_0 – среднее значение начальной массы для всех сравниваемых рыб (или групп рыб); K – поправочный коэффициент, определяемый как коэффициент регрессии значений конечной и начальной массы.

В табл. 12 приведен пример расчета откорректированных значений конечной средней массы с применением поправочного коэффициента. Последний определен с учетом регрессии значений начальной и конечной массы непосредственно у опытных групп рыб.

Коэффициент регрессии значений конечной и начальной массы, рассчитанный по данным колонок 2 и 3 табл. 12, составляет 4,46, что учтено при определении откорректированных значений конечной массы по каждой группе рыб. Так, по группе 1 $M'_k = 320 + 4,46 \times (31 - 16) = 387$ г.

При ограниченном числе сравниваемых групп определение коэффициента регрессии затруднено. В этом случае к испытуемым группам можно подсаживать несколько (20–25) индивидуально помеченных рыб одного и того же происхождения, но с разной (контрастной) массой. По их начальной и конечной массе рассчитывают коэффициент регрессии, который используют в качестве поправки K при определении M'_k по сравниваемым группам рыб.

Различия по конечной массе удобно выражать в безразмерных единицах нормированного отклонения. В этом случае разницу абсолютной величины массы ($M'_k - \bar{M}'_k$) относят к среднему квадратичному отклонению σ .

12. РАСЧЕТ ОТКОРРЕКТРОВАННЫХ ЗНАЧЕНИЙ КОНЕЧНОЙ МАССЫ СОВМЕСТНО ВЫРАЩЕННЫХ РЫБ

№ группы рыб	Средняя масса, г		Поправка $K(\bar{M}_0 - M_0)$, г	Откорректированные значения конечной массы M'_k , г
	начальная M_0	конечная M_k		
1	2	3	4	5
1	16	320	+67	387
2	18	390	+58	448
3	19	310	+53	363
4	24	390	+31	421
5	36	420	-22	398
6	40	470	-40	430
7	45	460	-62	398
8	50	480	-85	395
Среднее	31	406	0,0	405

Расчетные по данным табл. 12 (колонка 5) $\bar{M}'_k = 405$; $\sigma = 26,8$. Нормированное отклонение составит в этом случае (табл. 13).

13. РАСЧЕТ ЗНАЧЕНИЙ НОРМИРОВАННОГО ОТКЛОНЕНИЯ

№ группы	1	2	3	4	5	6	7	8	Среднее
M'_k	387	448	363	421	398	430	398	395	405
$\frac{M'_k - \bar{M}'_k}{\sigma}$	-0,67	1,60	-1,57	0,60	-0,26	0,93	-0,26	-0,37	0,0

В отличие от обычных (абсолютных) значений нормированное отклонение не зависит от величины самого признака, что делает удобным его применение в селекционной работе. Так, например, преимущество отдельной особи, по массе равное 0,50, оценивается однозначно, независимо от среднего значения признака (50 г, 500 г или 5 кг). Таким образом, нормированное отклонение позволяет сравнивать рыб, принадлежащих к разным весовым группам и даже к разным возрастным категориям, что невозможно при использовании абсолютных показателей. Данные по нормированному отклонению каждой из исследуемых групп рыб, выращенных в нескольких прудах (повторностях), можно анализировать с применением обычных статистических методов (вычисление средней, ее ошибки и т. д.).

Значения рассмотренных выше показателей роста для одних и тех же рыб могут быть различными в разных опытах. В связи с этим представляют интерес специальные, более стабильные показатели (константы), характеризующие рост.

Широкое применение получили расчеты удельной скорости роста C и константы роста K , предложенные И. И. Шмальгаузенем:

$$C = (\ln w_2 - \ln w_1) / (t_2 - t_1);$$

$$K = C (t_1 + t_2) / 2,$$

где w_1 и w_2 — величины начальной и конечной массы; t_2 и t_1 — конечное и начальное время наблюдения.

Величина показателя K относительно постоянна лишь в пределах определенной стадии онтогенеза. С возрастом рыб она изменяется, что затрудняет ее использование в качестве стандартной характеристики.

С. А. Барановым с соавторами предложено уравнение для расчета характеристики роста рыб, названной коэффициентом массонакопления K_m :

$$K_m = [3(M_k^{1/3} - M_0^{1/3})] / \Delta t,$$

где M_k и M_0 — значения конечной и начальной массы; Δt — время наблюдения.

При существенных различиях в исходной массе сравниваемых рыб

расчет K_m целесообразно вести с использованием несколько видоизмененной формулы:

$$K_m = [3(M_k^{1/3} - M_0^{1/3})] / \Delta t + 0,015 M_0^{1/3}.$$

Величина коэффициента массонакопления определяется генетическими особенностями рыб и зависит от условий выращивания. При оптимальных условиях она отражает максимально возможные потенции роста определенной группы рыб.

§ 24. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ К ЗАБОЛЕВАНИЯМ

Под жизнеспособностью понимают устойчивость животных к неблагоприятным факторам среды. Различают общую и специфическую устойчивость, т. е. устойчивость к конкретным факторам — дефициту кислорода, низкой или высокой температуре, определенным заболеваниями и т. п. Особи, обладающие высокой общей жизнеспособностью, чаще всего проявляют и повышенную специфическую устойчивость. Однако повышение резистентности к специфическому фактору (например, к какому-либо заболеванию) не всегда приводит к повышению общей устойчивости.

Жизнеспособность относится к количественным признакам с полигенным наследованием. Однако по характеру индивидуального проявления он является пороговым и имеет только два альтернативных состояния (рыба выжила или погибла), что делает невозможным применение обычных методов отбора.

Жизнеспособность находится под контролем естественного отбора, действие которого в процессе domestikации снижается. Любое домашнее животное не может, конечно, сравниться 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 высокопродуктивные породы, как правило, менее устойчивы к неблагоприятным факторам по сравнению с примитивными беспородными карпами. Снижение общей жизнеспособности как естественный процесс в ходе одомашнивания животных компенсируют более оптимальными условиями их содержания.

Жизнеспособность животных, в том числе и рыб, может быть повышена методами селекции. Для повышения интенсивности отбора по жизнеспособности селекционируемый материал выращивают на "провокационном фоне", усиливая действие фактора, по которому ведется отбор. Менее устойчивые особи погибают, а более приспособленные сохраняются.

При селекции по жизнеспособности важное значение имеют косвенные методы отбора с использованием различных морфологических и физиологических признаков, коррелирующих с общей устойчивостью.

В частности, уровень жизнеспособности в определенной степени коррелирует с интенсивностью роста. Более крупные, хорошо растущие особи характеризуются, как правило, и высокой выживаемостью. Однако односторонний, чрезмерно интенсивный отбор по массе тела может, напротив, привести к снижению жизнеспособности. В § 27 рассмотрена корреляция жизнеспособности с некоторыми физиологическими показателями.

В процессе одомашнивания и создания высокопродуктивных пород животных уделяют большое внимание также повышению специфической устойчивости к определенным неблагоприятным факторам среды. К ним относятся, например, различные заболевания рыб, наличие в воде токсических веществ, дефицит кислорода в воде, низкая температура воды и т. п.

Повышение устойчивости к опасным инфекционным заболеваниям является одной из самых важных задач в работах со многими объектами товарного рыбоводства. Особая актуальность этого направления селекции в рыбоводстве связана с существованием природных очагов возбудителей заболеваний. Единственно 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 у лососевых, у которых имеются линии с повышенной устойчивостью 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 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. Третий класс составляют погибшие особи. Для проведения генетического анализа больных рыб делят на несколько классов по степени проявления заболевания. Используют также дополнительные характеристики: интенсивность заражения, динамику течения болезни, ответную реакцию на введение определенной дозы возбудителя болезни ("доза - эффект"), иммунологические данные, а также различные морфологические и физиологические признаки, коррелирующие с устойчивостью к заболеванию. Учет комплекса таких показателей позволяет превратить устойчивость к заболеваниям в количественный признак, что дает возможность применять обычные методы генетического анализа.

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.

И наконец, самая серьезная трудность при селекции рыб на устойчивость к заболеваниям состоит в чрезвычайно медленном темпе селекционного процесса в сравнении с темпом эволюции возбудителя.

В настоящее время все более ощущается необходимость в селекции рыб на устойчивость к разным токсическим веществам: детергентам, пестицидам, сточным водам животноводческих комплексов и другим различным 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 накопление в теле токсических веществ, что может быть опасно для человека.

§ 25. ПИЩЕВАЯ ЦЕННОСТЬ

Пищевая ценность рыбной продукции определяется рядом признаков, к которым относятся соотношение съедобных и несъедобных частей тела, вкусовое качество и химический состав мяса, у некоторых видов рыб - число межмышечных косточек (костистость).

Увеличение выхода съедобных частей (убойный выход) представляет хозяйственный интерес применительно ко всем видам рыб. Особи с большим выходом мясной продукции характеризуются обычно относительно меньшим размером головы, более округлой (мясистой) формой тела.

Среди признаков, характеризующих качество мясной продукции, важнейшим является содержание межмышечного жира. Снижение жирности мяса является, например, одним из направлений селекции карпа в Венгрии. Однако методика прижизненного определения жирности мяса у рыб еще не разработана, что исключает возможность прямого отбора по этому признаку.

Число межмышечных косточек как селекционный признак представляет интерес в работах с карповыми рыбами. Большое количество мелких острых косточек в мясе снижает потребительские качества этих рыб. В настоящее время за рубежом известны линии карпа, практически не имеющие твердых межмышечных косточек. Однако селекция в этом направлении приводит к снижению жизнеспособности рыб, что ограничивает их широкое использование.

§ 26. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ

К репродуктивным признакам относят плодовитость, скорость полового созревания, сроки нереста. Большое значение имеет приспособленность к условиям заводского воспроизводства.

Плодовитость. При оценке самок различают абсолютную и относительную плодовитость. Абсолютная плодовитость определяется

общим числом икринок в яичнике, относительная плодовитость — число икринок на 1 кг массы тела рыбы.

Чаще используют показатель рабочей (абсолютной и относительной) плодовитости, т. е. количество икринок, полученных от самки в течение одного нерестового сезона. Рабочая плодовитость у самок определяется прижизненно, что позволяет проводить отбор по этому показателю.

В рыбоводстве широко используется также показатель, называемый коэффициентом зрелости, — отношение массы гонад к общей массе тела (в %). У созревших рыб этот показатель тесно коррелирует с плодовитостью, в связи с чем он имеет важное значение как селекционный признак.

Селекция на повышение плодовитости самок 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.

Показатели плодовитости являются чрезвычайно изменчивыми признаками. Коэффициент вариации рабочей плодовитости у самок карпа составляет обычно более 30 %, у белого толстолобика достигает 50, у пестрого толстолобика 30, у пеляди 30–40 %. Столь же высокая изменчивость наблюдается по относительной плодовитости и коэффициенту зрелости.

У впервые нерестящихся рыб изменчивость всех показателей плодовитости сильно увеличена за счет неравномерного созревания разных особей. Поэтому отбор самок по плодовитости следует проводить не ранее чем во втором нерестовом сезоне, после стабилизации признака.

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

Признаки плодовитости сильно подвержены влиянию внешней среды. Тем не менее у многих видов, в том числе и у карпа, обнаружена значительная генетическая изменчивость по плодовитости. У пеляди, например, наследуемость рабочей плодовитости самок составила, по данным М. А. Андрияшевой, 0,37.

Важное значение имеют показатели, характеризующие качество половых продуктов.

У самок обычно учитывают размер (среднюю массу или средний диаметр) икринок. Изменчивость этого признака сравнительно невысока: при анализе различий по самкам коэффициент вариации среднего диаметра икринок составляет обычно от 3 до 7 %.

При оценке самцов обычно определяют объем эякулята, концентрацию и активность сперматозоидов.

Важными характеристиками качества икры и спермы являются оплодотворяемость и выживаемость потомства в процессе эмбрионального развития.

Скорость полового созревания. Селекция на ускоренное созревание имеет практическое значение в работах с поздно созревающими видами рыб, такими как осетровые, растительноядные и некоторые другие. 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 развития гонад темп роста рыб снижается. Существенное замедление роста у самок наблюдается уже при переходе яичников в III стадию зрелости. Поэтому в южных районах, а также при выращивании на теплых водах, где возможно быстрое развитие гонад у рыб, может возникнуть необходимость в селекции на более позднее созревание.

Помимо температуры, на скорость полового созревания может оказывать влияние обеспеченность пищей. У карпа в южных зонах улучшение условий выращивания приводит к ускорению полового созревания. Однако в зоне умеренного климата такой зависимости обычно не наблюдается. В некоторых случаях недостаток пищи может приводить, наоборот, к ускоренному половому созреванию рыб.

Изменчивость по срокам наступления полового созревания с колебаниями 1–2 года отмечена у всех прудовых рыб. У ряда видов обнаружены и существенные межпородные различия.

Сроки нереста в сезоне. Время готовности производителей к нересту в сезоне представляет практический интерес в работах со многими видами рыб. Более раннее получение молоди у карпа и растительноядных рыб позволяет существенно повысить рыбопродуктивность прудов за счет удлинения периода выращивания. У сиговых рыб, напротив, важно иметь поздно нерестящиеся формы, так как это дает возможность приурочить срок получения личинок ко времени массового развития кормовых организмов в водоеме.

Изменчивость по времени нереста в сезоне особенно свойственна видам, находящимся на начальной стадии одомашнивания (растительноядные рыбы, пелядь и др.). Кривая распределения признака у этих рыб бывает обычно многовершинной (рис. 23), что свидетельствует о наличии в популяции генетически разнородных групп.

Высокая генетическая изменчивость этого признака обуславливает возможность эффективной селекции, что подтверждается уже достигнутыми результатами. Так, в Казахстане у самок белого толстолобика третьего селекционного поколения достигнуто более раннее (примерно на 20 дней) наступление нереста. В работах, выполненных в ГосНИОРХ, массовый отбор только в одном поколении пеляди позволил получить две группы, четко различающиеся по срокам нереста: величина реализованной наследуемости признака при этом оказалась близкой к 1.

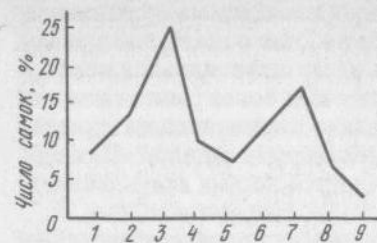


Рис. 23. Кривая распределения самок пеляди по сроку созревания (Андрияшева, 1978); цифры по горизонтальной оси обозначены порядковые номера туров получения потомства в нерестовом сезоне

Наличие разнородных по срокам нереста групп у одомашниваемых видов является, по-видимому, следствием гетерогенности природных популяций, которая благоприятна для вида. Однако высокая изменчивость по этому признаку обнаружена и у традиционных объектов товарного рыбоводства. В результате селекционной работы, проведенной в Югославии, период нереста форели удалось сдвинуть на 2 мес. Изменчивость по срокам готовности к нересту существует, очевидно, и у карпа.

Приспособленность к заводскому способу воспроизводства. Многих рыб (растительноядных, осетровых, пелядь, форель, а также и карпа) разводят в условиях специальных заводов (см. главу 18).

При селекции на приспособленность к заводскому способу воспроизводства учитывают такие показатели, как синхронность созревания производителей, положительный ответ на стимуляцию гонадотропными гормонами, устойчивость рыб к влиянию различных стрессовых факторов. Важное значение имеют также показатели, характеризующие жизнеспособность икры и молоди при заводской технологии, существенно отличающейся от условий естественного размножения. Поскольку все перечисленные признаки поддаются непосредственному контролю, отбор по ним не представляет большой сложности.

§ 27. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Организм животного представляет собой целостную систему, в которой все части тела, органы, ткани функционально связаны между собой. Селекция по какому-либо одному признаку приводит к коррелятивному изменению многих других: меняются внешний вид животного, строение и функционирование его внутренних органов, особенности поведения. Односторонний интенсивный отбор по показателям продуктивности может привести к ослаблению жизнеспособности животного.

Совокупность морфологических и физиологических признаков организма называют конституцией. Различают внешние (экстерьерные) и внутренние (интерьерные) морфологические признаки.

К экстерьерным признакам относятся характер телосложения, тип чешуйного покрова (у карпа), окраска и другие внешние признаки.

Телосложение — соотношение размеров различных частей тела. Для получения показателей, характеризующих телосложение, определяют длину тела рыбы и его определенных частей и рассчитывают экстерьерные индексы (см. главу 19).

В процессе одомашнивания и селекции рыб (особенно карпа) показатели телосложения сильно изменились. Культурным породам свойственна более высокоспинная форма тела. Высокоспинные карпы обычно лучше растут и поэтому имеют более высокую продуктивность. Однако положительная корреляция между этими признаками сохраняется лишь до известного предела. Чрезмерная высокоспинность может быть связана с анатомическим дефектом — искривлением позвоночника, что, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности и темпа роста рыб. Примером может служить айшgrundский карп: усиленная селекция на округлую, "тарелочную" форму тела привела к ослаблению жизнеспособности и утрате этой ценной породы.

Для каждой породы и породной группы устанавливают 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.

Интерьерные признаки. В § 25 были рассмотрены два интерьерных признака, характеризующих качество продукции, — содержание жира в мясе и число межмышечных косточек. Для оценки селекционируемого материала используют и другие признаки. В работе с карпом важное значение имеют относительная длина кишечника и особенности морфологии (соотношение длин передней и задней камер) плавательного пузыря.

Относительная длина кишечника является одним из важнейших показателей, с которым связаны особенности пищеварения у рыб. Особи с длинным кишечником более эффективно используют корм. Величина этого признака у культурного карпа значительно выше, чем у сазана. Различия по нему обнаружены также и между разными породами карпа: как правило, отселекционированные группы отличаются большей длиной кишечника.

Соотношение длин камер (передней и задней) плавательного пузыря используют в работе с карпом как диагностический признак для оценки доли наследственности амурского сазана. У последнего задняя камера плавательного пузыря хорошо развита и несколько длиннее передней. У карпа, наоборот, задняя камера укорочена. Редукция задней камеры особенно сильно выражена у украинских карпов, а также у ряда зарубежных пород. Карпо-сазановые гибриды имеют различную степень укорочения задней камеры в зависимости от доли наследственности сазана.

Физиологические признаки еще не нашли широкого применения в селекционной работе с рыбами. Некоторые из них представляют интерес как возможные тесты на продуктивность. К числу таких

признаков относятся гематологические показатели, устойчивость рыб к дефициту кислорода и др.

Двухлетки карпа, отстающие в росте, обычно характеризуются пониженным содержанием гемоглобина в крови. Однако низкое значение этого показателя могут иметь и особо крупные рыбы (рекордисты). Следовательно, интенсивный отбор по массе тела без учета гематологических показателей может привести к снижению жизнеспособности рыб, связанной с анемией.

Особь с повышенным содержанием гемоглобина отличаются большей устойчивостью к кислородному голоданию (гипоксии). Устойчивость к гипоксии тесно коррелирует с жизнеспособностью, а в некоторых случаях и со скоростью роста.

§ 28. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ИНДЕКСЫ

При проведении селекции обычно учитывают несколько признаков: массу тела, показатели телосложения, плодовитость и т. д. В качестве интегрирующего показателя используют при этом селекционный индекс (I):

$$I = \sum I_i,$$

где $\sum I_i$ — сумма индексов по всем учитываемым признакам.

Селекционные индексы можно использовать как при отборе отдельных особей, так и при сравнительной оценке разных групп.

В табл. 14 дан пример расчета селекционного индекса по трем группам карпа по системе, используемой венгерскими селекционерами. При этом у рыб учитывают пять хозяйственно важных признаков, каждый из которых имеет определенную величину максимальной оценки, в зависимости от его значимости. Так, по приросту максимальное значение составляет 30 баллов. Такая оценка по этому признаку дана группе 1, остальные группы рыб, имеющие меньший прирост,

14. ОПРЕДЕЛЕНИЕ СЕЛЕКЦИОННОГО ИНДЕКСА У ТРЕХ ГРУПП КАРПА

Наименование признака	Максимальная оценка (в баллах)	Фактическая оценка трех различных групп, в баллах		
		1	2	3
Прирост	30	30	10	10
Выживаемость	30	20	30	10
Оплата корма	10	3	5	10
Содержание жира в мясе	20	5	20	10
Форма тела и отсутствие дефектов	10	3	10	5
Сумма баллов I	180	61	75	55

получили по 10 баллов. Аналогично ведут оценку и по остальным признакам. Сумма баллов по комплексу признаков представляет собой селекционный индекс, по которому ведется сравнение разных групп рыб.

В соответствии с данными табл. 14 лучшей оказалась группа 2 ($I = 75$ баллов), на втором месте группа 1 ($I = 61$ балл) и на последнем месте группа 3 ($I = 55$ баллов). В каждом конкретном случае система комплексной оценки может быть различной, что определяется направлением селекционных работ и значимостью, придаваемой селекционером тому или иному признаку.

Рассмотренный выше упрощенный способ расчета селекционного индекса учитывает лишь фенотипическое проявление признаков. Более точно он может быть определен с учетом коэффициента наследуемости признака по следующему уравнению:

$$I = h_1^2 w_1 x_1 + h_2^2 w_2 x_2 + \dots + h_n^2 w_n x_n,$$

где h_1^2, h_2^2, h_n^2 — коэффициенты наследуемости признаков; w_1, w_2, w_n — хозяйственно-экономическое значение признаков, в баллах; x_1, x_2, x_n — величина признаков.

Величину x обычно выражают в баллах, например от 1 до 5 баллов в зависимости от степени развития оцениваемого признака, его соответствия породному стандарту и т. п. Более удобно выражать ее в безразмерных величинах нормированного отклонения, определяемого с учетом разницы абсолютного значения признака у отдельной особи (или группы особей) и среднего его значения, а также степени изменчивости признака:

$$x = (x_i - \bar{x}) / \sigma.$$

Глава 7. СИСТЕМЫ РАЗВЕДЕНИЯ И ТИПЫ СКРЕЩИВАНИЯ

§ 29. ИНБРИДИНГ

Под инбридингом, или родственным разведением, понимают получение потомства от производителей, состоящих в родстве. Степень родства определяется числом поколений до общего предка. Подбор производителей, имеющих родственника в первом поколении (типа брат \times сестра, мать \times сын, дочь \times отец), называют тесным инбридингом (близкородственным разведением). В остальных случаях имеют в виду умеренный инбридинг.

Показателем степени инбридинга служит коэффициент инбридинга, т. е. вероятность перехода генов в гомозиготное состояние. Например, если допустить, что в исходной популяции 50 % генов находились в гетерозиготном состоянии, то при коэффициенте инбридинга 0,2 число гетерозиготных генов уменьшится на 10 % и составит 40 %, в то время как число гомозиготных локусов увеличится до 60 %.

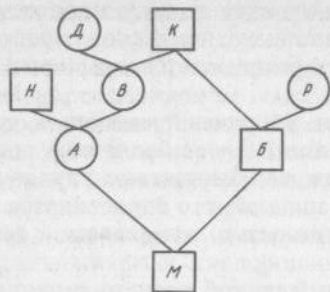


Рис. 24. Схематическое изображение родословной особи М (К — общий предок)

При работе со многими домашними животными (крупный рогатый скот, лошади и др.), по которым ведутся племенные записи, коэффициент инбридинга определяют с учетом родословной по формуле

$$F_x = 0,5^{n_1 + n_2 - 1},$$

где F_x — коэффициент инбридинга за одно поколение; n_1, n_2 — число поколений до общего предка со стороны матери и отца.

На рис. 24 изображена родословная особи М, у которой имелся предок (К), общий в третьем ряду поколений по матери (А) и во втором по отцу (В). Коэффициент инбридинга этой особи составит:

$$F_x = 0,5^{3+2-1} = 0,065.$$

Если оцениваемая особь имеет несколько таких предков, то определяют коэффициенты инбридинга по каждому из них, которые затем суммируют: $F_x = \sum F_i$.

Используя вышеприведенные формулы, можно рассчитать, что при скрещивании сибсов (братьев и сестер), а также родителя с потомком коэффициент инбридинга составляет 0,25, при скрещивании полусибсов (родственников по одному из родителей) — 0,125.

У рыб коэффициент инбридинга определяют обычно по числу производителей, используемых для размножения. При соотношении самок и самцов, близком 1:1, величину коэффициента инбридинга за одно поколение вычисляют по формуле

$$F_x = 1/(2N),$$

где N — общее число производителей, используемых для воспроизводства.

При определении коэффициента инбридинга, достигаемого за несколько поколений родственного разведения F_t , используют формулу

$$F_t = 1 - (1 - F_x)^t,$$

где t — число поколений.

Например, при использовании для воспроизводства пяти пар про-

изводителей ($N = 10$) коэффициент инбридинга за одно поколение составит 0,05, а через три поколения $1 - (1 - 0,05)^3 \approx 0,14$.

Приведенные формулы носят приближенный характер: они полностью справедливы только при условии свободного скрещивания и отсутствии отбора. Однородный подбор производителей способствует повышению величины коэффициента инбридинга. Отбор, напротив, препятствует процессу гомоготизации, поддерживая в популяции сбалансированные полиморфные системы.

Родственное разведение ведет, как правило, к снижению жизнеспособности и ухудшению показателей продуктивности — инбредной депрессии. Основной причиной инбредной депрессии является переход в гомозиготное состояние и проявление рецессивных генов с вредным эффектом. Важную роль играет и снижение общего уровня гетерозиготности.

У рыб проявление инбредной депрессии может быть выражено очень сильно. У карпа одно поколение тесного инбридинга обычно снижает темп роста на 15–20%. Наряду с этим ухудшается выживаемость рыб, увеличивается число уродов, снижается плодовитость. По данным Г. Кинкайды, спаривание сибсов у форели в течение двух поколений снизило выживаемость молоди на 29,7%, темп роста на 33,5%, эффективность использования корма на 14,9%; число особей с различными морфологическими дефектами увеличилось почти вдвое. В опытах М. А. Андрияшевой, во втором поколении близкородственного скрещивания у пеляди выживаемость эмбрионов снизилась на 25%.

Вредное влияние инбридинга особенно сильно сказывается при неблагоприятных условиях выращивания, на фоне которых выживаемость рыб может снижаться в 2–3 раза и более. В некоторых случаях тесный инбридинг может приводить к почти полной гибели рыб.

Ущерб от инбридинга, таким образом, может быть значительным, и при промышленном разведении его стремятся не допускать. Вместе с тем в селекционных работах инбридинг находит широкое применение. В животноводстве этот метод применяют, в частности, для сохранения в селекционном стаде ценных генов выдающегося родоначальника (разведение по линиям, семейная селекция). Тесный инбридинг является необходимым при создании генетически однородных групп — инбредных линий, предназначенных для промышленной гибридизации. Умеренный инбридинг ускоряет процесс стабилизации создаваемой породы. Его используют также при создании дифференцированной внутривидовой структуры.

Умелое использование родственного разведения позволяет достигать высоких значений коэффициента инбридинга без существенного проявления инбредной депрессии. Это обусловлено прежде всего тем, что степень инбредной депрессии определяется не столько абсолютными значениями коэффициента инбридинга, сколько скоростью его возрастания. При умеренном инбридинге относительное число выщеп-

ляющихся в каждом поколении генов с вредным эффектом сравнительно невелико и они постепенно элиминируются отбором. Через определенное число поколений уровень инбредной депрессии может стабилизироваться или даже снизиться за счет отбора и накопления в селекционируемом стаде генетических факторов, компенсирующих влияние вредных генов.

Проявление инбредной депрессии можно существенно снизить с помощью направленного отбора. Интенсивный отбор по признакам, имеющим адаптивное значение (рост, плодовитость и т. п.), ведет к отбору более приспособленных гетерозиготных особей. Это способствует сохранению полиморфизма по важнейшим генетическим системам и тем самым частично или полностью нейтрализует отрицательное влияние инбридинга.

Таким образом, последствия инбридинга могут быть различными, что зависит от комплекса факторов. Особенно опасен тесный инбридинг в стадах, в которых ранее исключалось родственное разведение. Умеренный инбридинг в сочетании с интенсивным направленным отбором практически безвреден и успешно используется селекционерами при решении ряда практических задач.

§ 30. АУТБРИДИНГ

Аутбридинг – получение потомства от неродственных производителей. Неродственными принято считать особей, у которых общие предки отсутствуют не менее чем в пяти поколениях. Аутбридингом называют также систему случайных скрещиваний при достаточной численности производителей, участвующих в размножении (20 пар и более).

Аутбридинг сохраняет высокую гетерогенность популяции. Обычно его применяют на более поздних стадиях селекционного процесса для обеспечения массовой репродукции племенного материала. Аутбридинг используют также при разведении рыб в промышленных хозяйствах.

§ 31. СКРЕЩИВАНИЕ

Получение потомства от производителей разного происхождения называют скрещиванием. Получаемое при таком разведении потомство принято обозначать помесями. При скрещивании более отдаленных форм (подвидов, видов и т. п.) говорят о гибридазации, а получаемое от них потомство называют гибридами.

Термин "скрещивание" в рыбоводстве используют также при получении потомства от подобранных производителей независимо от степени их родства. Если при этом необходимо подчеркнуть, что речь идет о разнородных производителях, то используют понятие "неродственное скрещивание".

Скрещивание приводит к объединению наследственных свойств разнородных особей. Получаемое потомство обладает повышенной генетической изменчивостью, что открывает широкие возможности для селекции. Скрещивание является, таким образом, одним из важнейших приемов, используемых для улучшения существующих и выведения новых пород.

В зависимости от селекционной задачи исходные неродственные группы используют в скрещиваниях однократно или многократно. В соответствии с этим различают несколько типов скрещивания (рис. 25).

Воспроизводительное скрещивание – однократное скрещивание производителей разного происхождения (рис. 25, 1). Полученные помеси в дальнейшем воспроизводят "в себе" в ряде поколений, осуществляя интенсивный отбор в направлении, отвечающем задаче селекции.

В начале селекции иногда последовательно скрещивают три или более группы животных – сложное воспроизводительное скрещивание. При этом стремятся, чтобы каждая из исходных групп обладала какими-то ценными свойствами, объединение которых было бы желательно в создаваемой породе. Такой метод создания пород называют синтетической селекцией.

Воспроизводительное скрещивание получило широкое применение в рыбоводстве. Этот метод использован в селекционных работах с роп-

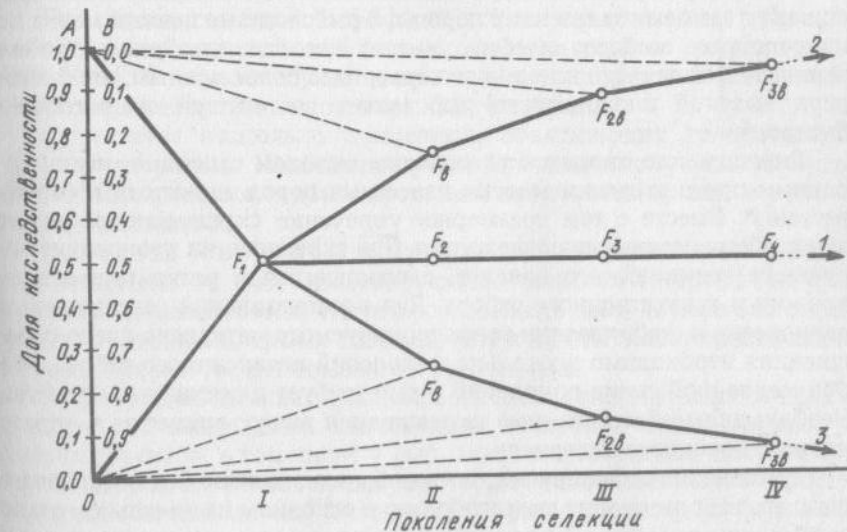


Рис. 25. Основные типы преобразующего скрещивания:

1 – воспроизводительное; 2 – вводящее; 3 – поглощающее; А – улучшаемая, В – улучшающая племенные группы; пунктирными линиями обозначены возвратные скрещивания гибридов с исходными группами А (вверху) и В (внизу)

шинским, парским и сарбоянским карпами. На основе синтетической селекции ведется создание породы среднерусского карпа (см. главу 12). Особый интерес представляет синтетическая селекция с использованием отдаленных гибридов (например, селекция бестера), позволяющая создавать новые формы, отсутствующие в природе.

Вводным скрещиванием называют однократное скрещивание улучшаемой местной породной группы с породой-улучшателем; затем полученных помесей в течение нескольких поколений скрещивают с исходной местной формой (см. рис. 25, 2).

Вводное скрещивание применяют обычно в том случае, когда местная порода удовлетворяет в целом требованиям селекционера. Скрещивание же используют для передачи лишь какого-то одного или многих ценных свойств, отсутствующих у местной породы.

Вводное скрещивание было использовано в работах по селекции нивчанского внутривидового типа украинского чешуйчатого карпа (см. главу 12): для повышения общей жизнеспособности и холодостойкости украинских карпов скрестили с ропшинскими карпами, а затем провели два возвратных скрещивания полученных помесей с украинскими карпами.

Поглотительное скрещивание — многократное скрещивание помесей с породой-улучшателем (рис. 25, 3). В животноводстве этот метод применяют для постепенной замены местных стад ценным племенным материалом. При этом обычно самок местных стад скрещивают с самцами завезенной породы. В рыбоводстве данный метод не представляет особого интереса: вместо него целесообразна прямая замена менее ценного племенного материала более ценным, что благодаря высокой плодовитости рыб может достигаться сравнительно быстро.

Скрещивание является важнейшим методом селекции, использованным при выведении многих известных пород животных и сортов растений. Вместе с тем чрезмерное увлечение скрещиванием может иметь и отрицательные последствия. При скрещивании происходит нарушение генетического баланса, сложившегося в результате естественного и искусственного отбора. Для восстановления генетического равновесия и стабилизации селекционируемого материала после скрещивания необходимо несколько поколений интенсивного отбора, что при медленной смене поколений у рыб требует длительного времени. Необдуманные бессистемные скрещивания могут привести к утрате ценного породного материала.

Применение скрещивания, таким образом, должно быть обоснованным: его использование целесообразно в основном на начальном этапе селекционных работ — для увеличения гетерогенности исходного племенного материала. Впоследствии необходимость в скрещивании может появляться лишь после истощения генетической изменчивости в селекционном стаде, т. е. после выхода популяции на "селекционное плато", когда отбор становится практически неэффективным.

Большое практическое значение имеет скрещивание при промышленном разведении с целью предотвращения вредных последствий инбридинга и использования эффекта гетерозиса.

§ 32. ГЕТЕРОЗИС

Под гетерозисом понимают преимущество гибридов (помесей) первого поколения F_1 по сравнению с родительскими формами. Различают два основных типа гетерозиса: зугетерозис (настоящий гетерозис) и избыточный гетерозис (гигантизм).

В случае гетерозиса первого типа гибриды F_1 обладают комплексом свойств, имеющих приспособительное значение: они характеризуются повышенной общей жизнеспособностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, часто имеют более высокие темпы роста и плодовитость. Обычно зугетерозис проявляется при скрещивании более или менее заинбридированных стад как свойство, противоположное инбредной депрессии.

При избыточном гетерозисе наблюдается усиленное одностороннее развитие органов или функций без повышения общей приспособленности организма. Такой гетерозис наблюдается, например, при скрещивании некоторых видов аквариумных рыб рода *Xiphophorus*. Ускоренный рост у гибридов сопровождается нарушениями в развитии воспроизводительной системы и понижением жизнеспособности рыб.

При оценке гетерозисного эффекта проводят сравнение гибридов либо с лучшей родительской формой, либо со средним родительским значением. В первом случае имеют в виду конкурсный (истинный) гетерозис, во втором — гипотетический гетерозис.

Существует несколько концепций, объясняющих генетическую природу гетерозиса. Наиболее широкое признание получили гипотезы сверхдоминирования и доминирования, предложенные еще в начале текущего столетия.

Гипотеза сверхдоминирования объясняет возникновение гетерозиса за счет стимулирующего влияния гетерозиготности. При этом предполагается, что гетерозиготность сама по себе благоприятна для организма, иными словами, гетерозиготы имеют преимущество перед обоими типами гомозигот: $Aa > AA$ и aa .

Подтверждением благоприятного влияния гетерозиготности может служить так называемый многогенный гетерозис, обнаруженный у многих объектов, в том числе у рыб. Так, гетерозиготные чешуйчатые карпы (Ss) обычно имеют преимущество по жизнеспособности и росту перед гомозиготными чешуйчатыми (SS) и разбросанными (ss) формами. Моногенный гетерозис у карпа установлен также для некоторых биохимических признаков.

При скрещивании повышается общая гетерозиготность, при этом наряду с взаимодействием аллелей одного гена важное значение имеет межгенное взаимодействие (комплементарное действие генов,

эпистаз и др.). Усиление разнообразия генетической информации обуславливает биохимическое обогащение организма гибридов. Гибриды обладают большими возможностями адаптации, что приводит к лучшей приспособленности живых организмов к меняющимся условиям среды. Обогащение белками и ферментами клеток у гибридов подтверждается многочисленными данными исследований по биохимической генетике животных, в том числе рыб.

Основу гипотезы доминирования составляет представление о благоприятном действии доминантных факторов. Поскольку рецессивные аллели в гетерозиготном состоянии не подвержены влиянию отбора, то среди них могут сохраняться вредные мутации. Разные популяции накапливают, как правило, различные рецессивные мутации, в связи с чем при неродственном скрещивании меньше вероятность их перехода в гомозиготное состояние и фенотипического проявления. Таким образом, согласно данной гипотезе, гомозиготы и гетерозиготы по доминантному гену обладают одинаковым преимуществом перед рецессивной гомозиготной формой (AA и $Aa > aa$) и эффект гетерозиса обуславливается подавлением доминантными аллелями вредных рецессивных.

Согласно гипотезе, предложенной В. А. Струнниковым, одной из причин гетерозиса может быть объединение у гибридных форм так называемых компенсационных комплексов генов, накапливающихся в популяциях в ответ на присутствие вредных мутаций и подавляющих (или частично компенсирующих) их влияние. При скрещивании действие вредных мутаций подавляется, а компенсационный комплекс реализуется в виде гетерозиса.

По современным представлениям, рассмотренные генетические механизмы гетерозиса не исключают, а дополняют друг друга и могут действовать одновременно. Роль доминирования и сверхдоминирования в каждом конкретном случае может быть различной. При скрещивании близких форм, прошедших инбридинг, ведущая роль в возникновении гетерозиса принадлежит эффекту доминирования, при отдаленных скрещиваниях — сверхдоминирования.

Гетерозисный эффект при неродственном скрещивании обнаружен у многих рыб. Значительный гетерозис по жизнеспособности дает, например, скрещивание культурного карпа с амурским сазаном. Повышение продуктивности при неродственном скрещивании установлено также в работах с другими прудовыми рыбами. Гетерозис обнаружен и у некоторых межвидовых гибридов (более подробно данный вопрос рассмотрен в главе 14).

Использование гетерозиса — важный источник повышения продуктивности животных и растений. Главная задача состоит в выявлении наиболее удачных "гетерозисных" сочетаний партнеров путем оценки комбинационной способности их.

§ 33. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ГЕТЕРОЗИСА И СЕЛЕКЦИЯ НА ГЕТЕРОЗИС

Неродственное скрещивание не всегда ведет к проявлению гетерозиса. В некоторых случаях продуктивность гибридов может быть даже ниже продуктивности родительских форм. Эффект гетерозиса, таким образом, возникает лишь при сочетании определенных групп, устанавливаемом путем постановки опытов по оценке комбинационной способности.

Различают два типа комбинационной способности: общую и специфическую.

Под общей комбинационной способностью (ОКС) понимают среднюю ценность определенной группы при всех возможных ее сочетаниях с другими группами. Специфическая комбинационная способность (СКС) характеризует продуктивность конкретных гибридных сочетаний (например, группы А с группой Д).

Селекционера в первую очередь интересует специфическая комбинационная способность, так как она дает возможность получить более высокую продуктивность. Однако проверка всех сочетаний нескольких племенных групп очень трудоемка. Так, при наличии шести групп потребовалось бы испытывать 15 помесных комбинаций, а с учетом рецессивных (обратных) скрещиваний — 30 комбинаций. Замечено, что у групп с высокой общей комбинационной способностью больше вероятности проявления и высокой специфической комбинационной способности. Поэтому обычно сначала проводят оценку ОКС, а затем установленные лучшие группы испытывают на специфическую комбинационную способность. При работе с прудовыми рыбами такой путь является практически единственно возможным, поскольку технически очень сложно осуществить одновременную оценку большого числа комбинаций.

Схема работ по выявлению гетерозисных сочетаний промышленных скрещиваний у рыб представлена на рис. 26.

На первом этапе проводят скрещивание производителей каждой группы с общим тестером. По результатам такого скрещивания выявляют группы, обладающие наиболее высокой общей комбинационной способностью. В качестве тестера можно использовать смесь производителей (в равном количестве от всех испытываемых групп).

При оценке ОКС пол производителей, используемых в качестве тестера, не имеет особого значения. Технически удобнее использовать в качестве тестера самок, смесь икры которых осеменяют спермой самцов испытываемых групп.

На следующем этапе выявленные лучшие (по общей комбинационной способности) группы проверяют на сочетаемость между собой. Отобранные по результатам этой проверки группы используют для получения промышленных гибридов. Для более точной оценки специфической комбинационной способности необходима постановка реци-

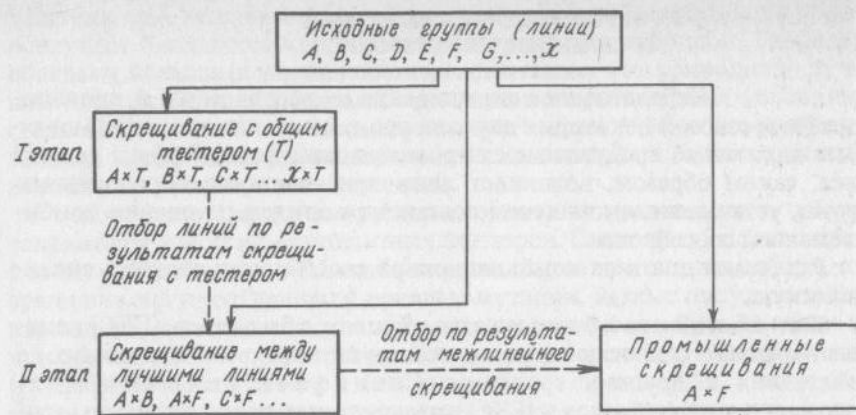


Рис. 26. Схема работ по выявлению гетерозисных сочетаний промышленных скрещиваний у рыб

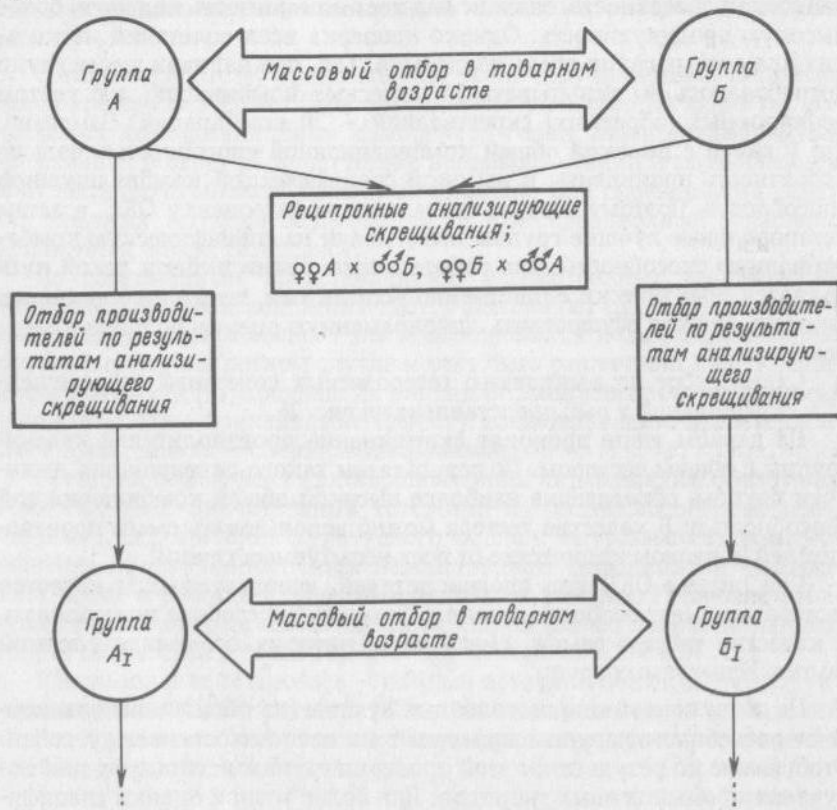


Рис. 27. Схема периодической реципрокной селекции

прокных скрещиваний, включающих проверку в каждой группе и самок, и самцов ($\text{♀♀A} \times \text{♂♂B}$; $\text{♀♀B} \times \text{♂♂A}$).

При оценке общей и специфической комбинационной способности применяют массовые скрещивания с использованием не менее 10 самок и 10 самцов каждой группы.

Комбинационная способность племенных групп, как и любой признак, может быть усилена в результате селекции. Предложен ряд способов направленного повышения общей или специфической (а в некоторых случаях той и другой) комбинационной способности. Применительно к рыбам наибольший интерес представляет реципрокная периодическая селекция на повышение специфической комбинационной способности, при которой в каждом цикле чередуют анализирующее скрещивание и отбор (рис. 27).

Селекцию проводят на группах, обладающих достаточно высокой комбинационной способностью (что устанавливается в предварительных испытаниях (см. выше). Сначала проводят скрещивание, условно называемое анализирующим: самок и самцов одной группы (А) скрещивают с производителями другой группы (В). Технически проще при оценке производителей использовать групповые скрещивания: спермой каждого испытуемого самца осеменяют смесь икры от нескольких (8–10) самок; при оценке самок, наоборот, икру каждой самки осеменяют смесью спермы нескольких (8–10) самцов.

По результатам анализирующего скрещивания выделяют лучших производителей (самок и самцов), которых используют для воспроизводства обеих племенных групп. В полученном потомстве проводят интенсивный отбор по признакам продуктивности, и выращенных производителей используют для очередного анализирующего скрещивания. Описанную процедуру повторяют в течение нескольких циклов до получения требуемых результатов.

Глава 8. ОТБОР

§ 34. ФОРМЫ И МЕТОДЫ ОТБОРА

Сущность отбора заключается в сохранении для размножения определенной части популяции. В природных популяциях этот процесс протекает стихийно: более приспособленные особи имеют большую вероятность выжить и оставить более многочисленное потомство (естественный отбор).

Целенаправленный отбор, осуществляемый человеком, называют искусственным отбором.

Различают три формы отбора: стабилизирующий, дизруптивный и направленный (рис. 28).

При проведении стабилизирующего (центростремительного) отбора для размножения сохраняют особей со значениями признаков, близкими к средним для данной группы. Это приводит к уменьшению измен-

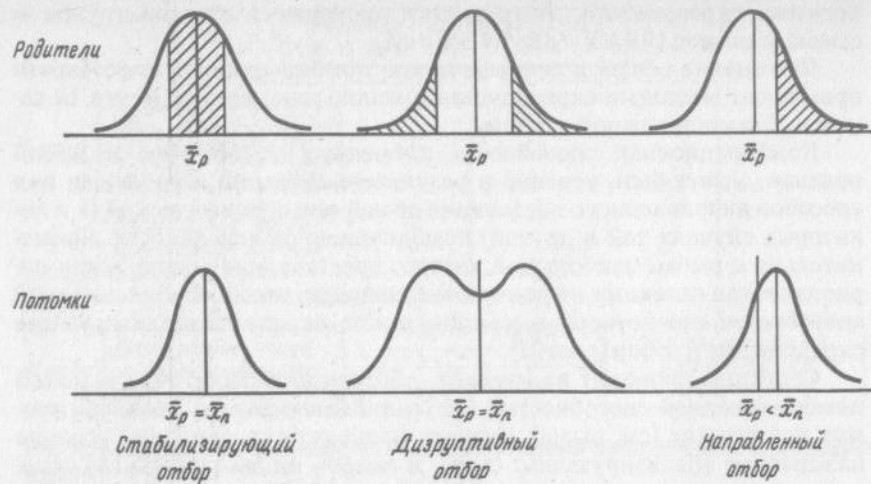


Рис. 28. Формы отбора (заштрихованная область — варианты, подлежащие отбору; \bar{x}_p — среднее значение признака у родителей; \bar{x}_n — то же, у потомков)

чивости популяции по соответствующему признаку. При дизруптивном отборе, наоборот, отбирают особей с крайними значениями признака, что обуславливает расчленение исходной популяции на две субпопуляции. Отбор, проводимый в каком-либо одном направлении, называют направленным.

Стабилизирующий отбор обычно применяют для повышения приспособленности разводимого объекта к определенной технологии. Так, в работах с растительноядными рыбами, пелядью и другими одомашниваемыми объектами ведут селекцию на синхронность созревания в нерестовом сезоне. Стабилизирующий отбор применяют для закрепления определенного (породного) типа экстерьера, особенно на завершающей стадии селекции. На стабилизацию признака обычно направлен и естественный отбор.

Дизруптивный отбор используют в основном в экспериментальных целях, например при оценке возможной эффективности селекции по какому-либо из признаков, определении реализованной наследуемости селекционного признака (см. главу 4). В практической селекции этот метод может быть использован для создания контрастных внутрипородных групп. Применение дизруптивного отбора может быть полезным, например, при создании линий, различающихся по срокам созревания в нерестовом сезоне, что в целом позволяет увеличить продолжительность нерестовой кампании.

Длительный дизруптивный отбор по комплексу признаков приводит к образованию генетически различных групп; скрещивание таких групп может дать гетерозисный эффект. Этот прием применяют при

закладке отводок (линий) внутри одного и того же племенного стада, предназначенных для промышленного скрещивания.

В естественных условиях дизруптивный отбор ведет к внутривидовой дивергенции — образованию морф, рас, подвидов и новых видов.

Направленный (движущий) отбор является основным методом создания и улучшения пород животных и сортов растений, что свидетельствует об его исключительно важной роли в селекции. Под его влиянием происходит последовательное изменение признака в направлении, отвечающем задаче селекции, как правило, с одновременным уменьшением изменчивости признака. Обычно, когда говорят об отборе, не конкретизируя его форму, имеют в виду именно эту форму отбора.

В пределах одного поколения отбор проводят однократно (одноступенчатая селекция) или многократно (многоступенчатая селекция). Примером последней может служить отбор рыб по массе тела и экстерьерным показателям в разном возрасте (среди сеголетков, годовиков, двухлетков и т. п.) или отбор самок по плодовитости в нескольких нерестовых сезонах. По срокам наступления полового созревания возможен лишь одноступенчатый отбор.

В зависимости от способа оценки отбираемых особей различают два основных метода искусственного отбора: массовый (групповой) и индивидуальный.

Массовый отбор является основным методом селекции животных и растений. При массовом отборе оценку и отбор особей проводят по их собственному фенотипу, предполагая, что среди лучших фенотипов большая вероятность наличия более ценных генотипов. На племя оставляют особей, наиболее полно удовлетворяющих желаемому типу, а остальных выбраковывают.

Основное преимущество массового отбора состоит в его относительной простоте. Селекционер работает с многочисленным материалом, что позволяет достичь высокой напряженности отбора. При отборе карпа, растительноядных и многих других рыб число особей, оставляемых на племя, может составлять десятки доли процента от общего числа выращенных рыб. Однако оценка по фенотипу при массовом отборе не позволяет судить об истинной племенной ценности отбираемой особи. Эта задача может быть решена лишь путем индивидуального отбора.

Индивидуальный отбор основан на оценке не самих отбираемых особей, а их ближайших родственников. Усредненное значение фенотипа родственников при достаточной их численности и разнообразных условиях выращивания позволяет судить об истинной (генетической) ценности отбираемого объекта, поэтому индивидуальный отбор называют отбором по генотипу.

В селекции домашних животных используют три типа индивидуального отбора: отбор по происхождению, семейный отбор и отбор по потомству.

При оценке по происхождению учитывают продуктивность родственников по восходящей линии (мать, отец и т. п.) В селекции рыб такая форма отбора неприемлема, так как родословная у рыб обычно не ведется.

При семейной селекции объектом отбора является семья — группа особей, родственных по обоим родителям (сисбсы) или по одному из родителей (полусисбсы). Чем многочисленнее семья, тем достовернее может быть ее оценка. В животноводстве принято считать, что для надежной оценки семьи достаточно 30–50 особей. В работах с рыбами это условие легко выполнимо, так как численность семей у них составляет обычно несколько десятков и даже сотен тысяч особей. Следует иметь в виду, однако, что получение достоверных данных при проведении семейного отбора возможно только при наличии достаточно большого числа повторностей по каждой семье.

Семейную селекцию применяют за рубежом в работах с лососевыми рыбами. В Норвегии, например, ежегодно оценивают несколько сотен семей атлантического лосося. В СССР этот метод был использован в небольшом объеме в работах с украинскими породами карпа, белорусским и ропшинским карпами (см. главу 12).

Оценка по потомству — наиболее эффективный и широко применяемый в животноводстве метод индивидуального отбора. В данном случае каждого из оцениваемых производителей скрещивают с несколькими производителями другого пола (рис. 29) и по продуктивности потомства судят о племенной ценности производителей.

Впервые этот метод был применен в XVIII в. английским селекционером Р. Беквеллом при выведении лейстерской породы овец. Впоследствии его стали использовать также в селекции крупного рогатого скота, свиней и даже птиц. В СССР научные основы оценки производителей по качеству потомства были заложены в 20–30-х годах текущего столетия О. В. Гаркави, А. С. Серебровским, Д. А. Кисловским, В. Е. Альтшуллером. В настоящее время оценка по потомству считается высшей формой селекции и проводится в большинстве племенных хозяйств. Во многих странах, в том числе и в СССР, создана сеть контрольных станций, специализирующихся на испытании производителей разных видов домашних животных.

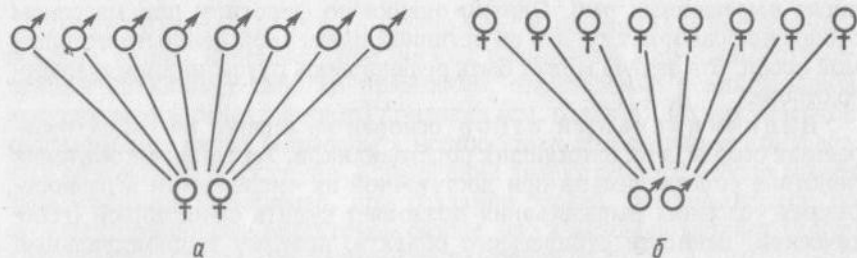


Рис. 29. Схема скрещиваний при оценке производителей рыб по потомству:

а — самцов; б — самок

В рыбоводстве испытание производителей по потомству впервые применил А. И. Кузема при селекции украинских карпов. В результате опытов были выделены несколько производителей, использованных в дальнейшей селекции. Оценку по потомству с последующим отбором лучших производителей проводил Д. П. Поликсенов при формировании исходного селекционного ядра белорусского карпа. Более детально этот метод на рыбах был разработан В. С. Кирпичниковым и Г. А. Ненашевым.

Методика оценки производителей рыб по потомству. Оценку проводят чаще всего на самцах, которые созревают на 1–2 года раньше самок, что позволяет несколько ускорить селекционные работы. При постановке скрещиваний обычно используют смесь икры от нескольких самок, икру после тщательного перемешивания разделяют на порции, которые осеменяют спермой от испытуемых самцов и инкубируют в отдельных инкубационных аппаратах. Полученных личинок высаживают на выращивание, в 3–5-кратной повторности по каждому самцу. При этом стремятся создать по возможности близкие условия выращивания рыб.

Предварительная оценка самцов карпа может быть сделана уже по результатам выращивания мальков. Однако окончательные данные могут быть получены на сеголетках и двухлетках.

В случае оценки самок необходимо учитывать влияние ненаследуемого материнского эффекта, заключающегося в том, что физиологически лучше подготовленные самки продуцируют более полноценные икринки, что соответственно отражается на качестве потомства. Этот эффект особенно сильно выражен у потомков на ранних стадиях развития. У карпа материнский эффект может сказываться до конца второго сезона выращивания. В связи с этим при испытании самок требуется более длительный период выращивания потомства, чем при испытании самцов.

§ 35. ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАЗНЫХ МЕТОДОВ ОТБОРА

Эффективность отбора — изменение признака за одно поколение R — определяют по формуле

$$R = Sh^2,$$

где S — селекционный дифференциал (разница в средней величине признака до и после отбора); h^2 — коэффициент наследуемости признака.

Эффективность селекции принято выражать также в расчете на единицу времени:

$$R = Sh^2 / I,$$

где I — интервал между селекционными поколениями.

Например, при средней массе двухлетков карпа до отбора 550 г и у отобранной группы 720 г селекционный дифференциал составляет 170 г. Если коэффициент наследуемости массы равен 0,2, то селекционный эффект за одно поколение составит: $170 \text{ г} \times 0,2 = 34 \text{ г}$, а с учетом интервала между поколениями (5 лет) примерно 7 г в год.

Величина селекционного дифференциала, выраженная числом стандартных отклонений (S/σ), называется интенсивностью отбора (i). С использованием этого показателя эффективность отбора (R) может быть выражена уравнением

$$R = i \sigma h^2.$$

Величина интенсивности отбора i тесно связана с коэффициентом (напряженностью) отбора (V), под которым понимают относительное количество отбираемых особей (в % общего числа рыб). В работах с рыбами напряженность отбора колеблется обычно от 0,1 до 50 %.

$V, \%$	50	40	30	25	20	15	10	5	1	0,5	0,1
i	0,80	0,97	1,16	1,27	1,40	1,55	1,76	2,06	2,66	3,37	

С учетом напряженности отбора и значений h^2 можно рассчитать эффективность селекции за одно или несколько поколений.

Пример. Из 5000 двухлетков карпа средней массой M 470 г отбирают на племя 500 особей. Требуется рассчитать, на сколько увеличится средняя масса рыб за пять поколений селекции при следующих условиях: среднее квадратичное отклонение массы тела $\sigma = 70,5$ г, коэффициент наследуемости признака $h^2 = 0,25$.

При рассматриваемой напряженности отбора (10 %) величина i равна 1,76. Ожидаемый селекционный эффект за одно поколение $R = 1,76 \cdot 70,5 \text{ г} \cdot 0,25 = 31,0$ г, а за пять поколений 155 г.

В соответствии с приведенными расчетами средняя масса рыб за счет селекции должна увеличиваться на 155 г, т. е. при аналогичных условиях выращивания рыб достигнуть 625 г. Практически селекционный эффект обычно гораздо ниже, что может обуславливаться следующими причинами. Во-первых, в ходе селекции истощается генетическая изменчивость, и в связи с этим значение h^2 с каждым поколением может уменьшаться. И во-вторых, интенсивный отбор приводит, как правило, к снижению фенотипической изменчивости, особенно в начале селекции, что соответственно отражается на значениях σ . Эти обстоятельства необходимо учитывать при планировании селекционных работ.

Пример. Коэффициент наследуемости массы тела в исходном стаде карпа составляет 0,3, средняя масса двухлетков 350 г, коэффициент вариации 26 %, интервал между поколениями 5 лет. Селекционной программой предусмотрен отбор на племя не более 5 % рыб. Требуется рассчитать срок, необходимый для увеличения средней массы рыб на 150 г, при условии, что коэффициент наследуемости снижается в каждом поколении на 20 %, а фенотипическая изменчивость на 20 % в первых двух поколениях и в последующем на 10 %. Расчеты представлены в табл. 15.

Из табл. 15 следует, что для планируемого увеличения средней массы рыб на 150 г и доведения ее до 500 г потребуется не менее четырех поколений интенсивного отбора, что составит 20 лет. В каждом поколении селекции можно уточнять конкретные значения σ и h^2 и тем самым корректировать прогноз селекционного эффекта.

В приведенных выше примерах дан расчет эффективности селек-

Показатели	Поколения				
	0	1	2	3	4
h^2	0,30	0,24	0,19	0,15	0,12
$CV, \%$	26	21	17	15	13
$\sigma, \text{г}$	91	85	76	72	65
i^*	2,06	2,06	2,06	2,06	2,06
R^{**}	—	56	42	30	22
$M, \text{г}$	350,0	406	448	478	500

* При $V = 5 \%$.

** При расчете R учтены величины h^2 , σ и i по предшествующему поколению

ции при массовом отборе. Аналогичным образом может быть определена эффективность и для разных методов индивидуального отбора.

Для семейной селекции, например, эффективность отбора (R_f) за поколение может быть определена по формуле

$$R_f = S_f h_f^2, \quad \text{или} \quad R_f = i_f \sigma_f h_f^2,$$

где h_f^2 , i_f и σ_f — соответствующие параметры при семейном отборе.

Значения параметров, влияющих на эффективность селекции при массовом и индивидуальном отборах, различны, что определяет и различную эффективность этих методов.

Различия касаются прежде всего коэффициента наследуемости, величина которого при индивидуальном отборе может быть значительно выше, чем при массовом. Если при массовом отборе оценка племенной ценности проводится по фенотипу самой особи, то при индивидуальном отборе учитывается среднее значение фенотипа множества родственников, что существенно повышает надежность оценки. При достаточно большом числе родственников надежность оценки генотипа отбираемой особи (или семьи), а следовательно, и величина h^2 приближаются к 1, что и определяет соответствующую эффективность этого метода отбора.

Следует, однако, иметь в виду, что получение достоверных данных о племенной ценности особей при индивидуальном отборе возможно лишь при достаточном числе повторностей проводимых опытов. Выращивание, например, разных семей в двух- и даже трехкратной повторности при существенных различиях условий выращивания рыб в разных прудах может привести к значительной ошибке в оценке генотипических различий по продуктивности семей. Понятно, что при таких обстоятельствах корреляция между фенотипом и генотипом оцениваемых особей будет невысокой и, следовательно, вели-

чина h^2 при индивидуальном отборе может ненамного превышать таковую при массовом отборе.

С другой стороны, напряженность массового отбора может быть гораздо больше, чем индивидуального. Проведение индивидуального отбора (семейной селекции, испытания по потомству) у рыб сопряжено с большими техническими трудностями. При наличии 30–40 прудов одновременно можно оценить не более 10 семей карпа. При использовании для воспроизводства хотя бы трех лучших из их числа напряженность отбора составит 30 %, а i равна 1,16. При массовом отборе его напряженность может составить 0,1 %; значение i (3,37) в этом случае примерно в 3 раза выше, чем при индивидуальном отборе.

Таким образом, даже при сравнительно невысокой наследуемости признака ($h^2 = 0,1 - 0,2$) эффективность технически весьма простого массового отбора у рыб может быть даже выше эффективности индивидуального отбора за счет более высокой интенсивности. Индивидуальный отбор целесообразен на более поздних этапах селекции при истощении генетической изменчивости (достижении "селекционного плато"). Однако и в этом случае он должен сочетаться с массовым отбором.

§ 36. КОМБИНИРОВАННЫЙ ОТБОР

Наибольшая эффективность селекции может быть достигнута при использовании комбинированного отбора. Схема одного из вариантов такого отбора включает следующий цикл работ (рис. 30):

1. Массовый отбор. В потомстве, полученном от группового скрещивания производителей (15–20 пар), отбирают лучших по внешнему виду особей. Отбор по массе рыб проводят в основном в "товарном

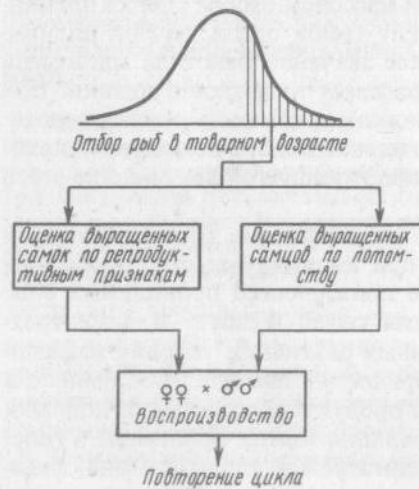


Рис. 30. Схема комбинированного отбора рыб

возрасте" с напряженностью 1–10 %. Отобранных рыб выращивают до половой зрелости.

2. Оценка самцов по потомству. Из числа выращенных производителей отбирают 20–25 наиболее крупных самцов. Последних оценивают вначале по репродуктивным свойствам (объему получаемой спермы, ее оплодотворяющей способности) и затем выделенных лучших 8–10 самцов по качеству потомства.

Поскольку самцы созревают гораздо раньше самок, опыты по их оценке можно проводить в течение 2–3 лет, что дает возможность выделить достаточное число производителей-улучшателей.

3. Отбор самок. Выращенных самок в течение 1–2 лет оценивают по репродуктивным качествам: плодовитости, качеству икры, способности нормально отдавать икру после гипофизарной инъекции (при заводском воспроизводстве) и т. п. Оценку можно дополнить лабораторными исследованиями по оплодотворяемости икры разных самок, выживаемости рыб на эмбриональной и личиночной стадиях. С учетом этих данных отбирают лучших самок для воспроизводства.

4. Воспроизводство и массовый отбор в потомстве. Проводят групповое скрещивание 8–10 лучших самок с 6–8 лучшими (проверенными по потомству) самцами. В полученном потомстве осуществляют интенсивный отбор по массе тела в товарном возрасте. Далее весь цикл повторяется.

Программа комбинированного отбора может предусматривать также применение семейной селекции. При этом осуществляют оценку и выделение лучших семей, среди которых проводят массовый отбор рыб по признакам продуктивности. Достоинством такой программы по сравнению с рассмотренной выше схемой является уменьшение интервала между селекционными поколениями, так как отпадает необходимость в дополнительном времени (1–2 года), связанном с оценкой производителей по потомству, которая может быть проведена только после их созревания. В то же время оценка по потомству дает возможность непосредственно устанавливать племенную ценность используемых производителей, что определяет высокую эффективность применения этого метода селекции.

Глава 9. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

§ 37. ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ

Индукцированным мутагенезом называют получение мутаций с помощью физических или химических факторов – мутагенов.

Воздействуя на ДНК хромосом, мутагены вызывают в ней разнообразные так называемые первичные повреждения: разрывы нитей, изменение, выпадение или сшивание между собой азотистых оснований. Большая часть этих повреждений исправляется имеющимися в

клетке специальными ферментами репарации. Неисправленные повреждения реализуются в генные (точковые) мутации или хромосомные перестройки.

В зависимости от природы мутагенных агентов различают радиационный и химический мутагенез.

Радиационным мутагенезом называют получение мутаций под воздействием радиационных излучений. Мутагенным эффектом обладают как ионизирующие, так и неионизирующие излучения.

Все виды ионизирующих излучений — рентгеновские, гамма-лучи, альфа- и бета-частицы и др. — обладают высокой проникающей способностью. При их прохождении через живые ткани образуется большое количество ионов и свободных радикалов, которые вызывают разнообразные повреждения молекул ДНК. Такие повреждения, как выпадение или изменение отдельных оснований, вызывают генные мутации. Разрывы углеводно-фосфатного остова молекулы ДНК приводят к хромосомным перестройкам.

Ультрафиолетовые лучи, которые относятся к неионизирующим излучениям, возбуждают электронные оболочки атомов. Такое возбуждение приводит к различным повреждениям молекулы ДНК, наиболее частым из которых является образование пиримидиновых димеров—сшивок, стоящих рядом в нити ДНК двух пиримидиновых оснований.

Исследования по радиационному мутагенезу получили широкое развитие в связи с изучением возможных последствий радиоактивного заражения окружающей среды. Во многих из них рыбы служили удобными модельными объектами. В результате работ, проведенных А. А. Прокофьевой-Бельговской, Д. Д. Ромашовым, А. А. Нейфахом и другими, были выяснены основные закономерности действия на рыб рентгеновских и гамма-излучений.

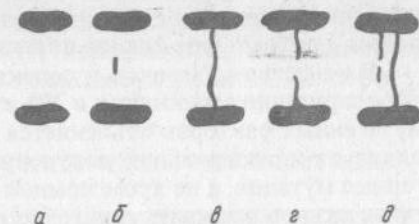
Химическим мутагенезом называют получение мутаций под воздействием веществ, обладающих мутагенной активностью. Классификация химических мутагенов основана на характере их взаимодействия с ДНК. Самыми сильными мутагенными свойствами обладают алкилирующие соединения — высокоактивные вещества, способные переносить алкильные группы — CH_3 , C_2H_5 и т. д. Такие соединения изменяют азотистые основания в молекулах ДНК, присоединяя к ним остатки углеводов.

В биологических эффектах действия на рыб разных типов мутагенов много общего. Облучение спермы или обработка ее химическими мутагенами вызывает снижение выхода жизнеспособных рыб. Основной отход наблюдается в эмбриональный период и в начале личиночного развития. Выход жизнеспособных особей понижается с увеличением интенсивности обработки вплоть до практически полной гибели материала.

Мутагены вызывают также появление рыб с разнообразными морфологическими аномалиями. С увеличением дозы частота уродливых

Рис. 31. Типы анафаз с хромосомными aberrациями:

а — нормальный митоз (показано расхождение дочерних групп хромосом к полюсам деления); б — фрагмент хромосомы; в — хромосомный мост; г — разорванный хромосомный мост; д — множественные нарушения



особей повышается до известного предела (20–30 %), а затем снижается за счет увеличения гибели аномальных рыб.

Снижение выживаемости и появление уродов в большой степени вызывается индуцированными хромосомными перестройками, которые возникают в результате разрывов хромосом и последующего неправильного соединения разорванных концов.

Для учета хромосомных перестроек у рыб обычно используют анафазный метод анализа, который основан на выявлении нарушений в анафазе митоза, когда происходит расхождение дочерних групп хромосом к полюсам деления. Основные типы aberrантных анафаз показаны на рис. 31. Показателем уровня поражения хромосом служит доля aberrантных анафаз от общего числа исследованных делящихся клеток. Учет aberrаций проводят у эмбрионов или выключившихся личинок. В норме aberrантные анафазы составляют 2–5 %. При обработке спермы мутагенами их доля возрастает пропорционально дозе и может достигать 100 %.

Мутагены индуцируют также генные (точковые) мутации. Р. М. Цоем была определена способность ряда алкилирующих соединений вызывать генные мутации у карпа по уровню мутирования генов чешуйного покрова. Для этого рыб скрещивали таким образом, чтобы в потомстве можно было обнаружить мутантов. Например, порции икры разбросанных самок *ssnn* осеменяли интактной и обработанной различными химическими мутагенами спермой чешуйчатых самцов *SSnn*. Потомство от такого скрещивания обычно состоит только из чешуйчатых рыб (*Ssnn*); появление разбросанных (*ssnn*) или линейных (*SsNn*) особей свидетельствовало бы о мутациях генов соответственно в направлении $S \rightarrow s$ и $n \rightarrow N$. В контрольном потомстве все сеголетки (260 тыс. шт.) были чешуйчатыми. В то же время в потомстве, полученном с использованием спермы, обработанной диметилсульфатом, среди 24,2 тыс. рыб были найдены мутантные особи — 3 разбросанных и 2 линейных карпа; при обработке спермы нитрозозтилмочевинной среди 2,6 тыс. сеголетков — 6 разбросанных мутантов.

Основная цель использования индуцированного мутагенеза в селекции заключается в увеличении генетической изменчивости селекционных признаков, от уровня которой зависит эффективность отбора (см. главу 4).

Этот метод широко используется в селекции растений и микроорганизмов. Применение индуцированного мутагенеза в селекции

домашних животных сдерживается из-за их низкой плодовитости. При работе с рыбами этот фактор не является ограничением.

В качестве мутагенов в селекционных целях обычно используют алкилирующие соединения и УФ-излучение. Применение именно этих мутагенных факторов объясняется главным образом тем, что они в отличие от ионизирующих излучений в большей степени индуцируют генные мутации, а не хромосомные перестройки. Именно от способности мутагенов вызывать генные мутации зависит эффективность их использования в селекции.

Исследования по применению химического мутагенеза в селекции рыб были проведены Р. М. Цоем с сотрудниками. В качестве мутагенов испытывали большую группу алкилирующих соединений — этиленимин (ЭИ), нитрозозтилмочевину (НЭМ), нитрозометилбиурет (НМБ), диметилсульфат (ДМС), диэтилсульфат (ДЭС) и др. Для получения мутагенных потомств икру карпа осеменяли спермой, обработанной растворами мутагенов.

Основным показателем эффективности того или иного мутагена являлась его способность повышать фенотипическую изменчивость селекционно-важных признаков, в первую очередь массы и длины тела рыб. Обработка спермы алкилирующими соединениями приводила к увеличению изменчивости по этим признакам, причем особенно эффективными оказались ЭИ, НЭМ, ДМС, ДЭС. Максимальное повышение изменчивости наблюдалось при использовании концентраций мутагенов, близких к полуплетальным, т. е. при которых отмечалась гибель 50 % рыб.

Учитывали также ряд других показателей: выживаемость рыб в эмбриональный и постэмбриональный периоды, частоту морфологических аномалий, частоту генных мутаций и т. п. Комплексная оценка алкилирующих соединений показала, что для селекционной работы с карпом наиболее подходящими являются НЭМ и ЭИ.

Химический мутагенез был использован в селекции казахстанского карпа (см. главу 12). С использованием ряда алкилирующих соединений было получено несколько мутагенных групп. Увеличение фенотипической изменчивости рыб позволило увеличить значение селекционного дифференциала и тем самым повысить эффективность отбора. При воспроизводстве некоторых отводков использовали также индуцированный гиногенез (см. § 39), позволяющий быстро перевести в гомозиготное состояние рецессивные мутации.

В настоящее время химический мутагенез используется в Казахстане также в селекции белого толстолобика.

Большой интерес представляет использование в селекции рыб УФ-мутагенеза. А. В. Рекубратским было показано, что УФ-облучение спермы карпа вызывало повышение уровня фенотипической изменчивости селекционных признаков рыб. Особенно важно, что повышенная изменчивость была свойственна и второму поколению, полученному уже без применения мутагенов.

Применение индуцированного мутагенеза представляет особый интерес при истощении генетической изменчивости селекционного материала, когда обычные методы селекции становятся малоэффективными.

§ 38. ГОРМОНАЛЬНАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОЛА

Под регуляцией пола понимают возможность получения особей только одного желаемого пола.

Самцы и самки рыб часто имеют разную хозяйственную ценность. Наиболее ярко эти различия проявляются у осетровых и лососевых рыб, у которых самки дают ценный пищевой продукт — соответственно черную и красную икру. Однако получение рыб только одного пола может быть выгодным и у других объектов рыбоводства. При выращивании карпа в условиях, способствующих быстрому развитию половых желез, — в прудовых хозяйствах южных зон или в тепловодных индустриальных хозяйствах — самки в товарном возрасте на 10–20 % крупнее самцов. Эти различия связаны главным образом с тем, что самцы начинают раньше созревать и темп их соматического роста снижается. Сходная картина наблюдается при выращивании радужной форели и многих других рыб.

Регуляция пола может представлять практический интерес при зарыблении естественных водоемов видами-мелиораторами или в случае посадки пробных партий объектов акклиматизации. Вселение рыб только одного пола позволяет предотвратить их бесконтрольное размножение.

Наиболее простым способом получения однополых потомств у рыб является гормональное перераспределение пола у генетических самцов под воздействием женских половых гормонов (эстрогенов) (см. главу 1). Однако такой способ имеет большой недостаток — необходимо обрабатывать гормонами всех выращиваемых рыб, что довольно сложно осуществить в промышленном масштабе. В связи с этим методика прямого использования гормонального перераспределения пола в рыбоводстве практически не используется.

Гораздо более перспективной считается генетическая регуляция пола, которая заключается в получении однополых потомств от скрещивания инвертированных (с помощью гормонального воздействия) производителей с обычными. При мужской гетерогаметности (σ XY, ♀ XX), свойственной большинству объектов рыбоводства, однополые потомства могут быть получены при скрещивании инвертированных самцов с обычными самками:

$$\sigma_{\text{инв}} \text{XX} \times \text{♀} \text{XX} \rightarrow 100\% \text{♀♀} \text{XX}.$$

При таком способе регуляции пола исчезает необходимость обрабатывать гормонами большие партии рыб. Достаточно получить огра-

ниченное число инвертированных самцов и использовать их в качестве производителей.

Самцов-инверсантов получают путем переопределения пола у генотипических самок под воздействием мужских половых гормонов (андрогенов). В настоящее время методика их получения разработана для многих объектов рыбоводства — карпа, белого амура, радужной форели и др. (табл. 16).

16. МЕТОДИКА АНДРОГЕННОЙ ОБРАБОТКИ РЫБ ДЛЯ ПЕРЕОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА У ГЕНОТИПИЧЕСКИХ САМОК

Вид рыб	Способ введения гормона* и продолжительность воздействия	Доза гормона
Радужная форель	С кормом с начала активного питания в течение 60—90 дней	3—10 мг на 1 кг корма
Чавыча	Неоднократные погружения личинок в раствор гормона по 2 ч	Раствор — 0,2 мг/л
Карп	С кормом, начиная с 40—60-го дня с момента перехода на активное питание, в течение 35—40 дней	100 мг/кг
Белый амур, белый толстолобик	Имплантация в полость тела 80—310-дневным особям капсулы с постепенно рассасывающимся гормоном	5 мг на капсулу

* Во всех случаях использовали мужской половой гормон метилтестостерон.

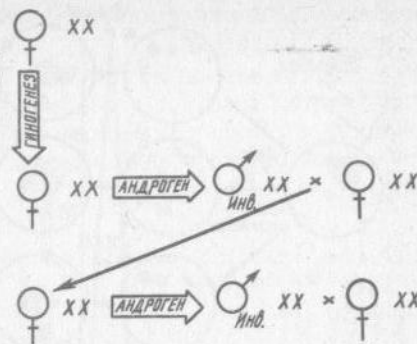
Гормональное воздействие проводят на ранних этапах онтогенеза — до начала цитологической дифференцировки пола. Большое значение имеют доза и способ введения гормона в организм рыб.

Обычно андроген вводят с кормом, но иногда приходится пользоваться более сложными методиками — выдерживанием рыб в водных растворах гормона, имплантацией капсул с андрогеном в полость тела.

При обработке андрогенами обычных двуполых потомств в дальнейшем встает задача отделения инвертированных самцов (XX) от обычных (XY). С этой целью проводят анализирующие скрещивания самцов с обычными самками (XX): самцы-инверсанты дают одноположенское потомство, а обычные самцы — двуполое. Необходимость в постановке анализирующих скрещиваний отпадает при использовании в качестве исходного материала для инверсии одноположенского потомства, полученного с помощью метода индуцированного гиногенеза (см. § 39). В дальнейшем материалом для переопределения пола служит уже одноположенское потомство от скрещивания инвертированных самцов гиногенетического происхождения с обычными самками (рис. 32).

Исследования по получению одноположенских потомств с исполь-

Рис. 32. Схема проведения работ по генетической регуляции пола (инв. — инверсанты)



зованием инвертированных самцов проводят во многих странах, в том числе в СССР. В некоторых случаях генетическая регуляция пола применяется в промышленных масштабах. Например, в Великобритании более половины получаемой товарной радужной форели представлено одноположенскими потомствами.

§ 39. ИНДУЦИРОВАННЫЙ ГИНОГЕНЕЗ

В главе 1 был описан естественный гиногенез — способ размножения, свойственный одноположенским формам рыб. Гиногенетическое потомство может быть получено и у видов, размножающихся обычным половым путем. В этом случае свойственные гиногенезу признаки — генетическая инактивация мужских хромосом и устранение редукции женского хромосомного комплекса — достигаются применением специальных воздействий.

Для инактивации мужских хромосом обычно проводят облучение спермы высокими дозами радиации (рентгеновские, УФ-, гамма-лучи). Реже для этой цели используют обработку химическими мутагенами. Хромосомы и цитоплазматические структуры сперматозоидов имеют различную чувствительность к действию мутагенов. При очень больших дозах обработки хромосомы инактивируются, однако сперматозоиды еще сохраняют способность к активному движению и осеменению яйцеклеток.

При осеменении яйцеклеток генетически инактивированными сперматозоидами развитие обычно идет по пути гаплоидного гиногенеза (рис. 33, а). Внесенные в цитоплазму хромосомы сперматозоида не способны сформировать полноценный мужской пронуклеус и в дальнейшем элиминируются. В то же время в яйцеклетках второе деление мейоза нормально завершается с образованием женского пронуклеуса и второго направительного тельца. Гаплоидный женский пронуклеус без участия мужских хромосом формирует метафазную

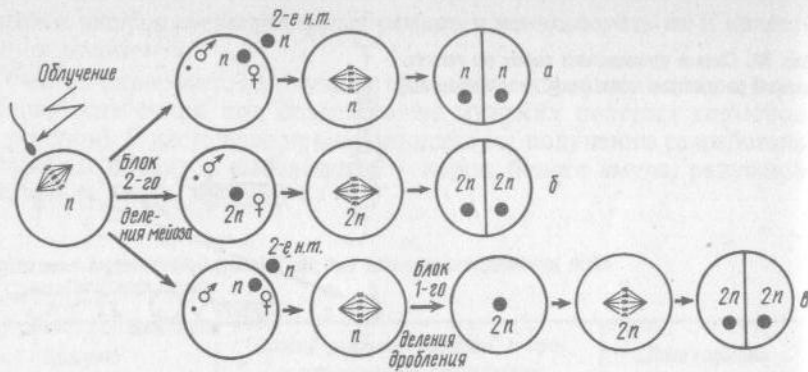


Рис. 33. Схема индуцированного гиногенеза:

а — гаплоидный; б и в — диплоидный; точкой обозначены инактивированные мужские хромосомы; н. т. — направительное тельце

пластинку первого деления дробления, завершение которого приводит к образованию двух гаплоидных бластомеров. Гаплоиды у рыб нежизнеспособны — уродливые гаплоидные личинки погибают в основном вскоре после вылупления.

С небольшой частотой (0,01–2 %) наряду с уродливыми гаплоидами встречаются жизнеспособные диплоидные гиногенетические особи. Механизм их появления показан на рис. 33, б. В редких случаях в яйцеклетках спонтанно блокируется второе деление мейоза: второе направительное тельце не отделяется и образуется диплоидный женский пронуклеус. Это компенсирует отсутствие мужских хромосом и приводит к развитию жизнеспособных диплоидных личинок.

Естественный выход диплоидных гиногенетических рыб можно повысить в десятки–сотни раз с помощью специальных воздействий (шоков) на осемененные яйцеклетки. Обычно в качестве таких воздействий используют тепло или холод, а также гидростатическое давление. Шоки применяют вскоре после осеменения икры на стадии анафазы второго деления мейоза. Под воздействием шоков происходит разрушение веретена деления, что вызывает остановку расхождения дочерних хромосомных комплексов и их последующее слияние.

В настоящее время методика получения диплоидных гиногенетических потомств путем блокирования второго деления мейоза в яйцеклетках разработана для многих объектов рыбоводства — карпа, радужной форели, белого амура, белого толстолобика, пеляди и др. Для каждого вида определены параметры воздействия, обеспечивающие высокую частоту диплоидизации женского хромосомного комплекса и соответственно высокий выход диплоидных особей.

Другим способом удвоения женских хромосом при гиногенезе

Рис. 34. Выход диплоидных жизнеспособных гиногенетических личинок карпа в зависимости от времени применения тепловой обработки икры; стрелкой показан уровень выхода в контроле (без обработки) (температура шока 40 °С, продолжительность 3 мин)

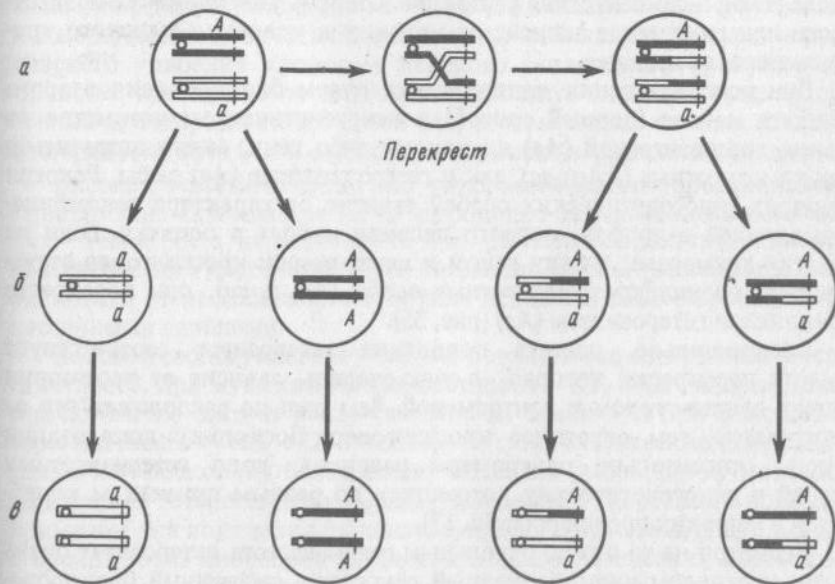
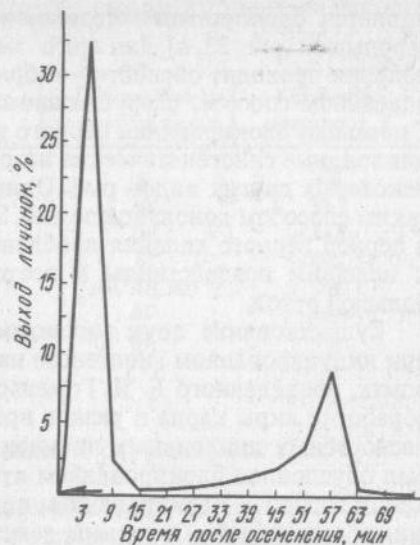


Рис. 35. Схема рекомбинации аллелей при получении диплоидного гиногенетического потомства от гетерозиготной самки (Аа) путем блокирования второго деления мейоза в яйцеклетках (Черфас, Пой, 1984):

а — ооциты I порядка; б — ооциты II порядка; в — гиногенетические диплоиды

является блокирование первого деления дробления у гаплоидных зародышей (рис. 33, е). Для этого на стадии анафазы митотического деления проводят обработку эмбрионов такими же, как и при вышеописанном способе, разрушающими веретено физическими агентами. С помощью блокирования первого деления дробления были получены диплоидные гиногенетические потомства у карпа, радужной форели и некоторых других видов рыб. Однако получать массовые партии рыб таким способом довольно сложно. Это связано прежде всего с тем, что в период первого деления дробления эмбрионы очень чувствительны к внешним воздействиям и поэтому применение шоков вызывает большой отход.

Существование двух механизмов восстановления диплоидности при индуцированном гиногенезе наглядно демонстрируют результаты опыта, проведенного Б. И. Гомельским с сотрудниками, по тепловой обработке икры карпа в разное время после осеменения. Выход жизнеспособных диплоидных личинок имел два пика (рис. 34). Первый был обусловлен блокированием второго деления мейоза в яйцеклетках, а второй — блокированием первого деления дробления у гаплоидных зародышей. Основным генетическим последствием индуцированного гиногенеза является гомозиготизация, т. е. перевод большого числа генов в гомозиготное состояние. Степень увеличения гомозиготности при гиногенезе зависит от механизма удвоения женского хромосомного комплекса.

При восстановлении диплоидности путем блокирования второго деления мейоза (первый способ) в гиногенетическом потомстве от самки, гетерозиготной (Aa) по какому-либо гену, могут встретиться как гомозиготные (AA и aa), так и гетерозиготные (Aa) рыбы. Генотип будущих гиногенетических особей зависит от характера рекомбинации аллелей в профазе первого деления мейоза в ооцитах. Если на участке хромосомы между геном и центромерой кроссинговер отсутствовал, возникают гомозиготные особи (AA и aa), при перекресте появляются гетерозиготы (Aa) (рис. 35).

Следовательно, частота появления гетерозигот соответствует частоте перекреста, которая, в свою очередь, зависит от расстояния между данным геном и центромерой. Чем дальше расположен ген от центромеры, тем вероятнее кроссинговер. Поскольку локализация генов относительно центромеры различна, доля гетерозиготных особей в гиногенетических потомствах по разным признакам колеблется в широких пределах (табл. 17).

Несмотря на то что по отдельным генам частота гетерозигот очень высока, в целом индуцированный гиногенез, вызванный блокированием второго деления мейоза в яйцеклетках, приводит к существенной гомозиготизации. Вероятность перехода генов в гомозиготное состояние (коэффициент инбридинга) за одно поколение гиногенеза у карпа составляет в среднем 0,6, у радужной форели 0,4. Для сравнения отметим, что соответствующий показатель при самооплодотворении

17. ДОЛЯ ГЕТЕРОЗИГОТНЫХ ОСОБЕЙ В ГИНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОТОМСТВАХ КАРПА (ЧЕРФАС, ЦОЙ, 1984)

Признак	Обозначение гена	Генотип гетерозиготной самки	Количество гетерозигот, %*
Чешуйный покров	S	Ss	4,8
	N	Nn	99,7
Рисунок	D	Dd	62,9
Светлая окраска	L	Ll	80,7
Трансферрин	Tf	AB, AC, AD	5,4
Эстераза-1	$Est-1$	BC	28,4
Эстераза-2	$Est-2$	Bb	9,1

* В среднем 41,2 %.

составляет 0,5, а при близкородственном скрещивании типа брат \times сестра только 0,25.

При втором способе восстановления диплоидности (путем блокирования первого деления дробления у гаплоидных зародышей) уже за одно поколение гиногенеза достигается гомозиготность рыб по всем генам (коэффициент инбридинга — 1,0). Это связано с тем, что гомологичные хромосомы соматических клеток, являясь продуктами митотического удвоения хромосом женского гаплоидного пронуклеуса, полностью идентичны по аллельному составу. Гиногенетическое потомство от гетерозиготных самок (Aa) в этом случае состоит из двух категорий гомозигот (AA и aa), присутствующих в равном соотношении.

Высокая гомозиготность рыб гиногенетического происхождения отрицательно сказывается на их рыбоводно-биологических показателях — темпе роста, выживаемости и др. По степени проявления инбредной депрессии гиногенетические потомства сильно различаются в зависимости от насыщенности генотипа исходных самок вредными рецессивными аллелями.

Половой состав гиногенетических потомств зависит от типа гетерогаметности. При мужской гетерогаметности σXY , $\text{♀} XX$ гиногенетические потомства состоят исключительно из самок XX . При женской гетерогаметности ($\text{♀} WZ$, σZZ) появляются гиногенетические самцы ZZ и самки WW . Поскольку большинство объектов рыбоводства свойственна мужская гетерогаметность, индуцированный гиногенез в принципе применим для получения однополо-женских потомств. Однако в связи с проявлением инбредной депрессии в гиногенетических потомствах этот метод не используется напрямую для регуляции пола. Небольшие однополо-женские гиногенетические партии обычно служат только исходным материалом для получения инвертированных самцов (см. § 38).

Основной целью применения индуцированного гиногенеза в селекции является получение высокоинбредных линий, предназначенных

для промышленной гибридизации (см. главу 7). Высокоинбредные (чистые) линии характеризуются высокой гомозиготностью и генетической однородностью особей. Для формирования линий в течение нескольких последовательных поколений получают индивидуальные (от отдельных самок) гиногенетические потомства.

Последовательные гиногенетические поколения карпа, получаемые путем блокирования второго деления мейоза в яйцеклетках, имеют следующие значения коэффициента инбридинга: $G_1 = 0,60$; $G_2 = 0,77$; $G_3 = 0,82$. Индивидуальные потомства уже второго поколения могут считаться высокоинбредными линиями. Для достижения такой же степени гомозиготизации необходимо было бы провести шесть последовательных поколений близкородственного скрещивания типа брат \times сестра.

Еще более эффективно для получения чистых линий использование гомозиготных по всем генам гиногенетических самок, полученных путем блокирования первого деления дробления. Индивидуальные гиногенетические потомства от таких самок, уже независимо от способа восстановления диплоидности, характеризуются полной генетической однородностью, т. е. представляют собой клоны. Получение клонов у рыб таким способом пока было осуществлено только у модельных аквариумных видов — данио и медаки.

Необходимо отметить, что в связи с проявлением инбредной депрессии чистые линии, получаемые с помощью индуцированного гиногенеза, обычно имеют пониженную продуктивность и сами по себе не представляют промышленной ценности. В то же время затраты на формирование линий должны компенсироваться преимуществами гетерозисных кроссов, получаемых при их использовании в промышленной гибридизации.

Однополо-женские высокоинбредные линии, выведенные с помощью индуцированного гиногенеза, можно использовать в промышленных скрещиваниях типа топкроссы с аутбредными самцами (см. главу 14). Путем гормональной инверсии пола у генотипических самок получают высокоинбредных самцов. Таких самцов используют в промышленных межлинейных скрещиваниях, а также в топкроссах с аутбредными самками.

Индуцированный гиногенез находит все большее применение в практической селекции рыб. Во ВНИИПРХе на основе одной из отводок среднерусского карпа (см. главу 12) была заложена высокоинбредная линия, прошедшая к настоящему времени три последовательных поколения гиногенеза. С помощью гормональной инверсии пола получены высокоинбредные самцы, предназначенные для промышленного скрещивания с аутбредными самками других отводок. В сочетании с мутагенезом индуцированный гиногенез используется в селекции казахстанского карпа. В ГосНИОРХе получены высокоинбредные гиногенетические линии пеляди. Этот метод используется также в селекции рыб за рубежом, например в Венгрии и Чехо-Словакии.

§ 40. АНДРОГЕНЕЗ

Андрогенезом (андро — самец, генез — происхождение) называется развитие зародыша под контролем исключительно отцовской наследственности.

Для индуцирования андрогенетического развития необходимо обеспечить инактивацию женских хромосом. С этой целью облучают яйцеклетки высокими дозами радиации. При осеменении таких яйцеклеток сперматозоидами развитие происходит по пути гаплоидного андрогенеза (рис. 36, а), в результате которого образуются нежизнеспособные гаплоидные особи.

Для получения жизнеспособных диплоидных андрогенетических рыб необходимо вызвать удвоение мужского хромосомного комплекса, что достигается блокированием первого деления дробления у гаплоидных зародышей (рис. 36, б).

Как и гиногенетические особи, полученные сходным способом, андрогенетические диплоиды гомозиготны по всем генам. У видов с мужской гетерогаметностью андрогенетические потомства двуполы — они состоят из самок XX и самцов YY. У видов с женской гетерогаметностью при андрогенезе образуются только самцы ZZ.

Андрогенез, как и индуцированный гиногенез, может быть использован для создания клонов у рыб. Этот метод позволяет получать высокоинбредных самцов без применения гормональной инверсии пола.

Андрогенез представляет особый интерес в связи с проблемой сохранения исчезающих генотипов рыб. В настоящее время разработаны способы криоконсервации спермы рыб (см. главу 20), однако задача длительного хранения яйцеклеток и зародышей пока не решена. Осеменяя криоконсервированной спермой генетически инактивированные яйцеклетки от самок близких форм рыб (подвидов, видов

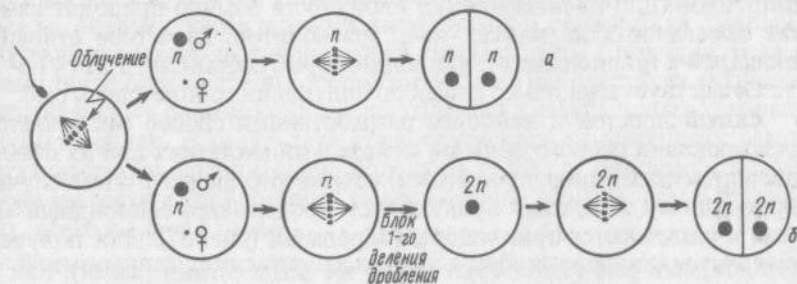


Рис. 36. Схема индуцированного андрогенеза:

а — гаплоидный; б — диплоидный (точкой обозначены инактивированные женские хромосомы)

и т. п.) и удваивая мужские хромосомы, можно будет искусственно восстанавливать редкие или исчезающие формы рыб.

В настоящее время диплоидные андрогенетические потомства получены у карпа, радужной форели и некоторых других видов рыб.

§ 41. ИНДУЦИРОВАННАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ

Индукцированной полиплоидией называется искусственное увеличение у организмов числа гаплоидных хромосомных наборов. В рыбоводстве этот метод применяют в основном для получения триплоидов, т. е. особей, кариотипы которых содержат три гаплоидных набора хромосом. Триплоидные рыбы генетически стерильны, т. е. не способны производить полноценные гаметы. Они характеризуются полной или частичной редукцией половых желез. Эти качества делают их выгодными объектами для товарного выращивания. Нарушения в процессе развития воспроизводительной системы у триплоидов обусловлены тем, что "лишний" непарный хромосомный набор препятствует нормальному прохождению мейоза в половых клетках.

Для определения степени плоидности рыб используют как прямые, так и косвенные методы.

К прямым методам относятся кариологический анализ и определение количества ДНК в ядрах. Соматические клетки триплоидов имеют в 1,5 раза больше хромосом по сравнению с обычными диплоидами. Так, кариотип триплоидных карпов содержит 150 хромосом, триплоидов радужной форели — 90 хромосом вместо 100 и 60 хромосом у диплоидов этих видов (см. табл. 1). Соответственно ядра триплоидов содержат и в 1,5 раза больше ДНК.

Косвенный метод определения плоидности основан на том, что объем клеток и ядер у животных увеличивается пропорционально плоидности. Так, у триплоидов объем ядер в 1,5 раза больше, чем у диплоидов. Для идентификации плоидности обычно проводят измерение окрашенных на мазках ядер эритроцитов. Расчетное отношение площадей у триплоидных и диплоидных рыб составляет $1,31 (\sqrt[3]{1,5^2})$.

Существует несколько способов получения триплоидных рыб.

Самый простой и наиболее разработанный способ заключается в блокировании второго деления мейоза в яйцеклетках при их осеменении интактными (необлученными) сперматозоидами. В этом случае к диплоидному женскому пронуклеусу добавляется гаплоидный мужской и развиваются триплоидные зародыши (рис. 37). Для получения триплоидных рыб используют такие же воздействия (шоки), как при искусственном гиногенезе. Шоки применяют вскоре после осеменения на стадии анафазы второго деления мейоза.

Методика получения триплоидных потомств у некоторых объектов рыбоводства приведена в табл. 18. Применение шока, с одной сто-

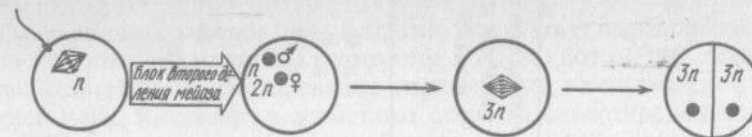


Рис. 37. Схема получения триплоидных рыб путем блокирования второго деления мейоза в яйцеклетках

роны, должно обеспечивать высокую частоту триплоидизации, а с другой — существенно не влиять на жизнеспособность личинок.

Сравнительное выращивание диплоидных и триплоидных рыб показало, что до начала полового созревания темп роста у них практически одинаков. В дальнейшем начинает проявляться преимущество триплоидов, обусловленное недоразвитием у них половых желез и соответственно меньшими энергетическими затратами на генеративный обмен.

Триплоидные потомства, полученные описанным способом, двуполы. У видов с мужской гетерогаметностью они состоят из самцов XXV и самок XXX.

По степени развития половых желез триплоидные самки и самцы различаются довольно сильно. У триплоидных самок нарушения в процессе конъюгации гомологических хромосом приводят к остановке развития ооцитов на очень раннем этапе оогенеза — в период синаптного пути (см. главу 1). В связи с этим яичники триплоидных самок сохраняют очень небольшие размеры и остаются практически на 1-й стадии зрелости. Например, если у созревающих диплоидных самок радужной форели коэффициент зрелости составлял 20 %, то у одновозрастных триплоидных особей — всего 0,1 %. У триплоидных самцов также наблюдаются нарушения в процессе мейоза. Развитие мужских половых клеток обычно останавливается на профазе первого деления мейоза, поэтому характерными элементами в семенниках триплоидных рыб являются дегенерирующие сперматоциты I порядка. В то же время такое блокирование сперматогенеза не препятствует активному митотическому размножению и вступлению в мейоз новых генераций сперматогониев. В результате этого семенники триплоидных самцов могут достигать сравнительно большого размера. Например, коэффициент зрелости у триплоидных самцов форели меньше, чем у диплоидных, всего в 1,5–2,0 раза.

В семенниках триплоидных самцов в небольшом количестве могут образовываться сперматозоиды, имеющие несбалансированное (анеуплоидное) число хромосом. При осеменении яйцеклеток такими генетически неполноценными сперматозоидами развиваются нежизнеспособные зародыши.

В связи с различиями в степени развития гонад у триплоидных

18. ПОЛУЧЕНИЕ ТРИПЛОИДНЫХ ПОТОМСТВ ПУТЕМ БЛОКИРОВАНИЯ ВТОРОГО ДЕЛЕНИЯ МЕЙОЗА
В ЯЙЦЕКЛЕТКАХ У НЕКОТОРЫХ ОБЪЕКТОВ РЫБОВОДСТВА

Вид	Характер воздействия	Время начала воздействия после осеменения, мин	Продолжительность воздействия, мин	Т, °С	Давление, кг/см ²	% триплоидов	Выход жизнеспособных личинок, %
Карп	Холодовой шок	5-10	30-60	0-2	-	70-100	до 45
Белый амур	Тепловой шок	5-6	1-3	39-42	-	85-100	до 50
	"	1-4	1-3	38-42	-	60-100	35-80
Радужная форель	Гидростатическое давление	4	1-3	-	500	100	75
	Тепловой шок	40	10	26-30	-	80-100	35-70
Канальный сомик	Гидростатическое давление	40	4-10	-	500-650	85-100	50-85
	Холодовой шок	5	60	5	-	100	80
Тилapia мозамбикская	Тепловой шок	5	3,5	41	-	96	30

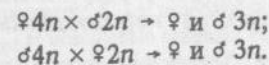
самок и самцов наиболее целесообразно получать и выращивать одноположенские триплоидные потомства. Такие потомства получают путем совместного использования полиплоидии с генетической регуляцией пола. Яйцеклетки осеменяют спермой инвертированных самцов (XX), а затем шоковым воздействием блокируют второе деление мейоза для индуцирования триплоидии.

В настоящее время получение триплоидных рыб путем блокирования II деления мейоза в яйцеклетках находит практическое использование во многих странах. В промышленных масштабах выращиваются триплоидные потомства радужной форели, канального сомика, тилпий и других объектов рыбоводства. В США налажено производство стерильных триплоидных потомств белого амура, которыми зарыбляют естественные водоемы.

Другой способ получения триплоидных рыб включает два последовательных этапа: 1) получение тетраплоидных рыб и 2) скрещивание тетраплоидных производителей с обычными диплоидными. Такой метод получения триплоидов первоначально был разработан и проверен на амфибиях. Сравнительно недавно была показана его применимость к рыбам.

Тетраплоидных рыб получают путем блокирования с помощью шоков первого деления дробления у обычных диплоидных зародышей (рис. 38). Шоки применяют, как и при гиногенезе, на стадии анафазы митотического деления.

Мейоз у тетраплоидов, хотя и имеет некоторые специфические особенности в конъюгации и расхождении хромосом, в целом проходит без нарушений. В результате двух последовательных мейотических делений, сопровождающихся редукцией числа хромосом, у тетраплоидов образуются диплоидные ($2n$) гаметы. Поэтому при скрещивании тетраплоидных производителей с диплоидными образуются триплоиды:



Воспроизводство тетраплоидов осуществляют, скрещивая их между собой:



Рис. 38. Схема получения тетраплоидных рыб путем блокирования первого деления дробления у зародышей (н. т. — направительное тельце)

$♀4n \times ♂4n \rightarrow ♀$ и $♂4n$.

Способ получения триплоидных потомств рыб с использованием тетраплоидных производителей очень удобен, поскольку в этом случае отпадает необходимость каждый раз применять шоки. Однако в настоящее время он еще менее разработан. Опыты по получению тетраплоидов были проведены на карпе, радужной форели, канальном сомике, тилапиях. Французские исследователи вырастили и довели до половой зрелости тетраплоидов радужной форели. Тетраплоидные рыбы отличались пониженной выживаемостью и значительно уступали по темпу роста диплоидам и триплоидам. В то же время развитие воспроизводительной системы у них протекало без нарушений. При скрещивании с диплоидами тетраплоидные самки и самцы производили триплоидные потомства. Возможно, что в результате отбора в ряду поколений выживаемость и темп роста тетраплоидных рыб будут повышены.

Индукцированную полиплоидию часто сочетают с отдаленной гибридизацией. Цель таких работ состоит в получении аллотриплоидных гибридов, имеющих два гаплоидных хромосомных набора одного вида и один набор другого. Такие гибридные формы часто обладают ценными рыбохозяйственными качествами.

Для получения аллотриплоидов проводят скрещивание самцов и самок разных видов и блокируют второе деление мейоза в яйцеклетках. Образующиеся в результате этого аллотриплоидные гибриды имеют два гаплоидных набора материнского вида и один набор отцовского.

В настоящее время широко проводятся исследования по получению таким способом аллотриплоидных гибридов лососевых рыб. Некоторые из них, например гибриды, имеющие два набора радужной форели и один набор кижуча, благодаря ускоренному росту и повышенной устойчивости к заболеваниям считаются перспективными объектами рыбоводства.

Сравнительно недавно был разработан еще один способ получения аллотриплоидных потомств у рыб, который основан на способности самок некоторых межвидовых гибридов продуцировать диплоидные яйцеклетки. При скрещивании таких самок с самцами родительских видов образуются аллотриплоидные гибриды.

Такая особенность, например, была выявлена у гибридов между серебряным карасем (двуполая форма) и карпом. Н. Б. Черфас с сотрудниками было проведено изучение карасе-карповых гибридов и разработана общая схема работ с ними. Способность самок продуцировать диплоидные яйцеклетки обусловлена трансформацией мейоза, заключающейся в дополнительном удвоении числа хромосом в раннем оогенезе. Воспроизводство гибридов проводят с помощью индуцированного гиногенеза (рис. 39), причем гиногенетические потомки повторяют исходный генотип гибридов первого поколения. При скрещива-

43

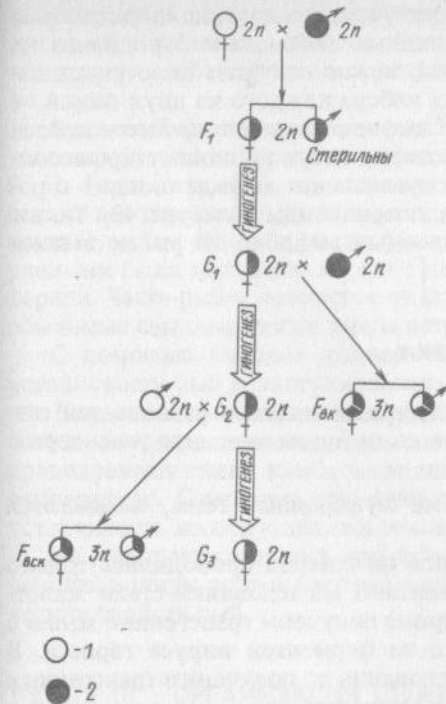


Рис. 39. Схема получения гиногенетических и возвратных триплоидных потомств карасе-карповых гибридов:

G_1, G_2, \dots — последовательные гиногенетические поколения; $F_{вк}$ — возвратные гибриды на карпа; $F_{вск}$ — возвратные гибриды на серебряного карася; 1 — серебряный карась; 2 — карп

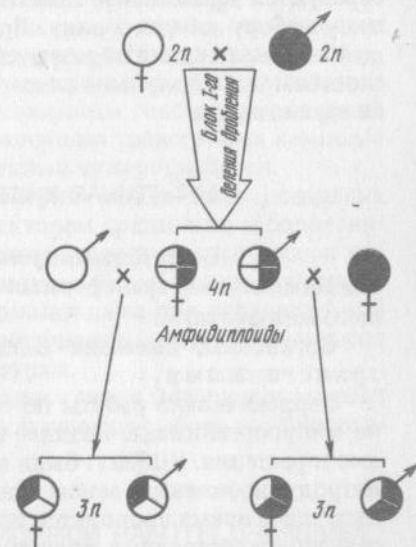


Рис. 40. Схема получения аллотриплоидных потомств с использованием амфидиплоидных гибридов (белым и черным цветами обозначены геномы двух разных видов)

нии самок F_1 или последующих гиногенетических поколений с самцами родительских видов образуются триплоиды, имеющие два гаплоидных хромосомных набора карпа или серебряного карася в зависимости от видовой принадлежности самцов.

Триплоидные карпо-карасевые гибриды являются перспективными объектами рыбоводства, сочетающими полезные качества обоих родительских видов — высокий темп роста карпа и устойчивость к неблагоприятным условиям среды серебряного карася. В настоящее время во ВНИИПРХе формируется стадо диплоидных гибридных самок третьего последовательного поколения гиногенеза, предназначенных для получения промышленных партий аллотриплоидных гибридов.

Возможен еще один способ получения аллотриплоидных рыб (рис. 40). Применяя шоки к диплоидным гибридным зародышам на анафазе первого деления дробления, можно получить аллотетраплоидов, имеющих по два хромосомных набора каждого из двух видов, — так называемых амфидиплоидов. У амфидиплоидов в процессе мейоза образуются диплоидные гаметы, которые несут по одному хромосомному набору каждого вида. При скрещивании амфидиплоидов с родительскими видами образуются аллотриплоиды (см. рис. 40). Таким способом были получены аллотриплоиды у амфибий. На рыбах он пока не осуществлен.

§ 42. ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ

В настоящее время быстрыми темпами развивается генная инженерия — трансформация геномов путем введения генсодержащего материала.

Организмы, имеющие в геноме чужеродные гены, называются трансгенными.

Первоначально работы по генной инженерии проводились только на микроорганизмах. Позднее объектами исследований стали животные и растения. В 1980 г. были впервые получены трансгенные мыши с интродуцированным геном одного из ферментов вируса герпеса. В настоящее время проводятся исследования по получению трансгенных сельскохозяйственных животных, а также рыб.

Работы по получению трансгенных животных состоят из нескольких этапов. Сначала выделяют участок ДНК, содержащий ген, подлежащий переносу. Затем этот ген включают в вектор — молекулу ДНК, способную переносить чужеродную генетическую информацию. В качестве векторов обычно используют бактериальные плазмиды — внехромосомные автономно реплицирующиеся цитоплазматические структуры. Рекомбинантную плазмиду со встроенным геном клонируют, и этот генетический материал вводят в геном реципиента. Гены с помощью микроинъекций или другими способами вводят в половые клетки или в зародыш на очень ранних этапах развития. В дальнейшем проводят анализ ДНК подопытных животных с целью выявления встроенных участков.

В опытах с рыбами материалом для введения чаще всего служат гены гормона роста млекопитающих или других видов рыб. Предполагается, что функционирование этих генов будет ускорять рост трансгенных рыб.

Первая работа по получению трансгенных рыб была проведена китайскими учеными на золотой рыбке (1985 г.). Плазмидную ДНК, содержащую ген гормона роста человека, с помощью микропипетки вводили в яйцеклетки вскоре после осеменения, в период, когда происходило сближение пронуклеусов. Генсодержащий материал

инъекцировали в центральную часть скопления цитоплазмы (бластодиск) на анимальном полюсе. Анализ ДНК 50-дневных рыб показал, что у части особей произошло встраивание гена гормона роста человека в геном.

Позднее было показано, что встроенные в геном рыб гены могут успешно функционировать и передаваться по наследству. По данным Г. Н. Ениколопова с соавторами, трансгенные вьюны, имеющие в геноме ген гормона роста человека, содержали в тканях этот несвойственный рыбам белок и росли быстрее контрольных. Американскими учеными были получены карпы с пересаженным геном гормона роста форели. Часть рыб в потомстве от скрещивания трансгенных самцов с обычными самками также имела встроенный чужеродный ген.

С помощью методов генной инженерии может быть повышена устойчивость рыб к экстремальным факторам среды или заболеваниям. Канадские ученые пересадили в геном атлантического лосося ген белка-антифриза, выделенного из генома камбалы. Белки-антифризы предохраняют ткани камбалы от замерзания даже при отрицательной температуре. Считается, что функционирование этого гена повысит устойчивость лосося к низким температурам.

Не вызывает сомнения, что в будущем генная инженерия сыграет революционную роль в направленном улучшении рыбоводно-биологических свойств рыб.

Глава 10. ОРГАНИЗАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ РАБОТЫ С РЫБАМИ

§ 43. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРОГРАММЫ

Селекция — это творческий процесс, достижение успеха в котором определяется прежде всего личными качествами селекционера — его опытом, квалификацией, интуицией. Каждый селекционер применяет индивидуальный подход к селекции, свои методические тонкости, не поддающиеся точному описанию. Тем не менее имеется ряд общих методических принципов, знание которых позволяет грамотно организовать селекционную работу, избежать возможных ошибок. Важное значение имеет разработка хорошо продуманных селекционных программ, опирающихся на современные достижения науки и передового опыта.

В зависимости от решаемых задач программы могут быть различными. В общем виде их подразделяют на долгосрочные и краткосрочные.

Долгосрочные программы, рассчитанные на длительный период, рассматривают весь цикл необходимых работ по сохранению оптимальной генетической структуры разводимого объекта, созданию новой породы, ее дальнейшему совершенствованию и т. п.

Краткосрочные программы детализируют выполнение работ,

намеченных долгосрочной программой, непосредственно на предстоящий период (годовой, пятилетний и т. п.).

Долгосрочные программы по созданию пород включают три основных этапа.

На первом подготовительном этапе осуществляют комплекс исследований, конечными задачами которых является подбор материала, наиболее подходящего для селекции, и определение эффективных методов его генетического преобразования. Особенно важен подготовительный этап в работах с новыми, впервые одомашниваемыми видами рыб, а также с объектами акклиматизации. На этом этапе проводятся исследования, направленные прежде всего на уточнение биологических свойств и биотехнических требований, применительно к новым конкретным условиям разведения. Решение этих вопросов может быть необходимо и для традиционных объектов рыбоводства, селекцию которых предполагается вести в принципиально новом направлении, как, например, при создании пород карпа для садкового или бассейнового выращивания. При этом изучение материала необходимо проводить на фоне условий, в которых будет разводиться будущая порода. При селекции рыб на устойчивость к заболеваниям важное значение имеет исследование естественной резистентности объекта, выявление и изучение факторов, влияющих на этот признак.

На первом этапе проводят также сравнительную рыбохозяйственную оценку имеющихся пород и породных групп, с тем чтобы выбрать из них наиболее перспективные для селекции, формируют исходный племенной фонд.

Эффективность селекции нельзя гарантировать заранее. Поэтому на подготовительном этапе закладывают обычно несколько исходных групп (отводок), селекция которых может осуществляться разными путями. Такие группы до определенного времени рассматриваются как экспериментальные, поскольку заранее неизвестно, какая из них может оказаться перспективной. Часть групп ликвидируется в ходе селекции, однако должен сохраняться определенный минимум, необходимый для поддержания внутривидовой структуры.

Обычно в начале селекции закладывают 4–8 племенных групп, количество которых в последующем сокращают до 2–3.

Для увеличения генетической изменчивости часто проводят скрещивание между исходными группами, получая двойные или более сложные помеси. Проведение скрещиваний на исходном этапе позволяет существенно увеличить генетическую изменчивость племенного материала, что обеспечивает более широкие возможности для эффективной селекции. Однако это затягивает подготовительный этап, и поэтому одновременно с получением помесей ведут селекцию исходных наиболее перспективных групп.

Неотъемлемой частью первого этапа является изучение селекционных признаков у объекта, и прежде всего их изменчивости, характера возрастной динамики и полового диморфизма, фенотипической и гено-

типической корреляции между признаками. Для оценки перспектив и выбора наиболее эффективных методов большое значение имеет определение коэффициента наследуемости признака. В качестве критерия исходной гетерогенности селекционируемого материала очень важны данные исследований по белковому полиморфизму.

Следующий этап – собственно селекция – включает несколько поколений целенаправленного отбора.

Общее число требуемых селекционных поколений в каждом конкретном случае различно, что зависит от характера решаемых задач, гетерогенности исходного материала и интенсивности селекции. Обычно считается, что для выведения новой породы требуется не менее 6–8 селекционных поколений. Если эти работы проводятся на предварительно отселекционированном материале, то они могут быть завершены раньше – в течение 5–6 поколений.

Скорость селекционного прогресса зависит от многих факторов, и в первую очередь от применяемых методов отбора. В первых поколениях селекции, пока генетическая гетерогенность племенного материала сравнительно высока, достаточно эффективным у рыб является массовый отбор. После 3–4 поколений селекции массовый отбор целесообразно сочетать с методами индивидуального отбора, важнейшим из которых является оценка производителей по потомству.

Большое значение имеют генетические исследования. Исследования по количественной генетике необходимы для контроля за динамикой изменения генетической структуры популяции, уточнения ожидаемого селекционного эффекта, обоснования целесообразности применения тех или иных методов отбора, определения их требуемой интенсивности. Для контроля за генетическими различиями между селекционируемыми группами, изменения их структуры в ходе селекции и решения других практических задач большую помощь оказывают исследования по биохимической генетике.

На первоначальной стадии селекции большое внимание уделяют сравнительной рыбохозяйственной оценке заложенных племенных групп. В последующем сохранившиеся лучшие группы испытывают на комбинационную способность друг с другом или с другим племенным материалом.

Целенаправленный отбор приводит к повышению продуктивности. Поэтому сформированное селекционное стадо используют для производственных целей, как правило, начиная с первых же поколений. Ко времени завершения работ создаваемая порода может иметь довольно широкое распространение, вытесняя ранее разводимые местные стада. Это может привести к полному отсутствию аборигенной формы, которая могла бы служить в качестве контроля при породоиспытании. Для избежания такой ситуации целесообразно сохранить исходную контрольную группу, поддерживаемую в ряду поколений без отбора.

Завершающим этапом выведения породы являются массовая репродукция племенного материала и проведение государственной

апробации. В селекционных программах предусматривают ориентировочные сроки, место и форму апробации предполагаемого селекционного достижения. К моменту апробации должны быть созданы определенная структура и достаточная численность породы.

§ 44. АПРОБАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННОГО ДОСТИЖЕНИЯ

Государственной апробации могут подлежать как созданные породы (породные группы, внутривидовые типы), так и их кроссы с любой другой породой.

По правовой охране селекционные достижения приравниваются к изобретениям, и на них выдается авторское свидетельство.

Основанием для представления к апробации селекционного достижения являются наличие определенной структуры и достаточная численность племенных стад, высокая хозяйственно-экономическая эффективность их использования.

В соответствии с действующим Положением об апробации селекционных достижений в животноводстве (1976 г.) новая порода (или внутривидовой тип) должна включать не менее двух племенных групп. Общая численность селекционных стад должна составлять не менее 800 шт. производителей для породы и 300 шт. для породной группы или внутривидового типа. Созданные породы (породные группы, внутривидовые типы, кроссы) должны иметь преимущество перед ранее разводимой в соответствующем регионе наиболее продуктивной группой, хотя бы по одному из хозяйственно ценных признаков, в том числе по рыбопродуктивности прудов – на 30 %, оплате корма – на 20 %. При этом другие признаки продуктивности должны быть не ниже нормативных значений, принятых для соответствующей зоны. По мере совершенствования объекта разведения требования к новым селекционным достижениям периодически пересматриваются, обычно в сторону послабления, так как при наличии высокопродуктивных пород все труднее становится достижение дополнительного преимущества.

Созданные породы (породные группы, внутривидовые типы и т. п.) должны стойко передавать свои продуктивные и экстерьерные признаки потомству в соответствии с определенным стандартом на породу. Новое селекционное достижение должно быть проверено к моменту апробации в сравнении с контрольной группой при одной и той же технологии в течение не менее двух лет в одном и том же хозяйстве или в течение трех лет при их выращивании в разных хозяйствах одной и той же зоны. В качестве контроля при апробации используют наиболее продуктивную породу или породную группу, районированные для соответствующей рыбоводно-климатической зоны. При их отсутствии допускается сравнение селекционного достижения с аборигенными беспородными стадами, ранее разводимыми в хозяйствах.

Признание селекционного достижения не означает, конечно, что

работы с породой полностью закончены. С завершением программы по созданию породы разрабатывается новая долгосрочная программа по ее дальнейшему совершенствованию. Конечной целью этой программы является получение нового селекционного достижения, которое впоследствии может быть также представлено к государственной апробации. Селекция, таким образом, является непрерывным процессом творческого преобразования объекта разведения в сторону повышения его хозяйственно полезных свойств.

§ 45. ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ТРЕБОВАНИЯ ПРИ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

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 беспородные животные.

Таким образом, фенотипическое значение признака, по которому судят о племенной ценности животного, зависит от определенного сочетания наследственных факторов и условий среды. Взаимодействие генотип–среда особенно сильно проявляется у признаков с низкой наследуемостью, обладающих высокой паратипической изменчивостью, таких, например, как рост и выживаемость.

Существенное изменение условий среды может обусловить изменение относительной ценности определенных генотипов (рис. 41).

Фактор взаимодействия может оказать существенное влияние на результаты сравнительной оценки племенной ценности разных групп или отдельных особей, что указывает на важность соблюдения определенной технологии при селекции.

В работах с домашними животными при селекции 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 важно не столько, какая продукция будет полу-

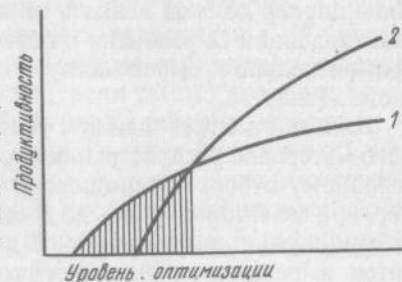


Рис. 41. Зависимость продуктивности от условий выращивания у примитивных (1) и отселекционированных (2) животных (в заштрихованной зоне уровень продуктивности примитивных пород может быть выше уровня продуктивности отселекционированных животных)

цена от каждой особи в отдельности, сколько общая продукция, т. е. масса всех выращенных рыб в расчете на единицу площади (или объема) водоема. Показатели индивидуальной и общей продуктивности являются, по существу, разными признаками и могут иметь обратную зависимость. 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 общей продуктивности.

Другой особенностью, которая должна учитываться при выращивании селекционируемого материала, является сильная зависимость продуктивности рыб от природных факторов. К ним относятся прежде всего температура, полностью определяемая при прудовом выращивании погодными условиями. Природными факторами в значительной степени определяется и уровень развития естественной кормовой базы в прудах. В прудовых условиях приходится учитывать возможность воздействия на рыб низкой или, наоборот, высокой температуры, дефицита кислорода, повышенной эвтрофикации. Выращивание селекционного материала необходимо вести на фоне этих естественных факторов. Искусственная их оптимизация недопустима, так как может привести к снижению приспособленности рыб к реальным производственным условиям.

Следует подчеркнуть опасность стремления некоторых рыбоводов выращивать селекционируемый материал при особо благоприятных условиях, например при чрезмерно разреженной посадке или обильном кормлении высококачественными кормами. При этом ошибочно предполагается, что высокие показатели роста и экстерьерных признаков, достигаемые в этих условиях, носят наследственный характер и передаются потомству. Выращивание селекционируемого материала при особо благоприятных условиях, существенно отличающихся от реальных производственных, может привести к его чрезмерной изменчивости, как это произошло, например, с ранее создаваемым в нашей стране белорусским карпом.

Условия выращивания племенного материала при селекции должны соответствовать прогрессивной производственной технологии, при которой будет разводиться создаваемая или улучшаемая порода. Селекционер должен владеть такой технологией и предвидеть основные тенденции ее развития в перспективе. Последнее особенно важно применительно к рыбоводству – относительно молодой отрасли сельского хозяйства.

Изложенные требования к условиям выращивания селекционируемого материала распространяются только на период, предшествующий основному отбору, проводимому в "товарном возрасте" рыб, например, при селекции карпа – до достижения рыбами двухлетнего возраста (при двухлетнем обороте). В дальнейшем основной задачей становится выращивание физиологически полноценных производителей,

что достигается за счет оптимизации условий (разреженной посадки, кормления высококачественными кормами и т. п.). Выращенные в таких условиях производители могут в полной мере проявить свои наследственные различия по репродуктивным свойствам (скорость полового созревания, плодовитость, жизнеспособность потомства и т. п.), что позволяет вести отбор по этим важным признакам.

Соблюдение прогрессивных производственных условий выращивания до достижения рыбами товарного возраста необходимо при проведении всех селекционных мероприятий, включая сравнительную оценку разных племенных групп, проведение массового и индивидуального отбора. Эти же требования распространяются на опыты, связанные с селекцией, такие как изучение влияния инбридинга, оценка комбинационной способности разных племенных групп, определение коэффициента наследуемости признаков и т. п.

В заключение рассмотрим общие методические требования, которые необходимо соблюдать при селекции рыб.

1. При воспроизводстве селекционируемого материала должна поддерживаться определенная его генетическая гетерогенность. Ограниченная численность производителей может привести к инбредной депрессии и другим нежелательным последствиям. При закладке исходного селекционного стада рекомендуется использовать 15–20 и более пар производителей. В последующем при селекции их число может уменьшаться. Большое число производителей (не менее 10 пар) требуется и на завершающем этапе при осуществлении массовой репродукции отселектированного материала.

2. Во избежание случайных стартовых различий, увеличивающих ненаследственную изменчивость в потомстве, необходимо единовременный нерест всех используемых для воспроизводства производителей. При заводском способе воспроизводства выдержать это условие несложно.

3. Выращивание племенных рыб до отбора целесообразно проводить в одном, достаточном по площади пруду. В случае выращивания рыб в нескольких прудах последующее их объединение недопустимо, так как это может привести к существенному увеличению паратипической изменчивости, снижающей эффективность отбора.

4. Отбор рыб по росту следует проводить в товарном возрасте, при двухлетнем обороте – среди двухлетков, при трехлетнем – среди трехлетков. На других возрастных стадиях проводят только корректирующий отбор, направленный на поддержание определенного породного стандарта. Отбор по плодовитости (среди самок) проводят после стабилизации признака, достигаемой обычно ко второму нересту.

5. Интенсивность массового отбора рыб по росту на разных стадиях селекции может быть различной. В первых селекционных поколениях целесообразен более жесткий отбор. В последующем интенсивность отбора снижают, оставляя на племя примерно 10–15 % выращенных рыб.

6. Выращивание рыб до основного отбора следует проводить на высоком технологическом уровне, с применением принятого в производстве комплекса интенсификационных мероприятий (удобрения прудов, кормления рыб, применения аэрации и т. п.), однако не допуская чрезмерной оптимизации условий среды.

Контрольные вопросы и задания

1. Каковы особенности селекции рыб? 2. Описать направления селекции рыб. 3. Что такое системы разведения и типы скрещивания? 4. Дать характеристику генетических методов селекции рыб. 5. Охарактеризовать селекционную работу с рыбами.

Раздел III. СЕЛЕКЦИЯ И ПРОМЫШЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РЫБОВОДСТВЕ

Глава 11. ПОРОДА И ВНУТРИПОРОДНАЯ СТРУКТУРА В РЫБОВОДСТВЕ

§ 46. ПОРОДЫ И ПОРОДНЫЕ ГРУППЫ

По принятым в зоотехнике понятиям порода — это достаточно многочисленная группа сельскохозяйственных животных общего происхождения, сложившаяся под влиянием направленной деятельности человека в конкретных условиях и характеризующаяся определенными физиологическими и морфологическими свойствами, стойко передаваемыми по наследству. Такое определение породы в принципе применимо и к рыбам, хотя в соответствии со сложившимися в рыбоводстве представлениями порода рыб не обязательно должна быть однородной и может состоять из нескольких параллельно селекционируемых групп разного происхождения.

В рыбоводстве также широко используется понятие "породная группа" — племенная группа, прошедшая несколько поколений селекции, но еще недостаточно сложившаяся для признания ее в качестве породы.

Порода (породная группа) представляет собой изолированную популяцию с относительно устойчивой генетической структурой. Генетической характеристикой породы и ее структурных единиц является частота генов: при этом возможны и качественные различия, обусловленные наличием или отсутствием определенных генов.

Фактор изоляции, а также искусственный отбор приводят к повышению уровня гомозиготности, однако до известного предела. Основная часть генов даже после длительной селекции остается в гетерозиготном состоянии.

Гетерогенность породы обуславливает ее пластичность, т. е. приспособляемость к варьирующим условиям среды, обеспечивает возможность дальнейшей селекции.

Каждая порода создается для определенной технологии разведения и выращивания. Как отмечалось выше (см. главу 10), использование высокопродуктивных хорошо отселекционированных пород в условиях примитивной технологии не может дать хорошего результата, что необходимо учитывать при подборе породного материала для разведения.

Породы имеют, как правило, довольно широкий ареал, внутри которого могут существенно варьировать экологические условия. Определенные различия могут быть и в технологии выращивания рыб. Поэтому порода должна быть достаточно пластичной, что обеспечивается формированием внутripородной структуры (рис. 42). Расчленение породы на структурные единицы (внутрипородные типы, отводки, линии) позволяет специализировать направления селекции, сохраняя достаточную гетерогенность породы в целом.

Внутрипородные типы – внутрипородные группы рыб, имеющие основные признаки породы, но отличающиеся друг от друга по некоторым хозяйственно ценным признакам и морфобиологическим свойствам. В качестве исходного материала для породных типов наряду с племенным материалом самой породы могут быть привлечены другие породы или породные группы. Так, для создания нивчанского внутripородного типа украинской чешуйчатой породы карпа использовали в исходных скрещиваниях ропшинского карпа.

Зональные (экологические) типы одной и той же породы имеют общее происхождение, близкую продуктивность и отличаются друг от друга в основном по приспособленности к специфическим условиям конкретных эколого-климатических зон. Примером может быть дифференцировка украинских пород карпа на антонино-зозуленецкий, белоцерковный, донецкий и другие экологические типы.

В ходе селекции внутрипородных и зональных типов увеличиваются их различия, и на определенном этапе они могут быть признаны самостоятельными породными группами, а затем и породами.

Отводками в рыбоводстве называют генетически обособленные племенные группы внутри породы (породной группы, внутripородно-



Рис. 42. Внутрипородная структура у рыб

го типа, экологического типа). Обычно в начале селекции закладывают несколько внутripородных отводков, в дальнейшем их число сокращают, выбирая наиболее перспективные. К концу селекции оставляют не более 3–4 отводков.

Внутрипородные отводки могут отличаться друг от друга по комплексу морфологических признаков – чешуйному покрову, окраске, экстерьерным показателям и т. п. Однако в связи с общим направлением селекции и близкими условиями выращивания они, как правило, сходны по важнейшим хозяйственно ценным свойствам, характерным для породы в целом или для определенного внутripородного типа.

Вследствие репродуктивной изоляции отводки могут существенно различаться по генетической структуре и благодаря этому давать эффект гетерозиса при скрещивании друг с другом.

Линией в рыбоводстве называют однородную группу рыб, характеризующуюся высокой степенью инбридинга. Иногда линиями называют также группы рыб, создаваемые на основе дальнейшего расчленения племенных отводков. В этом случае линия означает наиболее мелкую внутripородную единицу. Так, например, на базе одной и той же отводки могут закладываться линии, различающиеся по чешуйному покрову, окраске и т. п. Иногда закладывают линии с применением каких-либо специальных методов, например, с помощью индуцированного мутагенеза (мутагенные линии), индуцированного гиногенеза (гиногенетические линии) и т. п.

Семьей в рыбоводстве называют потомство от скрещивания особи одного пола с одной или несколькими особями другого пола. Члены семьи могут быть родственниками по обоим родителям (сисбсы) или по одному из родителей (полусисбсы).

Глава 12. СЕЛЕКЦИЯ КАРПА

§ 48. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ СЕЛЕКЦИИ КАРПА

Во многих странах карп является основным объектом товарного рыбоводства и его селекции уделяется большое внимание. Основными достоинствами этого объекта, так же как и его дикого предка сазана, являются широкая пластичность и неприхотливость, способность эффективно усваивать сравнительно недорогие корма. Существует множество пород и породных групп прудового карпа, приспособленных к прудовому выращиванию в конкретных эколого-климатических условиях. В последнее время уделяется все больше внимания и селекции карпа в специфических направлениях, особенно

* При промышленном разведении линиями называют любые разнородные группы, используемые для неродственного скрещивания (см. главу 16).

повышению устойчивости к опасным заболеваниям; начаты работы по созданию пород карпа для индустриальных форм рыбоводства.

В европейских странах с развитым карповодством, и прежде всего в Польше, Чехо-Словакии, б. ГДР, некоторых Балканских государствах, селекция карпа ведется на протяжении нескольких столетий. Рекомендации по подбору производителей карпа для нереста можно найти, например, в работах польских рыбоводов, относящихся еще к XVII в. Прудовые хозяйства (создаваемые обычно при монастырях) редко обменивались племенным материалом, что приводило к существенной дифференцировке маточных стад карпа. К концу прошлого — началу текущего столетия сформировалось множество разновидностей карпа, отличающихся друг от друга по ряду внешних признаков и хозяйственно ценных свойств. Процессу генетической дифференцировки племенных стад способствовало разнообразие экологических факторов, и прежде всего почвенно-климатических условий. Немаловажную роль в этом играли также различия в потребительском спросе, закрепленные местными и национальными традициями, например спрос на определенный тип чешуйчатого покрова, форму тела, характер окраски.

К середине XVIII в. в Польше были выведены и получили широкое распространение галицийские карпы. По своим хозяйственно ценным свойствам они превосходили все другие известные в то время расы, благодаря чему завоевали популярность не только в своей стране, но и за рубежом. Галицийских (малопольских) карпов вывозили в Германию, Чехию, Балканские страны, где использовали непосредственно для разведения или в селекционных работах, как улучшателей аборигенных стад карпа.

В России в начале текущего столетия карповодство носило экстенсивный характер и было ограничено в основном южными районами. Маточные стада происходили чаще всего от галицийских карпов, завозимых из районов, примыкающих к р. Дунай. В ограниченном масштабе осуществляли завоз других разновидностей культурного карпа, в том числе лаузицкого, поступавшего из Прибалтики. В отдельных хозяйствах использовали сазана, отлавливаемого из р. Дунай, Волги и других естественных водоемов.

Первые целенаправленные работы по созданию отечественных пород карпа были начаты на Украине в конце 20-х годов. Позднее они были развернуты и в других районах страны.

К настоящему времени в СССР официально признаны четыре породы карпа: украинская чешуйчатая, украинская рамчатая, сарбоянская и парская. Довольно длительную селекцию прошел и фактически может считаться породой ропшинский карп. Близки к завершению работы по созданию породы краснодарского краснухостойчивого карпа. Остальные создаваемые породы (казахстанская, среднерусская и др.) находятся на разных этапах селекции. К селекционным достижениям можно отнести также промышленных гибридов карпа и амурского сазана, получивших благодаря своим хозяйственно ценным свойствам широкое распространение в нашей стране.

§ 49. УКРАИНСКИЕ ПОРОДЫ КАРПА

Работы по созданию украинских пород карпа (рамчатой и чешуйчатой) начали проводиться Украинским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства в 1930 г. под руководством А. И. Куземы. Исходным материалом для селекции послужили галицийские карпы из местного стада Антонинского госрыбозаповедника. В дальнейшем использовали также карпов из других рыбхозов Украины.

Основным методом селекции украинских карпов был массовый отбор с высокой интенсивностью на младших возрастных группах рыб. На племя сохраняли, как правило, не более 3 % сеголетков. Отбор проводили также на двухлетках (около 25 %), трехлетках (50 %) и при переводе в стадо производителей (25 %). В некоторых селекционных поколениях проводили оценку производителей по потомству и семейный отбор.

Важнейшими признаками при отборе служили масса тела и "крепость" конституции. На племя отбирали более крупных рыб с чешуйным покровом, соответствующим принятому стандарту, красивой высокоспинной формой тела, отсутствием каких-либо дефектов и признаков заболеваний. При отборе самок особое внимание обращали на выраженность вторичных половых признаков (форму брюшка).

Селекцию украинских карпов первоначально вели в двух разных направлениях.

Чешуйчатые карпы предназначались для экстенсивного выгульного рыбоводства в неспускных водоемах и больших русловых прудах. Основным направлением селекции было развитие поисковой способности у рыб. Поэтому подкармливание племенных рыб стремились проводить лишь в отдельные периоды, при истощении естественной кормовой базы.

Селекцию рамчатого карпа вели в направлении более эффективного использования искусственных кормов при уплотненной плотности посадки.

В дальнейшем по мере интенсификации прудового рыбоводства направления селекции чешуйчатого и рамчатого карпов сблизились: обе группы стали выращивать на кормовых смесях при двух-трехкратной (и выше) плотности посадки.

Селекцию украинских пород карпа осуществляли в основном по закрытому типу с применением внутривидового скрещивания достаточно большого числа рыб (20–30 производителей). Привлечение производителей из других лучших аборигенных стад рыбхозов Украины допускали лишь в исключительных случаях, в целях увеличения гетерогенности селекционируемого материала.

В 1954–1956 гг. украинские чешуйчатые и рамчатые карпы были признаны первыми отечественными породами.

Украинский чешуйчатый карп имеет сплошной чешуйный

покров, образованный правильными рядами чешуи. По сравнению с рамчатым карпом он обладает лучшей поисковой способностью и полнее использует естественную пищу. В связи с этим чешуйчатый карп сначала был рекомендован для условий экстенсивного рыбоводства. Однако выращивание этого карпа давало хорошие результаты и при интенсивных условиях, благодаря чему он получил широкое распространение.

При породоиспытании украинские чешуйчатые карпы превосходили контрольных галицийских карпов по темпу роста на 17 %, выживаемости двухлетков на 24 %, эффективности использования естественной кормовой базы на 46 %.

Украинский рамчатый карп по особенностям чешуйного покрова относится к малочешуйному типу разбросанного карпа (ssnn). Название "рамчатый" он получил за характерное расположение крупных чешуек на теле, окаймляющих туловище вдоль спины, вокруг жаберной крышки, по килю брюшка и на хвостовом стебле, образующих как бы рамку. Боковая часть тела, как правило, полностью свободна от чешуи; иногда встречаются отдельные редуцированные чешуйки. При скрещивании производителей с этим типом чешуйного покрова в потомстве могут выщепляться наряду с типично рамчатыми особями обычные разбросанные карпы.

Украинский рамчатый карп, как и чешуйчатый, отличается высоким темпом роста и красивой высокоспинной формой тела. При испытании двухлетков этой породы они в условиях пятикратной плотности посадки превосходили галицийского карпа по темпу роста на 15 %, по выживаемости в нагульных прудах на 11, по выходу рыбопродукции с 1 га площади нагульных прудов на 25 и затратам корма на единицу прироста на 21 %.

Сравнительная характеристика украинских карпов при племенном выращивании дана в табл. 19.

19. МАССА И НЕКОТОРЫЕ ЭКСТЕРЬЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ У РЕМОНТА УКРАИНСКИХ ПОРОД КАРПА (КУЗЕМА, 1953)

Порода	Возраст рыб	Масса тела*, г	Индекс головы С/Л, %	Индекс высокоспинности l/h
Украинский чешуйчатый	0+	125	31	2,5
	1+	1550	27	2,4
	2+	3000	26	2,6
Украинский рамчатый	0+	100	30	2,4
	1+	1500	31	2,2
	2+	3000	28	2,5

* В условиях разреженной посадки.

Обе породы украинских карпов обладают высокой плодовитостью. В передовых хозяйствах от одного гнезда производителей получают при естественном нересте от 200 до 500 тыс. трех-пятидневных личинок.

Украинские породы карпа включают несколько внутривидовых типов: антонино-зозуленецкий, несвичский, любеньский, нивчанский.

Антонино-зозуленецкие карпы – типичные представители украинских пород. Основные работы по созданию этого типа были проведены под руководством А. И. Куземы. В настоящее время антонино-зозуленецких карпов разводят в большинстве промышленных хозяйств и на многих репродукционных базах Украины.

В пределах антонино-зозуленецкого внутривидового типа можно выделить несколько зональных (экологических) типов, разводимых в различных территориально удаленных районах Украины: антонинский карп (заложен в 1929 г.), салтановский (заложен в 1937 г.), белоцерковский (заложен в 1947 г.) и др.

Антонино-зозуленецкие (чешуйчатый и рамчатый) карпы обладают высоким темпом роста, но в условиях промышленных хозяйств часто проявляют пониженную жизнеспособность. Повышение жизнеспособности рыб было главной задачей при создании других внутривидовых типов украинских карпов.

Несвичский западноукраинский внутривидовый тип создан на основе скрещивания антонино-зозуленецкого чешуйчатого и рамчатого карпов украинских пород и галицийского карпа из местного стада рыбхоза "Несвич" Львовской области с последующей селекцией полученных помесей. По сравнению с галицийским несвичские карпы оказались более выносливыми, благодаря чему в 50-е годы получили широкое распространение в рыбхозах Западной Украины. Эти карпы были также завезены в рыбхозы Молдавии, РСФСР и другие республики. Позднее несвичских карпов использовали при создании любеньского карпа.

Любеньский внутривидовый тип происходит от несвичских чешуйчатых и рамчатых карпов, скрещенных с ропшинским карпом. К настоящему времени получено пятое поколение селекции помесей с более высокой продуктивностью по сравнению с несвичскими карпами.

Нивчанский внутривидовый тип был создан с применением вводного скрещивания (рис. 43).

Самок украинского чешуйчатого карпа скрестили с самцами ропшинского карпа. В дальнейшем осуществили два возвратных скрещивания помесей с украинскими чешуйчатыми карпами. В ходе селекции проводили массовый отбор по росту, учитывали также экстерьерные признаки.

Напряженность отбора составляла около 2 % у сеголетков, 25 – у двухлетков и 90–95 % у рыб старших возрастных групп.

Нивчанские карпы имеют сплошной чешуйный покров. По тело-

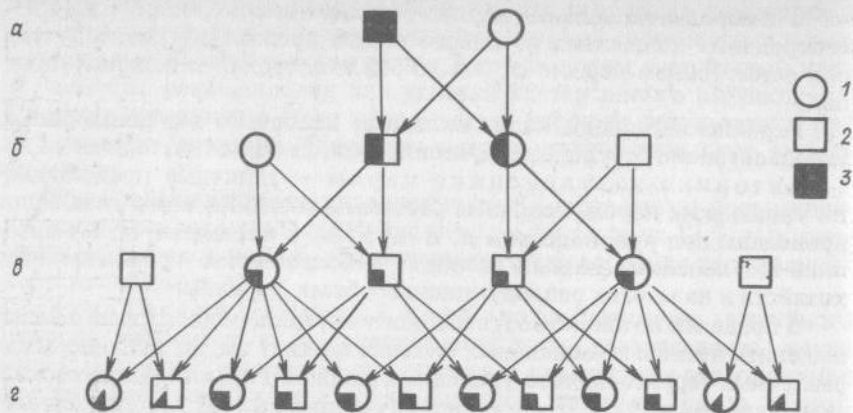


Рис. 43. Схема создания нивчанского внутривидового типа украинского чешуйчатого карпа:

1 — самки и 2 — самцы украинского чешуйчатого карпа; 3 — самцы ропшинского карпа; а — I этап (начат в 1959 г.); б — II этап (1965 г.); в — III этап (1969 г.); з — IV этап (1973 г.)

сложению они почти не отличаются от украинских чешуйчатых карпов.

Ценной особенностью нивчанского карпа является повышенная холодостойкость, унаследованная от ропшинского карпа. Нерест рыб может проходить при температуре воды 15–16 °С. Сеголетки нивчанского карпа начинают потреблять пищу при 8 °С и питаются значительно активнее, чем украинские чешуйчатые карпы. В условиях лесной зоны Украины выход годовиков после зимовки достигает 90 % и более, т. е. на 8–10 % выше, чем у карпов украинской чешуйчатой породы.

При выращивании двухлетков продуктивность нивчанского карпа оказывается, как правило, на 10–15 % выше, чем у украинского чешуйчатого карпа.

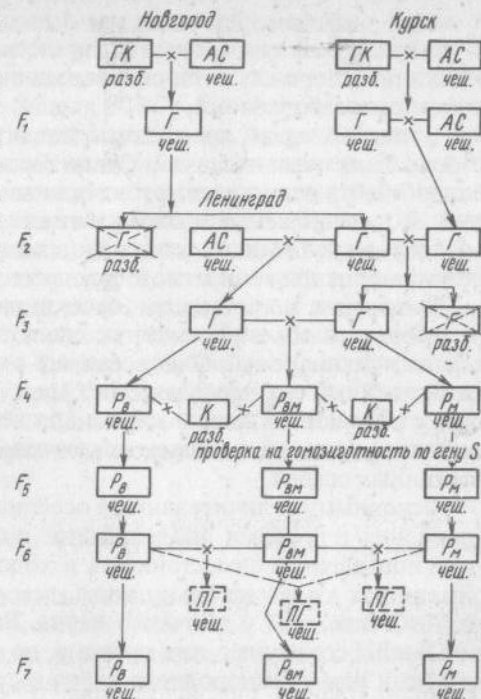
Нивчанских чешуйчатых карпов выращивают в рыбхозах Украины. Они завезены в Молдову, Грузию, а также в некоторые зарубежные страны. Хорошие результаты дает промышленная гибридизация нивчанских карпов с рамчатым украинским карпом.

§ 50. РОПШИНСКИЙ КАРП

Прудовое рыбоводство в нашей стране традиционно ограничивалось в основном южными районами. Продвижение карповодства на Север, в частности в районы Северо-Запада, сдерживалось низкой зимостойкостью карпа: гибель сеголетков карпа за период зимовки в рыбхозах Новгородской и Ленинградской областей достигала 70–90 %, а в отдельных хозяйствах до 100 %. В связи с этим воз-

Рис. 44. Схема создания ропшинского карпа:

ГК — галицкий карп; АС — амурский сазан; Г — гибриды карпа и амурского сазана; P_B — возвратная, P_M — межлинейная, P_{BM} — возвратно-межлинейная отводки ропшинского карпа; ПГ — промышленный гибрид; разбр. — разбросанные, чеш. — чешуйчатые карпы; F_1 – F_7 — поколения селекции гибридов



никла задача повышения общей жизнестойкости и в первую очередь зимостойкости рыб.

В 40-е годы эта задача решалась путем использования для товарного рыбоводства промышленных гибридов от скрещивания карпа и амурского сазана. С 1949 года под руководством В. С. Кирпичникова были организованы работы по созданию зимостойкости породы ропшинского карпа.

В процессе селекционных работ были заложены 3 племенные отводки, различающиеся друг от друга по происхождению (рис. 44): возвратная (В), межлинейная (М) и возвратно-межлинейная (ВМ).

Отводка В получена путем возвратного скрещивания гибридов второго поколения с амурским сазаном и имеет 75 % наследственности амурского сазана. Рыбы этой племенной группы обладают выраженным "сазаньим" типом экстерьера и отличаются от других отводок наиболее высокой зимостойкостью. Они хорошо растут на первом году, но в дальнейшем уступают по росту карпам других отводок.

Карпы отводок М и ВМ имеют несколько меньшую долю наследственности амурского сазана (60–70 %). По форме тела они приближаются к обычному карпу. Обе отводки обладают сравнительно хорошим темпом роста на первом и втором годах жизни, но по выживаемости уступают возвратным гибридам.

на двухлетках. Выращивание и зимовку селекционируемых рыб на первом году жизни осуществляли в условиях, близких к производственным. В последующем применяли более оптимальные условия (разреженная посадка, кормление рыб по потребности), обеспечивающие быстрый рост рыб и более полное проявление воспроизводительной способности.

При отборе производителей применяли систему комплексной оценки, учитывающей наряду с размерами и экстерьерными показателями самих рыб выживаемость (в первую очередь зимостойкость) потомства. Во всех группах отбирали только чешуйчатых рыб.

При воспроизводстве во всех поколениях селекции использовали групповой естественный нерест производителей, отнесенных при бонитировке к высшему классу.

С 1973 г. начато промышленное использование сарбоянского карпа в рыбхозах Новосибирской и Омской областей. В 1985 г. он прошел породиспытание и признан породой. При этом было учтено повышение рыбопродуктивных показателей в рыбхозах за период селекционных работ. В рыбопитомнике "Зеркальный" Новосибирской области выход сеголетков (от мальков из нерестовых прудов) с 1966 по 1974 г. увеличился с 50–80 до 90–95 %, рыбопродуктивность выростных прудов возросла с 5–7,5 до 9–9,5 ц/га. В последующем были достигнуты еще более высокие результаты. При промышленном использовании карпов пятого поколения рыбопродуктивность выростных прудов колебалась в зависимости от биотехнического уровня от 9 до 16 ц/га, нагульных прудов от 10 до 18 ц/га.

В достижении таких высоких рыбопродуктивных показателей наряду с селекционным эффектом важную роль сыграли, по-видимому, повышение уровня интенсификации и улучшение биотехники выращивания рыб в рыбхозах Сибири.

Сарбоянский карп отличается сравнительно высокой плодовитостью. Так, по результатам нерестовой кампании в племрыбхозе "Приволье" выход молоди при естественном нересте производителей степного типа сарбоянского карпа составлял в течение пяти лет (1984–1989 гг.) от 201 до 385 тыс. шт. в расчете на 1 самку.

В процессе селекции существенно изменились и экстерьерные показатели. Карп стал более компактным: увеличились относительный обхват тела и коэффициент упитанности при соответствующем снижении индекса высокоспинности; несколько возросла при этом длина головы (табл. 20).

Сарбоянский карп районирован для Новосибирской, Омской и Кемеровской областей. Завезли его также на Урал и в Литовскую ССР, где используют как при чистопородном разведении, так и при промышленном скрещивании с местными карпами.

20. ИЗМЕНЕНИЕ ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ ПЛЕМЕННЫХ ТРЕХЛЕТКОВ САРБОЯНСКОГО КАРПА В ПРОЦЕССЕ СЕЛЕКЦИИ (ДАННЫЕ В. А. КОРВИНА)

Индексы телосложения	Селекционные поколения				
	1	2	3	4	5
Относительная высота тела l/h	2,9	2,7	2,7	2,6	2,6
Относительный обхват O/l , %	79	81	82	85	85
Относительная длина головы C/l , %	23	23	24	25	25
Коэффициент упитанности P/l^3 , %	3,2	3,1	3,3	3,2	3,3

§ 52. ПАРСКАЯ ПОРОДА КАРПА

В 1950 г. по инициативе К. А. Головинской были начаты селекционные работы с карпом в рыбхозе "Пара" Рязанской области. Впоследствии они были продолжены Ю. П. Бобровой.

Первоначально осуществили отбор производителей маточного стада карпа. Из стада удалили мелких особей с плохим экстерьером, а также больных рыб. Затем в рыбхоз завезли производителей амурского сазана. Гибриды, полученные от скрещивания самок местного стада карпа и самцов амурского сазана, послужили исходным материалом для создания одной из племенных отводок, получившей название местной (М). Впоследствии была заложена другая отводка (УМ) от скрещивания производителей М с украинскими карпами (рис. 46).

Обе отводки вначале включали чешуйчатых и разбросанных карпов. В последующем среди карпов УМ сохраняли только разбросанных; в отводке М — чешуйчатых особей.

Основным методом селекции обеих отводок парского карпа был массовый отбор по росту и экстерьеру на фоне высокого уровня биотехники выращивания. На первых этапах на племя отбирали рыб из производственных нагульных прудов. Отбор проводили, как правило, из прудов с наиболее высокой продуктивностью. Напряженность отбора в этот период была очень высокой — от 0,01 до 0,4 %.

В 70-х годах выращивание племенных сеголетков и двухлетков начали проводить в специальных селекционных прудах. Напряженность отбора при этом существенно снизили. Среди двухлетков стали отбирать примерно 50 % рыб.

Созданные племенные отводки несколько различаются по скорости роста и экстерьерным показателям (табл. 21).

С самого начала работ стремились вести селекцию на повышение плодовитости: на племя отбирали потомства из нерестовых прудов с максимальным выходом мальков. В 70-х годах после внедрения в хозяйство заводского способа воспроизводства стали проводить непосредственный отбор самок по плодовитости — с учетом количества по-

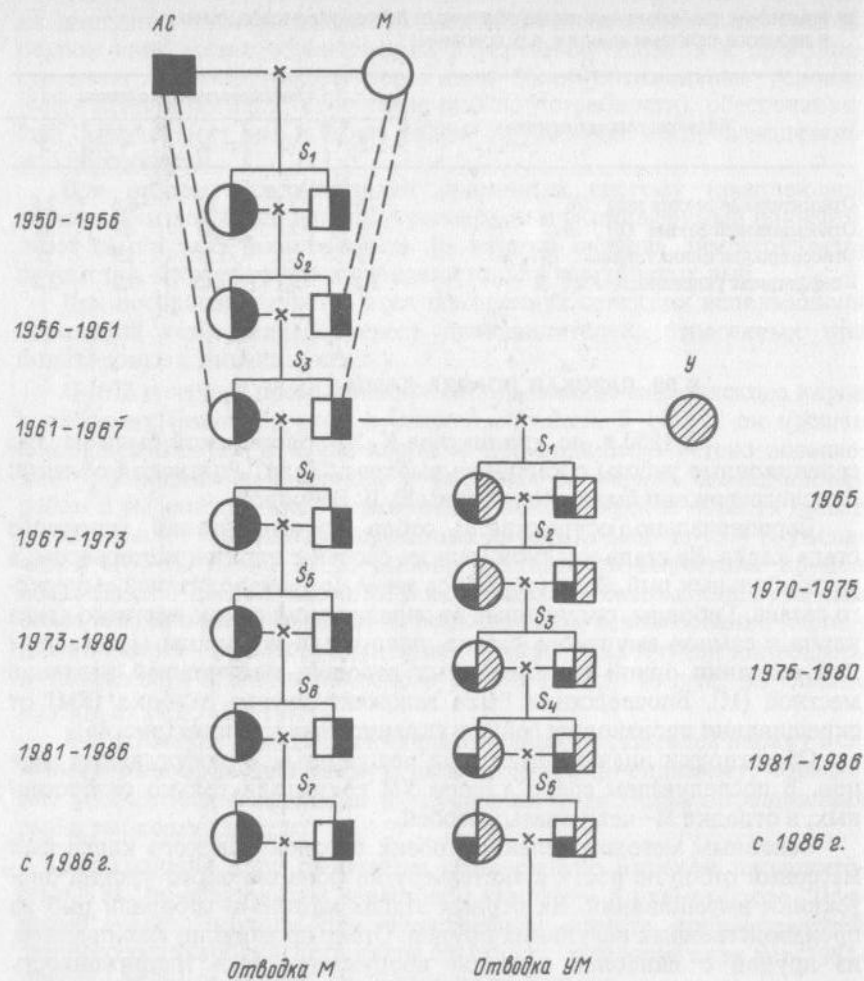


Рис. 46. Схема создания парского карпа:

М — карп из местного стада; У — украинские чешуйчатый и рамчатый карпы; АС — амурский сазан; S_1 – S_7 — поколения селекции

лученных икры и личинок, что способствовало существенному улучшению этого признака. Абсолютная рабочая плодовитость парских самок составляет в среднем 600–776 тыс. шт. икринок, относительная — 120–140 тыс. шт. (при средней массе рыб 5–6 кг). В 1984–1988 гг. в рыбхозе "Пара" получили от одной самки 463–585 тыс. личинок (табл. 22), а от отдельных самок — до 700–800 тыс. личинок и более.

21. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПЛЕМЕННЫХ ОТВОДОК ПАРСКОГО КАРПА В РЫБХОЗЕ "ПАРА" (ДАННЫЕ Ю. П. БОБРОВОЙ)

Показатели	Отводка М — чешуйчатые		Отводка УМ — разбросанные	
	самки	самцы	самки	самцы
Возраст, годы	6	5	6	5
Средняя масса, кг	5,0	4,5	6,0	4,8
Коэффициент упитанности	3,0	2,9	3,1	2,8
Относительная высота тела	2,9	3,2	2,8	3,1
l/h				
Относительная толщина тела	19,0	18,5	20,0	19,0
B_T/l , %				
Коэффициент обхвата	86	84	88	82
O/l, %				
Индекс головы C/l, %	24	26	25	25

22. ПЛОДОВИТОСТЬ САМОК ПАРСКОГО КАРПА ПРИ ЗАВОДСКОМ ПОЛУЧЕНИИ (ДАННЫЕ Ю. П. БОБРОВОЙ)

Год	Количество самок, отдавших икру		Рабочая плодовитость, тыс. шт. икринок	Количество личинок от одной самки, тыс. шт.	Выход личинок от заложенной на инкубацию икры, %	Всего получено личинок, млн. шт.
	шт.	%				
1984	174	96	662	463	70	81
1985	165	91	762	511	67	91
1986	170	98	681	470	69	80
1987	148	93	776	585	76	86
1988	176	92	688	536	78	87

С 70-х годов рыбхоз "Пара" перешел на выращивание помесей от скрещивания племенных отводок М и УМ, что позволило повысить рыбопродуктивность прудов на 1,5–3,5 ц/га. Выход продукции с 1 га прудов обычно составляет 14–17 ц/га, а по отдельным прудам — 22–24 ц/га. Аналогичные результаты получены и при использовании парского карпа в некоторых других рыбхозах второй и третьей зон прудового рыбоводства.

Рыбхоз "Пара" ежегодно поставляет рыбхозам Центральной и Центрально-Черноземной зон РСФСР по 50–60 млн. племенных и помесных личинок. Во многих хозяйствах сформированы собственные маточные стада парского карпа. В 1988–1989 гг. парский карп прошел государственную апробацию и признан породой.

Работы со среднерусским карпом, проводимые в экспериментальном хозяйстве Московской области, были начаты в 1962 г. под руководством К. А. Головинской. С 1974 г. они продолжены В. Я. Касановым. Селекция направлена на повышение темпа роста и выживаемости рыб в условиях высокоинтенсивного прудового выращивания в рыбхозах первой и второй зон рыбоводства.

В основу схемы создания породы (рис. 47) положен принцип синтетической селекции. На первом подготовительном этапе (1962–1972 гг.) заложили исходное племенное ядро, состоящее из нескольких помесных отводок, полученных от скрещивания производителей четырех групп карпа разного происхождения: украинских (У), нивских (Н), курских (К) и загорских (З). Первые две "чисто карповые" группы представляли интерес в связи с их высоким темпом роста и красивым экстерьером. Курские карпы гибридного происхождения были использованы в скрещиваниях с целью повышения жизнеспособности селекционного материала. Загорские карпы представляли собой аборигенную группу, прошедшую несколько поколений отбора в местных условиях.

От скрещивания производителей перечисленных групп сначала получили простые (двойные) помеси, которых впоследствии скрестили друг с другом или с одной из исходных групп. В результате было сформировано исходное племенное ядро, включающее несколько сложных (тройных и четверных) отводок. Некоторые из них, проявив-

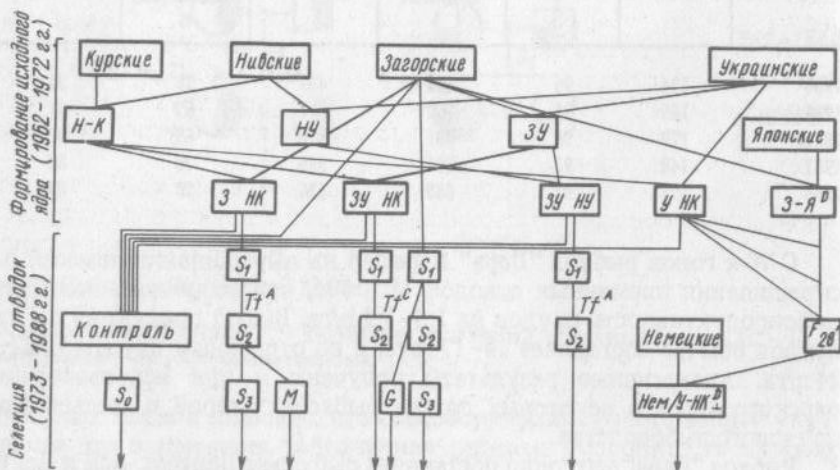


Рис. 47. Схема селекции среднерусского карпа:

M и G мутагенизированные и гиногенетические линии. Символами А и С обозначен тип маркерного трансферрина: Нем/У-НК^D — отводка маркированной геном окраски D; S₁–S₃ — поколения селекции

шие невысокие рыбоводные качества, в ходе дальнейшей селекции были выбракованы. При этом были сохранены три наиболее перспективных помесных отводки (ЗУ–НК, ЗУ–НУ и З–НК), а также одна из исходных групп – загорские карпы.

На базе основных селекционируемых отводок заложили несколько дополнительных групп. Так, с использованием японских декоративных карпов и немецких карпов была заложена сложная группа Нем/У–НК^D, маркированная геном окраски D (см. главу 2).

Генетическое маркирование осуществили и для других отводок. Две сохраненные отводки (чешуйчатые карпы ЗУ–НУ и разбросанные карпы З–НК) гомозиготны по трансферрину А, разбросанные карпы ЗУ–НК – по трансферрину С.

На базе некоторых отводок (З–НК, загорские карпы) заложили мутагенные (М) и гиногенетические (G) линии.

В составе племенного фонда имеется также смешанная группа – "контрольная популяция", происходящая от смеси производителей заложенных отводок. Эта группа предназначена для использования в последующем в качестве контроля при оценке селекционного эффекта, достигнутого по племенным отводкам, и поэтому поддерживается без отбора.

На подготовительном этапе работ (при проведении синтетических скрещиваний) стремились к сохранению максимальной гетерогенности племенного материала. Интенсивный отбор в этот период не проводили: выбраковывали лишь особей, явно отставших в росте, а также дефектных и больных рыб. Позднее при селекции заложенных отводок напряженность отбора была увеличена.

Основным признаком при отборе была масса рыб. Учитывали также экстерьерные показатели и состояние здоровья рыб. Наиболее напряженный отбор (V около 10 %) осуществляли среди двухлетков. Выращивание селекционируемого материала проводили в условиях, близких к производственным.

С третьего поколения селекции начато применение комбинированного отбора, сочетающего массовый отбор рыб в двухлетнем возрасте с оценкой выращенных самцов по потомству. После созревания самок ведутся их оценка и отбор по репродуктивным свойствам.

С самого начала селекционных работ племенные стада создаваемой породы используют для производственных целей. По многолетним данным (1980–1989 гг.), полученным в экспериментальном хозяйстве "Якоть" (первая зона рыбоводства), выживаемость сеголетков (от неподращенных личинок) составляла 50–65 %, двухлетков 80–90, выход годовиков после зимовки 80–90 %. Рыбопродуктивность прудов колебалась в зависимости от температурных условий от 18 до 24 ц/га по сеголеткам и от 20 до 25 ц/га по двухлеткам. В производственных условиях рыбхозов Московской области (первая и вторая зоны прудового рыбоводства) рыбопродуктивность выростных прудов составляет обычно 12–14 ц/га, нагульных – 14–15 ц/га. По отдельным хозяйствам достигнута продуктивность до 18–21 ц/га.

§ 54. КАЗАХСТАНСКИЙ КАРП

Селекция казахстанского карпа проводится с использованием химического мутагенеза. Работа ведется с 1972 г. под руководством Р. М. Цоя. В качестве исходного материала использован местный карп из Усть-Каменогорского рыбхоза.

На подготовительном этапе были проведены исследования по определению эффективности мутагенного воздействия ряда алкилирующих соединений. При закладке селекционных групп проводили осеменение икры спермой, обработанной мутагенами. Таким образом, для селекционных целей было получено несколько мутагенных групп: НЭМ, ДМС, ДАБ, ЭИ, ДЭС+НЭМ (группы обозначены по сокращенному названию химических мутагенов, использованных при их получении). Кроме того, от производителей исходного стада заложили контрольную группу, полученную без применения химических мутагенов.

Полученные с применением мутагенов группы отличались повышенной изменчивостью ряда признаков, в том числе и массы тела рыб.

Основным методом селекции мутагенных групп был массовый отбор рыб по росту, преимущественно среди сеголетков, выращенных на фоне сравнительно благоприятных условий. Наиболее напряженным был отбор среди карпов групп НЭМ (10 %) и ЭИ (8 %). В остальных группах напряженность отбора составляла 13–73 %. Отбор по массе тела, а также по экстерьеру осуществляли и среди рыб более старшего возраста.

Во втором селекционном поколении в некоторых группах массовый отбор сочетали с индивидуальным. В этом случае для воспроизводства использовали лучших самцов, предварительно проверенных по качеству потомства. В целях ускорения элиминации вредного генетического груза (возникшего под воздействием мутагенов) и закрепления редких ценных мутаций часть мутагенных групп воспроизводили с применением индуцированного гиногенеза.

Среди заложенных мутагенных групп наилучшими показателями роста и экстерьера отличается отводка НЭМ (табл. 23).

23. ХАРАКТЕРИСТИКА ПЯТИГОДОВАЛЫХ САМОК ВТОРОГО СЕЛЕКЦИОННОГО ПОКОЛЕНИЯ КАЗАХСТАНСКОГО КАРПА (ДАННЫЕ Р. М. ЦОЯ)

Селекционируемая группа	Масса тела, кг	Ky	l/h	Vr/l	Рабочая плодовитость, тыс. шт. икринок
НЭМ	4,8	3,5	2,7	21	730
ДАБ	4,3	2,8	3,1	19	640
ЭИ	3,2	3,2	2,8	20	440
Контрольная	3,0	3,0	3,0	20	490

Маточные стада казахстанского карпа (второе-третье поколения селекции) используют в ряде районов Казахской ССР. При производственном выращивании в условиях третьей зоны прудового рыбводства рыбопродуктивность выростных прудов составляет 17–19 ц/га, нагульных – 15–17 ц/га.

§ 55. КРАСНОДАРСКИЙ КРАСНУХОУСТОЙЧИВЫЙ КАРП

Заболевание карпа краснухой встречается практически повсеместно, однако особенно большой ущерб от него наблюдается в южных районах страны – в Краснодарском крае, Ростовской области, некоторых рыбхозах Украины. Известны случаи заболевания карпа краснухой и в более северных районах, в том числе в Московской и Ленинградской областях.

Селекция карпа на устойчивость к краснухе проводится с 1963 г. на опытном участке Ангелинского рыбхоза Краснодарского края под руководством В. С. Кирпичникова и позднее Ю. И. Ильясова.

В качестве исходного материала для селекции были использованы три племенные группы карпа: ропшинские (Р), местные (М) и украинско-ропшинские (УР). Две из них (Р и УР) представлены чешуйчатыми карпами и одна (М) – разбросанными. Схема селекции дана на рис. 48.

На первом этапе работ (1963–1965 гг.) была проведена сравнительная оценка различных групп карпа по степени устойчивости к заболеванию краснухой. В это же время была разработана принципиальная схема и определены наиболее эффективные методы селекции.

На всех этапах селекции основным признаком, по которому проводили отбор, была устойчивость рыб к поражению краснухой. Для увеличения интенсивности отбора массовую вспышку заболевания провоцировали путем подсадки к селекционируемому материалу больных рыб, доставляемых из различных рыбхозов Краснодарского края. Контакт больных и здоровых особей усиливали путем их совместного выдерживания в начале выращивания при высокой плотности посадки. В некоторых селекционных поколениях, помимо контактного способа заражения, проводили внутрибрюшинную инъекцию суспензии тканей, взятых от больных рыб.

В первых поколениях селекции массовая вспышка заболевания происходила на втором году выращивания, в основном в июне–июле. В последующем произошел сдвиг начала вспышки на конец лета, а с конца 70-х годов заболевание наблюдается в основном у трехлетков.

Напряженность отбора в разных племенных группах и на разных стадиях селекции была различной (от 2 до 68 %) в зависимости от степени пораженности рыб краснухой. После четырех (в отводках М и УР) или шести (в отводке Р) поколений селекции относительное число больных рыб существенно уменьшилось, что привело к снижению напряженности отбора.

Оценка селекционного эффекта впервые была проведена в 1979–

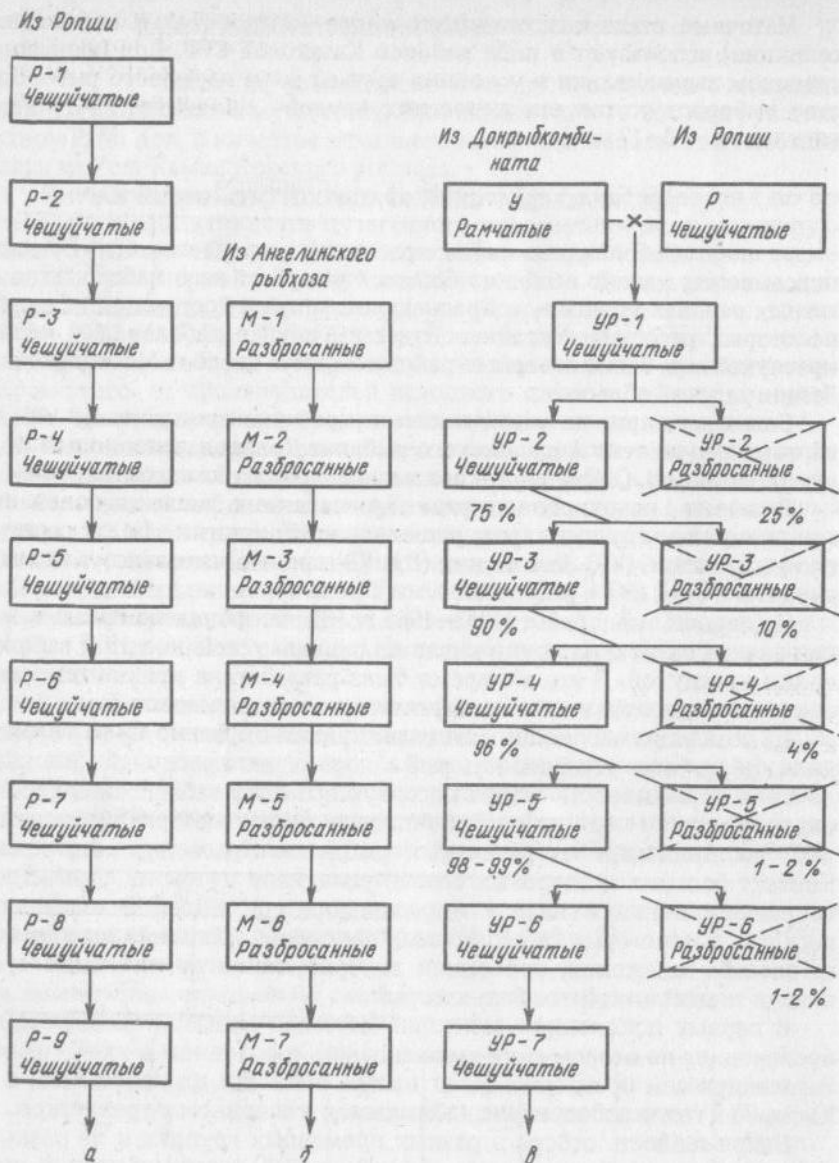


Рис. 48. Схема создания краснодарского краснухостойчивого карпа:

Р — ропшинский карп; М — местный карп из Ангелинского рыбхоза; У — украинский рамчатый карп; цифрами 1—9 отмечены поколения селекции; а — ропшинский краснухостойчивый карп (группа Р); б — зеркальный краснухостойчивый карп (группа М); в — чешуйчатый краснухостойчивый карп (группа У—Р)

1980 гг. От сохраненных производителей первого—четвертого поколений селекции группы УР одновременно были получены потомства, которых испытывали по устойчивости к краснухе при совместном выращивании друг с другом и также с местными беспородными карпами (табл. 24).

24. ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К КРАСНУХЕ КАРПОВ УР В РЯДУ ПОКОЛЕНИЙ

Группа рыб	УР-2	УР-3	УР-4	УР-5	Контроль (местные карпы)
Выжило рыб, %	43,0	66,1	69,9	71,9	41,3
Количество здоровых рыб, %	14,8	26,7	45,9	61,8	18,5

Устойчивость рыб в потомстве второго поколения селекции была близка к устойчивости контрольных рыб. В каждом последующем поколении наблюдалось повышение относительного числа здоровых и выживших рыб. В целом за 4 поколения селекционный эффект составил по числу выживших рыб около 30 %, а по относительному количеству здоровых рыб более 40 %.

Существенное повышение устойчивости к краснухе показано и в специальных аквариальных опытах, проведенных в 1986 и 1988 гг. по заражению рыб культурами возбудителей. В обоих турах опытов интенсивность заболевания у отселекционированных карпов была значительно меньше, чем контрольных рыб. Соответственно ниже оказалась и смертность рыб (табл. 25).

25. СРАВНИТЕЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ОТСЕЛЕКЦИОНИРОВАННЫХ КАРПОВ К ЗАБОЛЕВАНИЮ КРАСНУХОЙ (ДАННЫЕ Ю. И. ИЛЬСОВА)

Год исследований	Категория рыб	Гибель рыб, %	
		зараженных вирусом (штамм М2-9)	зараженных бактериями (штамм 77-18)
1986	Отселекционированные карпы	18,0	67,8
	Контроль	76,7	100,0
1988	Отселекционированные карпы	7,5	52,5
	Контроль	72,5	92,5

Интенсивный отбор по устойчивости к краснухе привел к некоторому снижению темпа роста у рыб. Этот отрицательный эффект снимается при гибридизации внутривидовых групп. Максимальный гетерозис по жизнеспособности и скорости роста отмечен при скрещивании ропшинских и украинско-ропшинских карпов.

Помеси проявляют также повышенную устойчивость к заболеваемости краснухой. Особенно эффективным оказалось скрещивание местных карпов и отводки УР.

§ 56. СЕЛЕКЦИОННЫЕ РАБОТЫ С ДРУГИМИ ПОРОДАМИ КАРПА В СССР

В Белоруссии селекция карпа была начата в 1947 г. под руководством Д. П. Поликсенова. В качестве исходного материала были использованы карпы, завезенные из нескольких территориально удаленных рыбхозов Белоруссии. Селекцию проводили на ускоренный темп роста и красивый высокоспинный экстерьер на фоне благоприятных условий выращивания.

Белорусский карп, прошедший 5–6 поколений селекции, представляет собой чисто карповую группу, характеризующуюся высокоспинным экстерьером и довольно быстрым ростом. Однако в производственных условиях он часто проявляет пониженную жизнеспособность, что ограничивает его промышленное использование. С 1988 г. начаты селекционные работы по повышению устойчивости этого карпа к заболеванию воспалением плавательного пузыря, наносящему большой ущерб рыбоводству в Белоруссии.

В Литве работы по выведению местной породы карпа проводят с 1972 г. В качестве материала для селекции использованы помеси, полученные от скрещивания карпов из отдаленных географических зон: местного бубяйского, западноукраинского (несвичский внутрипородный тип украинских карпов), немецкого и японского. Работы ведут в селекционно-племенном отделении "Шилавогас" рыбхоза "Ишлаужас". В этом же хозяйстве осуществляют массовую репродукцию наиболее перспективных племенных групп с целью обеспечения производителями промышленных рыбхозов Литвы.

В Молдове селекционные работы с карпом ведут с конца 60-х годов. Основным методом является массовый отбор рыб по росту и экстерьерным показателям в возрасте сеголетков и двухлетков, при созревании самок — по плодовитости. В Молдове сформированное стадо используют для промышленной гибридизации с другими породами и породными группами карпа.

В Грузии планомерные селекционные работы с карпом были начаты в конце 60-х годов. Селекционированное стадо включает несколько племенных групп разного происхождения. С конца 70-х годов начато промышленное использование селекционных стад в рыбхозах Грузии.

С конца 70-х годов в СССР ведут работы по селекции карпа для выращивания в садковых хозяйствах на водоемах-охладителях энергетических объектов. В качестве исходного материала для селекции использовали местных карпов Черепетского тепловодного хозяйства Тульской области и завезенных немецких карпов. Сформированные

племенные группы используют для промышленной гибридизации в тепловодных хозяйствах.

§ 57. СЕЛЕКЦИЯ КАРПА ЗА РУБЕЖОМ

Селекционные работы с карпом проводят в Венгрии, Румынии, Чехо-Словакии и других странах.

В период войн многие племенные стада карпа в странах Западной Европы были утеряны. Для их восстановления впоследствии использовали производителей, отловленных из естественных водоемов. Широко был развит обмен племенным материалом между хозяйствами. Основными требованиями к карпу стали хороший рост и высокая выживаемость рыб в условиях интенсивного прудового выращивания. В связи с этим аборигенные стада повсеместно были заменены более ценными, хорошо зарекомендовавшими себя племенными группами. Этот процесс привел к постепенному сглаживанию различий между стадами, хотя определенная их генетическая дифференцировка все же сохранилась.

В Польше современные племенные стада карпа в большинстве рыбхозов представлены быстрорастущими зеркальными карпами, близкими по происхождению к галицийским карпам. При благоприятных климатических условиях польские карпы хорошо растут, достигая при племенном выращивании средней массы на втором году жизни до 1,5 кг.

В Г. ГДР маточные стада в большей части хозяйств имеют близкое происхождение и представлены карпами, сходными по признакам экстерьера, типу чешуйного покрова, показателям продуктивности. Немецкие карпы имеют разбросанный тип чешуйного покрова (генотип *ssnl*), но почти полностью лишены чешуи и внешне сходны с голыми карпами. Они характеризуются красивым высокоспинным экстерьером (индекс высокоспинности 2,2–2,5), обладают быстрым ростом. Рыбопродуктивность нагульных прудов (с трехлетками) при кормлении рыб гранулированными кормами достигает 30 ц/га при расходе кормов на 1 кг прироста 2 кг и средней массе рыб 1,5 кг.

В Чехо-Словакии селекционные работы с карпом направлены на повышение темпа роста, жизнеспособности, устойчивости к болезням, улучшение мясной продукции, оплаты корма. Разработанные селекционные программы предусматривали массовый отбор по фенотипу рыб в разном возрасте и оценку производителей по потомству. В селекционных работах широко использованы данные исследований по биохимической генетике: с использованием биохимических различий производили генетическое маркирование разных племенных групп, что представляло возможность проводить их сравнительную оценку при совместном выращивании. По признакам продуктивности чехословацкие карпы близки к польским и немецким карпам.

В Венгрии систематические работы с карпом были начаты в 1962 г.

в опытном хозяйстве "Сарваш". Исходным материалом послужили карпы, завезенные из нескольких рыбоводных хозяйств, расположенных в различных эколого-климатических зонах страны. Для дальнейших работ были отобраны лучшие производители, проверенные по качеству потомства. При оценке производителей учитывали комплекс показателей у потомства: выживаемость на различных возрастных стадиях, темп роста рыб, оплата корма, соотношение съедобных и несъедобных частей в мясе, экстерьерные показатели. Отобранных производителей разных групп испытывали при промышленной гибридизации, что позволило выявить высокопродуктивные сочетания (кроссы). Одним из лучших промышленных кроссов, успешно прошедших государственное испытание, является гибрид 215.

При оценке селекционных достижений в качестве контроля использовали татайского карпа – наиболее "древнюю" (известную еще в начале текущего столетия) породную группу. Татайский карп обладает высокоспинным экстерьером ($l/h = 2,0-2,2$), высокой жизнеспособностью, хорошими вкусовыми качествами и сравнительно неплохим ростом. Средняя масса татайских карпов при промышленном выращивании достигает в двухлетнем возрасте 1 кг, в трехлетнем – 1,5 кг при рыбспроductивности прудов 25–30 ц/га.

Венгерские специалисты уделяют большое внимание разработке и применению в селекционных работах современных генетических методов селекции: индуцированного гиногенеза, генетической регуляции пола, биохимического маркирования племенных групп и т. п. Проводят работы по созданию высокоинбредных гиногенетических и полугиногенетических линий, предназначенных для промышленной гибридизации.

В Румынии имеется несколько разновидностей (пород) карпа. В некоторых хозяйствах еще сохранились лаузицкие и галицийские карпы. В результате многолетней селекционной работы создана местная порода карпа "Думбрава-Сибиу", обладающая хорошим ростом, высокой общей жизнеспособностью и повышенной устойчивостью к заболеванию краснухой. В 1962 г. в Румынию завезли венгерских, а в 1964 г. украинских карпов, которых позднее использовали для создания местной высокопродуктивной породы "фресинет".

Карпы "фресинет" обладают довольно высоким темпом роста. При благоприятных условиях выращивания масса двухлетков достигает 1100 г. Для рыб характерен высокоспинный экстерьер. Относительная высота тела достигает у них 2,0–2,2, коэффициент упитанности 3,2–3,5 и выше.

Немецкий, румынский ("фресинет"), венгерский (татайский) и некоторые другие зарубежные породы карпа завезены в СССР. По сравнению с отечественными породами и породными группами они отличаются пониженной жизнеспособностью. Завезенные карпы в некоторых случаях оказались сильно подверженными заболеваниям (жаберный некроз, ВПП, краснуха), приводящим почти к полной гибели этих

рыб. Однако при благоприятных условиях карпы импортированных пород отличаются высоким темпом роста и значительной продуктивностью.

Импортированные породы представляют интерес прежде всего для промышленной гибридизации с разводимыми в нашей стране карпами. При обеспечении благоприятных условий выращивания они эффективно могут использоваться и при чистопородном разведении. Важную роль эти карпы могут сыграть в селекционных работах с отечественными породами как улучшатели. В отдельных районах (например, в Молдавии) начата селекция импортированных пород карпа на приспособленность к местным условиям.

Глава 13. СЕЛЕКЦИОННЫЕ РАБОТЫ С ДРУГИМИ ВИДАМИ РЫБ

§ 58. ЛОСОСЕВЫЕ РЫБЫ

Из лососевых рыб к одомашненным видам относятся радужная форель, кумжа, ручьевой и озерный гольцы, форель Кларка. В последние годы в Норвегии ведут работы по одомашниванию атлантического лосося.

Во многих странах разводят радужную форель. В нашей стране объем производства форели незначительный, в связи с чем селекции этого объекта уделяется мало внимания. Большие успехи в селекции радужной форели достигнуты в США.

Долгосрочная программа генетического улучшения радужной форели в США была разработана Л. Дональдсоном в начале 30-х годов. Основным методом селекции на первых этапах был массовый отбор, напряженность которого составляла около 1%. Впоследствии применяли семейную селекцию и оценку производителей по потомству. Селекция была направлена главным образом на повышение темпа роста, жизнеспособности рыб и оплаты корма. При отборе самок учитывали возраст наступления полового созревания и плодовитость. С самого начала работ уделяли большое внимание улучшению условий выращивания рыб. Были разработаны высокобелковые кормосмеси, содержащие необходимый комплекс минеральных солей и витаминов.

За 40-летний период селекционных работ было достигнуто значительное улучшение хозяйственно ценных показателей, особенно темпа роста и плодовитости форели. Масса рыб в четырехлетнем возрасте возросла с 400–700 г (у исходных форм) до 4 кг при одновременном увеличении плодовитости. Исходная плодовитость самок составляла 500–1000 икринок. Через 10 лет она увеличилась почти вдвое, а в целом за 40-летний период селекции – в 20 раз. Плодовитость отдельных самок достигла 25 тыс. икринок и более. Большая часть самок стала созревать в двухгодовалом возрасте, т. е. на один год раньше, чем до селекции.

В 60-х годах после длительной селекции стали проявляться признаки инбредной депрессии, выражающиеся прежде всего в повышенной смертности и замедленном росте рыб. С целью увеличения гетерогенности селекционируемых рыб их скрещивали с производителями форели из других популяций. Это позволило добиться дальнейшего прогресса в повышении продуктивности форели.

Повышение продуктивности форели в определенной степени было обусловлено улучшением биотехники выращивания рыб. Так, в опытах при выращивании на кормах обычная (дикая) форель росла в 5 раз быстрее, чем в естественных водоемах. Однако при тех же условиях питания отселекционированная форма была намного крупнее дикой форели, что свидетельствует о важной роли селекции в повышении темпа роста этих рыб.

Селекция форели по продуктивности привела к изменению формы тела рыб в сторону повышения высокоспинности, увеличилась мясистость, изменился цвет тела рыб.

Форель Дональдсона получила широкое распространение в США и была экспортирована в ряд стран: Аргентину, Чили, Англию, Японию, ФРГ, Норвегию. Почти повсеместно отмечено превосходство завезенной форели перед местной по темпу роста. В Норвегии, например, эта форель при выращивании в садках, установленных в фиордах, в трехлетнем возрасте достигает массы 3–4 кг. Вместе с тем в ряде случаев наблюдалась пониженная жизнеспособность завезенной форели, особенно на эмбриональной стадии.

В СССР форель Дональдсона завезена в 1982 г. Уже первые опыты показали повышенную скорость роста этих рыб. Так, в Ташкентском форелевом хозяйстве сеголетки форели достигли средней массы 360 г, в то время как местной форели – примерно 50 г. Вместе с тем отмечена значительная гибель завезенной икры в период инкубации, что свидетельствует о пониженной жизнеспособности этой форели. Не исключено, что низкая выживаемость форели Дональдсона связана с проявлением инбредной депрессии.

Большой интерес для рыбохозяйственного использования представляет также форель камплоопс – глубоководная форма радужной форели, обитающая в водоемах Канады.

Форель камплоопс культивируется в странах Западной Европы с 60-х годов. В СССР она завезена в 1982 г, из б. ГДР. По сравнению с местными формами радужной форели камплоопс характеризуется более высокой плодовитостью (на 300–400 икринок), лучшими показателями роста (на 10–25 %) и оплаты корма, а также более ранним сроком созревания в нерестовом сезоне. Последнее свойство является очень важным при комбинированном использовании форели камплоопс с другими формами форели. В Чехо-Словакии, например, в ноябре получают и закладывают на инкубацию икру форели камплоопс, позднее (с марта по апрель) – икру местной форели. Это позволяет удлинить срок использования производственных мощностей для инкубации икры и

выращивания молоди форели, а впоследствии растянуть сроки реализации товарной продукции.

Селекционные работы со многими видами лососевых (проводимые в основном в США и Канаде) были направлены главным образом на повышение устойчивости к заболеваниям. Положительные результаты получены при селекции гольца на устойчивость к фурункулезу. В результате 11-летнего периода работ (1952–1963 гг.) гибель рыб в лучших селекционных штаммах снизилась почти в 5 раз (12 % против 57 в контроле). Селекционные работы по повышению устойчивости рыб к заболеваниям проведены также с неркой (инфекционный некроз гемопозитической ткани), кижучем (бактериальное заболевание почек) и некоторыми другими видами рыб.

Селекция радужной форели ведется и в ряде стран Западной Европы, где создано множество штаммов этого вида. В последнее время большое внимание уделяется разработке и внедрению в селекцию форели генетических методов – получению в коммерческих целях однополо-женского потомства, стерильных триплоидов и т. п. (см. главу 9).

Большое число селекционных штаммов создано также у кумжи (озерной форели), форели Кларка, ручьевого и озерного гольцов.

§ 59. РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ РЫБЫ

К растительноядным относят рыб дальневосточного комплекса (белый толстолобик, пестрый толстолобик, белый амур), завезенных в 50-х годах сначала из Китая, а затем из р. Амур.

Первые селекционные исследования с белым амуром и белым толстолобиком были организованы в СССР в 60-х годах. Были получены данные по изменчивости и корреляции важнейших селекционных признаков (темпа роста, плодовитости, некоторых морфологических признаков), позволившие наметить наиболее актуальные направления селекции этих видов.

Селекция толстолобика была начата в Казахстане в 1974 г. на селекционно-племенном участке Чиликского прудового хозяйства. Основные направления селекции – ускоренное половое созревание, нерест рыб в более ранние сроки сезона и снижение гибели производителей в процессе заводского воспроизводства. Наряду с этим проводили отбор по массе тела (в основном у сеголетков и двухлетков).

Селекция ведется по принципу многолинейной системы разведения, рассчитанной на выявление в последующем гетерозисных комбинаций. Для повышения генетической изменчивости селекционного стада при закладке линий использовали химический мутагенез.

В связи с медленным половым созреванием селекционные работы с белым толстолобиком (как и со многими другими прудовыми рыбами) носят длительный характер. Однако определенный эффект получен уже в первом поколении селекции: самки стали созревать в нерестовом сезоне примерно на 20 дней раньше, чем в исходном стаде.

Селекционные работы с белым толстолобиком ведутся также на Украине, в Молдове и на Северном Кавказе. Селекция направлена в основном на приспособленность к местным условиям. Проводится также рыбохозяйственная оценка промышленных гибридов, получаемых в результате скрещивания рыб разного происхождения (амурских и китайских).

Селекция других видов рыб дальневосточного комплекса – белого амура и пестрого толстолобика – проводится пока в ограниченном масштабе.

§ 60. СИГОВЫЕ РЫБЫ

Сиговые рыбы являются ценным промысловым объектом естественных водоемов Сибири. В течение последних 20 лет проводится их акклиматизация в озерах и прудах Северо-Запада, Урала и некоторых других районов СССР. Наибольшее распространение из сиговых рыб получила пелядь – озерный планктонофаг, обладающий сравнительно высоким темпом роста.

Селекционные работы с пелядью проводятся ГосНИИРХом с 1972 г. В качестве исходного стада использовали производителей, выращенных на ЦЭС "Ропша" (Ленинградская область) из икры, собранной на оз. Ендырь (Западная Сибирь).

На первом этапе работ изучили характер изменчивости и наследуемость признаков. Кроме того, исследовали биохимический полиморфизм исходного стада пеляди. Полученные данные использовали для научного обоснования направления и определения перспектив селекции, выбора наиболее эффективных методов отбора и систем племенного разведения пеляди в условиях искусственного воспроизводства.

Селекцию проводили в направлении более позднего созревания самок в нерестовом сезоне. Учитывали и некоторые другие репродуктивные признаки, а также массу тела рыб.

Исходное стадо ендырской пеляди включало группы самок, различающиеся по сроку созревания в нерестовом сезоне (см. рис. 23). Благодаря высокой наследуемости этого признака проведение однократного отбора дало положительные результаты: позволило сдвинуть срок полового созревания производителей в нерестовом сезоне на 15–20 сут и сформировать группу "поздно созревающих самок". Одновременно на 30–45 % увеличилась плодовитость самок.

Отбор по массе тела оказался менее эффективным. Однако он оказал положительное влияние на репродуктивное качество рыб: производители, выращенные из отобранных крупных сеголетков, имели преимущество по сравнению с контрольной группой, поддерживаемой без отбора, на 11 % по абсолютной плодовитости и на 5 % по относительной рабочей плодовитости.

Селекционная программа предусматривает многолинейную систему разведения пеляди. С этой целью от парного скрещивания произво-

дителей заложено несколько групп (семей), воспроизводимых "в себе". Селекционируемые группы существенно различаются по комплексу морфологических признаков и биохимическим маркерам, что позволяет рассчитывать на получение гетерозисного эффекта при их промышленном скрещивании. Часть линий заложена с применением индуцированного (химического и радиационного) гиногенеза.

§ 61. ОСЕТРОВЫЕ

Работы по селекции осетровых проводят пока в небольшом объеме. Основным объектом селекции до последнего времени является бестер – отдаленный гибрид белуги и стерляди.

Селекционные работы с бестером, организованные еще в 50-х годах Н. И. Николюкиным, направлены на получение формы, сочетающей хороший рост, свойственный белуге, со способностью жить в пресной воде и высокими вкусовыми качествами, присущими стерляди. Объединение двух разных геномов у отдаленных гибридов приводит к нарушению хромосомного и генетического баланса, восстановление которого возможно лишь в результате длительной селекции. У эмбрионов, полученных от гибридных производителей, наблюдается повышенная частота хромосомных aberrаций, положительно коррелирующих с уровнем смертности рыб. В связи с этим при селекции бестера большое внимание уделяют систематическому контролю за цитологической полноценностью получаемого потомства.

В последние годы начато формирование маточных стад чистых видов осетровых: стерляди, ленского осетра и др. Особенно интенсивно ведут работы с ленским осетром, маточные стада которого выращивают в ряде рыбхозов Центральной зоны РСФСР, Молдовы и других районов страны. Весьма перспективным для рыбохозяйственного использования и селекции является веслонос – единственный представитель осетрообразных, питающийся зоопланктоном. Искусственное воспроизводство веслоноса в СССР впервые осуществлено в 1984 г.

Глава 14. ПРОМЫШЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РЫБОВОДСТВЕ

§ 62. МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ПРОМЫШЛЕННЫХ ГИБРИДОВ

Промышленной гибридизацией (промышленным скрещиванием) называют скрещивание разнородных групп (разных видов, пород, отводок, линий и т. д.) с целью получения и промышленного использования гибридов первого поколения (F_1). Потомство, полученное от неродственного скрещивания, обычно отличается (по сравнению с родительскими формами) повышенной жизнеспособностью, ускоренным ростом, высокой оплатой корма. В основе такого эффекта могут быть различные причины. Неродственное скрещивание позволяет избежать инбредной депрессии, опасность которой особенно

велика в малочисленных стадах. При использовании для гибридизации специально подобранных групп повышение продуктивности у потомства может быть связано с проявлением гетерозиса (см. главу 7). И наконец, товарное использование гибридов может быть выгодным благодаря удачному сочетанию у них некоторых ценных родительских свойств.

В строгом смысле понятие "промышленный гибрид" относится к потомству, полученному от скрещивания отдаленных форм — разных подвидов, видов и т. п. Однако в практической селекции его используют для обозначения потомства от любого неродственного скрещивания, предназначенного для товарного выращивания.

Для промышленного скрещивания могут использоваться инбредные линии или аутбредные группы. Потомство от скрещивания инбредных линий называют кроссом.

Высокая эффективность промышленной гибридизации впервые была показана на кукурузе. Использование высокопродуктивных двойных и более сложных кроссов произвело в свое время революционный переворот в производстве этой культуры. Скрещивание специально созданных инбредных линий получило широкое применение в птицеводстве.

При наличии большого числа инбредных линий удается подобрать высокоэффективные гетерозисные сочетания, намного превосходящие по продуктивности исходные аутбредные популяции. Однако создание инбредных линий сопряжено с большими затратами. У кур, например, вначале закладывают несколько десятков линий, большая часть которых после нескольких поколений инбридинга вымирает или выбраковывается из-за крайне низкой продуктивности. Весьма трудоемки и работы по оценке сочетаемости созданных линий, требующие испытания большого числа разных комбинаций скрещивания.

В животноводстве инбредные линии чаще всего скрещивают с аутбредными стадами, получая таким образом топкроссы. Обычно лучшие результаты дает скрещивание инбредных самцов с аутбредными самками.

В рыбоводстве получение высокоинбредных линий возможно с применением индуцированного гиногенеза (см. главу 9). Гиногенетическое потомство представлено исключительно самками, которых можно использовать в топкроссах, скрещивая с самцами обычных аутбредных популяций. Применяя гормональное переопределение пола, можно достигнуть переопределения пола у гиногенетических самок и превращения их в функциональных самцов. Тем самым открывается возможность для получения межлинейных кроссов (кроссбредов).

При промышленном разведении домашних животных, а также рыб более широкое распространение получило скрещивание между собой аутбредных групп — разных пород, внутривидовых типов, отводок и т. п.

Участвующие в скрещиваниях разнородные группы могут исполь-

зоваться однократно или многократно. В зависимости от этого различают простое промышленное скрещивание и переменное скрещивание.

Простое промышленное скрещивание заключается в том, что при получении промышленных гибридов неродственные группы скрещивают однократно. При участии в скрещивании двух групп (А и В) полученных гибридов (АВ) используют только для получения товарной продукции и не сохраняют для воспроизводства. При трехгрупповом скрещивании часть гибридов F_1 оставляют для выращивания производителей, которых скрещивают с третьей группой: АВхС.

Высокая эффективность трехгруппового скрещивания выявлена на птицах, свиньях и некоторых других домашних животных. Успешно оно может использоваться, по-видимому, и в рыбоводстве. При этом более целесообразно выращивать и использовать для репродукции помесных самок, скрещивая их с самцами третьей группы. Такой тип скрещивания позволяет дополнительно использовать эффект гетерозиса у матерей, проявляющийся в виде увеличения плодовитости самок, продуцирования ими более качественной икры; последнее усиливает проявление гетерозиса у потомства.

При наличии четырех неродственных групп вначале получают простые гибриды (А х В и С х D) и при скрещивании последних — двойные гибриды (АВ х CD). Двойная гибридизация впервые была разработана и успешно применена при промышленном разведении кукурузы. В последние годы она получает все большее применение в бройлерном птицеводстве.

При переменном скрещивании для промышленного выращивания используют возвратные гибриды. При наличии двух пород полученных помесей скрещивают с одной из родительских групп, получая промышленные гибриды типа АВ х А или АВ х В.

Этот метод разведения используют в птицеводстве, свиноводстве и мясном овцеводстве. Определенный опыт накоплен также в работе с крупным рогатым скотом. По своей эффективности метод близок к трехпородному скрещиванию, однако более прост, так как требует наличия только двух неродственных групп.

При получении промышленных гибридов для скрещивания подбирают обычно помесных самок, что благоприятно отражается на их плодовитости и усиливает проявление гетерозисного эффекта у потомства.

Разновидностью переменного скрещивания является ротационное скрещивание, при котором помесных самок скрещивают вначале с представителями одной из неродственных групп, в последующем поколении — с представителями другой группы, затем снова с производителями первой группы: 1) А х В; 2) АВ х А; 3) АВА х В; 4) АВ АВ х А и т. д.

§ 63. ПРОМЫШЛЕННОЕ СКРЕЩИВАНИЕ КАРПА И САЗАНА

Промышленное скрещивание имеет большое практическое значение в рыбоводстве. Значительный опыт накоплен с карпом, особенно по результатам его гибридизации с сазаном.

Первые исследования по гибридизации карпа с волжским и тапаванским сазанами были проведены в 30-х годах. Гибриды обладали сравнительно хорошим ростом и высокой жизнеспособностью. Однако в суровые зимы выживаемость гибридов была все же недостаточно высокой. Более зимостойкими оказались гибриды от скрещивания карпа и амурского сазана.

Амурский сазан был завезен в рыбхозы европейской части СССР для промышленной гибридизации в конце 30-х годов. По сравнению с другими подвидами сазана он характеризуется сравнительно быстрым ростом и повышенной холодостойкостью. По скорости роста на первом году жизни амурский сазан часто не уступает культурному карпу, особенно при пониженных температурах.

Гибриды карпа и амурского сазана распространены в нашей стране почти повсеместно. Обобщение большого фактического материала промышленного выращивания гибридов показывает следующие их свойства.

1. Гибриды обладают сильным гетерозисом по росту. В мальковый период по скорости роста они обгоняют родительские формы, в том числе и карпа. Эти различия заметно усиливаются при пониженной температуре, недостатке пищи или других неблагоприятных условиях. С возрастом эффект гетерозиса, как и при гибридизации карпа с другими подвидами сазана, снижается. При осеннем облове сеголетки-гибриды часто оказываются все же крупнее, чем карпы. У двухлетков эти различия сглаживаются или могут принимать обратный характер. Однако при неблагоприятных условиях (низкой температуре, недостатке пищи, поражении болезнями) преимущество гибридов по росту может сохраняться и у двухлетков. В последующем темп роста у гибридов сильно снижается и они по средней массе значительно уступают карпам.

2. Характерной особенностью гибридов является их повышенная жизнеспособность, часто заметная уже на эмбриональных стадиях. Выход гибридных личинок (от заложенной на инкубацию икры) обычно выше, чем у карпа, на 10–15 %, а выход сеголетков на 15–20 %. Преимущество гибридов по выживаемости, особенно при неблагоприятных условиях, сохраняется и в более старшем возрасте.

3. Особенно ценным свойством гибридов карпа и амурского сазана является их высокая зимостойкость. Так, в рыбхозах Северо-Запада, где культурный карп в суровые зимы практически не выживал, выход гибридов составляет 70–75 % и более. В рыбхозах Центральной зоны (а в некоторых случаях и в более южных районах) использование гибридов повышает выход их после зимовки на 20–30 %.

У гибридов в зимнее время более значительно, чем у карпа, снижается интенсивность обмена. Они меньше расходуют запас питательных веществ и, по-видимому, поэтому лучше выживают.

4. По сравнению с карпом гибриды обладают повышенной поисковой способностью и начинают питаться при более низких температурах воды в пруду.

Внедрение промышленной гибридизации карпа с амурским сазаном в 40–50-е годы имело большое практическое значение. Особый интерес представляет высокая устойчивость гибридов к ряду заболеваний и другим неблагоприятным факторам, что послужило основанием для широкого распространения гибридов в рыбхозах страны.

Увлечение промышленной гибридизацией карпа и сазана имело, однако, и отрицательные последствия. Гибриды попали в маточные стада, что привело во многих хозяйствах к потере чистого культурного карпа. Дальнейшее использование амурского сазана для промышленной гибридизации в таких стадах оказалось неэффективным.

В настоящее время благодаря целенаправленной селекционно-племенной работе в ряде рыбхозов восстановлены маточные стада культурного карпа, в результате чего вновь появилась возможность для получения карпо-сазановых гибридов. Интерес к гибридизации карпа с сазаном усилился также в связи с ухудшением экологических условий, на фоне которых разведение карпа часто оказывается невыгодным из-за его более низкой выживаемости. Тем не менее, несмотря на высокую эффективность использования карпо-сазановых гибридов, их выращивание следует рассматривать, скорее, как вынужденную меру, компенсирующую влияние неблагоприятных факторов – неблагоприятное состояние водоемов, загрязнение водоемов, чрезмерно плотная посадка рыб и т. п., – при которых гибриды оказываются более приспособленными, чем культурные карпы. По мере повышения технологического уровня – что неизбежно для дальнейшего развития рыбоводства, – а также при создании достаточно продуктивных пород карпа хозяйственное значение карпо-сазановых гибридов, по-видимому, будет уменьшаться и все большую роль будет играть выращивание культурного карпа.

§ 64. МЕЖПОРОДНОЕ И ВНУТРИПОРОДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ КАРПА

С развитием селекционных работ все большее значение приобретают межпородные и внутривидовые промышленные скрещивания карпа.

Сильный гетерозис по росту и жизнеспособности обнаружен, например, при скрещивании украинского и ропшинского карпов. При совместном выращивании с украинским рамчатый карпом у сеголетков-гибридов наблюдался более быстрый рост (на 25 %). Весьма эффективным оказалось также скрещивание ропшинского карпа с белорусским, парского со среднерусским карпами.

Эффект гетерозиса установлен и при внутривидовых скрещиваниях, о чем уже говорилось при описании соответствующих пород (см. главу 12). Так, у гибридов, полученных при скрещивании разных отводок среднерусского карпа, выживаемость рыб в течение первого года жизни была на 30–40 % выше, чем у родительских групп. Повышение продуктивности выявлено также при скрещивании отводок ропшинского карпа.

Промышленное скрещивание карпа широко применяется за рубежом, особенно в Венгрии и Чехо-Словакии.

В целом за счет промышленной гибридизации карпа удается повысить продуктивность прудов на 10–15 %. Особенно четко эффект гибридизации проявляется в хозяйствах, имеющих небольшие заибридрованные стада. Повышение продуктивности гибридов при этом может достигать 30–40 % и более. Промышленная гибридизация крайне необходима при наличии каких-либо постоянно действующих неблагоприятных факторов, например при неблагоприятии хозяйства по какому-либо заболеванию, повышенном загрязнении прудовой воды и т. п.

Гетерозис свойствен внутривидовым гибридам многих других рыб: он обнаружен, например, при скрещивании разных линий форели, яровой и озимой рас осетра, амурской и китайской линий белого амура и белого толстолобика.

§ 65. МЕЖВИДОВАЯ ПРОМЫШЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫБ

Большие перспективы в рыбоводстве имеет межвидовая гибридизация. Получение таких гибридов у рыб не представляет сложности в связи со свойственным им наружным оплодотворением. Ценные гибриды получены при гибридизации разных видов карповых, сиговых, лососевых и осетровых рыб. Так, при скрещивании белого и пестрого толстолобика потомки (межродовые гибриды) наследуют промежуточное строение жаберного аппарата, благодаря чему они лучше используют кормовую базу и хорошо растут. Эти преимущества особенно четко проявляются в условиях пониженной кормности прудов.

Все большее внимание рыбоводов привлекает гибридизация разных видов сиговых рыб. По данным Б. В. Волошенко, при совместном выращивании сеголетков гибрид сига-лудога × ряпушка оказался крупнее сига-лудоги почти в 3 раза, ряпушки – в 7 раз. Хорошие результаты получены при скрещивании сига-лудоги с рипусом, а также чира с пелядью.

Гетерозис по росту и выживаемости обнаружен при скрещивании стальноголового лосося и радужной форели. В некоторых южных странах широко применяют гибридизацию разных видов тилапий. Межвидовую гибридизацию используют также при товарном выращивании американских сомов, буффало и др.

Очень ценным оказались гибриды от скрещивания белуги и стерляди (бестеры). Таких гибридов выращивают в прудовых хозяйствах, а также в садках, установленных в естественных водоемах. Используют их и для выращивания в садках и бассейнах тепловодных хозяйств. Имеются данные о высокой хозяйственной ценности гибридов шипа и стерляди, шипа и севрюги и некоторых других видов осетровых.

Необходимо учитывать возможные отрицательные последствия отдаленной гибридизации. Так, попадание плодовых гибридов в естественные водоемы может привести к засорению родительских видов. В рыбоводстве чрезвычайно остро стоит проблема обеспечения надежного контроля за промышленной гибридизацией, полностью исключающего возможность засорения гибридами родительских видов. Большую помощь в решении этой проблемы оказывает привлечение различных генетических методов контроля, в частности использование с этой целью биохимических маркеров (см. главу 3). Значительный интерес имеет также получение и выращивание стерильных аллотриплоидных гибридов (см. главу 9).

Контрольные вопросы и задания

1. Охарактеризовать селекцию и промышленную гибридизацию в рыбоводстве.
2. Описать селекцию карпа.
3. Перечислить селекционные работы с другими видами рыб.

Раздел IV. ПЛЕМЕННОЕ ДЕЛО В РЫБОВОДСТВЕ

Глава 15. ОРГАНИЗАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОГО ДЕЛА В РЫБОВОДСТВЕ

§ 66. ФОРМЫ И МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ С РЫБАМИ

Рыбоводство может быть подразделено на два направления — товарное и племенное. Племенное рыбоводство предполагает решение двух задач: 1) выведение новых и совершенствование существующих пород рыб (селекция) и 2) обеспечение хозяйств производителями и получение от них потомства, предназначенного для производства товарной продукции (племенная работа). В животноводстве решение этих двух задач осуществляется одновременно, то есть племенная работа, как правило, включает и селекционные мероприятия. Совершенно другое положение в рыбоводстве, так как методы работы с племенным материалом в селекционных и промышленных стадах рыб существенно различны.

Основным требованием при селекции (см. главу 10) является проведение интенсивного целенаправленного отбора. Селекционный материал до момента основного отбора (проводимого в товарном возрасте) должен выращиваться в условиях, близких к производственным. Применение на этой стадии разреженной посадки или каких-либо других оптимизирующих факторов, существенно отклоняющихся от производственной технологии выращивания рыбопосадочного материала и товарных рыб, при селекции недопустимо. Интенсивный отбор на таком фоне может привести к нежелательным последствиям — генетическому закреплению у рыб повышенных потребностей, обеспечение которых невозможно (или экономически нецелесообразно) в условиях промышленных хозяйств.

Совершенно другие технологические требования предъявляются к промышленным стадам, т. е. при выращивании пользовательных производителей. При работе с промышленными стадами не ставится задача их генетического преобразования, и поэтому интенсивный отбор рыб не требуется: проводят лишь корректирующий отбор, направленный на выбраковку особей, не соответствующих стандарту. Условия выращивания племенного материала с самого начала должны обеспечивать хороший нагул рыб, способствующий лучшему развитию воспроизводительной способности, что достигается в основном за счет их более разреженной посадки в пруды и полноценного кормления.

Селекция и племенная работа с рыбами, таким образом, являются тесно взаимосвязанными, но разными формами работ с племенным

материалом, предусматривающими решение разных задач и требующими различного подхода к отбору и выращиванию разводимых рыб. Селекционные работы с рыбами чрезвычайно сложны, требуют наличия дорогостоящей экспериментальной базы, и поэтому их целесообразно сосредоточивать в специализированных хозяйствах. Проведение этих работ осуществляется, как правило, под руководством и при непосредственном участии научных учреждений.

Отличительные признаки двух форм работы с племенными рыбами представлены ниже.

	Селекция	Племенная работа
Типы хозяйств	Селекционные хозяйства, экспериментальные базы институтов, специализированные участки промышленных хозяйств	Репродукторы, воспроизводственные комплексы, промышленные хозяйства
	Селекционные стада	Пользовательные (промышленные) стада
Назначение племенных стад	Генетическое улучшение разводимого объекта (создание новых и совершенствование существующих пород)	Выращивание физиологически полноценных производителей и получение от них потомства для товарного выращивания
Интенсивность массового отбора (в товарном возрасте)	Высокая	Умеренная
Условия выращивания племенных рыб	До основного отбора, проводимого в товарном возрасте, близкие к производственным	На всех этапах выращивания наиболее благоприятные для роста и развития рыб

Необходимость четкого разграничения методических подходов при работе с селекционными и промышленными (пользовательными) стадами определяет специфику организации селекционно-племенного дела в рыбоводстве.

§ 67. СИСТЕМЫ ОРГАНИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОГО ДЕЛА В РЫБОВОДСТВЕ

Основные принципы организации селекционно-племенного дела в рыбоводстве страны были разработаны в 50–60-х годах К. А. Головинской, В. С. Кирпичниковым, А. И. Куземой. С учетом опыта, накопленного в животноводстве, ими была предложена трехступенчатая схема организации селекционно-племенного дела, предусматривающая три типа рыбоводных хозяйств: 1) селекционно-племенные хозяйства высшего типа; 2) племрассадники-репродукторы и 3) промышленные хозяйства.

В соответствии с данной схемой созданием новых пород занимаются селекционно-племенные хозяйства высшего типа. Улучшенный племенной материал из таких хозяйств поступает в племрассадники-репродукторы, занимающиеся выращиванием ремонтного стада и обеспечивающие производителями промышленных хозяйств.

При полной реализации этой схемы промышленные хозяйства не выращивают ремонтных особей. Племенная работа в них ограничивается содержанием и использованием производителей, поступающих из племрассадников-репродукторов.

По вышеприведенной схеме работают в настоящее время карповые хозяйства на Украине, где созданы три типа специализированных хозяйств: селекционные хозяйства, племрассадники-репродукторы I категории и племрассадники-репродукторы II категории.

Селекционные работы с новыми внутривидовыми типами (нивчанский и любеньский) украинских пород карпа сосредоточены в двух опытных хозяйствах УкрНИИРХа ("Нивка", "Любень Великий"), а также на специализированных участках некоторых промышленных хозяйств.

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 II категории осуществляют массовое воспроизводство отселекционированного материала, поступающего из селекционных хозяйств или племрассадников-репродукторов I категории.

Аналогичная схема организации селекционно-племенного дела с карпом существует в Литве, Белоруссии, некоторых районах РСФСР. В большинстве других районов страны специализированные племенные хозяйства пока отсутствуют и поэтому выращивание производителей осуществляется непосредственно в промышленных рыбхозах.

Накопленный к настоящему времени опыт показывает целесообразность концентрации в специализированных хозяйствах-репродукторах всех работ с производителями карпа, включая и получение от них потомства для товарного выращивания. Общая схема организации селекционно-племенного дела в этом случае становится двухступенчатой, так как выпадает третье звено — работа с производителями непосредственно в промышленных рыбхозах (рис. 49). Последние получают из специализированных племенных хозяйств не производителей, как при трехступенчатой системе организации селекционно-племенного дела, а получаемую от них готовую молодь (или развивающуюся икру), что существенно упрощает их функции.

Концентрация работ с племенным материалом в ограниченном числе специализированных хозяйств значительно упрощает организацию и облегчает контроль племенного дела в отрасли, сокращает общую потребность в специалистах, обеспечивает высокую производительность труда, способствует более быстрому внедрению селекцион-

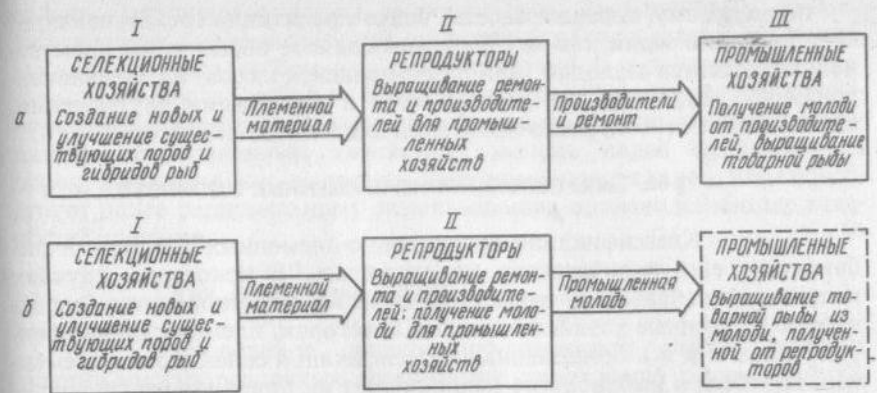


Рис. 49. Принципиальная схема трех- (а) и двухступенчатой (б) систем организации селекционно-племенной работы в рыбоводстве

ных достижений в производство, достижению высоких показателей эксплуатации производителей. Кроме того, уменьшается опасность распространения заразных болезней.

Вместе с тем переход к такой схеме организации селекционно-племенного дела требует осторожности и должен осуществляться постепенно при наличии необходимых предпосылок, важнейшей из которых является наличие в специализированных хозяйствах-репродукторах мощной прудовой базы (для содержания племенных рыб) и инкубационных цехов. Число и мощность репродукторов должны перекрывать их расчетную потребность на случай возникновения аварийных ситуаций, например невозможности вывоза молоди из репродуктора при вспышке какого-либо заразного заболевания.

В настоящее время в большинстве районов страны осуществляют обе схемы организации селекционно-племенного дела в карповодстве. Репродукторы при этом реализуют промышленным хозяйствам как заводскую молодь (или оплодотворенную икру), так и производителей (или ремонтных особей). В последующем по мере создания необходимой материально-технической базы, по-видимому, все большую роль будет играть производство заводской молоди непосредственно в специализированных репродукторах. При устойчивом обеспечении промышленных хозяйств готовой молодь отпадает необходимость содержания и использования в них собственных племенных стад, и тем самым будет обеспечен полный переход на более прогрессивную двухступенчатую систему организации селекционно-племенного дела.

Рассмотренные две схемы организации селекционно-племенного дела относились к карповодству. Производство личинок растительноядных рыб, а также новых объектов (канальных сомов, буффало) почти полностью сосредоточено в специализированных воспроизводственных комплексах, т. е. действует двухступенчатая система организации селекционно-племенной работы.

По-видимому, в форелеводстве более эффективна трехступенчатая система организации, так как централизованное обеспечение промышленных хозяйств молодь (или развивающейся икрой) из специализированных репродукторов сталкивается с серьезными трудностями, связанными с относительно невысокой плодовитостью этих рыб.

§ 68. ТИПЫ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННЫХ ХОЗЯЙСТВ

Классификация селекционно-племенных хозяйств в рыбоводстве еще окончательно не сложилась. В некоторых случаях используются названия, заимствованные из животноводства (селекционно-племенные хозяйства высшей категории, племрассадники-репродукторы и т. п.). Современная классификация селекционно-племенных хозяйств в рыбоводстве предполагает их более узкую специализацию и подразделение на селекционные хозяйства, репродукторы и специализированные воспроизводственные комплексы.

Селекционные хозяйства занимаются созданием новых и улучшением существующих пород и гибридов рыб. Как правило, они являются экспериментальными базами институтов. В некоторых случаях селекционные хозяйства в виде специализированных участков или цехов входят в состав промышленных хозяйств (полносистемных рыбхозов или рыбопитомников).

Репродукторами называют специализированные хозяйства (или специализированные участки в полносистемных рыбхозах и рыбопитомниках), занимающиеся массовым размножением (репродукцией) племенных рыб какой-либо определенной породы. Существуют репродукторы (или репродукционные базы) для украинских карпов, сарбоянского, ропшинского, парского и других пород и породных групп карпа, а также амурского сазана. В некоторых случаях в репродукторах разводят одновременно две группы разного происхождения, предназначенные для промышленной гибридизации. При трехступенчатой системе организации селекционно-племенного дела основной продукцией репродукторов являются выращенные производители, при двухступенчатой — получаемая от них молодь (заводские подращенные или неподращенные личинки или развивающаяся икра).

Назначение специализированных воспроизводственных комплексов (СВК) — производство молоди рыб без определенной их специализации по породам. Сеть таких хозяйств для растительноядных рыб создана в южных районах страны. Многие из них занимаются также массовым размножением других объектов — буффало, канальных сомоиков, иногда карпа.

Разграничение рассмотренных трех типов хозяйств в определенной мере условно. Селекционные хозяйства, как правило, наряду с проведением селекционных работ осуществляют массовую репродукцию племенного материала, снабжая близлежащие промышленные хозяйства пользовательскими производителями или молодь, т. е. дополни-

тельно выполняют функции репродукторов. Репродукторы, специализирующиеся на массовом размножении определенных пород карпа, могут заниматься (особенно на юге) и получением молоди растительноядных или других рыб. В то же время специализированные воспроизводственные комплексы растительноядных рыб часто получают и реализуют промышленным хозяйствам молодь карпа определенных пород, дополнительно выполняя функции репродукторов, что способствует более рациональному использованию производственных мощностей хозяйств.

§ 69. ПЛЕМЕННАЯ СЛУЖБА

Проведение селекционно-племенной работы требует участия многих различных организаций, учреждений и предприятий, функции которых координируют органы племенной службы. В состав племенной службы в рыбоводстве входят селекционно-генетический центр, рыбохозяйственные научно-исследовательские институты, специалисты в рыбохозяйственных объединениях и непосредственно в рыбхозах.

Селекционно-генетический центр, созданный в 1982 г. в НПО по рыбоводству (Московская область), координирует селекционно-генетические исследования и осуществляет научно-методическое руководство племенной работой с рыбами в стране. В функции селекционно-генетического центра входит систематический сбор и анализ сведений по племенному рыбоводству, разработка на их основе долгосрочных программ, перспективных схем и других документов, направленных на развитие селекционно-племенного дела в стране, контроль за внедрением и рациональным использованием селекционных достижений, организация государственной апробации новых и улучшенных пород рыб, научно-методическое руководство и контроль за разработкой нормативно-технической документации по племенной работе с рыбами, а также контроль за экспортом и импортом пород рыб.

Рыбохозяйственные научно-исследовательские учреждения ведут исследования по выведению новых и совершенствованию существующих пород и гибридов рыб, приспособленных к условиям соответствующей эколого-климатической зоны, осуществляют научно-методическое руководство племенной работой с рыбами в своем районе, оказывают консультативную и практическую помощь рыбоводным хозяйствам в освоении новых методов и биотехнических приемов племенной работы. Для обеспечения научно-методического руководства за племенной работой в региональных НИИ закрепляются ответственные специалисты-кураторы.

По принципиальным вопросам организации селекционно-племенного дела в соответствующем регионе, проведения селекционных работ с рыбами, разработки соответствующей нормативно-технической документации научно-исследовательские институты согласовывают свою деятельность с селекционно-генетическим центром.

В обязанности рыбоводов-селекционеров рыбопромышленных объединений и рыбхозов входит разработка перспективных и текущих планов по племенной работе с рыбами и организация их своевременного выполнения, обеспечение требуемой технологии выращивания и зимнего содержания, проведение бонитировки, систематического учета племенных рыб, ведение отчетности в соответствии с утвержденными формами.

По вопросам организации и ведения племенной работы рыбоводы-селекционеры в хозяйствах непосредственно подчиняются ответственному за племенное дело соответствующих территориальных организаций, причем работу последних координирует Селекционно-генетический центр.

Глава 16. ФОРМИРОВАНИЕ ПЛЕМЕННЫХ СТАД В РЕПРОДУКТОРАХ И ПРОМЫШЛЕННЫХ РЫБХОЗАХ

§ 70. ПРИНЦИПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОМЫШЛЕННЫХ СТАД

Структура племенных стад в промышленных рыбхозах должна обеспечивать возможность проведения неродственного скрещивания. С этой целью хозяйства разводят две группы рыб, условно называемые линиями, — породы, породные группы, отводки одной породы и т. п. Каждую из этих групп воспроизводят "в чистоте", в то время как для товарного выращивания используют гибриды первого поколения (рис. 50). В некоторых случаях применяют и более сложные формы промышленного скрещивания (см. главу 7).

При организации двухлинейного разведения целесообразно, чтобы выращиваемые группы рыб различались между собой по каким-либо хорошо заметным внешним признакам, например по чешуйному покрову или окраске. С учетом этого в карповых хозяйствах разводят обычно одну группу с чешуйчатым, а другую с разбросанным типом чешуйного покрова.

Важное значение имеет правильный подбор племенного материала. Наибольший интерес при этом представляют породы и породные группы, специально созданные для соответствующей эколого-климатической зоны. Так, для сравнительно суровых условий рыбхозов Западной Сибири создана специализированная порода сарбоянского карпа. Ропшинский карп районирован прежде всего для рыбхозов Северо-Запада. Сравнительно неплохие результаты получают при выращивании его в Прибалтике. В Центральной зоне все большее распространение получает парский карп. Для более северных районов этой зоны создается порода среднерусского карпа. На Украине и в южных районах РСФСР в большинстве хозяйств разводят украинских (чешуйчатый и рамчатый) карпов. В последние годы в некоторых хозяйствах с благоприятными климатическими условиями и высоким технологическим уровнем хорошие рыбоводные результаты получены при выращивании импортных зарубежных пород карпа — румынс-

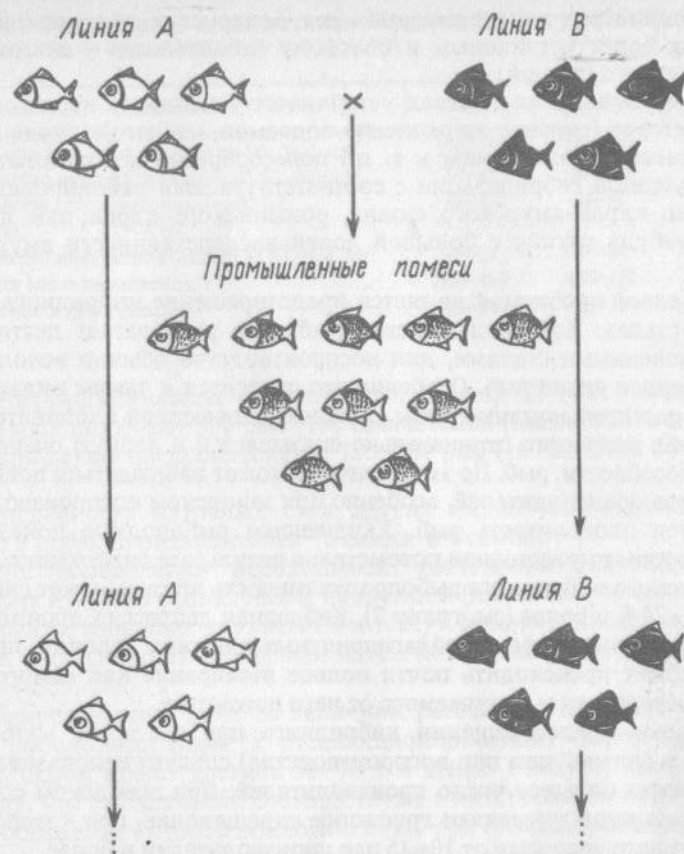


Рис. 50. Схема двухлинейного разведения и промышленного скрещивания рыб

кого ("фресинет"), венгерского, немецкого и др. Импортные породы карпа, и особенно румынский карп "фресинет", оказались эффективными также при разведении в промышленных установках.

Многие породы и породные группы имеют заходящие ареалы, что позволяет использовать их для промышленной гибридизации друг с другом. Например, в рыбхозах Центральной зоны можно использовать с этой целью парского и среднерусского карпов, в южных районах (при благоприятных условиях выращивания) — украинских чешуйчатых и рамчатых карпов, а также некоторые импортные породы карпа.

При подборе породного материала серьезное внимание должно уделяться сохранению и использованию аборигенных стад, приспособленных к местным условиям, особенно к различным заболеваниям. Так,

сохранившийся в некоторых рыбхозах Белоруссии лахвинский карп оказался более устойчивым к опасному заболеванию — воспалению плавательного пузыря.

При наличии в хозяйствах устойчивого комплекса неблагоприятных факторов (сильное загрязнение водоемов, неблагополучие по инфекционным заболеваниям и т. п.) целесообразно использовать для промышленной гибридизации с соответствующими районированными породами карпа амурского сазана, ропшинского карпа или другую какую-нибудь группу с большой долей наследственности амурского сазана.

Серьезной проблемой является предотвращение инбридинга в маточных стадах. Хотя большинство рыбхозов располагает достаточно многочисленными стадами, для воспроизводства обычно используют ограниченное число рыб. Особенно это относится к таким видам, как карп и растительноядные рыбы, обладающие высокой плодовитостью. Инбредная депрессия отрицательно сказывается в первую очередь на жизнеспособности рыб. По этой причине может наблюдаться повышенная гибель производителей, особенно при заводском воспроизводстве. Снижается плодовитость рыб. Ухудшаются рыбоводные показатели при товарном выращивании потомства: в результате даже одного поколения тесного инбридинга рыбопродуктивность прудов может снизиться на 15–20 % и более (см. главу 7). Инбредная депрессия проявляется особенно сильно на фоне неблагоприятных внешних условий, при которых может происходить почти полное вымирание как самого племенного стада, так и получаемого от него потомства.

С целью предотвращения инбридинга при закладке маточного стада (и в дальнейшем при воспроизводстве) следует использовать по возможности большое число производителей. При заводском способе воспроизводства применяют групповое скрещивание, при котором используют икру и сперму от 10–15 пар производителей и более.

Меры предосторожности против инбридинга особенно важны, когда в хозяйстве разводят всего одну группу рыб и поэтому нет возможности для промышленной гибридизации.

§ 71. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ МАТОЧНОГО СТАДА

В карповодстве численность маточного стада определяют количеством гнезд производителей. В соответствии с традиционной установившейся терминологией под гнездом понимают одну самку и двух самцов, высаживаемых на нерест. При заводском воспроизводстве для осеменения икры, получаемой от одной самки карпа, требуется меньше самцов (соотношение самок и самцов от 1:1 до 1:0,5). В связи с этим в настоящее время понятие "гнездо" приобрело более широкий смысл: численность гнезд производителей в стаде карпа соответствует количеству самок; число самцов при этом может быть различным в зависимости от способа получения потомства. Так, например, в хо-

26. РАСЧЕТ ПРОДУКТИВНОСТИ САМОК КАРПА ПРИ ЗАВОДСКОМ СПОСОБЕ ПОЛУЧЕНИЯ ПОТОМСТВА ПО ЗОНАМ ПРУДОВОГО РЫБОВОДСТВА

Показатели	I–II	III–IV	V–VII
Количество личинок на одну самку, тыс. шт.	150–200	200–250	250–300
Количество сеголетков (выход 40 %), тыс. шт.	60–80	80–100	100–120
Количество годовиков (выход 80 %), тыс. шт.	48–64	64–80	80–96
Количество двухлетков (выход 80 %), тыс. шт.	38–51	51–64	64–77
Средняя масса двухлетков, г	350–400	400–450	450–500
Общая масса двухлетков, т	13–20	20–29	29–38

зяйстве, применяющем естественный нерест, 100 гнезд производителей карпа включают 300 рыб (100 самок и 200 самцов), в то время как при заводском воспроизводстве 150–200 рыб (100 самок и 50–100 самцов).

Численность маточных стад других видов рыб выражают чаще всего в парах производителей (1 самка и 1 самец).

При определении необходимой численности маточного стада исходят из плана реализуемой продукции (личинок, рыбопосадочного материала, товарных двухлетков и т. п.) и продуктивности производителей — численности или общей массы потомства в определенном возрасте (табл. 26).

Приведенные в табл. 26 величины рассчитаны с учетом действующих рыбоводных норм. У отселекционированных пород продуктивность самок может достигнуть 50–70 т и выше. Следует, однако, иметь в виду, что эти значения соответствуют потенциальной продуктивности, достижение которой возможно лишь при соблюдении всех технологических требований при выращивании как самих производителей, так и полученного от них потомства. По каждому конкретному хозяйству необходимо определять фактическую продуктивность самок, рассчитываемую с учетом усредненных рыбоводных данных за последние 3–5 лет.

§ 72. НОРМЫ ОТБОРА И РАСЧЕТ ЧИСЛЕННОСТИ РЕМОНТА

Ремонтом называют рыб разного возраста, предназначенных для пополнения стада производителей. В промышленных хозяйствах их численность должна обеспечивать ежегодную замену выбывших (погибших и выбракованных) производителей, составляющих примерно 25–30 % общей численности маточного стада. В репродукторах, выращивающих производителей или ремонт на продажу, учитывают также объем реализации племенных рыб.

При расчете необходимой численности ремонтных групп исходят из установленных норм отбора и естественной убыли рыб по разным возрастам.

Отбор рыб проводят в основном на двух этапах: в товарном возрасте (обычно двухлетков) и при переводе в стадо производителей. В некоторых случаях дополнительно осуществляют отбор годовиков или (реже) сеголетков.

Среди годовиков (сеголетков) и двухлетков обычно отбирают на племя 50 % рыб.

При переводе в стадо производителей жесткость отбора может быть различной в зависимости от качества выращенных рыб и потребности хозяйства в производителях. Среди самок рекомендуется оставлять на племя не более 75 % их общего числа. Количество самцов, сохраняемых в стаде, определяется их конкретной потребностью, т. е. чтобы при заводском способе получения потомства соотношение самок и самцов составило 1:1 (допускается 1:0,5), при естественном нересте (у карпа) — 1:2.

Ориентировочное число особей в ремонтных группах разных видов рыб представлено в табл. 27.

27. ЧИСЛЕННОСТЬ РЫБ В РЕМОТНЫХ ГРУППАХ (ДО ОТБОРА) ПРИ ЕЖЕГОДНОМ ВЫРАЩИВАНИИ 100 ПАР ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

Возраст рыб	Карп (по зонам)			Белый амур, толстолобики	Форель
	I	II-IV	V-VII		
0+	4600	3500	2700	5000	5000
1+	1500	1200	950	1500	2500
2+	550	450	370	550	200*
3+	450	370*	150*	450	—
4+	370	150*	—	370	—
5+	150*	—	—	150*	—
Производители	100 пар (6-годовики)	100 пар (5-годовики)	100 пар (4-годовики)	100 пар (6-годовики)	100 пар (3-годовики)

* Ремонтное стадо в этом возрасте состоит из самок: самцы на год раньше переведены в стадо производителей.

При формировании гнезд производителей карпа, предназначенных для естественного нереста, необходимо выращивать больше самцов, чем при заводском воспроизводстве, и поэтому численность каждой ремонтной группы должна быть соответственно примерно на 20–30 % больше.

§ 73. РАСЧЕТ ПЛОЩАДИ ПРУДОВ

Прудовая база для работ с племенными рыбами включает летние ремонтные, зимние ремонтные, летние маточные, зимние маточные, преднерестовые и карантинные пруды. В карповых хозяйст-

28. ПРИМЕР РАСЧЕТА ПЛОЩАДИ ПРУДОВ ДЛЯ РЕМОТНОГО МАТОЧНОГО СТАДА КАРПА

Категория	Количество рыб при посадке, шт.	Плотность посадки, шт/га	Площадь, га	Количество рыб после отбора, шт.	Средняя масса рыб, кг	Общая масса, рыб, т	Площадь прудов, га
Производители							
самки	1000	150	6,7	900	6,5	5,8	0,58
самцы	1000	200	5,0	900	5,0	4,5	0,45
Итого			11,7				1,13
Ремонт							
4+	474	200	2,4	427	3,8	1,6	0,16
3+	1105	350	3,2	997	2,8	2,8	0,28
2+	1421	600	2,4	1282	1,8	2,3	0,23
1+	4000	1500	2,7	1800	0,8	1,4	0,14
0+	26250	40000	0,7	5250	0,07	0,4	0,04
Итого			11,4				0,85

вах, получающих молодь с применением естественного нереста производителей, имеются также нерестовые пруды.

Площадь прудов определяется расчетами, учитывающими численность ремонтно-маточного стада.

В табл. 28 в качестве примера рассмотрен расчет площади летних и зимних прудов для ремонтного маточного стада карпа при следующих исходных данных: общая численность маточного стада 1000 пар производителей, ежегодная замена производителей 30 %, хозяйство расположено в III зоне рыбоводства.

В табл. 28 численность ремонта рассчитана на ежегодный перевод в маточное стадо 300 производителей. Количество рыб при посадке в летние пруды принято с учетом нормативного отхода за сезон: сеголетков 60 %, двухлетков 10, рыб более старшего возраста 5 %. При расчете площади зимних прудов принята нагрузка 10 т рыбы на 1 га. Количество рыб при посадке на зимовку рассчитано с учетом нормативного отбора: сеголетков и двухлетков 50, рыб более старшего возраста 95 %.

В соответствии с ветеринарными требованиями хозяйства должны иметь не менее двух летних и двух зимних карантинных прудов для племенных рыб.

Площадь летних прудов составляет по нормам 0,2 га каждый, зимних — по 0,05 га.

§ 74. ЛЕТНИЙ НАГУЛ

Характеристика прудов. Оптимальная площадь племенных прудов для карпа и растительноядных рыб составляет 1 га. При большой численности племенного стада она может достигать 5 га. Средняя глубина пруда 1,5–2,0 м, в южных районах 2,5–3,0 м. Пруды непроточные.

Для строительства племенных прудов выделяют участки с наиболее плодородными почвами. В процессе эксплуатации применяют комплекс интенсификационных мероприятий, обеспечивающих высокий уровень развития естественной кормовой базы: мелиорацию и удобрение прудов, интродукцию кормовых организмов и т. д.

Общее количество прудов должно обеспечивать раздельное содержание каждой возрастной группы, а также самок отдельно от самцов. При ограниченной прудовой базе в промышленных хозяйствах допускается совместная посадка разновозрастных племенных групп (кроме сеголетков) при условии разницы в их возрасте не менее двух лет.

В форелевых хозяйствах племенных рыб содержат в земляных прудах или бетонных бассейнах площадью до 500 м². Пруды имеют вытянутую форму с соотношением сторон от 1:5 до 1:10. Уровень воды в пруду должен быть не менее 1 м. Пруды проточные, при расходе воды не менее 1 л/мин на 1 кг массы рыб. Оптимальная температура воды 12–16 °С. Содержание кислорода в воде не менее 7 мг/л (оптимум 9–11 мг/л).

Подготовка прудов к зарыблению, мелиорация и удобрение их. Залитие прудов для племенных рыб (кроме прудов для сеголетков) осуществляют, как правило, ранней весной в период паводка. Допускается также осеннее залитие прудов. Пруды перед залитием обрабатывают негашеной известью из расчета 1–2 т/га. Ложе прудов боронуют на глубину 5–7 см. Иногда известь вносят зимой по мерзлому грунту. Залитие прудов водой осуществляют через сороуловители. В прудах для сеголетков, заливаемых обычно непосредственно перед посадкой личинок или мальков, дополнительно устанавливают рукава из капронового сита № 7–10.

Удобрение прудов осуществляют, как правило, еще до залития по сухому ложу (перед боронованием) навозом из расчета 3–5 т/га или минеральными удобрениями – аммиачной селитрой и суперфосфатом – по 50 кг/га. Минеральные удобрения можно вносить также в момент залития, устанавливая мешки с удобрениями на водоподачу. После полного залития пруды снова удобряют минеральными удобрениями – по 40–50 кг/га аммиачной селитры и суперфосфата – 2–3 раза подряд через каждые 5–6 дней, добиваясь оптимальной интенсивности развития фитопланктона. В дальнейшем удобрения вносят только по мере необходимости, с учетом прозрачности воды.

Удобрение прудов завершают обычно к началу интенсивного кормления рыбы. Общий расход минеральных удобрений для прудов с сеголетками составляет примерно 4–5 ц/га, остальных прудов – 2–3 ц/га.

Своевременное и правильное внесение удобрений имеет важное значение не только для хорошего развития естественной кормовой базы в пруду, но и для обеспечения нормального гидрохимического режима. В запущенных, неудобряемых с самого начала сезона прудах с большой прозрачностью воды может происходить интенсивное развитие макрофитов, которые, расходуя для своего роста биогенные элементы, подавляют развитие планктонных водорослей. Такие пруды даже при последующем интенсивном удобрении плохо "цветут", что соответственно отражается на естественной кормовой базе и газовом режиме. При интенсивном отмирании макрофитов возникают заморы.

Особенно важно не опоздать с внесением удобрений при раннем залитии. Пруды необходимо начинать удобрять сразу после залития (или даже до залития, по сухому ложу) независимо от времени посадки в них рыб.

Одним из важнейших мероприятий является систематическое внесение в пруды негашеной извести. В период интенсивного кормления известь вносят не реже одного раза в декаду по 100–120 кг/га.

Зарыбление прудов. В Центральной и более северных зонах прудового рыбоводства племенной материал карпа содержат, как правило, в монокультуре. В некоторых хозяйствах к карпу подсаживают форель или пелядь. В южных районах чаще всего применяют поликультуру – совместное выращивание племенного материала карпа и растительноядных рыб (белого и пестрого толстолобиков, белого амура, в отдельных случаях черного амура). Иногда к растительноядным рыбам подсаживают буффало и канального сомика. Выращивать карпа совместно с буффало не рекомендуется в связи с конкуренцией этих видов за естественную пищу.

Совместная посадка племенных рыб разных видов позволяет более полно использовать кормовую базу прудов, сократить общую численность и площадь прудов в хозяйстве. Посадка растительноядных рыб, являющихся своего рода биологическими мелиораторами, кроме того, способствует улучшению условий среды.

Важнейшим фактором, непосредственно определяющим условия нагула племенных рыб, является их плотность посадки.

Плотность посадки рыб в пруд влияет прежде всего на степень обеспеченности их естественной пищей. Недостаток в естественной пище при чрезмерно плотной посадке приводит к замедлению роста и развития рыб. Вследствие обостренной конкуренции за пищу в условиях высокой плотности увеличивается вариабельность выращиваемых рыб по массе: многие из них начинают отставать в развитии. При высокой плотности посадки карпа требуется внесение в пруд большего количества корма, что может приводить к ухудшению гидрохимического режима. С другой стороны, выращивание племенных рыб при чрезмер-

но разреженной посадке требует большой площади прудов, что экономически нецелесообразно.

Большинство видов рыб (растительноядные, буффало, сомики, иногда форель) выращивается на естественной пище, и для них, таким образом, допустима однократная, рассчитанная на естественную кормовую базу, посадка. Плотность посадки карпа определяется, помимо обеспеченности естественной пищей, качеством используемых кормов. При использовании стандартных кормов (типа К-110) считается допустимой трехкратная посадка.

Нормы плотности посадки, принятые в настоящее время в нашей стране при выращивании рыб в монокультуре, представлены в табл. 29.

Эти нормы должны быть дифференцированы в зависимости от ряда факторов: естественной рыбопродуктивности прудов, зонально-климатических условий, состава поликультуры и т. д. Существенное повышение плотности посадки карпа (в 2–3 раза и выше) возможно, например, при применении более полноценных кормов, обеспечивающих биологические потребности племенных рыб. При выращивании в поликультуре необходимо учитывать возможную конкуренцию разных видов рыб в использовании естественной пищи.

29. ПЛОТНОСТЬ ПОСАДКИ РАЗНЫХ ВИДОВ РЫБ ПРИ ПЛЕМЕННОМ ВЫРАЩИВАНИИ, ШТ/ГА

Виды рыб	Возраст						
	0+	1+	2+	3+	4+, 5+	Самки	Самцы
Карп	30000– 40000*	1500– 2000	600–800	400–500	300–400	150–200	200–300
Белый толстолобик	25000	440	250	190	170–180	80	120
Пестрый толстолобик	10000	190	100	70	50	30	50
Белый амур	3000	90	70	50	50	10	10
Буффало	40000	500	200	—	—	80	80
Канальный сомик	30000	150–200	40–50	—	—	20	20

* При зарыблении неподращенными личинками.

Кормление племенных рыб. Кормление концентрированными кормами применяют при выращивании племенного материала карпа и форели. Для остальных видов рыб эффективных комбикормов пока не разработано, поэтому племенной материал выращивают в основном на естественной пище.

При выращивании ремонта и производителей карпа в прудах используют стандартные комбикорма К-110, РЗГК и др. с относительно невысоким содержанием протеина (до 26 %). Мальков начинают приучать к корму через 20–25 дней после зарыбления, при достижении

молодь средней массы 1–2 г. Рыб более старшего возраста начинают кормить сразу же после посадки в пруды при температуре выше 12 °С. В начале сезона применяют одноразовое кормление, в последующем – двухразовое.

Корма вносят по кормовым точкам, число которых зависит от количества рыб, таким образом, что на 1 кормовое место приходится не более 5000 сеголетков, 500 двухлетков, 50–60 рыб старшего возраста, 20–30 шт. производителей. Кормовые места готовят заранее: до заливки пруда утрамбовывают грунт ложа и устанавливают вешки.

Количество вносимых кормов рассчитывают с учетом многих факторов, и в первую очередь средней массы рыб (табл. 30), температуры воды, содержания в воде кислорода.

30. СУТОЧНЫЙ РАЦИОН КОРМЛЕНИЯ РЕМОНТА И ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КАРПА (ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ ВОДЫ 20 °С И ВЫШЕ)

Сеголетки		Двухлетки		Трехлетки		Четырехлетки		Самки		Самцы	
Масса, г	Рацион, %	Масса, г	Рацион, %	Масса, г	Рацион, %	Масса, г	Рацион, %	Масса, г	Рацион, %	Масса, г	Рацион, %
1	16,0	40	14,0	500	10,0	2000	4,0	4000	5,0	3000	4,0
3	15,0	100	12,0	700	9,0	2500	3,5	5000	4,5	4000	3,0
5	13,0	200	10,0	1000	7,0	3000	3,0	6000	4,0	5000	2,5
10	11,0	300	7,0	1300	6,0	4000	2,5	—	—	—	—
20	9,0	500	6,0	1500	5,0	5000	2,0	—	—	—	—
30	7,0	800	4,0	2500	4,0	—	—	—	—	—	—
50	5,0	1000	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—

При снижении температуры воды на 1 °С количество корма уменьшают на 10 %. Например, при температуре воды 20 °С двухлеткам со средней массой 200 г следует давать на 1 рыбу 20 г корма, при температуре 18 °С – на 4 г меньше, т. е. 16 г на 1 рыбу.

При содержании кислорода до 4 мг/л указанные в табл. 30 нормы уменьшают на 30–40 %, менее 2 мг/л – кормление рыб временно прекращают.

Приведенные в табл. 30 нормы позволяют определять требуемое количество корма лишь ориентировочно. Фактическая потребность по разным причинам часто бывает ниже (например, в случае заболевания рыб, при вспышке развития кормовых организмов и т. п.). В отдельные дни рыбы, напротив, могут поедать корма больше приведенных норм, и тем самым представляется возможность компенсировать недодачу корма, вызванную каким-либо неблагоприятным фактором в другие дни. При этом тщательно следят на полным поеданием рыбами вносимого в пруд корма.

Общее количество корма, вносимого в пруд, в начале сезона

невелико: 5–10 кг/га при выращивании сеголетков и 10–20 кг/га при выращивании рыб старшего возраста. В период интенсивного роста максимальная суточная доза корма может достигать 50–60 кг/га.

При выращивании карпа затраты стандартного корма (типа К-110-1) составляют в среднем за сезон (в ед.): для сеголетков 2,5–3,0, двухлетков 3,3–3,5, трехлетков 4,0–4,5, четырехлетков и пятилетков 5,0–6,0. Затраты корма для производителей достигают 8–9 ед.

При использовании менее качественных кормов их затраты на прирост могут увеличиваться на 10–20 % и более. Повышение кормовых затрат может быть вызвано и различными неблагоприятными факторами (неудовлетворительными температурным и кислородным режимами, заболеванием рыб и т. п.), снижающими эффективность использования комбикормов.

За рубежом применяют комбинированное кормление производителей карпа зерном и высокобелковыми гранулированными комбикормами. Относительную долю комбикорма увеличивают при дефиците естественной пищи. В Венгрии рекомендована следующая схема комбинированного кормления производителей карпа (табл. 31).

31. СХЕМА КОМБИНИРОВАННОГО КОРМЛЕНИЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КАРПА В ВЕНГРИИ

Месяц	Распределение комбикорма, % общего количества	Соотношение, %		Месяц	Распределение комбикорма, % общего количества	Соотношение, %	
		Пшеница	Комбикорм*			Пшеница	Комбикорм*
Апрель	2	100	—	Август	36	28	72
Май	5	100	—	Сентябрь	18	35	65
Июнь	12	80	20	Октябрь	2	36	64
Июль	25	40	60				

* Содержание белка в комбикорме 35 %.

При выращивании производителей форели в прудах или в бассейнах в условиях плотной посадки применяют высокобелковые корма (типа РГМ-5В, РГМ-8В и др.), основу которых составляют компоненты животного происхождения. Содержание жира в комбикормах не должно превышать 8, углеводов 25 %.

Применение для кормления форели не сбалансированных по основным питательным веществам кормов приводит к нарушению обмена веществ у рыб, часто к жировому перерождению печени и повышенной гибели производителей.

Сильное ожирение производителей форели может возникать и при избыточном кормлении. При этом наблюдается замедление полового созревания и низкое качество половых продуктов. Суточная норма

концентрированных гранулированных комбикормов при оптимальной температуре (18–20 °С) составляет (в %): для сеголетков 4–6, двухлетков 3–4, рыб более старшего возраста 2–3.

При снижении температуры воды потребность в корме снижается: при 15 °С – на 30 %, при 10 °С – на 50, при 5 °С – на 70 %. При кормлении пастообразными кормами норму увеличивают на 50–60 %.

Ремонт и производителей растительноядных рыб выращивают на естественной пище при сравнительно невысокой плотности посадки их. При выращивании белого амура желательно подкармливать племенных рыб мягкой растительностью (клевер, люцерна и т. п.), причем кормят рыб в зависимости от потребности. Плотность посадки племенных рыб в этом случае может быть несколько увеличена.

Растительноядные рыбы могут поедать в ограниченном объеме концентрированный комбикорм. Ведутся исследования по разработке специальных комбикормов, предназначенных для растительноядных рыб.

Контроль за условиями выращивания и ростом племенных рыб. В период нагула рыб контролируют температурный и гидрохимический режимы прудов, регулярно проводят контрольные ловы, осуществляют необходимые санитарно-профилактические и лечебные мероприятия.

При дефиците кислорода (4 мг/л и ниже) в пруд вносят негашеную известь в количестве 150–200 кг/га через каждые 2–3 дня до улучшения газового режима.

С целью контроля за ростом и состоянием племенных рыб проводят контрольные ловы. Контрольные ловы сеголетков и двухлетков ведут регулярно через каждые 10 дней, рыб более старшего возраста 1 раз в месяц. Выловленных рыб взвешивают, определяют их прирост, осматривают на возможное наличие признаков каких-либо заболеваний. Особенно тщательно следят за состоянием жаберного аппарата, изменение которого зависит как от определенных инфекционных заболеваний, так и от нарушения условий среды (токсикозы).

При токсикозах рыб пруды обрабатывают негашеной известью (100–200 кг/га в зависимости от степени поражения у рыб жаберного аппарата) или хлорной известью (10–20 кг/га). Обработку проводят 2–3 раза подряд через каждые 3–5 дней до достижения улучшения состояния рыб.

Важным показателем состояния племенных рыб является их рост. Ориентировочный прирост массы тела за летний сезон у рыб разных видов дан в табл. 32.

Рыбы разного возраста отличаются различной выживаемостью за летний период. При зарыблении выростных прудов неподраженными личинками выход сеголетков карпа обычно составляет 40–50 %, при зарыблении подраженной молодью 70–80 %. Выживаемость двухлетков при отсутствии заболеваний и нормальном гидрохимическом режиме находится, как правило, в пределах 80–90 %, трехлетков 90–95, рыб старшего возраста более 95 %. Примерно такие же нормы выживаемости характерны и для других видов рыб.

32. ПРИМЕРНЫЕ ЗНАЧЕНИЯ ПРИРОСТА СРЕДНЕЙ МАССЫ (Г) ПЛЕМЕННЫХ РЫБ В РАЗНОМ ВОЗРАСТЕ

Категория рыб	Карп*	Белый толсто-лобик	Пестрый толсто-лобик	Белый амур	Форель	Большеротый и черный буффало	Малоротый буффало	Канальный сомик
Ремонт:								
сеголетки	45-100	40	80	80	30-50	70	50	30-50
двулетки	500-1200	850	1360	1360	250-500	1000	700	400-500
трехлетки	900-1300	1200	1700	1700	300-500	1000	800	600-700
четырёхлетки	900-1300	1200	2200	2200	-	1000	1000	600-800
пятилетки	900-1200	1200	2400	2400	-	1000	500	-
шестилетки	900**	1200	2400	2400	-	-	-	-
Производители:								
самки	900-1200	1300	1500	1500	500	500	500	500
самцы	700-1000	1000	1000	1000	500	500	500	500

* Значения прироста увеличиваются от севера к югу.

** По I зоне рыбоводства.

§ 75. ЗИМОВКА

Во время зимовки интенсивность обмена веществ у большинства прудовых рыб существенно снижается и рост приостанавливается. В этот период рыбы не питаются, расходуя запас питательных веществ. При истощении этих резервов могут частично расходоваться и питательные вещества, накопленные в гонадах.

При неблагоприятных условиях зимовки (ухудшение гидрохимического режима, заболевание и т. п.) рыбы ведут себя беспокойно (движутся), что обуславливает перерасход питательных веществ. Вследствие этого у производителей могут нарушаться и воспроизводительные функции. При сильном истощении самки могут полностью утратить способность к нересту. Такие же последствия может вызвать и затянувшаяся зимовка.

Зимовальные пруды для племенных рыб должны быть достаточно глубокими, с непромерзающим слоем воды не менее 1 м. Рекомендуемая площадь прудов 0,1-0,2 га. Они должны быть вытянутой формы, с соотношением сторон от 1:2 до 1:4.

Водоснабжение прудов целесообразно обеспечивать из глубокого (более тепло) слоя головного пруда. Предпочтительна самотечная подача воды. Температура воды в пруду не должна опускаться ниже 0,4 °С. Нежелательна также и высокая температура (которая может быть, например, при водоснабжении из артезианской скважины) — более 2 °С. Содержание кислорода в воде зимовального пруда должно быть не ниже 5 мг/л.

Перед зарыблением зимовальные пруды просушивают и обрабатывают негашеной известью (2,5-3,0 т/га). Растительность тщательно выкашивают и удаляют из прудов.

Племенных сеголетков, а также самок и самцов содержат в отдельных прудах. При совместной посадке ремонтных групп одного вида необходимо, чтобы разница в их возрасте составляла не менее двух лет. Совместная посадка в пруд разных видов рыб нежелательна. Плотность посадки рыб не должна превышать для сеголетков 10 т/га, для рыб более старшего возраста 20 т/га. В прудах поддерживают постоянную проточность из расчета для сеголетков 2 л/с, рыб более старшего возраста 1,5 л/с на 1 т рыбы.

Посадку племенных рыб в зимовальные пруды проводят при устойчивом понижении температуры воды до 10 °С и ниже. При потеплении и повышении температуры воды в прудах до 12-13 °С карпа в зимовальных прудах подкармливают из расчета 0,5-1,0 % комбикорма от массы тела рыбы, тщательно проверяя поедаемость вносимого корма. Некоторые рыбоводы в этот период подкармливают рыб зерном (пшеницей). Во-первых, зерно в отличие от комбикорма меньше загрязняет пруды, во-вторых, при кормлении зерном легче контролировать его потребление рыбами. После завершения подкармливания кормовые точки следует тщательно обработать негашеной известью.

При пересадке племенных рыб из летних прудов в зимовальные

необходимо соблюдать меры предосторожности, исключающие травматизацию рыб. Травмированные рыбы со сбитой чешуей и кровоподтеками на теле плохо переносят зимовку. В зимний период они движутся по пруду, беспокоя остальных рыб. Осенью таких рыб следует выбраковывать.

Травмирование рыб может происходить при облове летних прудов, разборе и учете рыб, транспортировании. Особенно высока опасность травматизации рыб в момент облова прудов, при совместном выращивании разновозрастных групп. Рыб разного возраста в этом случае вылавливают и выносят из пруда в отдельных корзинах, чтобы более крупные особи не травмировали более мелких. С целью снижения опасности травматизации племенных рыб не следует проводить осенью такие мероприятия, как мечение, бонитировка, и т. п.

Перед посадкой в зимовальные пруды ремонт и производителей тщательно обследуют и в случае необходимости проводят их лечебную или профилактическую обработку в соответствии с ветеринарными инструкциями.

В период зимовки контролируют температурный (ежедневно) и кислородный (1 раз в декаду) режимы прудов, ведут регулярное обкалывание льда у места водопода и контрольных прорубей, наблюдают за поведением рыб. Движение рыб в пруду является сигналом неблагополучия. При обнаружении у них паразитов осуществляют соответствующие лечебные мероприятия. При уменьшении содержания кислорода до 3–4 мг/л воду аэрируют.

Облов зимовальных прудов с ремонтом проводят весной, как можно раньше, сразу после освобождения поверхности воды ото льда, но обязательно при положительных температурах, исключающих обморожение жабр у рыб. После учета рыб сразу пересаживают в летние пруды. Пруды с производителями, а также созревающей ремонтной группой, из которой будет осуществляться пополнение маточного стада, облавливают позднее, при прогреве воды до 10–12 °С, когда появятся "текущие" самцы и можно будет проводить разбор рыб по полу. После учета и бонитировки производителей рассаживают в преднерестовые пруды, причем самок отдельно от самцов.

За период зимовки у рыб уменьшается средняя масса. При нормальной зимовке потеря средней массы у карпа не превышает у годовиков 12 %, двухлетков 7, старших ремонтных групп и производителей 5 %.

Выживаемость рыб за зиму обычно составляет (в %): годовики – 70–80, двухгодовики – 90–95, рыбы старшего возраста – более 95.

§ 76. ПРЕДНЕРЕСТОВОЕ СОДЕРЖАНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

Преднерестовым называют период выдерживания производителей после окончания зимовки и до начала нереста. У карпа этот период составляет 1–1,5 мес, у более теплолюбивых видов (растительноядные, буффало, каналые сомики) до 2,5 мес.

Для преднерестового содержания производителей карпа и растительноядных рыб строят специальные пруды площадью до 0,2 га и глубиной около 2 м. Мелкие, хорошо прогреваемые пруды непригодны, так как в них производители при наступлении повышенной температуры могут быстро перезреть. Пруды должны быть хорошо спланированы и обеспечивать быстрое наполнение и спуск (до 3 ч). Нельзя допускать зарастания прудов высшей растительностью, которая может стимулировать при повышении температуры воды выметывание икры у самок карпа.

В начальный период преднерестового содержания проточность воды в прудах не требуется. При потеплении создают постоянную проточность. При этом желательна подача более холодной воды из глубинного слоя головного пруда или артезианской скважины, с тем чтобы поддерживать температуру воды в преднерестовом пруду на оптимальном уровне (для карпа не более 20 °С).

Перед заливом преднерестовые пруды тщательно мелиорируют, так же как и летние нагульные пруды.

В каждый пруд помещают до 50–60 производителей, предназначенных для одновременного использования в нерестовой кампании. Это особенно важно при работах с самками. Многократный спуск прудов, неизбежный при наличии в них большого числа производителей, может привести к нарушению нормального процесса подготовки самок к нересту. Плотность посадки производителей карпа и растительноядных рыб в преднерестовых прудах не должна превышать 500 шт/га.

Некоторые карповые хозяйства наряду с обычными преднерестовыми прудами имеют очень маленькие пруды (по 100–200 м²), обеспеченные проточной водой с пониженной температурой из артезианской скважины. Производителей пересаживают в эти пруды из обычных преднерестовых прудов незадолго до наступления нерестовой температуры. Плотность посадки рыб до 2 тыс. шт/га. Содержание рыб в проточной холодной воде при температуре 14–16 °С позволяет в случае необходимости увеличивать продолжительность нерестовой кампании до 2 мес и более без снижения качества половых продуктов.

В большинстве промышленных хозяйств из-за отсутствия специальных прудов производителей карпа содержат в преднерестовый период в обычных зимовальных прудах площадью около 1 га. Пруды после зимовки в них рыбопосадочного материала тщательно мелиорируют и удаляют остатки прошлогодней растительности. Для нереста рыб из прудов отлавливают отдельными партиями неводом по полной воде. В связи с относительно невысокой кормностью прудов плотность посадки производителей в них не должна превышать 300 шт/га.

Для кормления производителей карпа в преднерестовый период применяют высококачественные смеси с повышенным содержанием компонентов животного происхождения и комплексом необходимых витаминов. Обычно используют стандартный комбикорм 110-1 с добавлением к нему рыбной муки (до 20 %). Хорошие результаты дает корм-

ление производителей карпа "форелевыми" гранулированными комбикормами: РГМ-5В или РГМ-8В.

В Польше, Венгрии для кормления производителей карпа в преднерестовый период используют проращенное зерно — ячмень или пшеницу. В рацион самцов при этом вводят дополнительно рыбную муку (до 10 % общей массы корма).

Приучение рыб к корму начинают сразу после посадки в преднерестовые пруды. Кормят рыб в преднерестовый период по потребности со строгим контролем за полным поеданием корма. Суточный рацион в зависимости от температуры воды составляет от 0,5 до 3 % массы рыб. Сначала рыб кормят один раз в день, а в период активного потребления корма (при прогреве воды до 17–18 °С) применяют двухразовое кормление.

Интенсивное кормление производителей высококачественными кормами обеспечивает хорошее физиологическое состояние рыб и благоприятно сказывается на качестве их потомства. У производителей при хороших условиях кормления за преднерестовый период увеличивается масса тела, повышается содержание в крови гемоглобина и сывороточного белка. У самок за преднерестовый период возрастает средняя масса икринок, повышается содержание в них питательных веществ, что благоприятно отражается на качестве потомства. Самцы при интенсивном питании продуцируют более качественную сперму. В то же время недостаточное кормление может неблагоприятно отразиться не только на качестве потомства, но и на состоянии самих производителей.

Производителей растительноядных рыб, буффало и канального сомика в преднерестовый период обычно не кормят: они потребляют естественную пищу. При ограниченной кормовой базе белого амура подкармливают мягкой наземной растительностью.

Для подкармливания белого и пестрого толстолобиков иногда используют рассыпные "карповые" комбикорма.

Производителей форели за 1,5–2 мес до нереста пересаживают из нагульных прудов (бассейнов) в преднерестовые бассейны площадью до 100 м² с усиленным водообменом (3 л/мин на 1 кг массы рыб).

Соотношение сторон бассейна 1:1, глубина воды 0,8–1,0 м. Содержание кислорода должно быть не ниже 10 мг/л. Оптимальная температура воды 6–12 °С. Плотность посадки рыб не более 25 шт/м².

Производителей в этот период интенсивно кормят гранулированными или пастообразными кормами по нормам, как и в период нагула. За 15–20 дней до нереста рацион уменьшают до 0,5–1,5 % массы рыб.

Глава 18. ПОЛУЧЕНИЕ ПОТОМСТВА

§ 77. ЕСТЕСТВЕННЫЙ НЕРЕСТ КАРПА

Естественный нерест производителей является традиционным способом получения потомства у карпа. Он включает следующие технологические операции: подготовка нерестовых прудов, посадка производителей на нерест, облов нерестовых прудов, учет и транспортирование молоди.

Нерестовые пруды сооружают на плодородных, хорошо прогреваемых участках, обычно в центральной части хозяйства. Пруды небольшие (площадью 0,05–0,1 га). Основную часть площади прудов (50–70 %) занимают мелководные зоны глубиной до 0,5 м. Максимальная глубина воды у донного водоспуска 1,5 м. Продолжительность наполнения и спуска пруда не должна превышать 1,5 ч.

До момента залития пруды содержат в сухом состоянии, способствующем росту мягкой луговой растительности.

За 3–5 дней до залития прудов проводят мелиоративные мероприятия: расчищают водосборные каналы, граблями удаляют прошлогоднюю растительность, обрабатывают ложе негашеной известью (0,5–1,0 т/га). При плохой зарастаемости прудов высевают семена луговой растительности (тимофеевка, клевер и др.).

За 1 сут до посадки производителей на нерест пруды заполняют водой. Воду пропускают через сороуловитель с ячейей сетки 1 мм или через мешки из капронового сита № 14–19. В некоторых хозяйствах устраивают специальные пруды-отстойники, в которых воду предварительно подогревают и затем подают в нерестовые пруды.

При устойчивом потеплении и прогреве воды до 17–18 °С в нерестовые пруды высаживают производителей карпа, при этом в первую очередь высаживают на нерест старших, более подготовленных самок. В каждый пруд площадью 0,05 га подбирают 1 гнездо производителей, состоящее из одной самки и двух самцов. В пруды площадью 0,1 га высаживают 2 гнезда. Перед посадкой производителей взвешивают, проводят их профилактическую обработку против заболеваний (5 %-ные солевые ванны в течение 5 мин).

В зонах с неустойчивым температурным режимом, особенно при затяжной холодной весне, для гарантированного нереста самкам делают гипофизарную инъекцию из расчета 2 мг гипофиза на 1 кг массы рыб. В этом случае нерест может проходить при температуре 16–15 °С и ниже.

При благоприятной температуре воды и наличии нерестового субстрата в прудах нерест производителей обычно проходит вечером в день посадки или утром следующего дня. Определяют его по брачным играм производителей: самки и самцы совместно плавают в мелководной зоне пруда, вызывая при резких движениях периодический всплеск воды.

После нереста производителей осторожно отлавливают сетчатыми рукавами и помещают в нагульные пруды. При этом пруд быстро припускают и опять наполняют. Эту процедуру проводят рано утром, следя, чтобы икра, приклеенная к растительности, не успела обсохнуть. Самок взвешивают и по разнице в величине массы рыб до и после нереста ориентировочно определяют массу выметанной икры.

Сразу после нереста и в дальнейшем осуществляют контроль за развитием икры на растительности и с учетом процента живых икринок в пробе составляют прогноз ожидаемого выхода молоди.

На 3–4-й день после нереста завершается развитие икры и вылупившиеся предличинки приклеиваются к субстрату. Через 2–4 дня в зависимости от температуры у них появляются зачатки плавательного пузыря. Активные личинки переходят в толщу воды и начинают питаться мелким зоопланктоном. На 5–8-й день после вылупления молодь вылавливают и пересаживают в выростные пруды.

На протяжении всего периода нерестовой кампании ежедневно ведут наблюдения за температурным и кислородным режимами прудов.

Развивающаяся икра карпа способна выдерживать без отрицательных последствий кратковременное снижение температуры воды до 10–8 °С. Однако длительное похолодание может приводить к задержке развития эмбрионов, появлению среди них уродов и массовой гибели, особенно на стадии вылупления. Вылупившиеся предличинки и в последующем личинки при похолодании опускаются на дно и погибают.

Содержание кислорода в воде нерестовых прудов должно быть не менее 4 мг/л.

После перехода личинок на активное питание ежедневно определяют качественный состав и количество зоопланктона, следят за ростом личинок. Концентрация мелкого зоопланктона должна быть не менее 1000–1500 шт/л. При истощении естественной кормовой базы и снижении роста молоди пруды срочно облавливают.

Пруды облавливают с помощью малькового уловителя из капронового сита № 17–20, устанавливаемого под трубой за дамбой в специальной камере. Поступающую в уловитель молодь постоянно отчерпывают мисочками вместе с небольшой порцией воды.

Учитывают молодь эталонным способом, просчитывая ее количество в одном тазике с водой (эталоне) и сравнивая с другими тазиками с молодь.

Транспортируют молодь обычно в молочных (40-литровых) бидонах по 40–50 тыс. шт. в одной фляге. Для транспортирования молоди на расстояние более 10 км используют полиэтиленовые пакеты с водой и кислородом: 30–50 тыс. шт. молоди на пакет.

Получение молоди карпа естественным нерестом производителей применяют в основном в относительно небольших хозяйствах, расположенных в районах с благоприятными климатическими условиями. По сравнению с заводским воспроизводством этот метод проще. При

естественном нересте производители меньше подвержены влиянию стрессовых факторов, что обеспечивает высокую сохранность. Потомство, полученное от естественного нереста, характеризуется, как правило, высоким качеством. Однако проведение естественного нереста возможно не ранее наступления нерестовых температур, что приводит к запаздыванию зарыбления выростных прудов и в связи с сокращением вегетационного периода к недополучению части рыбной продукции. Получение потомства этим способом требует большого числа дорогостоящих нерестовых прудов. Количество личинок, полученных от одной самки, как правило, невелико: обычно в 2–2,5 раза меньше, чем при заводском воспроизводстве. Контакт производителей с потомством в нерестовых прудах способствует распространению заразных заболеваний.

В связи с отмеченными недостатками естественный нерест производителей карпа в последнее время вытесняется более прогрессивным заводским способом воспроизводства.

§ 78. ЗАВОДСКОЙ СПОСОБ ВОСПРОИЗВОДСТВА КАРПА

Технологическая схема получения потомства у карпа включает следующие процессы: подготовка производителей к нересту; проведение гипофизарных инъекций; получение от производителей половых продуктов; осеменение и обесклеивание икры; инкубация икры; выдерживание предличинок до перехода на смешанное питание; учет и транспортирование личинок.

Подготовка производителей к нересту. Срок созревания производителей карпа в нерестовом сезоне зависит от ряда факторов, в том числе от возраста рыб, условий их предшествующего нагула и зимовки, общего физиологического состояния производителей. Важное значение при подготовке производителей к нересту имеет общая сумма тепла. У самок карпа общая сумма тепла, необходимая для завершения подготовки к нересту в Центральной зоне, составляет 400–500 градусо-дней. При этом для созревания молодых самок требуется большее количество тепла, и поэтому их используют обычно позднее в нерестовом сезоне.

О степени готовности самок к нересту можно судить по внешним признакам. У готовых к нересту самок брюшко мягкое, яичники занимают значительную часть полости тела.

Степень готовности самок к нересту можно более точно определить по положению ядра в ооците, которое у зрелых производителей несколько смещено от центра по направлению к анимальному полюсу. Такой анализ проводят под бинокуляром на взятых с помощью щупа пробах ооцитов. Икринки помещают на 2–3 с в прудовую воду и затем для увеличения прозрачности оболочки выдерживают в течение 7–10 мин в фиксирующем растворе (этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в соотношении 6:3:1). У готовых к нересту самок примерно 75 % ооцитов имеют смещенное ядро.

При раннем нересте для обеспечения необходимой суммы тепла производителей выдерживают в инкубационном цехе в подогретой до 20–22 °С воде. В зоне с умеренным климатом самок карпа содержат "на подогреве": при температуре воды в пруду до 12 °С в течение 4–5 сут, при 12–14 °С – 3–4, при 15–16 °С – 2–3 сут. Самцов выдерживают в подогретой воде обычно не более 1 сут. В южных районах с благоприятными температурными условиями самки сразу же после зимовки практически готовы к нересту и при достижении температуры воды в пруду до 14 °С их можно использовать для получения потомства без предварительного подогрева.

При температуре воды в прудах 18–20 °С самки карпа сохраняют способность к нормальной овуляции икры в течение 3–4 нед. Первыми перезревают самки старшего возраста. У таких рыб при температуре 22–23 °С уже через 15–20 дней резко ухудшается качество икры, уменьшается число особей, положительно реагирующих на гормональные инъекции. Молодые и особенно впервые нерестящиеся самки могут сохранять способность к нересту в течение 40–50 дней и более. Удлинение нерестового периода возможно за счет выдерживания производителей в холодной воде, подаваемой в преднерестовые пруды, например из артезианской скважины.

Гипофизарные инъекции. Для получения половых продуктов от производителей карпа применяют инъекцию водной суспензии гипофизов, заготовленных от различных видов карповых рыб (каarp, лещ, карась и некоторые другие виды). Ацетилированные высушенные гипофизы хранят плотно закупоренными в стеклянных флакончиках.

Суспензию гипофизов готовят непосредственно перед использованием. Необходимое количество гипофизов, рассчитанное на определенную партию производителей, растирают пестиком в фарфоровой ступке. Затем в ступку добавляют 2–3 капли дистиллированной воды или физиологического раствора (6,5 %-ного раствора поваренной соли) и растирание гипофизов продолжают до получения равномерной кашицеобразной смеси. После завершения этого процесса в ступку добавляют воду или физиологический раствор из расчета 1 мл на одного производителя и тщательно перемешивают.

Доза гипофизов зависит от времени инъекции и размера производителей. В начале нерестового сезона для самок карпа массой 4–5 кг требуется 3–4 мг сухого вещества гипофиза на 1 кг массы рыбы, в конце сезона – примерно в 1,5 раза меньше. Очень крупным самкам (массой 7–8 кг) необходима более высокая доза (4–5 мг/кг и выше).

Дозировка гипофизов определяется также их активностью, которая зависит от видовой принадлежности и возраста рыб, от которых они получены. Наибольшей активностью обладают гипофизы карпа и сазана; гипофизы леща и особенно карася менее активны. У рыб, достигших половой зрелости, активность гипофизов возрастает в 1,5–2 раза по сравнению с незрелыми рыбами. В процессе длительного хранения (более одного года) активность гипофизов снижается.

Суспензию гипофизов вводят с помощью шприца в мышцы спины. Место инъекции массируют, что предотвращает вытекание суспензии. Инъекцию лучше проводить в носилках или непосредственно в емкостях, в которых выдерживают производителей, не вынимая рыб из воды.

Самок инъецируют дважды, с интервалом 14–20 ч (более длительный интервал требуется в начале нерестового сезона). Общую дозу гормонального препарата делят при этом на две порции: первая составляет 10 % общей дозы. Первая (предварительная) инъекция обеспечивает завершение подготовки самок к нересту, вторая (разрешающая) ведет к созреванию и овуляции ооцитов.

Применение однократной инъекции, а также заниженная доза гипофиза могут приводить к нарушению процесса созревания и овуляции яйцеклеток. Завышение дозы тоже опасно, особенно в конце нерестового сезона, так как самки могут выметать икру раньше срока, уже после первой инъекции.

Самцов инъецируют в основном однократно примерно за 16–18 ч до предполагаемого времени отцеживания от них спермы. Доза гипофиза составляет 2 мг на 1 кг массы рыбы. В начале нерестового сезона для лучшего отделения молок у самцов целесообразна двукратная инъекция; которую проводят одновременно с предварительной и разрешающей инъекциями самок.

До и после гипофизарной инъекции самок карпа содержат в контейнерах (садочках), изготовленных по размеру рыб из проволоки толщиной около 7 мм, обтянутых безузелковой делью с ячейей 5–7 мм (рис. 51). Контейнеры устанавливают в бассейнах или лотках с подогретой проточной водой. Самцов чаще всего содержат группами непосредственно в бассейнах или лотках. Плотность посадки рыб не должна превышать 30 кг на 1 м³ воды в бассейне. Расход воды составляет 2–3 л/с на 100 кг массы рыб. В период содержания рыб контролируют концентрацию растворенного кислорода, которая должна быть не менее 6 мг/л. При пониженном содержании кислорода воду аэрируют.

Время наступления овуляции икры у самок после разрешающей

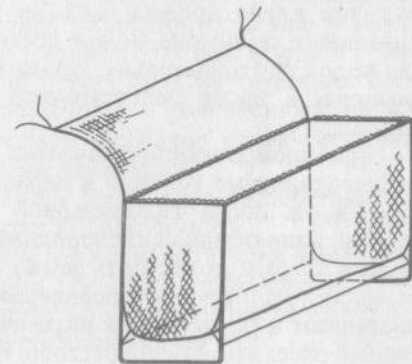


Рис. 51. Контейнер для выдерживания производителей

инъекции зависит от температуры воды: при 19–20 °С созревание происходит в течение 14–18 ч, при 21–22 °С – 12–16 ч.

По нормам число созревших после гипофизарной инъекции самок составляет 85 %.

Получение половых продуктов. Выше указана примерная продолжительность созревания самок после разрешающей инъекции. У части самок может начаться овуляция и преждевременное выметание икры. Обычно самок проверяют за 2 ч до расчетного времени. При начавшейся овуляции у самок на стенках бассейнов или садков обнаруживают приклеенные икринки. Характерным признаком появления текучих самок является также наличие пены у слива воды из бассейна.

Сначала самки выделяют небольшие порции икры. Окончательное их созревание после этого наступает через 0,5–1 ч.

Время отцеживания икры оказывает существенное влияние на ее качество. Преждевременно взятая икра отличается мутно-желтым оттенком и вязкой консистенцией. Нормально созревшая икра при легком надавливании на брюшко самки при движении руки от грудной части к хвосту вытекает из генитального отверстия непрерывной струей. При отцеживании перезревшей икры выделяется много овариальной жидкости. Незрелая и перезрелая икра отличается пониженной оплодотворяемостью. Полученное из нее потомство может характеризоваться пониженной жизнеспособностью.

Качество половых продуктов зависит и от ряда других факторов. Впервые нерестящиеся самки по сравнению с повторно нерестящимися отличаются примерно вдвое меньшей плодовитостью и выделяют более мелкую икру. В потомстве таких самок, как правило, наблюдается повышенная гибель эмбрионов и большое число уродов. У очень молодых самцов сперма может иметь низкую оплодотворяющую способность. С учетом этого впервые созревающих производителей, особенно самок, не следует использовать для воспроизводства.

Качество икры и спермы в значительной степени зависит от условий содержания производителей. После плохого нагула самки имеют мелкую икру с ограниченным запасом питательных веществ. Масса икринки карпа должна быть не менее 1,2 мг; у крупных, хорошо упитанных самок она может достигать 1,4–1,5 мг. На качество икры также могут отрицательно отразиться неблагоприятная затянувшаяся зимовка, а также недостаточное питание самок в преднерестовый период.

Причиной снижения качества половых продуктов могут быть и неблагоприятные условия в период выдерживания производителей в цехе до и после гипофизарной инъекции: резкие температурные скачки, напряженный кислородный режим и т. п. Ухудшение качества икры и спермы может быть также уже после их получения, например вследствие длительного передерживания, температурного шока (если приливают к осемененной икре очень холодный или, наоборот, очень теплый обесклеивающий раствор) и т. п.

При отцеживании половых продуктов от рыб следят, чтобы в икру или сперму не попала вода. Попадание воды приводит к преждевременной активации половых клеток, в результате чего они в дальнейшем теряют способность к оплодотворению.

Рыб перед отцеживанием икры и спермы, а также руки работника, занятого отцеживанием, тщательно обтирают марлевыми салфетками. Следят также, чтобы вода не попала в икру или сперму с брызгами от рыб.

Сперму у самцов лучше отцеживать заранее – за 0,5–1 ч до предполагаемого времени получения икры, причем от каждого самца в отдельный стеклянный бюкс или пробирку, закрывают марлевыми тампонами и хранят в холодильнике или термосе при температуре около 4–6 °С. При такой температуре сперма практически не теряет свою активность в течение нескольких часов.

Икру у самок отцеживают в оттарированные полиэтиленовые тазики или мерные стаканы, взвешивают или определяют объем.

Не следует передерживать икру в течение длительного времени (более 1 ч).

Для снижения трудоемкости работ и во избежание травматизации рыб при получении икры у самок целесообразно применять анестезирование их (см. главу 20). Самок после появления у них признаков выметывания икры вылавливают дельевым рукавом из емкостей, помещают (по 3–4 особи) в глубокие носилки с анестезирующим раствором и после их обездвиживания отцеживают икру.

При отцеживании икры у самок может наблюдаться закупорка яйцевода тромбами. Большие тромбы, представляющие собой выпячивания в овариальную полость тканей яичника, препятствуют выходу овулировавшей икры. Удалить такие тромбы и полностью отцедить икру у самок не удается.

Основной причиной тромбов является нарушение нормального созревания и овуляции яйцеклеток, которое может происходить, например, при недостаточной подготовленности самок к нересту (плохая упитанность рыб; недостаток суммы тепла), заниженной дозе гипофизов, недостаточном интервале между предварительной и разрешающей инъекциями, применении однократной инъекции (особенно в начале сезона). В конце нерестового сезона тромбы могут наблюдаться у перезревших самок. Появление тромбов может быть обусловлено также травматизацией рыб, резкими температурными колебаниями, неудовлетворительным кислородным режимом (особенно после гипофизарных инъекций) и другими стрессовыми факторами.

Основная часть самок с обширными тромбами впоследствии, как правило, погибает, поэтому их следует выбраковывать.

После получения половых продуктов производителей выдерживают в течение 3–4 ч при повышенной (в 1,5–2 раза) проточности, в течение которых выравнивают температуру воды в бассейне до температуры воды в прудах, после чего рыб отправляют на нагул.

Осеменение и обесклеивание икры. Отцеженную у самок икру осеменяют смесью молок от 4–5 самцов. Использование смеси молок позволяет избежать низкого процента оплодотворения икры в случае плохого качества спермы отдельных самцов. Смешивать икру от разных самок не рекомендуется. При осеменении на 1 кг икры используют 5–7 мл спермы.

Существует несколько способов осеменения икры: сухой, полусухой и мокрый.

Сухой способ заключается в предварительном смешивании икры и спермы без воды. В эмалированный или полиэтиленовый таз с икрой добавляют необходимое количество смеси молок от нескольких самцов и тщательно перемешивают гусиными перьями. Затем приливают 300–400 мл прудовой воды и продолжают перемешивать еще в течение 1–2 мин, после чего добавляют обесклеивающий раствор.

При полусухом способе сперму сначала разводят в воде и только после этого смешивают с икрой. Смесью молок от нескольких самцов в количестве, необходимом для одной порции икры, выливают в кружку или ковшик с 400–500 мл прудовой воды и после 3–5 с перемешивания гусиным пером приливают к икре. В дальнейшем поступают, как и при сухом способе.

При мокром способе в таз с икрой приливают воду, сразу же вносят сперму и перемешивают.

В работах с карпом обычно применяют сухой способ осеменения. Однако к настоящему времени накопилось достаточно данных, свидетельствующих о высокой эффективности других способов. Так, в опытах, проведенных на промышленных партиях икры во ВНИИПРХе, оплодотворяемость икры при полусухом способе осеменения (88–99 %) оказалась в среднем на 15 % выше, чем при сухом способе. Особенно этот способ эффективен при пониженном качестве спермы.

Аналогичные результаты получены и при применении мокрого способа осеменения. Осеменение икры карпа при этом осуществляли непосредственно в инкубационных аппаратах. При этом в аппараты Вейса предварительно наливали (примерно $\frac{1}{3}$ объема) обесклеивающий раствор и подавали сжатый воздух. В барботируемый таким образом раствор выливали икру и сразу добавляли необходимое количество спермы. Оплодотворяемость икры при этом, как и при полусухом способе, оказывалась устойчиво высокой (более 90 %).

Для обесклеивания используют чаще всего разведенное в прудовой воде молоко (1 л молока на 10–20 л воды). Хорошие результаты дает также использование суспензии талька (50 г талька на 10 л воды), а также водной эмульсии растительного масла (50 г масла на 10 л воды). В некоторых случаях применяют ранее широко распространенный способ обесклеивания икры суспензией препарата ПАС-Г, изготовляемого из бычьих семенников, с последующей обработкой икры раствором танина.

Перемешивание икры в процессе ее обесклеивания осуществляют

непосредственно в инкубационных аппаратах сжатым воздухом, подаваемым через водоподающий патрубок от компрессора. Вначале применяют более сильный барботаж, следя, однако, чтобы икра не выплескивалась из инкубационного аппарата. Через 5–7 мин подачу воздуха уменьшают, обеспечивая равномерное перемешивание икры, без застойных зон.

Перемешивание икры в обесклеивающем растворе продолжают примерно 40–50 мин до потери икрой клейкости. Для контроля резиновой грушей с пипеткой набирают в бюксик или в чашку Петри немного икры, промывают ее прудовой водой и выдерживают около 1 мин. Хорошо обесклеенные икринки четко отделяются одна от другой, без образования комочков. После обесклеивания икры подачу воздуха прекращают и к инкубационному аппарату подключают прудовую воду. Расход воды (примерно 2–3 л/мин) устанавливают таким образом, чтобы икра равномерно перемешивалась в аппарате без образования застойных зон; не допускаются также сильные вихревые движения.

Инкубация икры. Инкубацию икры карпа проводят во взвешенном состоянии в аппаратах Вейса вместимостью 8–10 л. Норма загрузки икры в такие аппараты составляет 500–800 г в зависимости от напора воды в водоподающей системе.

Через 1,5–2 ч после начала инкубации можно определить процент оплодотворения икры. Для этого икринки просматривают под биноклем. Нормально развивающиеся оплодотворенные икринки в этот период имеют при 21–22 °С 4–8 правильно расположенных blastomerov. У неоплодотворенных икринок дробление отсутствует: в зародышевом диске образуются неправильные выпячивания цитоплазмы (ложные blastomerovы).

В рыбоводной практике вместо процента оплодотворения чаще всего определяют процент развития – по относительному количеству мертвых икринок примерно через 1 сут после осеменения. При этом резиновой грушей со стеклянной пипеткой берут из инкубационного аппарата небольшую порцию икры и для подсчета помещают в камеру Богорова или чашку Петри. Отсчитывают подряд 100–200 икринок, а затем учитывают количество мертвых (побелевших) икринок. При нормальных условиях инкубации расхождения в величине этих двух показателей (процента оплодотворения и процента развития), как правило, невелики.

При хорошем качестве половых продуктов оплодотворяемость икры составляет обычно более 85 %.

В период инкубации регулярно контролируют температурный режим и содержание кислорода в воде. Концентрация кислорода должна быть не менее 6 мг/л, температура воды 20–22 °С.

Через 1 сут после закладки на инкубацию икру обрабатывают против сапролегнии, обычно используя раствор красителя "фиолетовый К" (0,5 г на 100 л воды). Необходимое количество красителя пред-

варительно растворяют в небольшом объеме горячей воды. При обработке раствор красителя из специального бака пропускают через инкубационный аппарат в течение 30–40 мин, затем продолжают инкубацию икры в прудовой воде.

При высоком проценте оплодотворения обработку икры против сапролегнии можно не применять. Погибшую икру на 2–3-е сут инкубации осторожно отсасывают сифоном. При этом ток воды в инкубационном аппарате немного уменьшают, так чтобы живая икра едва заметно перемешивалась, а мертвая концентрировалась в верхнем слое. После отсасывания пораженной икры ток воды увеличивают до исходного состояния.

Продолжительность эмбрионального развития при оптимальной температуре воды (21–22 °С) составляет у карпа 3,0–3,5 сут.

Дружное вылупление эмбрионов можно обеспечить путем снижения проточности воды в инкубационном аппарате (примерно в 3–5 раз) на 5–10 мин. Такой прием повышает концентрацию фермента вылупления в аппарате. Если выклев не произошел, указанный прием повторяют через 20–30 мин. Для ускорения вылупления можно повысить температуру воды в инкубационном аппарате примерно на 2 °С.

Для упрощения операции выклева удобно устанавливать инкубационные аппараты в едином комплексе с емкостями, предназначенными для выдерживания предличинок, например, аппараты Вейса размещают над личиночными лотками. В период инкубации воду из инкубационных аппаратов отводят по шлангу или желобкам в канализацию, а перед выклевом эмбрионов сброс воды переключают так, чтобы вылупившиеся эмбрионы поступали непосредственно в лоток. После завершения процесса вылупления эмбрионов из инкубационных аппаратов перепускают по водоподающему шлангу.

Выдерживание предличинки. Вылупившиеся эмбрионы (предличинки) до заполнения воздухом плавательного пузыря находятся в состоянии покоя, приклеившись к стенкам лотка или марлевым салфеткам. При температуре 21–23 °С на 2–3-е сут после вылупления у них появляется плавательный пузырь; перешедшие на плав личинки начинают активно питаться.

Для выдерживания предличинок обычно используют стандартные стеклопластиковые лотки объемом 2 м³ при плотности посадки 1,5–2,0 млн. шт. на 1 лоток. Лотки имеют 2–4 перфорированные трубы у дна, по которым подается вода. К каждому лотку подводят подогретую и холодную воду.

Расход воды в лотках устанавливают из расчета 10 л/мин на 1 млн. предличинок. Содержание кислорода при выдерживании должно быть не менее 6 мг/л.

Все большее распространение получает использование для выдерживания предличинок аппаратов вертикального типа ("Амур" и др.). В один аппарат емкостью 200–300 л высаживают до 2 млн. предличинок, расход воды устанавливают 15–20 л/мин на 1 аппарат. В этих же аппаратах можно проводить и инкубацию икры.

На 2–3-й день после посадки предличинок производят чистку емкостей от остатков оболочек икры, погибших эмбрионов, отсасывая их сифоном. Эту операцию проводят лишь после того, как предличинки окрепнут и поднимутся со дна, чтобы предотвратить их засасывание сифоном. Однако и запаздывать с чисткой нельзя, так как быстро развивающиеся гнилостные процессы приводят к резкому ухудшению условий среды, в связи с чем может происходить массовая гибель выдерживаемых предличинок.

Перешедших на активное плавание личинок после появления у них плавательного пузыря пересаживают в емкости для подращивания или высаживают в пруд. Затягивание этой операции более чем на 2 сут недопустимо, так как при содержании в теплой воде без кормления личинки быстро слабеют и в дальнейшем погибают.

Учет и транспортирование личинок. Учет личинок чаще всего осуществляют эталонным способом. При этом в белый эмалированный или полиэтиленовый тазик с водой, служащий эталоном, помещают определенное количество (обычно 10–20 тыс.) личинок. В другие такие же тазики набирают личинок, стремясь создать их концентрацию в воде, сходную с эталоном. Существуют также различные устройства для подсчета личинок, как, например, аппарат ИДА, работающий на принципе отделения определенного ($\sim 1/25$) объема воды с личинками.

Транспортирование личинок внутри хозяйства обычно осуществляют в молочных бидонах. В бидон вместимостью 40 л помещают 100 тыс. личинок. Бидоны перед отправкой обвязывают сверху марлей и закрывают крышкой. Для дальних перевозок используют полиэтиленовые мешки, наполненные водой (15–20 л воды на 1 мешок) и кислородом. В каждый мешок загружают 50–100 тыс. шт. личинок в зависимости от продолжительности транспортирования, которое не должно превышать 1 сут.

При соблюдении правильной технологии заводского воспроизводства выход личинок от заложенной на инкубацию икры составляет, как правило, не менее 50 %. Количество личинок, полученных от одной самки карпа по нормам, составляет 150–300 тыс. шт.; в передовых хозяйствах получают до 400–500 тыс. и более личинок на одну самку.

§ 79. ПОЛУЧЕНИЕ ПОТОМСТВА У ДРУГИХ ВИДОВ ПРУДОВЫХ РЫБ

Технология получения потомства у других видов рыб имеет много общего с описанной технологией заводского воспроизводства карпа. Имеются, однако, и некоторые различия, определяемые биологическими особенностями рыб.

Растительные рыбы. Получение потомства у растительноядных рыб начинают при среднесуточной температуре воды в преднерестовых прудах 19–20 °С. Сначала получают потомство у белого толстолобика и белого амура, а затем (при прогреве прудовой воды до 22–23 °С) – пестрого толстолобика.

Производители растительноядных рыб сильно подвержены стрессу, который может вызывать образование тромбов у самок и приводить к повышенной гибели рыб. Поэтому при работе с этими рыбами необходимо соблюдать максимальную осторожность. При гипофизарных инъекциях, отцеживании и других манипуляциях целесообразно применять анестезирование рыб.

Гормональные инъекции самкам проводят двукратно: в начале нерестового сезона с интервалом 24 ч, к концу нерестового сезона его снижают до 12 ч. Доза сухих гипофизов в начале нерестового сезона составляет при предварительной инъекции 0,8 мг/кг массы рыбы, при разрешающей — до 8 мг/кг. При прогреве воды в прудах до 24 °С и выше дозу гипофиза уменьшают примерно наполовину.

Самцов инъецируют однократно, примерно за 1 ч до разрешающей инъекции самок. Доза гипофизов самцам составляет в зависимости от их размера от 4 до 15 мг на рыбу.

Для гормональной инъекции толстолобиков можно использовать медицинский препарат — хорионический гонадотропин. Для работ с рыбами годен только чистый препарат, без наполнителя. Доза препарата для самок составляет при предварительной инъекции 200–400 МЕ на 1 кг массы рыб, при разрешающей — 2000–3000 МЕ. Большие дозы применяют в начале нерестового сезона. Самцам препарат вводят однократно в дозе 1000–1500 МЕ на рыбу.

Раствор хорионического гонадотропина готовят (как и суспензию гипофиза) на дистиллированной воде или физиологическом (6,5 %-ном) растворе. Доза раствора на рыбу составляет 1–1,5 мл.

Для лучшей сохранности производителей при инъекциях к гормональным препаратам добавляют пенициллин из расчета 50 тыс. МЕ на 1 рыбу или какой-нибудь другой аналогичный антибиотик.

После инъекции производителей помещают в земляные садки площадью 20–30 м² и глубиной 1 м. В один садок высаживают до 10 производителей. При отсутствии земляных садков производителей можно содержать в контейнерах, обеспеченных проточной водой. Расход воды устанавливают 6 л/с на 100 кг рыбы.

Оплодотворение икры производят сухим способом, при котором к икре приливают необходимое количество смеси молок от нескольких самцов, тщательно перемешивают и затем добавляют небольшое количество (около 100 мл) воды. Через 1–2 мин икру промывают. При этом к ней добавляют свежей воды, сливают ее и затем эту операцию повторяют еще 2–3 раза в течение 5–10 мин. После промывки и набухания икру помещают в инкубационные аппараты.

Икра растительноядных рыб сильно набухает, и поэтому для ее инкубации используют аппараты объемом 50–200 л и более (аппараты ВНИИПРХа, ИВЛ, "Амур" и др.), в которые помещают от 500 тыс. до 1,5 млн. икринок (из расчета 500–700 тыс. икринок на 100 л воды). Расход воды устанавливают равным 5–10 л/мин на 1 аппарат в зависимости от количества загруженной икры.

Оптимальная температура воды при инкубации равна 23–25 °С. Продолжительность инкубации при этом составляет 1–1,5 сут.

Свободных эмбрионов растительноядных рыб выдерживают чаще всего в аппаратах вертикального типа (ИВЛ, "Днепр", "Амур" и др.).

Плодовитость самок растительноядных рыб составляет в среднем примерно 500 тыс. икринок; количество личинок на 1 самку по нормам 250 тыс. шт.

Буффало. По характеру размножения все виды буффало (большеротый, малоротый и черный) очень близки к карпу, однако требуют для размножения более высокой температуры. Получение потомства у этих видов начинают при устойчивом прогреве воды в прудах до 18–20 °С. Оптимальная температура в период инкубации составляет 23–25 °С, а в личиночный период 24–27 °С.

При получении половых продуктов применяют гормональную стимуляцию суспензией гипофиза (доза сухого препарата, как и в работах с карпом) или хорионическим гонадотропином (2–2,5 тыс. МЕ на 1 кг массы самок).

Для обесклеивания икры буффало используют суспензию ПАС-Г или талька. Раствор молока для этих целей непригоден, так как набухшая икра у буффало имеет очень низкий удельный вес и после обработки молоком ее выносит с током воды из инкубационного аппарата.

Рабочая плодовитость большеротого и черного буффало составляет около 400 тыс., малоротого — 200 тыс. икринок, выживаемость от икры по нормам 40 %.

Воспроизводство буффало возможно и путем естественного нереста, по той же технологии, как и карпа.

Канальный сомик. Это очень теплолюбивый вид. Оптимальная температура для его нереста 26–30 °С. Плодовитость самок канального сомика сравнительно невысокая: 10–20 тыс. икринок. Икра клейкая.

Существует три способа получения потомства канального сомика: прудовый, садковый и аквариумный.

При прудовом способе в пруду на расстоянии 5–7 м от берега на глубину 50–70 см устанавливают нерестовые гнезда — молочные бидоны, бочки, широкогорлые канистры и т. д., повернутые отверстием к берегу, в которых проходит нерест производителей. В каждый пруд площадью 1 га помещают до 100 пар производителей. После окончания процесса инкубации емкости вынимают и выплывшихся в гнездах предличинок помещают в проточные лотки или бытовые ванны, в которых их содержат до перехода на активное питание.

При садковом способе нерест проводят в садках площадью 3 x 1,5 м и глубиной 80–90 см. Стенки садка должны выступать над водой на 30 см. В садок устанавливают нерестовое гнездо, в которое помещают пару производителей. Дальнейшие операции проводят так же, как и при прудовом способе.

Аквариумный способ обеспечивает возможность контроля над нерестом и развитием эмбрионов. Для нереста используют проточ-

ные аквариумы вместимостью около 200 л. Самок и самцов до нереста содержат раздельно.

Для получения от производителей зрелых половых продуктов применяют гормональную стимуляцию гипофизом или хорионическим гонадотропином, что позволяет ускорить начало нереста примерно на 2 нед. Самок инъецируют 3 раза. Интервал между первой и второй инъекциями составляет 12–24 ч, а между второй и третьей – 12 ч. Доза гипофиза при первой и второй инъекциях составляет 1,5–3,0 и 3–6 мг на 1 особь, при третьей инъекции 10 мг на 1 кг массы рыбы. Самцам вводят гормон однократно из расчета 5–10 мг гипофиза на 1 особь. После третьей инъекции самок к ним подсаживают самцов. После нереста самок отправляют на нагул; самцов, обеспечивающих уход за икрой, оставляют в аквариумах до конца инкубации.

Радужная форель. Особенностью радужной форели, как и всех лососевых, являются относительная холодостойкость и повышенная требовательность к содержанию в воде растворенного кислорода.

Получение половых продуктов у радужной форели начинают при температуре 5–10 °С. Самцы созревают несколько раньше, чем самки. За 2–3 нед до начала нереста производителей сортируют по полу. Самок и самцов рассаживают в отдельные отсеки преднерестового бассейна при плотности посадки 20–45 шт/м². Самок сортируют по степени зрелости на три группы, которые высаживают в отдельные емкости. Созревание самок контролируют сначала 1 раз в неделю, в дальнейшем 2–3 раза в неделю. Суточный рацион в этот период снижают до 0,5–1,5 % сухого корма от массы тела рыб. В нерестовый период рыб кормят 2–3 раза в неделю; количество корма за один прием не должно превышать 1 % от массы рыб.

В работах с форелью гормональные инъекции не применяют. У созревших самок икра вытекает при легком массаже брюшка в направлении от грудной части к генитальному отверстию. Оставшуюся в полости икру отцеживают через 2–3 дня.

Осеменение икры производят сухим способом. Для повышения процента оплодотворения рекомендуется использовать специальные активизирующие солевые растворы (раствор Хамора и др.).

Оплодотворенную икру выдерживают в течение 5–10 мин в спокойном состоянии, затем отмывают от сгустков спермы, крови и экскрементов. Позднее добавляют воду через каждые 3–5 мин, слегка помешивая икру. Отмывка икры продолжается в течение 15–20 мин, после чего ее на 2–3 ч оставляют в тазах для набухания. Набухшую икру учитывают объемным или весовым способом и закладывают в инкубационные аппараты.

При инкубации икры используют аппараты разной конструкции. Более эффективны инкубационные аппараты вертикального типа – ИМ, ИВТМ и др.

Процент оплодотворения определяют на второй день инкубации (на стадии 2–4 бластомеров). Икринки помещают в 10 %-ный раствор

уксусной кислоты или смеси уксусной кислоты и поваренной соли (50 г уксусной кислоты, 7 г поваренной соли на 1 л воды), которые повышают прозрачность оболочки и обеспечивает более точное определение.

Оптимальная температура воды при инкубации икры радужной форели составляет 6–10 °С. Содержание в воде кислорода должно быть не менее 7 мг/л. В период инкубации, который длится более 1 мес, систематически удаляют мертвую икру. С профилактической целью развивающихся эмбрионов, начиная со стадии "глазка", систематически (1–2 раза в неделю) обрабатывают раствором малахитового зеленого (2–5 г препарата на 1 м³ воды, экспозиция 10–30 мин) или других препаратов.

§ 80. ОРГАНИЗАЦИЯ ЗАВОДСКОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ

В состав комплексов, обеспечивающих заводское воспроизводство рыб, входят прудовая база (летние и зимние маточные пруды, преднерестовые пруды, земляные садки, мальковые пруды) и инкубационный цех. За исключением летних и зимних прудов, все перечисленные объекты используют в течение кратковременного периода. В связи с этим для повышения эффективности воспроизводственных комплексов в них целесообразно сочетать работы с несколькими видами рыб, различающихся по срокам нереста. Схема использования инкубационных цехов в рыбхозах умеренной зоны может включать, например, проведение работ в зимнее время с сиговыми рыбами (пелядь и др.), рано весной – с щукой и позднее – с карпом. Для южных районов (Краснодарский край, Молдова) возможна следующая очередность получения потомства разных видов рыб с апреля по июль: карп, буффало, белый амур, белый и пестрый толстолобик и, наконец (во второй половине июня), канальный сомик. Такой режим позволяет удлинить срок использования производственных мощностей инкубационного цеха до 3 мес. Повышение эффективности форелевых цехов может быть за счет комбинирования пород с разными сроками нереста, например форели камлоопс, нерестящейся поздней осенью, и обычной форели, от которой получают икру в начале весны.

Для успешного заводского воспроизводства важное значение имеет качество воды. Вода не должна содержать пестициды, детергенты и другие вредные вещества, а также повышенное количество взвешенных твердых частиц, что трудно обеспечить при использовании обычной прудовой воды. В связи с этим инкубационные цехи целесообразно снабжать артезианской водой, предварительно отстоянной в пруду площадью примерно 1 га. В пруду-отстойнике вода освобождается от закисного железа и сероводорода, насыщается кислородом, подогревается до температуры воздуха. Наиболее надежна подача воды из пруда-отстойника самотеком.

Инкубационный цех должен быть обеспечен системой подогрева воды, которая позволяет получать молодь в ранние сроки и проводить работы независимо от погодных условий. Раннее получение молоди удлиняет вегетационный период и тем самым положительно сказывается на результатах выращивания рыбопосадочного материала. Кроме того, оно позволяет удлинить и период нагула производителей.

Целесообразно создавать мощные воспроизводственные комплексы с управляемым температурным режимом на базе сбросных теплых вод энергетических объектов. В этом отношении заслуживает внимания опыт б. ГДР, где несколько тепловодных хозяйств обеспечивают молодь карпа почти все рыбхозы страны. Использование теплых вод представляет особенно большой интерес в районах с неблагоприятными климатическими условиями: оно позволяет, в частности, получать молодь теплолюбивых рыб (растительнойядных, канального сомика и др.), созревание которых при естественном температурном режиме невозможно.

Глава 19. Бонитировка и учет племенных рыб

§ 81. ОРГАНИЗАЦИЯ Бонитировки

Бонитировкой называют качественную оценку племенных животных. По результатам бонитировки ремонтно-маточное стадо рыб разделяют на несколько групп (классов), различающихся по племенной ценности. Задачи и методы бонитировки селекционных и промышленных стад различны.

При селекционной работе основная задача состоит в выявлении генетически лучших производителей. При определении класса рыбы в первую очередь учитывают признаки, соответствующие выбранному направлению селекции или коррелятивно связанные с ними. Набор таких признаков и методы их оценки в каждом конкретном случае различны и определяются соответствующей селекционной программой.

Основная цель бонитировки промышленного стада — распределение рыб на группы по готовности к нересту и потенциальной плодовитости. Порядок проведения бонитировки, набор учитываемых признаков и методы их оценки при этом в основном однотипны и не зависят от породной и даже видовой принадлежности рыб.

Бонитировку проводят, как правило, весной при облове зимовальных прудов. Вначале обычно бонитируют младшие ремонтные группы. Бонитировку производителей, а также впервые созревающей ремонтной группы карпа проводят при прогреве воды до 10–12 °С, когда у рыб хорошо выражены половые различия.

Разбор по категориям и бонитировку рыб проводят на специальной площадке, включающей 10–20 бассейнов с проточной водой для передерживания рыб, и помещение для хранения инвентаря (рис. 52).

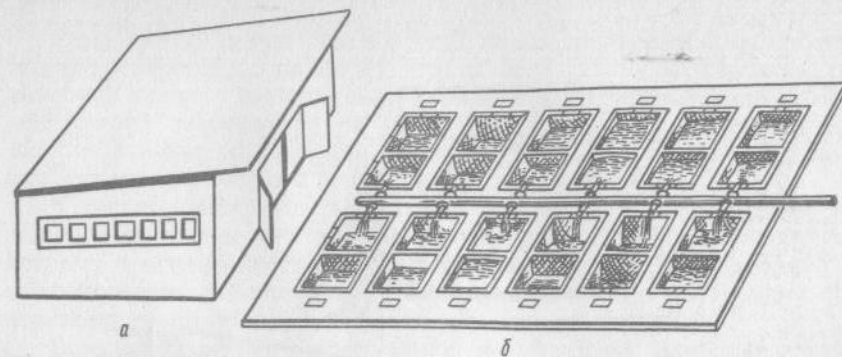


Рис. 52. Бонитировочная:

а — помещение для инвентаря; б — бассейны с навесными сетчатыми садками для выдерживания рыб

Бассейны в верхней части имеют металлическую обвязку с крючками, на которые подвешивают садки из хлопчатобумажной безузелковой дели с ячейей 6–8 мм. Территория бонитировочной площадки имеет твердое, обычно гравийное, покрытие с небольшим уклоном, обеспечивающим сток воды. В некоторых случаях над площадкой устраивают навесы для защиты работников от дождя.

Бонитировочный инвентарь (рис. 53) включает сачки для вылова рыб, корзины, носилки, площадочные весы, бонитировочную доску с мерным угольником, мерную ленту. При организации бонитировки готовят также необходимые средства для проведения мечения, профилактической и лечебной обработки и возможных других операций с племенными рыбами.

Сачки и корзины изготовляют из металлической проволоки диаметром 7–10 мм, обтягивают безузелковой делью с ячейей 6–8 мм. Для обшивки корзин вместо дели можно использовать брезент. В дне корзин в этом случае должны быть отверстия для стока воды. Для работ с производителями удобны вытянутые по форме, эллипсоидные сачки и корзины с размерами, соответствующими величине рыб.

Носилки могут быть двух типов: 1) для разбора и осмотра рыб и 2) для транспортирования и передерживания рыб. Носилки первого типа неглубокие, в дне их брезентовой обшивки делают отверстия для стока воды. Носилки для транспортирования и передерживания рыб должны быть достаточно глубокими, вмещать 40–50 л воды. Очень удобно использовать носилки с откидывающимися ручками: при вертикальном положении последних носилки становятся компактными, занимают меньше места (см. рис. 53).

Бонитировку осуществляет бригада людей из 6–8 человек (не считая работников, занятых выловом и транспортированием рыбы), возглавляемая рыбоводом или мастером.

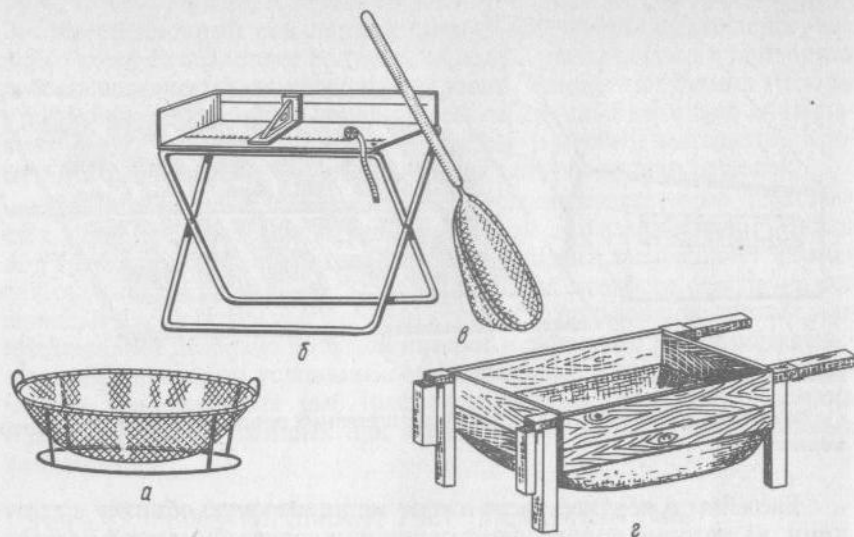


Рис. 53. Бонитировочный инвентарь:

а — корзинка; б — бонитировочный столик с мерным угольником и мерной лентой; в — сачок; г — носилки (левые ручки у носилок опущены)

Процесс бонитировки включает следующие технологические операции: 1) разделение производителей по полу; 2) оценка племенного качества рыб и разделение их на классы и 3) индивидуальные измерения рыб.

§ 82. РАЗДЕЛЕНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПО ПОЛУ

В промышленных хозяйствах самок и самцов рыб часто высаживают на зимовку совместно. Возможно также случайное попадание отдельных самок к самцам или наоборот. В связи с этим весной при бонитировке необходимо разделение производителей по полу. Разделение рыб по полу проводят также в созревающих ремонтных группах.

Разделение рыб по полу является важной и ответственной операцией. Присутствие среди самок хотя бы одного самца может вызвать неконтролируемый нерест самок в преднерестовых прудах. Нежелательно также и попадание самок к самцам.

Пол у самцов определяют обычно по выделению молок при надавливании на брюшко в области генитального отверстия. Однако при пониженной температуре самцы плохо или совсем "не текут". В этих случаях для визуальной диагностики пола используют ряд дополнительных признаков: форму брюшка, строение генитального отверстия, наличие брачного наряда (у самцов).

Самцы карпа имеют подтянутое брюшко, твердое на ощупь, генитальное отверстие — в виде треугольной щели с втянутым сосочком, на жаберной крышке имеется сыпь в виде шероховатых бугорков. При пониженной температуре на месте бугорков могут быть заметны мелкие точечные образования. Первый луч грудных плавников у самцов несколько утолщен и более жесткий, чем у самок.

У растительноядных рыб самцов можно отличить от самок по наличию на внутренней поверхности грудных плавников шипиков, которые прощупываются при движении пальца от конца плавника к его основанию. У белого амура они очень мелкие и внутренняя поверхность грудных плавников похожа на наждачную бумагу.

Самцы канального сомика молок не выделяют. Наиболее характерным половым признаком у них является наличие уrogenитального сосочка (отсутствующего у самок) впереди анального плавника. Кроме того, самцы крупнее самок, имеют массивную голову с хорошо развитыми мышечными буграми и более темную окраску тела.

При сомнительном диагнозе пола рыб либо выбраковывают, либо условно относят к группе самцов.

§ 83. РАЗДЕЛЕНИЕ РЫБ НА ПЛЕМЕННЫЕ КЛАССЫ

В промышленных стадах племенной класс рыб устанавливают на основе их визуальной оценки. Рыб при этом внимательно осматривают, определяют выраженность у них половых признаков: учитывают размерную категорию рыб (крупные, средние, мелкие), характер телосложения; обращают внимание на возможное наличие у рыб травм и заболеваний. По результатам такой оценки рыб разделяют на группы — племенные классы.

Среди самок выделяют три класса. К первому классу относят лучших, более крупных особей с хорошо развитым мягким брюшком, не имеющих признаков уродств и заболеваний. Таких самок используют в нересте в первую очередь. Рыбы, несколько уступающие самкам первого класса, но характеризующиеся в целом удовлетворительными показателями, а также молодые самки составляют второй класс (резервная группа). К третьему классу относят самок с очень слабо выраженными вторичными половыми признаками. Такие самки имеют тугое на ощупь брюшко, и по этому признаку их трудно отличить от самцов. К этому же классу принадлежат сильно отставшие в росте, травмированные и больные рыбы, а также очень старые особи. При достаточной численности маточного стада таких рыб выбраковывают.

Самцов также разделяют на три класса. К первому классу принадлежат хорошо текущие самцы среднего возраста, выделяющие внешне нормальную сперму и имеющие удовлетворительные показатели массы и экстерьера. Производителей, уступающих по массе и экстерьеру рыбам первого класса, а также плохо текущих и очень молодых (впервые созревающих) самцов относят ко второму (резервному)

классу. Третий класс составляют нетекучие самцы, а также сильно отстающие в росте, очень старые или больные рыбы, подлежащие выбраковке.

Ремонтное стадо при бонитировке делят на две группы, одну из которых, соответствующую стандарту, оставляют в стаде, другую выбраковывают.

Следует отметить, что присвоение рыбам того или иного класса несколько условно. Производители с одинаковыми показателями в разных стадах могут быть отнесены к разным классам, в зависимости от численности этих стад, их общей качественной характеристики, планируемой напряженности отбора и т. п. По этим же причинам может быть различно и количественное соотношение классов. Обычно это соотношение планируют заранее, и на его основе в ходе бонитировки устанавливают критерии, по которым рыб распределяют на классы.

В селекционных работах может применяться более сложная система оценки класса рыб. При определении класса производителей учитывают также сведения по их фактической плодовитости в предшествующих нерестах. В некоторых случаях используют оценку производителей по потомству и другие специальные методы.

§ 84. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ИЗМЕРЕНИЯ РЫБ

Визуальную оценку племенных рыб при бонитировке дополняют индивидуальными измерениями, на основании которых позднее рассчитывают соответствующие индексы.

Индивидуально измеряют обычно всех самок первого класса. В остальных группах для получения необходимой характеристики обычно берут среднюю пробу (не менее 30 рыб).

У каждой рыбы определяют массу тела P (в г), длину тела l , наибольшую высоту H , наибольшую толщину тела B и наибольший обхват O (в см).

Измерение длины, высоты и толщины тела рыб проводят на мерной доске с помощью бонитировочного угольника (рис. 54). Для определения обхвата тела используют мерную ленту (сантиметр).

По данным взвешивания и измерений рыб рассчитывают экстерьерные индексы: коэффициент упитанности $K_y = P \cdot 100/l^3$, индекс прогонистости l/H , относительную ширину Br/l (в %), относительный обхват тела рыб O/l (в %).

Данные индивидуальных измерений и расчетные экстерьерные индексы заносят в журнал по форме, представленной в приложении (ф. 1). В последующем их подвергают статистической обработке с определением по каждому показателю средней арифметической с ошибкой и коэффициента вариации.

Экстерьер рыб зависит от их видовых и породных особенностей, возраста, а также условий содержания. Ориентировочные значения признаков экстерьера для производителей карпа даны в табл. 33.

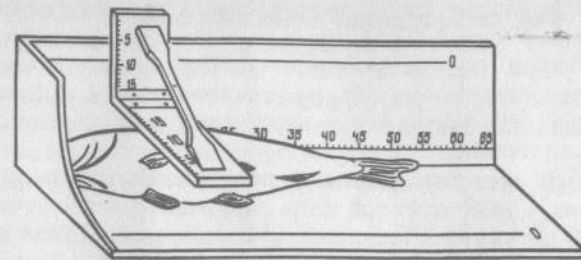


Рис. 54. Измерение толщины тела рыбы с помощью мерного угольника (толщина тела рыбы равна 10 см)

33. ПОКАЗАТЕЛИ ЭКСТЕРЬЕРА У ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КАРПА И АМУРСКОГО САЗАНА

Порода	Пол рыб	Средние значения признаков			
		K_y	l/H	$B/l, \%$	$O/l, \%$
Украинские карпы (чешуйчатый и рамчатый)	Самки	3,1–3,6	2,2–2,7	—	—
	Самцы	3,0–3,5	2,3–2,8	—	—
Парские карпы	Самки	3,0–3,1	2,8–3,0	19–20	86–88
	Самцы	2,8–2,9	3,0–3,2	18–19	82–84
Ропшинские карпы	Самки	2,5–2,8	2,8–3,2	17–19	—
	Самцы	2,4–2,6	3,0–3,4	16–18	—
Амурский сазан	Самки	2,3–2,5	3,5–3,7	15–17	75–80
	Самцы	2,2–2,4	3,6–3,8	15–16	70–75

Повышенные по сравнению со стандартом для соответствующей породы значения l/H при соответственно низких величинах коэффициента упитанности свидетельствуют о неудовлетворительном состоянии племенного стада. Ухудшение экстерьерных показателей может быть связано с плохим летним нагулом рыб или неблагоприятной зимовкой. Такие рыбы, как правило, имеют невысокую плодовитость. Среди них может наблюдаться повышенная гибель, особенно после гипофизарных инъекций при получении потомства заводским способом.

При анализе данных бонитировки важное значение имеет сравнение с предыдущими годами. Ухудшение экстерьерных показателей у производителей одного и того же стада дает основание для неблагоприятного прогноза результатов предстоящей нерестовой кампании. О неблагоприятном состоянии племенного стада свидетельствует и увеличение коэффициента изменчивости признаков.

§ 85. ОРГАНИЗАЦИЯ ПЛЕМЕННОГО УЧЕТА

Цель племенного учета — контроль за количественным и качественным составом ремонтно-маточного стада в рыбхозах. Различают три вида племенного учета: первичный, статистический и аналитический.

Первичный учет осуществляют непосредственно на рыбоводных предприятиях. Существует три вида первичной учетно-отчетной документации: 1) дневники и журналы, 2) сводные ведомости и 3) отчеты.

Дневники и журналы являются исходными документами для составления других видов учетно-отчетной документации и ведутся непосредственно при проведении технологических операций с племенными рыбами.

Дневники ведут в произвольной форме. В них отмечают дату проведения рыбоводных мероприятий, данные гидрохимических, гидробиологических и ихтиопатологических наблюдений, результаты контрольных ловов и другие необходимые сведения.

Журналы ведут в табличной форме. Рекомендуются формы журналов даны в приложении (формы 1–4). Хранятся они у работников, ведущих племенную работу.

Сводные ведомости (формы 5–7) составляют после завершения соответствующих рыбоводных мероприятий — облова зимних или летних прудов с племенным материалом, бонитировки. Оформляют их в двух экземплярах: один представляют в бухгалтерию, другой хранят в делах работника, ответственного за племенную работу.

Отчеты оформляют в текстовом виде с табличными приложениями.

Текстовая часть отчетов включает сведения по выполнению запланированных организационно-технических мероприятий, описание условий и результатов зимовки, летнего выращивания племенных рыб, нерестовой кампании, анализ количественного и качественного изменения племенного стада за определенный срок, данные ихтиопатологического обследования рыб, сведения по состоянию материально-технической базы для работ с племенными рыбами, предложения по дальнейшему совершенствованию племенной работы и другую аналогичную информацию.

Отчеты с табличными приложениями (формы 8–10) оформляют в трех экземплярах. Первый экземпляр отчета направляют в вышестоящую организацию, второй сдают в бухгалтерию и третий хранят в делах работника, ответственного за племенную работу.

Срок хранения первичных документов 5 лет.

Статистический учет осуществляют рыбохозяйственные организации по специализированным отчетным формам, утвержденным Центральным статистическим управлением. Один экземпляр отчета в установленные сроки передают вышестоящей организации, другой направляют в организацию, ведущую аналитический учет, и третий хранят в хозяйстве.

Аналитический учет осуществляют научно-исследовательские или иные аналогичные организации, расположенные в соответствующем регионе, на основе сведений, поступающих от производственных объединений, рыбокомбинатов и других рыбохозяйственных организаций. Организации, осуществляющие аналитический учет, обобщают сведения по соответствующему региону и представляют их в головную организацию — Селекционно-генетический центр.

Глава 20. МЕТОДЫ, ПРИМЕНЯЕМЫЕ В ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЕ С РЫБАМИ

§ 86. МЕЧЕНИЕ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ

Различают серийное и индивидуальное мечение рыб. Серийное мечение применяют при маркировке групп, различающихся по происхождению, возрасту, полу. Индивидуальное мечение, при котором каждая особь имеет свою метку, необходимо для паспортизации производителей, а также при специальных работах, таких как оценка производителей по потомству, изучение возрастной и сезонной динамики селекционных признаков и т. п.

Из числа известных способов мечения в работах с племенными рыбами наиболее пригодны три: подрезание плавников, мечение красителями и криоклеймение.

Подрезание плавников — наиболее простой способ серийного мечения. Прямыми ножницами обрезают примерно $\frac{2}{3}$ длины одного из парных (грудного, брюшного) плавников или лопасть (верхнюю или нижнюю) хвостового плавника. Необходимо следить, чтобы срез был ровный, под прямым углом к плавниковым лучам. В течение вегетационного сезона плавники отрастают, однако на месте среза остается рубец, заметный в течение нескольких лет.

Подрезание парных плавников используют обычно для мечения групп, различающихся по происхождению или возрасту. Следует, однако, иметь в виду, что подрезание грудных плавников препятствует нормальному движению рыб (особенно у рыб младшего возраста), поэтому при небольшом числе групп для их мечения лучше использовать подрезание одного из брюшных плавников. При маркировке рыб по полу самкам рекомендуется подрезать верхнюю, самцам — нижнюю лопасти хвостового плавника.

Мечение раствором красителей является эффективным способом мечения рыб с крупной чешуей (карпы, белые амуры и др.). Для мечения применяют стойкие водорастворимые красители, используемые в текстильной промышленности. В нашей стране широкое распространение получили 4 %-ные водные растворы активных красителей марки "X".

Раствор красителя вводят с помощью шприца с иглой в чешуйчатые кармашки. Необходимо следить, чтобы раствор не попал в мышцы, так как это может вызвать воспаление на месте инъекции.

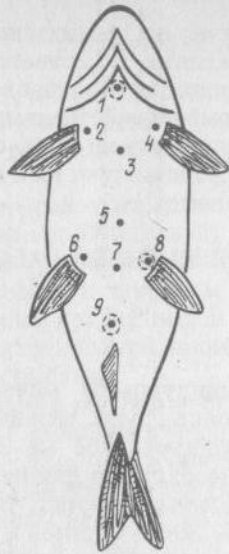


Рис. 55. Схема индивидуального мечения племенных рыб (точками и цифрами при них обозначены места введения красителей и соответствующие цифровые обозначения меток; пунктирными кружками отмечены метки рыбы с индивидуальным номером 198:

1 — оранжевая; 8 — синяя; 9 — красная)

Рис. 56. Схема группового мечения разновозрастных групп рыб (точками и цифрами при них обозначены места введения оранжевого красителя и соответствующие цифровые значения меток; кружком отмечена метка рыбы генерации 1973 г.)



Инъекцию растворов красителей используют как для серийного, так и для индивидуального мечения.

При индивидуальном мечении применяют десятичную систему обозначения меток, наносимых в области брюшка (рис. 55). Цвет красителя соответствует определенному разряду цифр (синий — единицы, красный — десятки, оранжевый — сотни), а место введения — значению цифры (от 1 до 9).

Цифровую систему меток используют также для серийного мечения групп разного возраста. Метки наносят оранжевым красителем в области спины (рис. 56). Каждой группе присваивают свой серийный номер (от 0 до 9), соответствующий последней цифре года рождения этих рыб.

Метки, нанесенные раствором красителей, хорошо заметны в течение нескольких лет.

Криоклеймение осуществляют тавром, охлажденным до низких температур с помощью, например, жидкого азота или твердого диоксида углерода.

Этот метод применяют как для серийного, так и для индивидуального мечения рыб с мелкой чешуей (форель, толстолобик, пелядь), а также для мечения карпов с редуцированным чешуйным покровом (разбросанных, голых, линейных). У чешуйчатых карпов, белых амуров и других рыб с крупной чешуей метки быстро исчезают.

При мечении охлажденное тавро прижимают к поверхности тела рыб на 1–3 с (в зависимости от вида и возраста рыб). На месте клеймения на коже изменяется пигментация, которая может оставаться хорошо заметной в течение нескольких лет.

В некоторых рыбхозах применяют устаревший метод выжигания меток нагретым до высокой температуры (докрасна) тавро. Метки сохраняются в течение длительного времени, однако рыбы болезненно переносят эту операцию.

§ 87. АНЕСТЕЗИРОВАНИЕ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ

Анестезирование племенных рыб применяют при мечении, бонитировке, гормональных инъекциях, получении половых продуктов и других работах. Применение анестезии позволяет уменьшить травматизацию рыб и облегчает выполнение соответствующих операций.

Известно много химических веществ, обладающих анестезирующим действием у рыб. В нашей стране наиболее широко используют хинальдин. Он представляет собой светло-желтую маслянистую жидкость с характерным резким запахом, хорошо растворимую в органических растворителях. Препарат хранят в темной посуде. Для анестезирования используют водную эмульсию хинальдина, который предварительно растворяют в этиловом спирте, ацетоне или эфире в соотношении 1 мл препарата: 10 мл растворителя. Полученную смесь смешивают с 1 л воды, получая таким образом концентрированную эмульсию анестетика.

При анестезии рыб к 10 л воды добавляют 20–30 мл концентрированной эмульсии. Чем выше температура воды, тем ниже доза препарата. Для более точного определения необходимой концентрации

вначале проводят пробное анестезирование 1–2 рыб. Нормальной считается дозировка, при которой рыбы засыпают через 3–5 мин и выходят из состояния наркоза через 5–7 мин после помещения их в свежую воду.

После проведения необходимых операций рыбу переводят в проточную воду. Для предупреждения асфиксии рыб и поддержания постоянной концентрации препарата анестезирующий раствор необходимо периодически обновлять.

Хинальдин обладает мягким анестезирующим действием и даже при длительной экспозиции в течение нескольких часов не оказывает отрицательного влияния на рыб. Единственным его недостатком является неприятный запах, в связи с чем некоторые рыбоводы предпочитают заменять хинальдин другими препаратами. Одним из таких препаратов является пропоксат – порошок, хорошо растворимый в воде, без запаха. В отличие от хинальдина препарат обладает более жестким действием и в связи с этим требует точной дозировки. При температуре 22–25 °С доза пропоксата для производителей карпа не должна превышать 3 мг/л, при 15–20 °С она может быть увеличена до 4 мг/л. Раствор пропоксата готовят обычно непосредственно перед употреблением, растворяя препарат в прудовой воде.

§ 88. ПЕРЕВОЗКА ПЛЕМЕННЫХ РЫБ И ОПЛОДОТВОРЕННОЙ ИКРЫ

Перевозка является неотъемлемым технологическим элементом в работах с племенными рыбами. Внутрехозяйственные перевозки осуществляют при пересадке племенных рыб из одной категории прудов в другую, проведении бонитировки, нерестовой кампании и т. д. Необходимость в систематических межхозяйственных перевозках возникает в случае обеспечения промышленных хозяйств производителями из специализированных репродукторов.

При внутрехозяйственной перевозке ремонта и производителей карпа транспортируют обычно в чанах, обтянутых брезентом, вместимостью около 0,4–0,5 м³. При длительности перевозки до 1 ч в чан загружают до 200 кг рыбы. После погрузки рыб чаны плотно закрывают крышками.

Транспортирование рыб на более длительное расстояние осуществляют в специальных герметических контейнерах или цистернах, устанавливаемых на автомашинах. Соотношение воды и рыбы должно быть от 3:1 до 4:1 в зависимости от длительности перевозки. В период транспортирования поддерживают благоприятный газовый режим путем подачи в емкости с рыбой кислорода из баллонов.

Транспортные емкости заполняют чистой, прохладной водой. Можно для этих целей использовать водопроводную хлорированную воду, которую после заполнения емкости аэрируют. Некрупных рыб (массой до 1,5–2 кг) можно транспортировать также в полиэтиленовых пакетах, заполненных водой и кислородом.

Перед транспортированием рыб необходимо выдержать в течение 2–3 дней в чистой проточной воде, без пищи.

Транспортирование лучше осуществлять при прохладной погоде: оптимальная температура воды 10–12 °С. В случае установки транспортировочных емкостей на открытых автомашинах для охлаждения их можно накрывать смоченной мешковиной. После окончания транспортирования производят выравнивание температуры воды в транспортировочной емкости и в прудах.

С целью увеличения плотности посадки при длительном транспортировании можно применять анестезирующие препараты. В нашей стране для анестезирования используют обычно хинальдин в концентрации от 10–12 мг/л (при температуре воды 10–15 °С) до 17–19 мг/л (при 22–24 °С). Плотность посадки рыб при этом может быть повышена в 2–3 раза и составлять 0,8–1,2 кг на 1 л воды в зависимости от температуры воды и длительности перевозки.

Транспортирование икры широко применяют в работах с форелью и сиговыми рыбами, а также карпом.

Транспортируют икру обычно на рамках с сетчатым дном, которые устанавливают друг на друга в изотермических ящиках со льдом. В ящик размером 50х45х50 см загружают до 5 млн. шт. икринок карпа.

Развивающуюся икру карпа удобно перевозить в стандартных полиэтиленовых пакетах (используемых для перевозки личинок). Икру отправляют со стадии начала органогенеза, примерно через 1 сут после начала инкубации. Перед транспортированием ее обрабатывают против сапролегнии "фиолетовым К" по обычной методике. В стандартный (40 л) пакет заливают 10–15 л прудовой воды, загружают до 3 млн. шт. (примерно 4–5 кг) развивающейся икры и заполняют кислородом. Время транспортирования икры в зависимости от плотности загрузки и температуры воды составляет 12–24 ч. Остановка в пути, при которой прекращается перемешивание икры в воде, не должна превышать 0,5 ч.

При соблюдении требуемых условий транспортирование не оказывает существенного отрицательного влияния на выживаемость эмбрионов. Снижение выхода личинок карпа из икры после транспортирования в мешках с кислородом по нормам не превышает 5%.

§ 89. НИЗКОТЕМПЕРАТУРНАЯ КОНСЕРВАЦИЯ СПЕРМЫ РЫБ

Низкотемпературная консервация (криоконсервация) половых клеток, и прежде всего спермиев, широко применяется в животноводстве. На рыбах первые успешные опыты были проведены в 50-х годах. К настоящему времени отработаны методы криоконсервации спермы лососевых, осетровых и карповых рыб. Методика замораживания яйцеклеток рыб пока не разработана.

При криоконсервации спермы ее предварительно охлаждают в холодильнике, разбавляют криозащитной средой и после разлития в ампулы или полиэтиленовые трубочки (соломинки) замораживают в паре жидкого азота по определенной программе. Ампулы с заморо-

женной спермой хранят в специальных изотермических хранилищах с жидким азотом. Иногда сперму консервируют в виде гранул, накапывая ее на сильно охлажденную поверхность.

Криоконсервированную сперму перевозят в сосудах Дьюара, заполненных жидким азотом. При размораживании ампулы с криоконсервированной спермой извлекают из жидкого азота и помещают в водяную баню при температуре 40 °С. Для обеспечения равномерного размораживания ампулы взбалтывают в воде примерно в течение 30 с до появления в них жидкой фракции, затем перемешивание ее содержания продолжают на воздухе до полного размораживания спермы.

Размороженную сперму используют для осеменения икры сразу же после оттаивания. При осеменении сперму приливают к икре одновременно с 0,35 %-ным раствором двууглекислого натрия в соотношении: на 100 г икры 10 мл спермы и 100 мл активирующего раствора. Икру и сперму перемешивают в активирующем растворе в течение 50 с, после чего икру обесклеивают и инкубируют по обычной методике.

Криоконсервация спермы может использоваться при решении различных задач, и прежде всего для сохранения существующего генетического разнообразия рыб. В настоящее время в НПО по рыбоводству создается коллекционный банк спермы разных пород карпа и разновидностей сазана. В будущем намечено организовать в стране такие банки по осетровым, лососевым и другим видам рыб. В сочетании с индуцированным андрогенезом (см. главу 9) и другими специальными методами криоконсервация спермы позволит восстанавливать исчезающие ценные виды и породы рыб.

Создание достаточно мощных промышленных низкотемпературных банков даст возможность резервировать и длительно использовать сперму ценных самцов, значительно расширит возможности промышленной гибридизации, обеспечит возможность скрещивания между видами рыб, нерестящимися в разное время, освободит хозяйства от необходимости содержать страховой запас самцов. Некоторые хозяйства в перспективе смогут вообще отказаться от содержания собственных самцов и централизованно обеспечиваться спермой из низкотемпературных банков.

Контрольные вопросы и задания

1. Какова организация селекционно-племенного дела в рыбоводстве? 2. Как формируются племенные стада в репродукторах и промышленных рыбхозах? 3. Какова биотехника выращивания племенных рыб? 4. Как получают потомство прудовых рыб? 5. Как осуществляют бонитировку и учет племенных рыб? 6. Описать методы, применяемые в племенной работе с рыбами.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ФОРМЫ УЧЕТНО-ОТЧЕТНЫХ ДОКУМЕНТОВ ПО ПЛЕМЕННОМУ РЫБОВОДСТВУ

1. ЖУРНАЛ БОНИТИРОВКИ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ И РЕМОНТА

№ пруда	Вид, породная принадлежность, метка, возраст, чешуйный покров рыб	Индивидуальный номер рыбы	Пол рыбы	Данные взвешивания, кг			Данные измерения рыб, см	
				Масса рыбы с тарой	Масса тары	Масса рыбы без тары (P)	Длина тела (l)	Наибольшая высота тела (H)

Продолжение

№ пруда	Данные измерения рыб, см		Экстерьерные индексы			Племенной класс рыбы	Примечание
	Наибольшая толщина тела (Br)	Наибольший обхват тела (O)	Коэффициент упитанности (P/l · 100 ³), %	l/H	Br/l · 100, %		

2. ПРИЛОЖЕНИЕ К ОТЧЕТУ О РЕЗУЛЬТАТАХ НЕРЕСТОВОЙ КАМПАНИИ

Дата получения икры	Вид, породная принадлежность, чешуйный покров, возраст и пол рыбы	Количество использованных производителей, шт.	Средняя масса рыб, кг	Количество самок, отдавших икру	
				шт.	%
1	2	3	4	5	6

Продолжение

Дата получения икры	Количество погибших производителей		Общее количество полученной икры		Общее количество полученных личинок		Рабочая плодовитость самок	
	шт.	%	кг	тыс. шт.	% от количества икры	тыс. шт.	Рабочая плодовитость самок	
							по икре, тыс. шт.	по личинкам, тыс. шт.
1	7	8	9	10	11	12	13	14

Продолжение

Дата получения икры	Распределение личинок				Примечание
	Посажено на выращивание, тыс. шт.	Посажено на подращивание, тыс. шт.	Реализовано		
			Наименование хозяйства	тыс. шт.	
1	15	16	17	18	19

Примечание. При оформлении отчетов по естественному нересту в графе 1 указывается дата нереста производителей, графы 9, 10, 13 могут опускаться.

3. ПРИЛОЖЕНИЕ К ГОДОВОМУ ОТЧЕТУ ПО ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЕ С РЫБАМИ

Вид, породная принадлежность, чешуйный покров и пол рыб	Возраст рыб		Наличие на начало отчетного периода		Приход			
	На начало отчетного периода	На конец отчетного периода	Количество, шт.	Общая масса, кг	Поступили из других хозяйств		Переведены из ремонтного стада	
					Количество, шт.	Общая масса, кг	Количество, шт.	Общая масса, кг
1	2	3	4	5	6	7	8	9

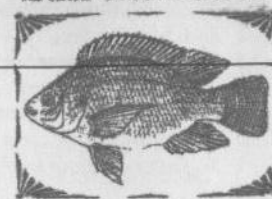
Продолжение

Вид, породная принадлежность, чешуйный покров и пол рыб	Приход		Расход					
	Переведены в стадо производителей		Реализованы как племенной материал		Отбракованы и реализованы как товарная рыба		Использованы для анализа	
	Количество, шт.	Общая масса, кг	Количество, шт.	Общая масса, кг	Количество, шт.	Общая масса, кг	Количество, шт.	Общая масса, кг
1	10	11	12	13	14	15	16	17

Продолжение

Вид, породная принадлежность, чешуйный покров и пол рыб	Отход, шт.			Остаток на конец отчетного периода		Примечание
	За зимовку	За преднерестовый и нерестовый периоды	За период летнего нагула	Количество, шт.	Общая масса, кг	
1	18	19	20	21	22	23

- Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. / Под. ред. В. С. Кирпичникова. — Л.: Наука, 1983. — 200 с.
- Биохимическая и популяционная генетика рыб / Под. ред. В. С. Кирпичникова. — Л.: Изд. Ин-та цитологии АН СССР, 1979. — 183 с.
- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука, 1985. — 300 с.
- Генетика в аквакультуре / Под ред. В. С. Кирпичникова. — Л.: Наука, 1989. — 120 с.
- Катасонов В. Я., Черфас Н. Б. Селекция и племенное дело в рыбоводстве. — М.: Легкая промышленность, 1986. — 182 с.
- Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. — Л.: Наука, 1987. — 520 с.
- Черфас Н. Б., Цой Р. М. Новые генетические методы селекции рыб. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. — 101 с.



Введение	3
Раздел I. Основы генетики рыб	7
Глава 1. Материальные основы наследственности и цитогенетика размножения	7
§ 1. Изменчивость и эволюция кариотипов рыб	7
§ 2. Генетика определения пола у рыб	12
§ 3. Закладка воспроизводительной системы и дифференцировка пола у рыб	14
§ 4. Гаметогенез и оплодотворение	17
§ 5. Стадии зрелости половых желез рыб	22
§ 6. Естественный гиногенез и гибридогенез у рыб	24
Глава 2. Наследование качественных морфологических признаков у рыб	27
§ 7. Генетика чешуйного покрова у карпа	27
§ 8. Генетика признаков окраски у объектов рыбоводства	31
§ 9. Изменчивость по внешним дискретным признакам у рыб естественных водоемов	33
§ 10. Фенотипы у рыб	34
Глава 3. Биохимическая генетика рыб	34
§ 11. Понятие о белковом наследственном полиморфизме	34
§ 12. Использование белкового полиморфизма в селекции рыб	39
§ 13. Наследование групп крови у рыб	42
Глава 4. Генетика количественных признаков	43
§ 14. Понятие количественного признака	43
§ 15. Наследование количественных признаков	46
§ 16. Методы определения коэффициента наследуемости	48
§ 17. Факторы, влияющие на величину показателя наследуемости	52
§ 18. Наследуемость количественных признаков у рыб	53
§ 19. Повторяемость признаков	55
Раздел II. Цели и методы селекции рыб	56
Глава 5. Особенности селекции рыб	56
§ 20. Понятие селекции	56
§ 21. Биологические особенности рыб как объектов селекции	56

Глава 6. Направления селекции рыб	58
§ 22. Основные направления и цели селекции	58
§ 23. Скорость роста	59
§ 24. Жизнеспособность и устойчивость к заболеваниям	63
§ 25. Пищевая ценность	65
§ 26. Репродуктивные признаки	65
§ 27. Морфологические и физиологические признаки	68
§ 28. Селекционные индексы	70
Глава 7. Системы разведения и типы скрещивания	71
§ 29. Инбридинг	71
§ 30. Аутбридинг	74
§ 31. Скрещивание	74
§ 32. Гетерозис	77
§ 33. Методы оценки гетерозиса и селекция на гетерозис	79
Глава 8. Отбор	81
§ 34. Формы и методы отбора	81
§ 35. Эффективность разных методов отбора	85
§ 36. Комбинированный отбор	88
Глава 9. Генетические методы селекции рыб	89
§ 37. Индуцированный мутагенез	89
§ 38. Гормональная и генетическая регуляция пола	93
§ 39. Индуцированный гиногенез	95
§ 40. Андрогенез	101
§ 41. Индуцированная полиплоидия	102
§ 42. Генная инженерия	108
Глава 10. Организация селекционной работы с рыбами	109
§ 43. Селекционные программы	109
§ 44. Аprobация селекционного достижения	112
§ 45. Технологические требования при селекции рыб	113
Раздел III. Селекция и промышленная гибридизация в рыбоводстве	117
Глава 11. Порода и внутривидовая структура в рыбоводстве	117
§ 46. Породы и породные группы	117
§ 47. Внутривидовая структура	118
Глава 12. Селекция карпа	119
§ 48. Краткая история селекции карпа	119
§ 49. Украинские породы карпа	121
§ 50. Ропшинский карп	124
§ 51. Сарбоянская порода карпа	127
§ 52. Парская порода карпа	129
§ 53. Среднерусский карп	132
§ 54. Казахстанский карп	134
§ 55. Краснодарский краснухоустойчивый карп	135
§ 56. Селекционные работы с другими породами карпа в СССР	138
§ 57. Селекция карпа за рубежом	139

Глава 13. Селекционные работы с другими видами рыб	141
§ 58. Лососевые рыбы	141
§ 59. Растительноядные рыбы	143
§ 60. Сиговые рыбы	144
§ 61. Осетровые	145
Глава 14. Промышленная гибридизация в рыбоводстве	145
§ 62. Методы получения промышленных гибридов	145
§ 63. Промышленное скрещивание карпа и сазана	148
§ 64. Межпородное и внутривидовое скрещивание карпа	149
§ 65. Межвидовая промышленная гибридизация рыб	150
Раздел IV. Племенное дело в рыбоводстве	152
Глава 15. Организация селекционно-племенного дела в рыбоводстве	152
§ 66. Формы и методы селекционно-племенной работы с рыбами	152
§ 67. Системы организации селекционно-племенного дела в рыбоводстве	153
§ 68. Типы селекционно-племенных хозяйств	156
§ 69. Племенная служба	157
Глава 16. Формирование племенных стад в репродукторах и промышленных рыбхозах	158
§ 70. Принципы формирования промышленных стад	158
§ 71. Определение численности маточного стада	160
§ 72. Нормы отбора и расчет численности ремонта	161
§ 73. Расчет площади прудов	162
Глава 17. Биотехника выращивания племенных рыб	164
§ 74. Летний нагул	164
§ 75. Зимовка	171
§ 76. Преднерестовое содержание производителей	172
Глава 18. Получение потомства	175
§ 77. Естественный нерест карпа	175
§ 78. Заводской способ воспроизводства карпа	177
§ 79. Получение потомства у других видов прудовых рыб	185
§ 80. Организация заводского воспроизводства рыб	189
Глава 19. Бонитировка и учет племенных рыб	190
§ 81. Организация бонитировки	190
§ 82. Разделение производителей по полу	192
§ 83. Разделение рыб на племенные классы	193
§ 84. Индивидуальные измерения рыб	194
§ 85. Организация племенного учета	196
Глава 20. Методы, применяемые в племенной работе с рыбами	197
§ 86. Мечение племенных рыб	197
§ 87. Анестезирование племенных рыб	199
§ 88. Перевозка племенных рыб и оплодотворенной икры	200
§ 89. Низкотемпературная консервация спермы рыб	201
Приложения	203
Список рекомендуемой литературы	206