

**В.Я.Катасонов·Н.Б.Черкас**

**СЕЛЕКЦИЯ  
и племенное  
дело  
В рывбо·  
Водстве**



МОСКВА АГРОПРОМИЗДАТ 1986

## ВВЕДЕНИЕ

Товарное рыбоводство — быстро развивающаяся отрасль народного хозяйства, призванная обеспечить население страны полноценным белковым продуктом. За последние 20—25 лет производство товарной рыбы в стране возросло почти в 10 раз.

Дальнейший рост продукции возможен только на основе комплексной интенсификации рыбоводства. Одним из важнейших путей интенсификации является улучшение качества объектов разведения путем создания новых высокопродуктивных пород рыб.

Хотя выращиванием рыб в прудах человек занимается в течение многих столетий, процесс формирования пород рыб, по существу, только начинается. Даже у традиционного объекта товарного рыбоводства — карпа имеется очень небольшое число пород, не столь существенно отличающихся друг от друга. Селекция карпа в большинстве случаев ограничена сравнительно малым числом поколений направленного отбора и охватывает небольшое число признаков. Фактически этот вид находится на начальной стадии пороодообразования и еще обладает достаточно широкой генетической изменчивостью. Ограниченное число пород форели создано за рубежом (США, Канада). Селекция других ("новых") объектов товарного рыбоводства (растительноядные рыбы, буффало и др.) только начинается.

Характерными чертами технологии современного высокоинтенсивного товарного рыбоводства являются чрезвычайно высокие плотности посадки, применение поликультуры (совместное выращивание разных видов рыб), интенсивное кормление искусственными кормами и снижение в рационе доли естественной пищи.

В настоящее время выращивание рыб осуществляется в условиях ухудшенного гидрохимического режима, более напряженной эпизоотической ситуации. Крайне неблагоприятные последствия имеет загрязнение водоемисточников хозяйств технологическими отходами промышленных и сельскохозяйственных предприятий.

Одновременно с развитием прудового рыбоводства большое значение в производстве товарной рыбы приобретает культивирование рыб в садках и бассейнах хозяйств, использующих отработанные воды тепловых и атомных электростанций, а также в установках с замкнутым водообеспечением (индустриальное рыбоводство).

Таким образом, перед селекционерами стоит задача создания пород с высокой продуктивностью в условиях, резко отличных от природных. Решение этой задачи требует преобразования наследственных свойств объектов рыбоводства путем интенсивной селекционной работы.

Вместе с тем успешное использование пород рыб невозможно без хорошо налаженного племенного дела, основной задачей которого является выращивание необходимого числа племенных рыб в условиях, обеспечивающих полную реализацию породных особенностей.

По своей сути товарное рыбоводство близко к другим отраслям животноводства и поэтому методы селекционно-племенной работы с рыба-

ми и сельскохозяйственными животными имеют много общего. Однако селекция и племенное дело в рыбоводстве имеют свою специфику, связанную с биологическими особенностями рыб: их высокой плодовитостью, наружным оплодотворением, поздним половым созреванием и др. В отличие от животноводства, где в центре внимания стоит отдельная особь, в рыбоводстве селекционер имеет дело с массовым материалом. В связи с этим ряд методов селекционной работы, успешно используемых при селекции сельскохозяйственных животных (например, отбор по происхождению и др.), в работах с рыбами оказывается малоэффективным или вовсе непригодным. В то же время в работах с рыбами можно использовать специальные генетические методы (индуцированный гиногенез и мутагенез, экспериментальную полиплоидию и др.), применение которых на домашних животных практически невозможно прежде всего из-за низкой плодовитости последних.

Другая важная особенность работ с рыбами связана со сложностью обеспечения стандартных, строго контролируемых условий содержания, что требует использования особых методов оценки селекционируемого материала.

Таким образом, методы селекции и племенной работы с сельскохозяйственными животными не могут быть автоматически перенесены в рыбоводство. Рыбоводство должно иметь свою систему приемов и методов селекционно-племенной работы, построенную на общих принципах, но учитывающую биологические особенности рыб.

В разработке вопросов теории и практики селекционно-племенного дела в рыбоводстве большие заслуги принадлежат советским ученым, среди которых в первую очередь следует назвать имена известных генетиков-селекционеров В. С. Кирпичникова и К. А. Головинской. Ими был выдвинут ряд основополагающих идей и осуществлены фундаментальные исследования по генетике рыб и вопросам селекционно-племенной работы.

Первые работы по генетике и селекции прудовых рыб в СССР относятся к 30–40-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. Полученные в этих исследованиях данные сразу же нашли практическое применение в селекционно-племенной работе. В 30–40-е годы на Украине под руководством А. И. Куземы началась селекционная работа с карпом, завершившаяся впоследствии созданием украинских пород карпа. В довоенный период по инициативе В. С. Кирпичникова была начата работа по гибридизации карпа с сазаном, подтвердившая эффективность промышленного скрещивания в рыбоводстве. Конец 40-х – начало 50-х годов связан с организацией работ по селекции ропшинского, белорусского и парского карпов (эти работы возглавляли В. С. Кирпичников, Д. П. Поликсенов, К. А. Головинская). В этот же период К. А. Головинской и Д. Д. Ромашовым были выполнены исследования однополлой формы серебряного карася, завершившиеся открытием естественного гиногенеза у данного вида.

Интерес к вопросам селекции и племенной работы возростал парал-

дельно с развитием прудового рыбоводства. В СССР он был связан со строительством крупных карповых хозяйств и необходимостью увеличения общего объема товарной продукции. Уже к середине 60-х годов стало очевидным несоответствие между запросами промышленности и состоянием 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 во многих республиках страны были организованы работы по селекции местных пород карпа: среднерусского (ВНИИПРХ), краснодарского (ГосНИОРХ, позднее ВНИИПРХ), казахстанского (КазНИИПРХ), литовского (Институт зоологии и паразитологии АН ЛитССР), молдавского (МолНИРХС). Одновременно продолжались работы по селекции ропшинского (ГосНИОРХ), украинских (УкрНИИПРХ) и белорусского (БелНИИПРХ) карпов. В 60-х годах ГосНИОРХом были начаты работы по селекции радужной форели, а позднее — по селекции пеляди.

Развитию селекционных работ способствовали успехи в изучении генетических особенностей объектов разведения. На основе общих принципов селекции 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 внедрения двухлинейного разведения, позволяющего использовать эффект гетерозиса. В 60–70-х годах наметились заметные успехи в разработке генетических методов селекции рыб — индуцированного гиногенеза и мутагенеза.

Исследования по племенному делу в течение длительного времени были направлены прежде всего на разработку биотехники содержания ремонта и производителей карпа, способов проведения бонитировки маточных стад в промышленных хозяйствах. Начиная с 60-х годов, наряду с дальнейшим развитием этих работ, возникла необходимость проведения исследований, связанных с внедрением новой технологии и новых форм товарного рыбоводства (в частности, заводского метода воспроизводства, поликультуры, хозяйств индустриального типа и др.).

Несмотря на ряд имеющихся публикаций, вопросы селекции и племенного дела не получили пока еще достаточно полного отражения в рыбохозяйственной литературе. Вышедшая в 1979 г. чрезвычайно ценная книга В. С. Кирпичникова "Генетические основы селекции рыб" [89] посвящена прежде всего вопросам генетики рыб; проблемы селекции изложены в ней в краткой форме, а вопросы племенного дела не затронуты вообще.

Накопленный огромный исследовательский материал нуждается в обобщении и подведении итогов научных и практических достижений в области селекции и племенного дела. Такая работа одинаково важна как для успешного внедрения уже имеющихся научных достижений,

так и для развития будущих исследований. Этой целью задались авторы, приступая к подготовке книги.

Книга рассчитана на читателя, знакомого с основными положениями хромосомной теории наследственности и генетическими основами селекции. Поэтому авторы сочли возможным не рассматривать общие вопросы генетики и селекции, которые изложены в многочисленных учебниках и учебных пособиях. Основным главам книги (гл. 2—4) предшествует очень краткое изложение данных по кариологии и частной генетике объектов прудового рыбоводства, где особое внимание уделено признакам, имеющим селекционное значение.

Авторы надеются, что настоящая книга будет способствовать дальнейшему развитию селекционно-племенного дела в рыбоводстве.

Гл. 1 и параграф "Генетические методы селекции" (гл. 3) подготовлены Н. Б. Черфас, остальные главы — В. Я. Катасоновым.

## Глава 1. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ЧАСТНАЯ ГЕНЕТИКА ПРУДОВЫХ РЫБ

Данные по частной генетике рыб имеют огромное значение для работ по селекции. Чтобы изменить какой-либо признак в желаемом направлении, селекционер должен располагать сведениями об особенностях наследования этого признака и роли генетических факторов в его изменчивости.

Развитие многих селекционно-важных признаков коррелятивно связано с развитием воспроизводительной системы. Кроме того, показатели репродуктивной способности (плодовитость, скорость полового созревания и др.) сами по себе могут быть предметом селекции; их оценка имеет большое значение и при выращивании пользовательных производителей (см. гл. 2 и 5).

Таким образом, данные по частной генетике и особенностям размножения рыб необходимы для разработки научных основ селекции и племенного дела. В настоящей главе приведены общие сведения, касающиеся развития воспроизводительной системы и гаметогенеза у рыб, а также сведения по частной генетике основных объектов товарного рыбоводства.

### ХРОМОСОМНЫЕ НАБОРЫ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ ПРИЗНАКОВ ПОЛА У РЫБ

**Хромосомы рыб.** Совокупность особенностей хромосомного набора (число хромосом, их форма, размеры и другие признаки) является важнейшей характеристикой вида. К настоящему времени хромосомные наборы изучены примерно у 1400 видов рыб [32]. Для многих видов составлены кариограммы — распределение и систематизация хромосом по форме и размерам (рис. 1).

Число хромосом у разных видов варьирует очень сильно: от 12 у представителей сем. *Gonostomatidae* и до 248 у ленского осетра *Acipenser baeri* Brandt. Сведения о числе хромосом у основных объектов товарного рыбоводства представлены в табл. 1.

Таблица 1

Данные о кариотипах у некоторых объектов товарного рыбоводства [32]

Вид	Диплоидное число $2n$	Число плеч $NF$
Карп <i>Cyprinus carpio</i> L.*	100	148 и 152
Радужная форель и стальноголовый лосось <i>Salmo gairdneri</i> Rich.	58—62	104
Пелядь <i>Coregonus peled</i> (Gm)	74	96
Белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i> (Val.)	48	84 и 88
Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Val.)	48	68—86
Пестрый толстолобик <i>Aristichthys nobilis</i> (Rich.)	48	74—86

Вид	Диплоидное число $2n$	Число плеч $NF$
Серебряный карась <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch (диплоидная двуполая форма)	100	160
Серебряный карась <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch (триплоидная гиногенетическая форма) (р. Амур)	156	252
То же (УССР)	160	288
” (тетраплоидная форма) (Япония)	206	352
Канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i> (Raf.)	56-58	92-94
Сом <i>Silurus glanis</i> L.	60	100-120
Веслонос <i>Polyodon spathula</i> Walb.	120	160
Тиляпия <i>Tilapia mossambica</i> Petters	44	44-50
Буффало <i>Ictiobus</i> sp.	99-100	-
Линь <i>Tinca tinca</i> (L.)	48	80
Белуга <i>Huso huso</i> (L.)	116-118	184-186
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> L.	116-118	188-200
Американские окуни р. <i>Micropterus</i>	46	48

\* У японских декоративных карпов  $2n = 99 \div 102$ . Изменчивость обусловлена варьированием числа микрохромосом от 0 до 4.

Важную роль в эволюции многих видов рыб (карповых, лососевых, осетровых и др.) играла полиплоидия — кратное увеличение числа хромосомных наборов. По данным В. П. Васильева [32], из 1400 кариотипически изученных видов не менее 150 являются полиплоидами. Полиплоидом по происхождению является, например, карп, который имеет вдвое большее число хромосом, чем подавляющее большинство других карповых рыб (линь, лещ, плотва и др.). Среди осетровых обнаружены тетра- и даже октоплоидные виды.

Некоторые различия по числу и структуре хромосом могут наблюдаться и внутри вида (см. табл. 1). Одним из источников хромосомного полиморфизма (особенно выраженного у лососевых рыб) являются так называемые “робертсоновские транслокации” — разделение или слияние

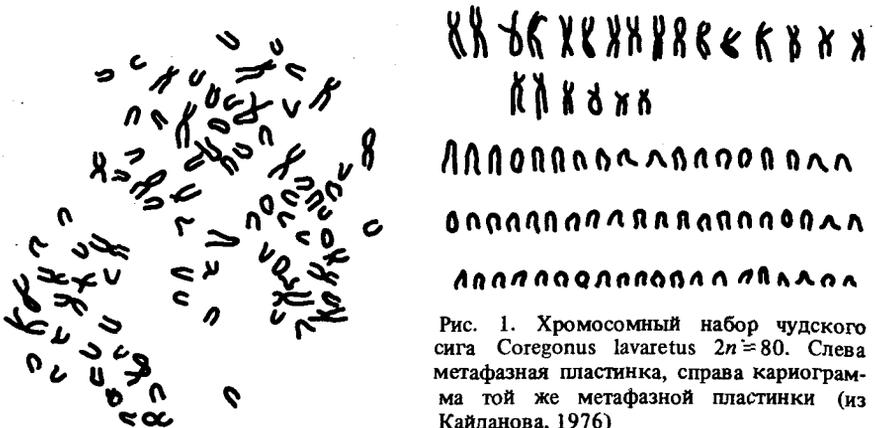


Рис. 1. Хромосомный набор чудского сига *Coregonus lavaretus*  $2n \approx 80$ . Слева метафазная пластинка, справа кариограмма той же метафазной пластинки (из Кайданова, 1976)

хромосомы в области центромеры. В первом случае из одной двуплечей хромосомы возникают две одноплечих, во втором, наоборот, две хромосомы образуют одну. Общее число плеч ( $NF$ ) и количество ДНК в ядре остаются при этом неизменными. Примером хромосомного полиморфизма может служить изменчивость числа хромосом у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. ( $2n = 52 \div 54$ ), радужной форели ( $2n = 58 \div 62$ ), черноморской смариды *Spicara flexuosa* (Centracanthidae) ( $2n = 44 \div 46$ ). У черноморской смариды имеется форма с  $2n = 46$ , а также формы с  $2n = 45$  и с  $2n = 44$ , причем две последние формы возникли в результате слияния одной и двух пар акроцентрических хромосом соответственно [89, 32]. У одного и того же вида могут встречаться разные по хромосомной конституции типы. У щиповок *Cobitis biwae* ( $2n = 48$ ) по особенностям хромосомного набора выделяют три формы, различающиеся соотношением мета-, субмета- и акроцентрических хромосом. Наряду с ними обнаружена и тетраплоидная форма с  $2n = 96$ . У *S. taenia taenia* имеется диплоидная форма ( $2n = 50$ ) и два типа тетраплоидов: с  $2n = 86$  и  $2n = 94$  хромосомами. Наконец, у *S. taenia striata* имеется диплоидная форма с  $2n = 50$  и тетраплоидная (с  $2n = 98$  хромосом) [253].

Характеристика кариотипа широко используется в ихтиологических работах для уточнения систематического положения вида (кариосистематика), а также при изучении вопросов эволюции и филогении рыб. По кариологическим данным, возможна идентификация межвидовых гибридов, возникающих в природных популяциях в результате естественной гибридизации. В селекционных работах анализ кариотипов необходим при проведении отдаленной гибридизации и при разработке специальных генетических методов селекции (см. гл. 3). Данные о кариотипах могут быть полезны при проверке генетической полноценности потомств, полученных с использованием экстремальных воздействий на половые клетки или ранние зародыши рыб (например, в случае криоконсервации половых продуктов). Цитогенетический контроль развивающихся эмбрионов используют и при получении потомства заводским способом.

**Хромосомный механизм определения пола у рыб.** У многих видов рыб, в том числе и у большинства объектов товарного рыбоводства, пол определяется присутствием в хромосомном наборе пары половых хромосом (гетерохромосом). Хотя идентификация половых хромосом представляет большую трудность, у ряда видов (среди объектов товарного рыбоводства у радужной форели [251]) они выявлены прямым цитологическим анализом. Хромосомная детерминация пола может быть также установлена косвенными методами: например, с помощью гормональной инверсии пола или индуцированного гиногенеза (см. гл. 3).

У рыб известно два типа хромосомного определения пола: с мужской и женской гетерогаметностью. При мужской гетерогаметности самки имеют две одинаковые половые хромосомы (генотип  $XX$ ), а самцы — две разные (генотип  $XY$ ). При женской гетерогаметности, наоборот: разные половые хромосомы у самок (генотип  $ZW$ ) и одинаковые у самцов (генотип  $ZZ$ ). Таким образом, при мужской гетерогаметности пол будущего потомка определяется спермием, а при женской — яйцеклеткой.

Большинству исследованных видов рыб свойственна мужская гете-

рогаметность. Среди объектов товарного рыбоводства она обнаружена у карпа, белого амура, радужной форели, стальноголового лосося. Женская гетерогаметность широко распространена среди представителей сем. карпозубых *Cyprinodontidae*. В некоторых случаях близкие виды имеют разный тип определения пола. Например, у тилипии известны виды с мужской и женской гетерогаметностью [258].

Наряду со строго раздельнополоыми видами (так называемыми гонохористами) среди рыб встречаются гермафродиты [89, 139]. Различают ювенальный гермафродитизм (присутствие одновременно женских и мужских половых клеток только на ранних стадиях у неполовозрелых особей) и истинный гермафродитизм. В последнем случае возможно самооплодотворение, как, например, у каменного окуня *Serranus Scriba*, или последовательная смена половой принадлежности в онтогенезе (губаны, сем. *Labridae*). При гермафродитизме решающая роль в детерминации пола принадлежит, очевидно, негенетическим факторам, а влияние половых хромосом (если они есть) отступает на второй план.

#### **РАЗВИТИЕ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У РЫБ**

Процесс развития воспроизводительной системы включает формирование половой железы — яичника или семенника (гонадогенез) и превращение первоначально индифферентных половых клеток в зрелые мужские или женские половые клетки — гаметы (гаметогенез).

На начальной стадии онтогенеза выделяют так называемый "индифферентный период", в течение которого появляются первичные половые клетки (ППК). Позднее в результате многократных митозов ППК в половой железе образуется необходимый запас половых клеток — гониев (оогониев у самок и сперматогониев у самцов). У карповых рыб зачаток гонады с ППК можно обнаружить уже в первый месяц после вылупления [54, 120]. В дальнейшем наступает период анатомической и цитологической дифференцировки пола.

Признаки анатомической дифференцировки пола у разных видов рыб различны. У карповых рыб, в том числе у карпа, карася, белого амура, белого толстолобика, главным признаком анатомической дифференцировки пола является способ прикрепления гонады к перитонеальному эпителию (рис. 2) [54, 120]. Яичник прикрепляется к перитонеальному эпителию двумя мезовариями, в результате чего образуется овариальная полость. У самцов семенник подвешен на одном мезорхии и на поперечном срезе имеет вид грушевидного образования. У радужной форели и других представителей рода *Salmo* первыми признаками анатомической дифференцировки пола являются особенности расположения кровеносных сосудов [139]: у самцов крупные кровеносные сосуды проходят в дорзальном участке железы, а у самок — по центру. Анатомическая дифференцировка пола у карпа и белого толстолобика завершается в течение первого лета жизни, в возрасте 2–2,5 мес [54, 120].

Цитологическая дифференцировка связана с началом гаметогенеза, т. е. превращением первоначально индифферентных гониев в оогонии

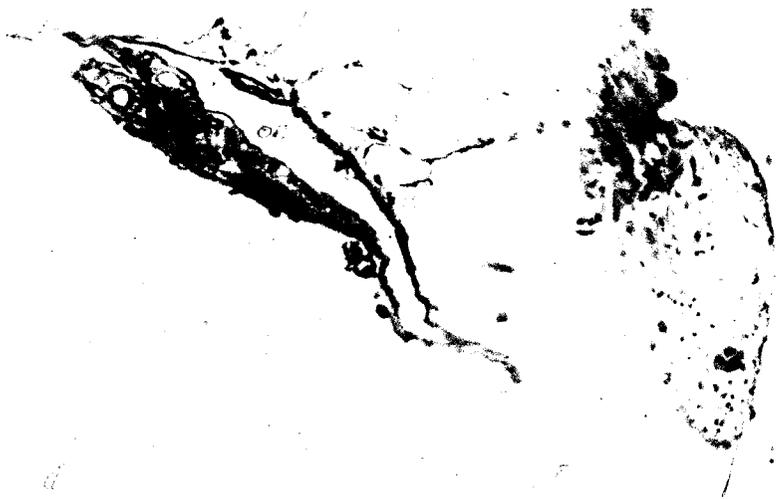


Рис. 2. Признаки анатомической дифференцировки пола у карпа: поперечный срез яичника (а) и семенника (б); оп — овариальная полость

или сперматогонии. У карпа в зоне умеренного климата цитологическая дифференцировка гонады выявляется осенью у сеголетков; у белого толстолобика (Узбекистан) — в возрасте 5–6 мес [54]; у радужной форели — в возрасте 32–42 (♀♀) и 42–75 (♂♂) сут [57].

Цитоморфологические особенности отдельных фаз гаметогенеза у разных видов в целом сходны. Видовые различия касаются в основном продолжительности отдельных фаз и периодов гаметогенеза. Ниже дается краткая характеристика этого процесса, включая составляющие его основу мейотические преобразования хромосом.

**Оогенез.** В процессе развития женская половая клетка претерпевает существенные изменения, в результате чего она превращается в зрелую яйцеклетку. Эти изменения затрагивают все структурные элементы клетки: хромосомы (и ядро в целом), цитоплазму, оболочки. Они приводят к изменению размеров клетки, ее морфологии, химического состава, метаболизма. В период оогенеза осуществляется первое (редукционное) деление мейоза, которое приводит к перераспределению хромосом в половых клетках и к сокращению их числа до гаплоидного уровня.

Весь путь развития женской половой клетки — от ее начальной стадии до зрелого яйца — подразделяют на 4 периода: синаптенный путь, протоплазматический (малый) рост, трофоплазматический (большой) рост и период созревания<sup>1</sup> (табл. 2) (рис. 3).

Период синаптенного пути связан с вступлением оогония в мейоз. С этого момента женскую половую клетку называют ооцитом (до завер-

<sup>1</sup> Указанная периодизация, принятая в икhtiологических и рыбноводных исследованиях, была предложена в конце 30-х годов В. А. Мейеном и в дальнейшем видоизменялась лишь в деталях.

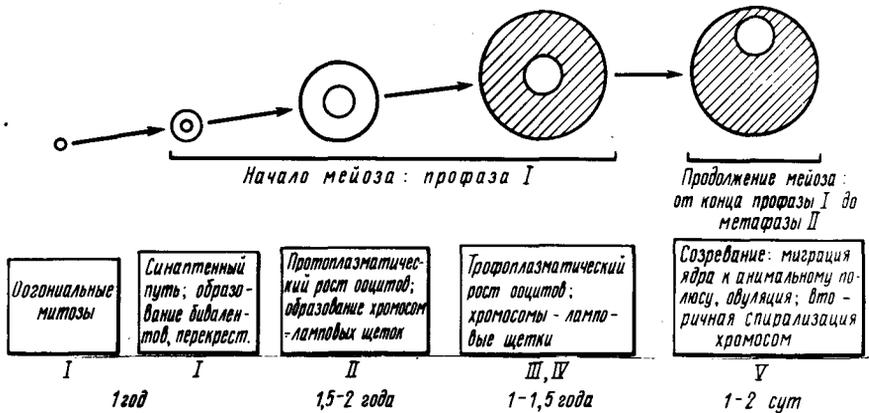


Рис. 3. Оогенез: последовательные стадии развития женской половой клетки и мейотические преобразования. Римскими цифрами обозначены стадии зрелости яичника [204, с изменениями]

шения первого деления мейоза — ооцитом первого порядка). Основными признаками периода синаптенного пути являются спирализация хромосом и характер их распределения в ядре: на стадии зиготены в процессе конъюгации (синапсиса) гомологов одни концы хромосом объединяются в хроматиновую глыбку, смещенную к оболочке ядра, а другие, противоположные свободные концы хромосом распределяются по остальному пространству ядра. На гистологическом препарате такая ориентация хромосом создает подобие букета ("стадия букета").

Период протоплазматического роста характеризуется появлением в ядре многочисленных ядрышек и хромосом типа "ламповых щеток". Вокруг ооцита формируется однослойная оболочка из фолликулярных клеток. Размеры ооцита в этот период сильно увеличиваются (см. табл. 2) в основном за счет увеличения объема протоплазмы.

В период трофоплазматического роста в ооците происходит интенсивное накопление желтка. Этот процесс может быть подразделен на несколько следующих друг за другом фаз: фазы вакуолизации, начальные фазы отложения желтка и т. д. Одновременно усложняется строение оболочки: фолликулярная оболочка становится двуслойной, в собственной оболочке ооцита возникает радиально исчерченная зона (*zona radiata*), образованная особыми микроворсинками. К концу данного периода ооцит достигает дефинитивного размера (у разных рыб до 1 мм и более в диаметре).

Трофоплазматический рост ооцита регулируется женскими половыми гормонами — эстрогенами, которые вызывают в печени рыбы синтез вителлогенина<sup>1</sup>. Последний переносится по кровеносному руслу к ооциту и поступает через систему его оболочек в цитоплазму (в незначительном объеме вителлогенин синтезируется и в самом ооците).

Период созревания характеризуется быстро протекающими ядерными преобразованиями: завершается первое редукционное деление мейоза и наступают начальные стадии второго мейотического деления.

<sup>1</sup> Белок, который синтезируется в печени созревающих самок.

Таблица 2

## Характерные признаки последовательных периодов развития ооцита

Период	Фаза мейоза	Цитоморфологические особенности	Диаметр к концу периода, мкм*	Стадия зрелости яичника
Синаптенный путь	1-е редукционное деление мейоза; профаза I: лептотена, зиготена, пахитена	Клетка и ядро увеличиваются незначительно. Ядро занимает большую часть клетки. Распределение хромосом сначала в виде тонких нитей (лептотена), позднее в виде "букета" (зиготена)	30-41 19-22	I
Протоплазматический рост	1-е деление мейоза; пахитена-диплотена	Клетка и ядро увеличиваются. Ядро занимает значительную часть клетки. По периферии ядра многочисленные ядрышки. Хромосомы в виде тонких нитей, распределенных по ядру (пахитена). К концу периода - образование хромосом типа "ламповых щеток" (диплотена). Цитоплазма имеет мелкозернистое строение. Помимо собственной оболочки ооцита формируется однослойная оболочка из фолликулярных клеток (фаза однослойного фолликула)	170-200 70-100	II
Трофоплазматический рост	1-е деление мейоза; диплотена	Ооцит быстро растет за счет накопления гранул желтка. Хромосомы в виде "ламповых щеток". Собственная оболочка ооцита приобретает радиальную исчерченность, фолликулярная оболочка становится двуслойной	1600-1700 150-190	III и IV
Созревание	1-е деление мейоза: профаза I (диакинез); метафаза I, телофаза I. 2-е эквационное деление мейоза: профаза II, метафаза II	Постепенное смещение ядра к анимальному полюсу яйцеклетки. Разрушение ядерной оболочки. Слияние ядрышек с образованием кариосферы. Формирование веретена I-го деления мейоза. Появление веретена 2-го деления мейоза; хромосомы образуют метафазную пластинку 2-го деления. Разрыв фолликулярной оболочки (овуляция)	То же	V

Примечание. В числителе приводится диаметр всей клетки, в знаменателе - ее ядра.

\* Для сига-лудогы [106].

В начале периода созревания наблюдается постепенное смещение ядра ("зародышевого пузырька") в область анимального полюса яйцеклетки к микропиле<sup>1</sup>. К концу периода созревания оболочка зародышевого пузырька разрушается и хромосомы выходят в цитоплазму. У многих видов рыб (в том числе у карпа, форели, серебряного карася) ядрышки сливаются и образуют капсулу кариосферы, отделяющую хромосомы от окружающей их цитоплазмы. Первое деление мейоза завершается незадолго до овуляции отделением 1-го направительного тельца и образованием ооцита второго порядка с гаплоидным числом хромосом. вслед за этим сразу же начинается второе деление мейоза, которое протекает до стадии метафазы II (см. табл. 2 и рис. 5). На данной стадии второе деление мейоза временно приостанавливается. Стадия метафазы II наступает непосредственно перед овуляцией.

В период созревания происходят изменения фолликулярного эпителия, приводящие к разрыву фолликулярной оболочки и выходу ооцита из фолликула (овуляция). Овулировавшие ооциты теряют связь с яйцеклеточными пластинками и выпадают либо в полость яичника (у карповых), либо в полость тела (у лососевых и осетровых). Эта стадия соответствует моменту появления у самок "текучей икры".

Процессы созревания и овуляции регулируются гонадотропными гормонами гипофиза, которые, в свою очередь, стимулируют синтез в фолликулярных клетках гормона прогестерона. Прогестерон действует непосредственно на ооциты, вызывая их созревание и овуляцию. При естественном размножении эти процессы стимулируются наступлением нерестовых условий (температура, наличие нерестового субстрата, присутствие самцов и т. д.). При искусственном воспроизводстве для стимуляции процессов созревания и овуляции применяют гормональные инъекции (см. гл. 5).

В отличие от всех предшествующих периодов оогенеза, длящихся месяцами или даже годами, период созревания протекает очень быстро. Например, у карпа и растительноядных рыб при температуре 20–22 °C он завершается в течение 1–2 сут.

**Сперматогенез.** Началу сперматогенеза (как и оогенеза) предшествуют многочисленные митозы, ведущие к образованию большого числа сперматогониев. Собственно сперматогенез включает три стадии: роста, созревания и формирования сперматозоида (спермиогенез) (рис. 4).

Цитологическую основу сперматогенеза (как и оогенеза) составляет мейоз. Мужская половая клетка в начале мейоза называется сперматоцитом 1-го порядка. В сперматоците 1-го порядка быстро проходят преобразование профазы 1-го деления мейоза. У самцов некоторых видов рыб профаза I сопровождается незначительным (в 1,5–2 раза) увеличением размеров клетки, что дало основание обозначать ее как "стадию роста". Затем следует первое деление мейоза, завершающееся образованием двух гаплоидных клеток-сперматоцитов 2-го порядка.

---

<sup>1</sup> У лососевых и осетровых рыб миграция ядра в область анимального полюса начинается в конце периода трофоплазматического роста.

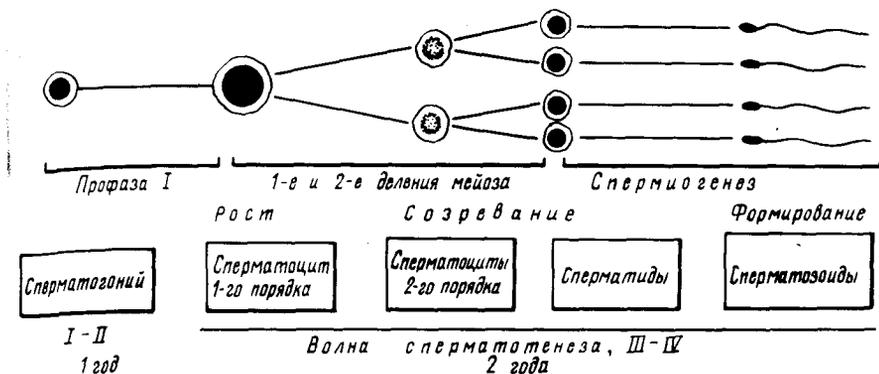


Рис. 4. Сперматогенез: последовательные стадии развития мужской половой клетки и мейотические преобразования. Римскими цифрами обозначены стадии зрелости семенника

На стадии созревания проходит 2-е деление мейоза и образуются сперматиды.

В период спермиогенеза сперматида претерпевает морфологические изменения (формируются головка спермия с заключенными в ней хромосомами, средняя часть и хвост) и превращается в зрелый сперматозоид.

В ходе сперматогенеза диаметр мужской половой клетки сильно уменьшается: от 10–20 мкм (сперматогоний) до 1–2 мкм (головка спермия) [191].

**Стадии зрелости половых желез.** Гаметогенез сопровождается изменениями половой железы: в процессе полового созревания, по мере роста и развития мужских и женских половых клеток увеличивается размер гонад, изменяются их форма, цвет и другие признаки. Составлены шкалы зрелости, которые позволяют по внешнему виду железы определить состояние половых клеток старшей генерации [165].

У самок и самцов в процессе полового созревания выделяют 5 стадий зрелости половой железы (табл. 3, рис. 5 и 6).

Основные признаки отдельных стадий зрелости яичника

Таблица 3

Стадия зрелости (период оогенеза у ооцитов старшей генерации)	Внешние признаки гонады	Коэффициент зрелости* ( $\frac{\text{масса гонады}}{\text{масса тела}} \cdot 100$ )
---	-------------------------	--

I (синаптенный путь)

Тонкие прозрачные тяжи. Половые клетки неразличимы. Пол визуально не определяется

Карп: < 0,1–0,2

Белый амур: < 0,01

Белый толстолобик:  
< 0,1

Пестрый толстолобик:

< 0,001

Стадия зрелости (период оогене- за у ооцитов старшей гене- рации)	Внешние признаки гонады	Коэффициент зрело- сти* $\left( \frac{\text{масса гонады}}{\text{масса тела}} \cdot 100 \right)$
II (протоплаз- матический рост)	Лентовидные, почти бесцветные обра- зования, плотно прилегающие к перито- неальному эпителию. По центру прохо- дит заметный кровеносный сосуд. Поло- вые клетки неразличимы. Пол опреде- ляется визуально	Карп: 0,04 – 0,14 Белый амур: 0,55 – 0,65 Белый толстолобик: 0,30 – 0,90 Пестрый толстолобик: 0,16 – 0,56
III (начало трофоплазматиче- ского роста)	Гонады светло-желтого цвета. Раз- личимы отдельные ооциты	Карп: 0,9 – 1,7 Белый амур: 1,2 – 1,6 Белый толстолобик: 0,8 – 7,0 Пестрый толстолобик: 0,4 – 6,2
IV (трофо- плазматический рост – заверше- ние)	Обе доли яичника заполняют боль- шую часть полости тела. Половые клет- ки старшей генерации представлены ооцитами дефинитивного размера; зеле- новатого (иногда серо-зеленого с жел- тым оттенком) цвета	Карп: 22 – 24 Белый амур: 3,5 – 6,0 Белый толстолобик: 3,3 – 17,0 Пестрый толстолобик: 1,6 – 7,3
V (созревший ооцит)	Овуляция, появление текущей икры	—
VI (послене- рестовое состоя- ние)	Лопнувшие фолликулы и ооциты пос- ледующих генераций**	—

\* Данные по карпу и белому амур — для средней зоны РСФСР [21]; по белому и пестрому толстолобику — для Краснодарского края [35].

\*\* В зависимости от состава ооцитов следующей генерации эту стадию обозна-  
чают так же, как стадии VI – II или VI – III.

Ниже приводятся основные признаки отдельных стадий зрелости семенника<sup>1</sup> [165].

<sup>1</sup> Разграничение отдельных стадий зрелости семенника, начиная со стадии III, представляет определенную трудность. В этой связи А. Ф. Кузьминим предложено в созревающих семенниках различать только два периода: сперматогониальный (соответствует I и II стадиям зрелости) и период волны сперматогенеза (соответствует III и V стадиям зрелости). Удобной характеристикой для определения степени зрелости семенника служит появление белой растекающейся массы при рас-  
сечении гонады лезвием (лезвие "пачкается"). Это означает, что в семенниках уже имеется большое количество зрелых сперматозоидов (конец III – начало IV стадии).

Стадия, гистологическая картина

Внешний вид гонады

I		
Размножение сперматогоний — до начала мейоза	—	Тонкие прозрачные тяжи, пол визу- ально не определяется
II		
То же		Некоторое увеличение размеров же- лезы. Гонада становится мутной, серого или бледно-розового цвета. Пол визуально определяется
III		
Все стадии сперматогенеза: сперматогонии, сперматоциты 1-го и 2-го порядка, спермати- ды, немногочисленные сперма- тозоиды		Резкое увеличение размера железы, цвет белый, желтовато-белый
IV		
Семенные каналца заполнены сперматозоидами; единичные сперматогонии		Полностью развитый семенник, цвет белый, при разрезе железы отделя- ются капли спермы
V*		
Семенные каналца заполнены сперматозоидами		То же
VI		
Посленерестовое состояние: се- менные каналца с остаточны- ми сперматозоидами; сперма- тогонии		Семенник розоватого цвета, незна- чительное уменьшение размера же- лезы

\* Данная стадия соответствует времени появления текучих самцов.

Широко используемым в рыбоводстве показателем зрелости половой железы является коэффициент зрелости. В табл. 3. приведены его значе- ния для разных стадий зрелости у самок карпа и растительноядных рыб. У самцов, как и у самок, коэффициент зрелости в процессе полового созревания значительно возрастает: например, у самцов карпа — от 0,05 — 1 (на I стадии) до 7,0—9,5 (на IV стадии); у самцов белого амура — от 0,05—0,1 до 1,8 соответственно [21]. Заметное (в сравнении с нормой) снижение коэффициента зрелости связано обычно с нарушениями в раз- витии гонад, что позднее может привести к снижению плодовитости.

Определение половой принадлежности особи возможно уже на ранних стадиях по признакам анатомической и (или) цитологической дифферен- цировки пола (см. выше). Визуально пол может быть определен начиная со II стадии зрелости по форме и цвету половой железы, присутствию (у самок) крупного кровеносного сосуда (см. табл. 3 и далее). Для про- верки правильности визуального определения пола можно раздавить под покровным стеклом кусочек гонады: в яичнике II стадии при просмотре под бинокуляром видны ооциты протошазматического роста. В специ- альных исследованиях при необходимости получения точных данных про- водят гистологический анализ.

В заключение напомним, что продолжительность отдельных стадий зрелости и связанный с нею срок наступления половой зрелости зави-

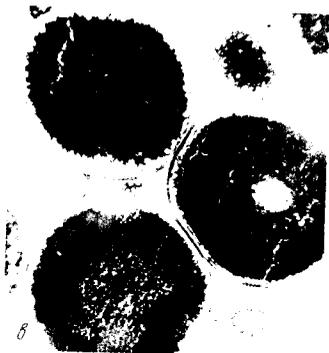
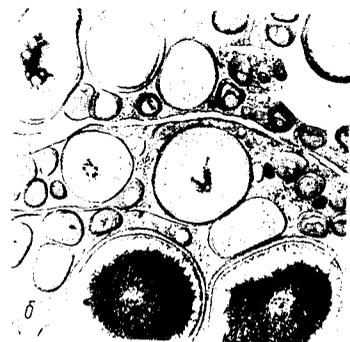
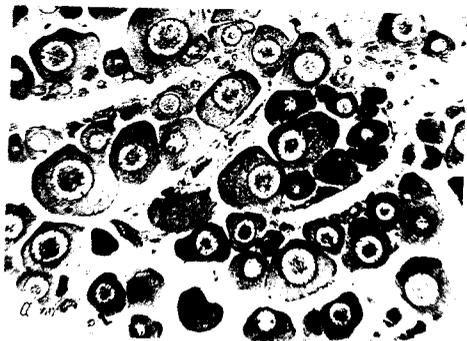


Рис. 5. Стадии зрелости яичника у карпа:

*а* – II стадия (ооциты протоплазматического роста); *б* – III стадия (ооциты в разных фазах вакуолизации и накопления желтка); *в* – IV стадия (ооциты старшей генерации, завершившие трофоплазматический рост). Стадию I см. на рис. 2, *а*.

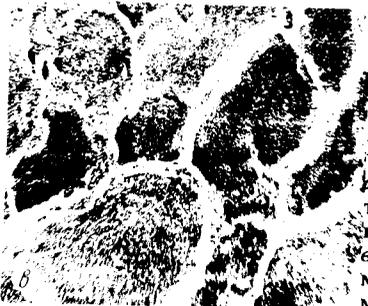
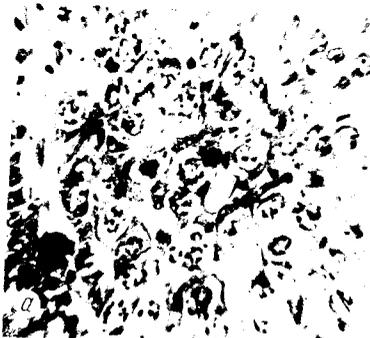


Рис. 6. Стадии зрелости семенника у карпа:

*а* – II стадия (видны многочисленные сперматогонии); *б* – III стадия (мужские половые клетки в разных фазах сперматогенеза); *в* – IV–V стадии – зрелый семенник (семенные каналы заполнены сперматозоидами). Стадию I см. на рис. 2, *б*.

сят от внешних (в первую очередь температурных) условий. Например, в центральной зоне РСФСР карп достигает половой зрелости в возрасте 4–5 лет (♀) и 3 лет (♂), а в Туркмении – в возрасте 1–2 лет (♀) и 1 года (♂) [156]. У самок длительность полового созревания зависит в первую очередь от продолжительности I и II стадий. Так, в указанных выше примерах общая продолжительность I и II стадий составляла в первом случае 3 года, во втором 1,5 года.

**Оплодотворение.** Общие закономерности процесса оплодотворения и его цитоморфологическая характеристика изучены у рыб достаточно подробно [40].

Костистым рыбам свойственно моноспермное оплодотворение. Зрелая яйцеклетка имеет одно микропиле, через которое проникает единственный спермий. Редкие случаи полиспермного оплодотворения можно рассматривать как патологический процесс, связанный с нарушением кортикальной реакции [113].

Зрелая овулировавшая яйцеклетка, как отмечалось выше, находится на стадии метафазы II. После проникновения сперматозоида завершается 2-е деление мейоза и отделяется второе направительное тельце. У карпа отделение второго направительного тельца происходит примерно через 15 мин (при 20 °С), у белого амура – через 7–8 мин (при 21,5 °С), у пеляди – через 100 мин (при 6 °С) после проникновения спермия в яйцеклетку<sup>1</sup>.

Позднее в яйцеклетке формируются женский и мужской пронуклеусы и веретено первого деления дробления зародыша. В результате процесса оплодотворения в ядрах клеток восстанавливается диплоидное (соматическое) число хромосом.

#### ЧАСТНАЯ ГЕНЕТИКА ОБЪЕКТОВ ТОВАРНОГО РЫБОВОДСТВА

Среди объектов товарного рыбоводства генетически наиболее полно изучен карп – основной объект прудового рыбоводства в СССР и во многих других странах. В последние годы ряд важных данных получен по генетике некоторых признаков у радужной форели и пеляди. Частная генетика растительноядных рыб и новых объектов рыбоводства изучена пока что очень слабо. Ниже в кратком виде даны сведения по частной генетике объектов товарного рыбоводства, в первую очередь по признакам, которые представляют (или могут представлять в будущем) интерес для селекционеров.

---

<sup>1</sup> Сроки наступления и продолжительность разных стадий мейоза и эмбрионального развития более точно могут быть выражены числом  $\tau_0$  [51].  $\tau_0$  – безразмерная временная характеристика, соответствующая продолжительности одного клеточного цикла в период первых (синхронных) делений дробления зародыша. Длительность одной и той же стадии, выраженная в  $\tau_0$ , является постоянной характеристикой, не зависящей от температуры, что позволяет устанавливать продолжительность и сроки наступления разных стадий при различных температурах. Например, у карпа  $\tau_0$  составляет 39 мин (при 18 °С) и 19 мин (при 25 °С), а период от осеменения до появления первой борозды дробления равен 2,18  $\tau_0$ . [61]. Следовательно, продолжительность указанного выше периода при этих температурах равна 85 мин и 41 мин соответственно [61].

## Наследуемые внешние качественные признаки

Под качественными признаками понимают альтернативные контрастирующие особенности. Изменчивость по таким признакам выражена в ограниченном числе четко различающихся дискретных типов. Рассмотрим наследование некоторых качественных признаков у объектов товарного рыбоводства.

**Генетика чешуйного покрова у карпа.** Среди культурных карпов встречаются 4 разных типа: чешуйчатые, разбросанные, линейные и голые. Фенотипические различия между указанными типами выражены, как правило, очень четко (рис. 7).

Чешуйчатые карпы (подобно своим диким предкам — сазанам) имеют сплошной чешуйный покров; чешуя образует на теле правильные ряды. У трех остальных типов наблюдается редукция чешуйного покрова. Разбросанные карпы только частично покрыты чешуей с неправильным ("раз-

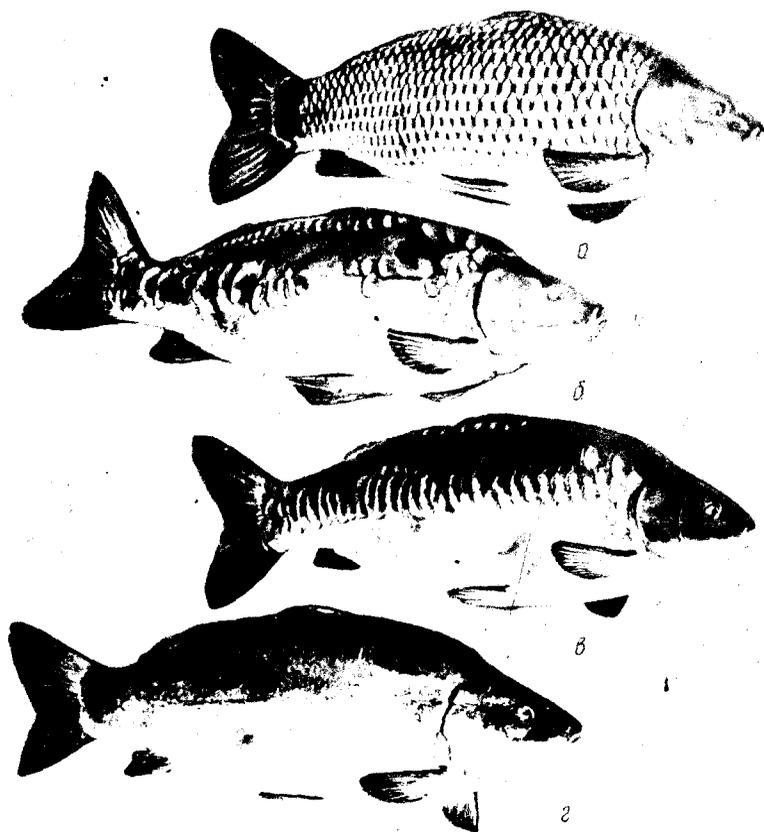


Рис. 7. Карпы с разным типом чешуйного покрова:  
а — чешуйчатый; б — разбросанный; в — линейный; г — голый [204]

бросанным") распределением чешуй по телу. Линейные карпы характеризуются наличием ровного ряда крупной чешуи вдоль боковой линии, отдельные чешуйки имеются у оснований плавников. У голых карпов редукция чешуйного покрова выражена наиболее сильно. Тело голых карпов почти полностью свободно от чешуи; отдельные чешуйки, как и у линейного карпа, встречаются у оснований плавников. Отсутствие у голых карпов чешуйного покрова компенсируется более плотным кожным покровом.

Закономерности наследования разных типов чешуйного покрова были изучены В. С. Кирпичниковым, Е. И. Балкашиной и К. А. Головинской еще в 30-е годы [89, обзор]. Установлено, что тип чешуйного покрова определяется двумя несцепленными (расположенными в разных хромосомах) аутосомными генами, каждый из которых представлен двумя аллелями (доминантным и рецессивным:  $S - s$  и  $N - n$ ). Сочетание аллелей двух генов следующим образом определяет тип чешуйного покрова:  $SSnn$ ,  $Ssnn$  — чешуйчатые,  $ssnn$  — разбросанные,  $SSNn$ ,  $SsNn$  — линейные,  $ssNn$  — голые.

Доминантный аллель  $N$  в гомозиготном состоянии обладает летальным эффектом, проявляющимся на поздних эмбриональных стадиях и в период вылупления. Таким образом, скрещивание карпов-носителей гена  $N$  дает в потомстве 25 % нежизнеспособных гомозигот  $NN$ .

Разбросанные, линейные и голые карпы представляют собой мутантные формы, возникшие в ходе эволюции в результате мутаций генов:  $S \rightarrow s$  и  $n \rightarrow N$ .

Разбросанные и линейные карпы очень изменчивы по количеству чешуй и характеру их распределения. У некоторых разбросанных особей тело может быть полностью покрыто чешуей, однако у таких рыб в отличие от чешуйчатых карпов чешуя не образует правильных рядов; другие разбросанные карпы, наоборот, характеризуются отсутствием чешуи и похожи на голых. У украинского рамчатого карпа (разновидность разбросанного типа) чешуя окаймляет тело, образуя своеобразную "рамку". Среди линейных встречаются карпы, имеющие один или несколько дополнительных рядов чешуи, идущих параллельно основному ряду боковой линии. Такие особи похожи на многочешуйчатых разбросанных и даже чешуйчатых карпов. Идентификация этих форм осуществляется по дополнительным морфологическим признакам (см. ниже).

Имеются сведения [89], что изменчивость "внутри" разбросанного и линейного типов зависит от наличия генов-модификаторов, изменяющих фенотипическое проявление "основных" генов чешуйного покрова, а также и от условий среды.

Сведения по генетике чешуйного покрова позволяют прогнозировать результаты любого скрещивания [см. 89]. При благоприятных условиях выращивания фактический состав потомков обычно соответствует или близок к теоретически ожидаемому.

В селекционной практике часто возникает необходимость в определении генотипа чешуйчатых или линейных карпов по гену  $S$  (т. е. в идентификации гомо- и гетерозигот). Эта задача решается путем скрещивания чешуйчатых и линейных карпов с разбросанными ( $ss$ ). Отсутствие

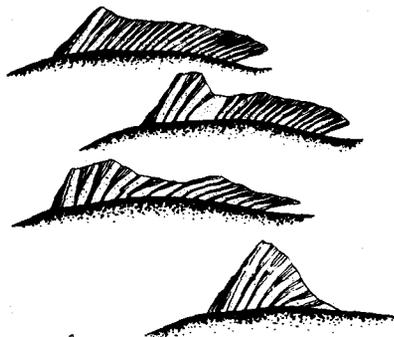


Рис. 8. Случаи редукции спинного плавника у линейных и голых карпов [89].

в потомстве от такого скрещивания разбросанных карпов (при проверке линейных — разбросанных и голых) свидетельствует о гомозиготности проверяемого производителя по гену *S*. Отбор только гомозиготных чешуйчатых карпов (*SSnn*), выявленных с помощью анализирующего скрещивания, позволяет в дальнейшем избавиться от выщепления разбросанных особей.

Гены чешуйного покрова оказывают сильное влияние на многие другие признаки, обуславливая в целом очень большие различия между карпами четырех указанных типов. Перечень признаков, по которым карпы с разным типом чешуйного покрова обнаруживают различия, включает около 29 разных показателей, в том числе морфологические различия, биохимические и физиологические особенности, показатели продуктивности [89] (приложение 1). Особенно велики различия между чешуйчатыми и разбросанными карпами (без гена *N*) и линейными и голыми (носителями гена *N*). В целом у линейных и голых карпов наблюдаются многочисленные отклонения от дикого типа и снижение жизнеспособности<sup>1</sup>.

Ряд морфологических признаков, и прежде всего число мягких лучей в плавниках, используют в качестве дополнительных диагностических признаков в тех случаях, когда идентификация особи только по типу чешуйного покрова затруднена (например, как отмечалось выше, у многочешуйных разбросанных и линейных карпов). Для линейных и голых карпов (носителей гена *N*) характерны недоразвитие и уменьшение числа мягких (ветвистых) лучей в анальном и спинном плавниках (рис. 8). Анальный плавник имеет у них обычно 4 ветвистых луча (вместо пяти у чешуйчатых и разбросанных). При крайней степени редукции указанные плавники практически отсутствуют, а оставшиеся жесткие лучи образуют подобие культи. Редукция спинного и анального плавников служит бесспорным доказательством присутствия гена *N*.

С рыбохозяйственной точки зрения наиболее важны различия четырех генетических групп карпа по показателям продуктивности — росту и выживаемости. При выращивании в прудовых условиях более продуктив-

<sup>1</sup> По-видимому, мутация *N* представляет собой крупную хромосомную перестройку, затрагивающую функции многих генов.

ными обычно оказываются чешуйчатые и разбросанные карпы; по скорости роста голые и линейные уступают им на 15–20 % [89]. Различия по жизнеспособности усиливаются при неблагоприятных условиях. Дефицит линейных и голых карпов в этом случае может приводить к заметному отклонению в расщеплении (табл. 4).

Данные о низких продуктивных качествах линейных и голых карпов позволили еще в 40-х годах поставить вопрос о необходимости выбраковки этих форм из маточных стад промышленных хозяйств. Впоследствии голые и линейные карпы были практически полностью изъяты из маточных и ремонтных стад. Вместе с тем благодаря некоторым физиологическим особенностям и характеру поведения голые карпы могут представлять интерес, в частности при разведении в садках и бассейнах тепловодных хозяйств.

**Генетика некоторых типов окраски.** Генетическая изменчивость по окраске тела у карпа (как и у других рыб) связана с мутациями генов, влияющих на синтез пигментов или на структуру пигментных клеток. Генетический анализ показал, что ряд типов окраски контролируется аутосомными генами, не сцепленными друг с другом и с генами чешуйного покрова.

Чешуйчатый карп и сазан обычно имеют серебристо-серую с зеленоватым оливком окраску тела, более темную со стороны спины и почти белую со стороны брюшка. У форм с редуцированным чешуйным покровом (разбросанные, линейные и голые) окраска кожи зеленовато- или желтовато-коричневая. Наряду с такими "нормальными" рыбами встречаются карпы с измененной окраской – хромисты.

В карповых стадах разных стран встречаются голубые карпы. Скрещивание голубых карпов друг с другом дает в потомстве только голубых рыб. Таким образом, голубые карпы всегда гомозиготны по мутантному рецессивному гену окраски. Несмотря на сходный фенотипический эффект, голубые карпы возникали в разных случаях в результате мутаций разных генов, обозначаемых как  $b_D$ ,  $b_p$  и  $b$  [89]. В соответствии с ука-

Таблица 4

Соотношение сеголетков карпа с разным типом чешуйного покрова при выращивании в различных условиях (потомки от скрещивания: ♀ чешуйчатая  $Ssn$  × ♂ голый  $ssNn$ ) [по 89]

Условия	Фенотипы, %*			
	Чешуйчатые	Разбросанные	Линейные	Голые
Хорошие	27,8	25,4	24,4	22,4
Средние	34,8	29,4	18,4	17,4
Плохие	38,4	36,5	14,0	11,1

\* Теоретически ожидаемое расщепление 1 : 1 : 1 : 1. (по [89]).

занной символикой генотипы голубых карпов обозначены как  $b_D b_D$ ,  $b_p b_p$  и  $bb$ . Плейотропный эффект обнаружен только у генов  $b_p$  и  $b$ . Голубые карпы  $b_p b_p$  на 1-м году жизни растут лучше обычных рыб, а затем отстают от них; карпы  $bb$  характеризуются замедленным темпом роста и пониженной выживаемостью [89, 241].

Известны карпы с золотой и серой окрасками [241]. Оба эти типа, как и голубой, являются простыми рецессивными признаками. Гены золотой ( $g$ ) и серой ( $gr$ ) окрасок, как и ген голубой окраски  $b$ , отрицательно влияют на рост.

Подробно изучено несколько мутантных типов окраски у японских карпов, в том числе голубой<sup>1</sup>, оранжевый, светлый и признак "рисунки" [69, 70, 74].

Возникновение голубой окраски у японских карпов связано с отсутствием желтого пигмента в ксантофорах. Скрещивание голубого карпа с обычным (темным) карпом дает в потомстве рыб с обычной окраской, что указывает на рецессивный характер наследования голубой окраски и у японских карпов. Генотип голубых рыб обозначен как  $rr$ , обычных —  $RR$ . При скрещивании гибридов первого поколения  $F_1$  ( $Rr \times Rr$ ) в потомстве наблюдается расщепление на темных и голубых рыб в соотношении, близком к 3 : 1. Например, в потомстве одного такого скрещивания было получено 944 шт. голубых и 2971 шт. темных рыб [74]. Плейотропный эффект у гена голубой окраски  $r$  не обнаружен.

Оранжевая окраска вызвана отсутствием пигментных клеток — меланофоров (последнее приводит к усиленному синтезу оранжевого пигмента в ксантофорах). Как показал генетический анализ, этот признак контролируется двумя рецессивными (дупликационными) генами:  $b_1$  и  $b_2$ . Таким образом, генотип оранжевых рыб  $b_1 b_1 b_2 b_2$ . Скрещивание оранжевых рыб с обычными ( $b_1 b_1 b_2 b_2 \times B_1 B_1 B_2 B_2$ ) дает потомков с обычной окраской — гетерозигот по обоим генам:  $B_1 b_1 B_2 b_2$ . Во втором поколении  $F_2$  наблюдается расщепление на обычных и оранжевых особей в соотношении, близком к 15 : 1. В анализирующем скрещивании ( $B_1 b_1 B_2 b_2 \times b_1 b_1 b_2 b_2$ ) соотношение обычных и оранжевых особей близко к теоретически ожидаемому — 3 : 1. Так, в пяти разных потомствах, полученных от скрещивания гибридов  $F_1$  ( $B_1 b_1 B_2 b_2$ ) с оранжевыми ( $b_1 b_1 b_2 b_2$ ), соотношение рыб с обычной и оранжевой окрасками составляло от 3,4 : 1 до 4,9 : 1. Суммарно среди 2867 шт. рыб оказалось 2240 шт. обычных и 627 шт. оранжевых особей (3,6 : 1) [74].

Изменение пигментации под действием генов  $b_1$  и  $b_2$  проявляется уже на эмбриональных стадиях. Гомозиготы  $b_1 b_1 b_2 b_2$  полностью (за исключением глаз) лишены пигментных клеток и выглядят прозрачными (рис. 9); оранжевая окраска появляется у них на более поздних стадиях.

Оранжевые карпы в сравнении с обычными характеризуются замедленным темпом роста и пониженной выживаемостью (о чем свидетель-

<sup>1</sup> Первоначально обозначался как "стальной".



Рис. 9. Эмбрионы карпа: непигментированный "прозрачный" (генотип  $b_1 b_1 b_2 b_2$ ) (вверху); с обычной пигментацией (внизу) [74]

ствуется отмеченное выше отклонение в расщеплении от ожидаемого 3 : 1 в пользу обычно окрашенных рыб).

Сочетание генов оранжевой и голубой окрасок ( $b_1 b_1 b_2 b_2 rr$ ) приводит к появлению белой окраски. Белые особи характеризуются сильно пониженной выживаемостью и медленным ростом. Большая часть из них погибает до достижения половой зрелости.

Светлая окраска и рисунок, в отличие от предыдущих типов окраски, являются доминантными признаками и проявляются у гибридов первого поколения.

Светлые карпы характеризуются устойчивой концентрацией меланина в центре меланофоров и в связи с этим похожи на обычных карпов, длительное время выдержанных на светлом фоне (рис. 10). Признак "светлая окраска" контролируется доминантным геном ( $L$ ), обладающим летальным эффектом в гомозиготном состоянии. При скрещивании светлых карпов ( $Ll \times Ll$ ) в потомстве наблюдается расщепление на светлых и обычных темных рыб, которое вначале (на личиночных и мальковых стадиях) близко к 3 : 1. В дальнейшем относительное число светлых карпов уменьшается, при этом в первую очередь погибают очень светлые особи, по-видимому, гомозиготы  $LL$  (по ориентировочным подсчетам они составляют на ранних стадиях около 20%). У сеголетков  $F_2$  при благоприятных условиях выращивания соотношение светлых ( $Ll$ ) и темных ( $ll$ ) рыб бывает близко к теоретически ожидаемому 2 : 1, но в большинстве случаев количество светлых рыб оказывается меньше ожидаемого. Так, среди 2354 шт. сеголетков (потомков четырех скрещиваний  $\text{♀} Ll \times \text{♂} Ll$ ) было 1376 шт. светлых и 978 шт. темных карпов. Суммарное соотношение светлых и темных составило 1,4 : 1 (от 1,2 : 1 до 1,8 : 1 в разных скрещиваниях) при теоретически ожидаемом соотношении 2 : 1 [69]. Такое соотношение светлых и темных рыб свидетельствует о пониженной жизнеспособности и гетерозигот  $Ll$ <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Пониженный выход светлых (более заметных) рыб может быть связан также с избирательным истреблением их рыбацкими птицами.

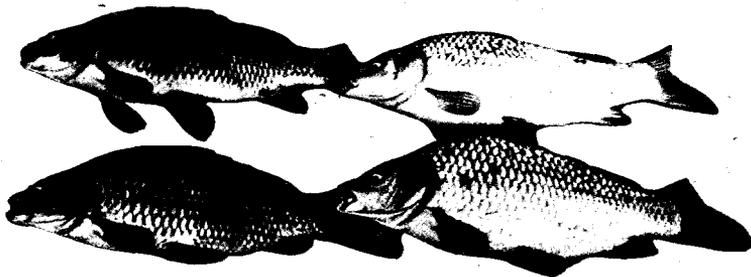


Рис. 10. Сеголетки карпа: светлые (справа) и обычные темные (слева) [69]

Ген светлой окраски оказывает влияние на многие другие признаки: рост (светлые карпы несколько крупнее темных), экстерьерные и интерьерные морфологические признаки, физиологические показатели. Светлые карпы отличаются также более спокойным поведением и при содержании в бассейнах быстро привыкают к человеку.

Рыбы с рисунком характеризуются наличием своеобразного светло-желтого орнамента на голове и такого же цвета (но более яркой) полосы вдоль основания спинного плавника.

Данный признак контролируется одним доминантным геном ( $D$ ). При скрещивании особей с рисунком (гомозигот  $DD$ ) и без рисунка ( $dd$ ) все особи в  $F_1$  имеют рисунок. В скрещивании  $Dd \times Dd$  и при анализирующем скрещивании ( $Dd \times dd$ ) наблюдаются менделевские соотношения — соответственно 3:1 и 1:1.

По сравнению с обычными рыбами карпы с рисунком имеют меньшую относительную длину головы. Выявлено отрицательное влияние гена  $D$  на зимостойкость. При совместной зимовке выживаемость карпов с рисунком ниже, чем у обычных карпов, на 5–20 % у годовиков и на 5–10 % у двухгодовиков.

Влияние генов  $L$  и  $D$  на многие признаки имеет противоположную направленность [72].

Наследственные изменения окраски известны и у других видов прудовых рыб<sup>1</sup>.

У радужной форели *Salmo gairdneri* встречаются несколько мутантных типов окраски: альбинизм, золотистая окраска, окраска паломино (темно-желтая) и голубая металлическая окраска [219, 221, 232].

Альбинизм связан с нарушением синтеза черного и красного пигментов. Рыбы-альбиносы имеют непигментированную (прозрачную) окраску кожи и красные глаза (последнее обусловлено просвечиванием кровеносных сосудов через лишенную пигмента радужную оболочку глаз).

<sup>1</sup> Ряд наследуемых типов окраски описан у серебряного карася и золотой рыбки [см. 89].

Альбинизм контролируется одним рецессивным геном *a*. Скрещивание альбиносов друг с другом дает в потомстве только альбиносов; во втором поколении соотношение нормальных рыб и альбиносов обычно близко к 3 : 1, при анализирующем скрещивании — 1 : 1. Например, в одном из опытов [219] при скрещивании двух нормальных рыб — гетерозигот (*Aa* × *Aa*) — в потомстве  $F_2$  среди 22 535 шт. рыб было 16 856 шт. (74,8 %) нормальных рыб и 5679 шт. (25,2 %) альбиносов; в анализирующем скрещивании нормально окрашенной рыбы с альбиносом (*Aa* × *aa*) среди 9801 шт. рыб оказалось 4879 шт. (49,8 %) нормальных и 4922 шт. (50,2 %) альбиносов.

Золотистая окраска у форели является полудоминантным признаком. Золотистые рыбы всегда гомозиготны по мутантному гену *G* (генотип *GG*). Гетерозиготы (рыбы с генотипом *Gg*) имеют промежуточный тип окраски — темно-желтую (паломино).

При скрещивании золотистых форелей с обычными (*GG* × *gg*) все особи  $F_1$  имеют окраску паломино, в  $F_2$  от скрещивания *Gg* × *Gg* происходит расщепление на три фенотипических класса: обычные рыбы (*gg*), паломино (*Gg*) и золотистые (*GG*) в соотношении 1 : 2 : 1.

Золотистые рыбы, как и альбиносы, менее активны, чем обычная радужная форель. Они обладают отрицательным фототаксисом (избегают света) и, по предварительным данным, хуже растут [221].

Голубая металлическая окраска проявляется у рыб в возрасте 255—640 дней при содержании их в условиях умеренного освещения. Этот тип окраски наследуется как рецессивный признак с неполной пенетрантностью (т. е. проявляется не у всех носителей соответствующего гена), на что указывает сильное варьирование доли окрашенных рыб в однотипных скрещиваниях. Так, при скрещивании двух окрашенных форелей только 91 % потомков имели в возрасте 300 дней голубую металлическую окраску; при скрещивании гетерозиготных по гену окраски особей окрашенные рыбы составляли 46 %, а обычные 54 %.

Рыбы с голубой металлической окраской растут лучше обычных форелей. В опыте [232] средняя масса у мутантных годовиков оказалась на 23 % выше, чем у обычных рыб.

У американского канального сомика *Ictalurus punctatus* также обнаружены альбиносы. Как и у форелей, альбинизм у сомиков контролируется одним геном *a* и наследуется как простой рецессивный признак. Сомики-альбиносы характеризуются пониженной выживаемостью и темпом роста; они менее плодовиты и дают мелкую икру [217].

\* \* \*

Наряду с четко менделирующими признаками у прудовых рыб встречаются разнообразные отклонения от нормы, которые, хотя и носят наследственный характер, трудно поддаются генетическому анализу (так называемые фенотипические аномалии). К числу подобных аномалий относятся различные уродства головы (мопсовидность и др.), плавников и позвоночника, редукция глаз и многие другие дефекты [89]. Такие отклонения могут быть связаны и с различными внешними причинами, однако важное значение при этом имеет наследственная предрасположенность рыб.

Число фенотипов увеличивается при инбридинге. Частота возникновения фенотипов является поэтому одним из показателей ослабления наследственной конституции селекционируемого материала [89].

### Наследуемые биохимические различия

Молекулярной основой биохимического полиморфизма являются мутации генов, которые ведут к изменению последовательности аминокислот в полипептидной цепи, составляющей первичную структуру белковой молекулы. В результате этого образуются белки, сходные по своей основной функции, но различающиеся некоторыми свойствами — термостойкостью, ферментативной активностью, электрическим зарядом и т. д.

Успехи в изучении биохимической генетики связаны с разработкой метода электрофореза, позволяющего разделять белки по их подвижности в электрическом поле. Электрофоретический анализ включает три основные процедуры<sup>1</sup>: экстрагирование исследуемого белка из ткани, "разгонку" пробы белка в электрическом поле в среденосителе (крахмальном или полиакриламидном геле) и выявление белка с помощью специфического гистохимического окрашивания геля. В результате электрофореза получают фореграмму — участок геля, на котором фенотип особи по данному белку выявляется в виде спектра окрашенных полос.

Электрофоретический анализ является высокочувствительным методом и в некоторых случаях позволяет идентифицировать белки, различающиеся только по одной аминокислоте. Таким образом, на фореграммах удается дифференцировать аллельные варианты полиморфного белка — его аллозимы.

Одной из характеристик аллозимов белка является их относительная подвижность (ЭФ) в электрическом поле, определяемая по взаимному расположению отдельных фракций на фореграмме<sup>2</sup>. У одного и того же полиморфного белка различают медленные, быстрые, сверхбыстрые и другие фракции. В более редких случаях аллозимы сходны по электрофоретической подвижности, но различаются по интенсивности окрашивания.

Разные аллозимы полиморфного белка обозначают обычно заглавными буквами латинского алфавита: *A*, *B*, *C*, *D* и т. д. (в порядке возрастания их электрофоретической подвижности), а кодирующие их аллельные гены — в виде сокращенного названия белка (на английском языке) с индексом, обозначающим конкретный аллель. Например, четыре аллельных варианта альбумина-2 у пеляди обозначены, как *A*, *B*, *C*, *D*, а соответствующие им аллельные гены — как *Alb-2<sup>a</sup>*, *Alb-2<sup>b</sup>*, *Alb-2<sup>c</sup>*, *Alb-2<sup>d</sup>*. Возможна цифровая символика, указывающая ЭФ соответствующих аллозимов. Для приведенного выше примера она будет следующей:

<sup>1</sup> Подобное описание разных методов электрофореза можно найти в [39].

<sup>2</sup> Для идентификации аллозимов по подвижности расстояние, пройденное одной из фракций от старта (место внесения белка в гель) в направлении к аноду, принимают за 1. Характеристикой остальных аллозимов является их подвижность относительно первой.

$Alb-2^{0,93}$ ,  $Alb-2^{0,96}$ ,  $Alb-2^{1,00}$ ,  $Alb-2^{1,03}$  [111]

Закономерности наследования белков изучают с применением обычных методов генетического анализа. Для большей части белков характерно кодоминантное наследование — проявление у гетерозигот обеих аллельных форм, что дает возможность определять генотип особи непосредственно по ее фенотипу. Некоторые белки наследуются по доминантно-рецессивному типу, при этом один аллель является "нулевым" и обуславливает отсутствие белка (или отсутствие его активности).

Изучению биохимического полиморфизма у рыб посвящена обширная литература [19, 20, 89, 131 и др.]. Среди объектов товарного рыбоводства в этом отношении наиболее полно изучены карп и форель, у которых выявлено и исследовано много полиморфных локусов (табл. 5)<sup>1</sup>. Ряд полиморфных систем исследован у пеляди [110, 111], начато исследование биохимического полиморфизма у растительноядных рыб, буффало, тилапий и некоторых других видов.

<i>Alb</i>	Альбумин	4	2
<i>Lp</i>	Белки хрусталика глаз	—	2
<i>Ldh - B<sub>1</sub></i>	Лактатдегидрогеназа — <i>B<sub>1</sub></i>	2-3	3
<i>Ldh - B<sub>2</sub></i>	Лактатдегидрогеназа — <i>B<sub>2</sub></i>	—	2
<i>Ldh - C</i>	Лактатдегидрогеназа — <i>C</i>	—	2
<i>Ldh - C<sub>1</sub></i>	Лактатдегидрогеназа — <i>C<sub>1</sub></i>	2-3	—
<i>Ldh - C<sub>2</sub></i>	Лактатдегидрогеназа — <i>C<sub>2</sub></i>	2-4	—
<i>SMdh</i>	Растворимая малатдегидрогеназа	2	—
<i>SMdh - A</i>	Растворимая малатдегидрогеназа — <i>A</i>	—	2
<i>SMdh - B<sub>1</sub></i>	Растворимая малатдегидрогеназа — <i>B<sub>1</sub></i>	—	3
<i>SMdh - B<sub>2</sub></i>	Растворимая малатдегидрогеназа — <i>B<sub>2</sub></i>	—	4
<i>mMdh - 4</i>	Митохондриальная малатдегидрогеназа	—	4
<i>G6pd</i>	Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	2	2
<i>α Gpd</i>	α-глицерофосфатдегидрогеназа	—	2
<i>SI dh-1</i>	Растворимая изоцитратдегидрогеназа-1	2	2
<i>SI dh-2</i>	Растворимая изоцитратдегидрогеназа-2	2	2
<i>Sdh - 1,2</i>	Сорбитолдегидрогеназа	—	2
<i>Adh</i>	Алкогольдегидрогеназа	—	2
<i>Pgm</i>	Фосфоглюкомутаза	—	2
<i>Pgm-5</i>	Фосфоглюкомутаза-5	2	—
<i>Est-1, Est-II</i>	Эстераза-I, эстераза-II	—	2
<i>Est-1</i>	Эстераза-1	2-3	—
<i>Est-2</i>	Эстераза-2	2	—
<i>Aat</i>	Аспаратаминотрансфераза	2	2
<i>Ck</i>	Креатинкиназа	2	2
<i>To</i>	Супероксиддисмутаза	2	3
<i>Ca</i>	Каталаза	—	2
<i>Hp</i>	Гаптоглобин	2	—
<i>Mu</i>	Миоген	2	—

У карпа из 43 исследованных белковых локусов полиморфным оказался 21 (48 %). Исключительно высокий полиморфизм обнаружен по

<sup>1</sup> Дополнительные данные о полиморфизме 13 локусов у радужной форели имеются в сводке [234]. Согласно этим данным особенно высокие полиморфизм наблюдается по генам *Idh - 3,4* (8 аллелей) и *Mdh - 3,4* (6 аллелей).

Полиморфные локусы у карпа и радужной форели (по [89] с изменениями)

Локус	Белок	Число аллелей	
		Карп	Форель
Tf	Трансферрин	8	2
Postalb	Постальбумин	—	2
Prealb	Преальбумин	2	—

трансферрину<sup>1</sup>. Описано восемь аллозимов трансферрина, синтезируемых под контролем восьми разных аллелей. Спектр трансферрина амурского сазана еще шире и представлен 23 фракциями, однако генетика некоторых из них изучена недостаточно.

Основные аллельные формы трансферрина по ЭФ распределяются следующим образом [203]: *D* — 0,80; *C* — 0,90; *B* — 0,95; *A* — 1,00; *Z* — 1,05 (с ошибкой, равной 1 %).

Наиболее частыми у карпа являются трансферрины *A*, *B*, *C* (особенно *A* и *C*). Более редок медленный трансферрин *D*, который встречается обычно у карпов, имеющих примесь наследственности амурского сазана (например, у ропшинского, в некоторых отводках среднерусского и других карпов). "Сверхбыстрые" фракции (*Y*, *Z* и др.) обнаружены у потомков японских карпов. Помимо указанных основных фракций в карповых стадах встречаются промежуточные типы трансферрина, например трансферрин *C<sub>F</sub>* (более подвижный, чем типичная фракция *C*) [168].

Указанные типы трансферрина проявляют четкое кодоминантное наследование (табл. 6).

Ряд работ [89, 131, обзоры] посвящен анализу полиморфизма эстераз. У карпа на фореграммах эстераз мышц и сыворотки крови выявляются две главные зоны эстеразной активности (быстрая и медленная),



Рис. 11. Фореграммы некоторых типов трансферрина у карпа (схема). Буквами обозначены отдельные аллозимы [из Щербенок, 1973]

<sup>1</sup> Трансферрин — белок сыворотки крови, входящий в состав  $\beta$ -глобулинов, который осуществляет перенос железа, необходимого для построения гемоглобина. Мономерный белок, первичная структура которого представлена одной полипептидной цепью. Синтез трансферрина кодируется одним геном. Все это определяет простоту спектров трансферрина: у гомозигот трансферрин образует на фореграмме одну полосу, а у гетерозигот — две, соответствующие двум кодоминантно наследуемым аллозимам белка (рис. 11).

Таблица 6

## Наследование некоторых типов трансферрина у карпа (по [ 203, 214, 247 ])

Фенотип родителей	Фенотип потомков, шт.*									Число исследованных рыб, шт.
	<i>AA</i>	<i>AD</i>	<i>DD</i>	<i>ZA</i>	<i>ZD</i>	<i>AB</i>	<i>AC</i>	<i>BB</i>	<i>BC</i>	
<i>Ac</i> × <i>AA</i> **	40 (36)	—	—	—	—	—	32 (36)	—	—	72
<i>AA</i> × <i>AB</i> **	20 (24)	—	—	—	—	28 (24)	—	—	—	48
<i>ZA</i> × <i>AD</i>	30 (29)	33 (29)	—	25 (29)	28 (29)	—	—	—	—	116
<i>AB</i> × <i>BC</i>	—	—	—	—	—	9 (11,5)	10 (11,5)	12 (11,5)	15 (11,5)	46
<i>AB</i> × <i>AA</i>	29 (23,5)	—	—	—	—	18 (23,5)	—	—	—	47

\* В скобках приведено теоретически ожидаемое число рыб.

\*\* Обозначения аллелей даны по [ 203 ].

которые кодируются двумя разными аутосомными генами: *Est-1* (быстрые) и *Est-2* (медленные)<sup>1</sup>. Оба гена полиморфны. Ген *Est-1* имеет, по-видимому, три аллеля [2]: *Est-1<sup>b</sup>*, *Est-1<sup>c</sup>* и *Est-1<sup>c'</sup>* (табл. 7); первые два аллеля изучены более полно.

Фенотип гомозигот (*BB*, *CC* и *C'C'*) характеризуется наличием в зоне быстрых эстераз интенсивно окрашенной полосы и идущей впереди нее слабой полосы ("тень", ненаследуемая фракция). У гетерозигот на фореграмме имеется три полосы: две основных, соответствующих кодоминантно наследуемым фракциям, и третья — "тень" (рис. 12).

Медленные эстеразы наследуются по доминантно-рецессивному типу. Ген *Est-2* имеет два аллеля: *Est-2<sup>B</sup>* (доминантный) и *Est-2<sup>b</sup>* (рецессивный). У гомозигот по рецессивному (нулевому) аллелю (генотип *bb*) соответствующая фракция на фореграмме отсутствует; у гомо- и гетерозигот (*BB* и *Bb*) присутствует одна полоса, но разной интенсивности (более яркая у гомозигот) (см. рис. 12).

К числу полиморфных белков у карпа относится фермент фосфоглюкомутаза (ФГМ). По результатам подробных исследований Г. М. Тихомировой [182], имеется четыре зоны активности фермента, которые кодируются пятью самостоятельными генами. При этом в разных тканях (сердце, мышцы, селезенка, печень и др.) изоформы ФГМ проявляют сходную подвижность.

Наиболее четкие данные получены относительно полиморфного гена *Pgm-5* (табл. 8), у которого обнаружены две наследуемые фракции: быстрая (*F*) и медленная (*S*). Указанные фракции кодируются двумя кодоминантными аллелями: *Pgm-5<sup>F</sup>* и *Pgm-5<sup>S</sup>* с электрофоретической подвижностью 0,66 и 0,62 соответственно (ЭФ вычислены по отношению к наиболее быстрой зоне ФГМ-1).

Полиморфизм обнаружен у карпа и по белкам скелетных мышц — миогенам, относящимся к числу наименее изменчивых. У многих видов рыб миогены мономорфны и видоспецифичны. У карпа имеется [62]

Таблица 7

Наследование быстрых эстераз у карпа [ по 213 ]

Фенотип родителей	Фенотип потомков, шт.*				
	<i>BB</i>	<i>BC</i>	<i>BC'</i>	<i>CC'</i>	<i>C'C'</i>
<i>CC</i> × <i>BC'</i>	—	24 (25)	—	26 (25)	—
<i>BC</i> × <i>BC'</i>	11 (12,5)	10 (12,5)	14 (12,5)	15 (12,5)	—
<i>BC'</i> × <i>BC'</i>	9 (12,5)	—	27 (25)	—	14 (12,5)

\* В каждом скрещивании исследовано по 50 рыб. В скобках приведено теоретически ожидаемое число рыб.

<sup>1</sup> Ранее обозначались как *F* и *S* [214].

Наследование фосфоглюкомутазы (ФГМ-5) у карпа  
[ по 182 ]

Фенотип родителей	Фенотип потомков, шт. *		Число исследованных рыб, шт.
	<i>FF</i>	<i>FS</i>	
<i>FF</i> × <i>FS</i>	45 (42,0)	39 (42,0)	84
То же	50 (53,5)	57 (53,5)	107
<i>FS</i> × <i>FF</i>	44 (49,5)	55 (49,5)	99
<i>FF</i> × <i>FF</i>	50 (50)	—	50
То же	36 (36)	—	36

\* В скобках приведено теоретически ожидаемое число рыб.

два типа миогена, характеризующихся присутствием (тип *A*) или отсутствием (тип *a*) на фореграмме соответствующей фракции (рис. 13, фракция III). Миогены кодируются аутосомным геном с двумя аллелями:  $Mu^A$  и  $Mu^a$  (нулевой) и наследуются по доминантно-рецессивному типу (тип *A* — доминантный, тип *a* — рецессивный). Особи с генотипами *AA* и *Aa* фенотипически неразличимы. Ниже приводятся результаты двух скрещиваний, иллюстрирующих характер наследования миогенов [62].

Фенотип родителей	Фенотип потомков
<i>A</i> × <i>A</i>	<i>A</i> (73 шт.) + <i>a</i> (23 шт.)
<i>a</i> × <i>a</i>	<i>a</i> (62 шт.)

Очевидно, в первом скрещивании оба родителя были гетерозиготами *Aa*, что дало расщепление в их потомстве на доминантную и рецессивную формы в соотношении, близком к 3 : 1.

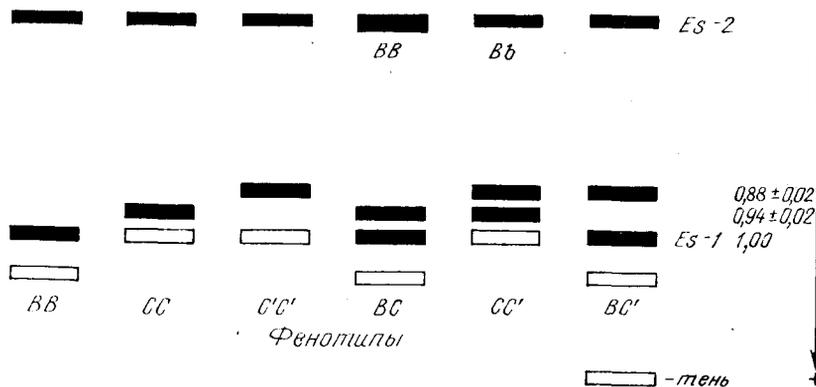


Рис. 12. Спектры эстераз у карпа (схема). Буквами обозначены отдельные аллели. Генотип *BB* локуса *Est-2* представлен более широкой полосой. Цифры справа обозначают относительную подвижность фракций локуса *Est-1* [213]

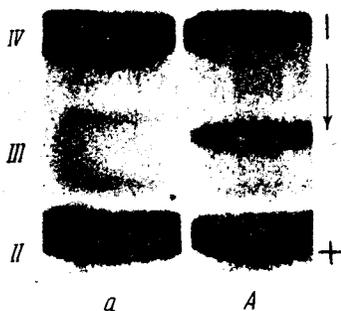


Рис. 13. Спектры миогенов (II, III, IV зоны) у карпа. Показан полиморфизм III зоны: типа А и а [62]

Полиморфизм по ферменту лактатдегидрогеназа (ЛДГ) изучен у карпа менее подробно в связи со сложностью спектров этого фермента. Как и у других видов рыб, ЛДГ у карпа кодируется несколькими (по-видимому, пятью) разными генами [89, 131]. Полиморфизм обнаружен по трем генам:  $C_1$ ,  $C_2$  (дубликатные гены) и гену  $B_1$ . Лактатдегидрогеназа является тетрамером (первичная молекула фермента состоит из четырех субъединиц). При одновременном функционировании двух разных генов возможно образование гетеротетрамеров — молекул фермента, состоящих из субъединиц, кодируемых разными генами. У гомозигот по генам *Ldh-C1* и *Ldh-C2* в результате свободного комбинирования субъединиц образуется пять изозимов:  $C_1^4$ ,  $C_1^3C_2^1$ ,  $C_1^2C_2^2$ ,  $C_1^1C_2^3$ ,  $C_2^4$ . В случае гетерозиготности по одному или двум генам изозимный спектр становится еще более сложным, а общее число фракций возрастает до 35. Спектры ЛДГ у карпов изучались многими авторами, но пока полностью не расшифрованы.

Исследования по биохимической генетике растительноядных рыб начаты сравнительно недавно. Большая часть данных получена на основании популяционных исследований [124, 125, 133–137, 255, 256], которые требуют проверки генетическим анализом.

Результаты проведенных исследований выявили полиморфизм по трансферрину у толстолобиков, однако точных сведений относительно числа аллелей локуса трансферрина не имеется (по данным разных авторов, этот локус имеет от двух до пяти аллелей). Г. А. Ненашев и Ф. Ю. Рыбаков [125] описали три типа трансферрина: А, В и С с ЭФ<sup>1</sup> соответственно 0,566, 0,544 и 0,522, которые (предположительно) кодируются кодоминантными аллелями  $Tf^a$ ,  $Tf^b$  и  $Tf^c$ . У белого толстолобика преобладает тип С, у пестрого — тип А.

Оба вида толстолобика полиморфны также по сывороточным эстеразам [124]. На спектрах фореграмм выявляются два типа эстераз: F (быстрая фракция) и S (медленная фракция), наследуемые, по-видимому, по кодоминантному типу. У белого толстолобика, кроме того, установлен полиморфизм по эстеразе мышц, лактатдегидрогеназе печени и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе (Г-6-ФДГ). Предполагается, что каж-

<sup>1</sup> ЭФ рассчитаны относительно маркерного красителя — бромтимолового синего.

дый фермент контролируется одним локусом с двумя аллелями. Для двух первых ферментов это подтверждено скрещиваниями [135].

У белого и пестрого толстолобиков имеется ряд видоспецифичных мономорфных белков, в том числе: миогены, сывороточные альбумины, щелочная фосфатаза, супероксиддисмутаза [134].

У белого амура полиморфизм обнаружен по Г-6-ФДГ эритроцитов и печени, супероксиддисмутазе и сывороточной эстеразе [133, 137]. Для каждого из трех указанных ферментов предполагается двухаллельная система с кодоминантным наследованием двух разных белков (*A* и *B*). При исследовании Г-6-ФДГ печени белого амура из популяции р. Амур найдена третья (редкая) "сверхбыстрая" фракция *A'*. В то же время у белого амура не обнаружено пока полиморфизма по трансферрину, что отличает его от большинства других видов рыб.

У буффало изучен спектр мышечных эстераз. Выявлены четыре зоны активности фермента, в том числе одна (зона I) полиморфная с тремя фенотипами: *FF*, *SS* и *FS*. Фракции *F* и *S* по ЭФ идентичны соответствующим аллозимам быстрых эстераз у карпа [132].

За рубежом проведен ряд исследований по биохимическому полиморфизму у разных видов тилапий и окуней *Micropterus*, играющих важную роль в аквакультуре южных стран. У тилапий многие ферментные белки оказались мономорфными и видоспецифичными. Внутривидовой полиморфизм обнаружен по мышечным эстеразам и белкам сыворотки крови [222, 227].

\* \* \*

Данные по генетике менделирующих качественных признаков находят большое применение в практической селекции. Можно назвать три основные области их практического использования: прямой отбор по генам, положительно влияющим на хозяйственно-ценные признаки; контроль за изменением генетической структуры стада (популяции) в процессе селекции; генетическое маркирование.

Как отмечалось выше, гены многих качественных признаков имеют плейотропное действие и, если оно затрагивает хозяйственно-полезные показатели, отбор рыб-носителей данного гена может дать прямой рыбохозяйственный эффект. Широко используется плейотропное действие генов чешуйного покрова у карпа: выращивание только чешуйчатых и выбросанных карпов повышает рыбопродуктивность прудов. В индустриальных условиях выгодным может быть выращивание светлых карпов, которые характеризуются хорошим ростом и спокойным поведением<sup>1</sup>. Г. Кинкайд отмечает, что ген голубой металлической окраски может быть использован в селекционных программах, предусматривающих улучшение роста радужной форели [232].

Большое число исследований посвящено поискам связи между генами белков и хозяйственно-ценными признаками [204, обзор]. Имеются данные относительно разной зимостойкости карпов с разными трансферри-

<sup>1</sup> Выращивание светлых карпов в прудах неэффективно, прежде всего из-за отмеченного выше избирательного их истребления птицами.

Основу генетической изменчивости ( $\sigma_G^2$ ) составляет аддитивная и неаддитивная изменчивость. Аддитивная изменчивость ( $\sigma_A^2$ ) обусловлена суммарным действием большого числа генов, одни из которых усиливают, а другие ослабляют развитие признака. Неаддитивная изменчивость возникает за счет межallelных взаимодействий (доминирования и сверхдоминирования) и взаимодействия разных генов (эпистаза).

Паратипическая (средовая) изменчивость ( $\sigma_E^2$ ) отражает варьирование признака под воздействием факторов внешней среды. Примером паратипической изменчивости "в чистом виде" может служить разнообразие генетически идентичных особей — представителей одного клона (например, у однополой формы серебряного карася).

Показатель  $\sigma_E^2$  несет в себе также элемент взаимодействия генотип — среда, проявляющийся в разной реакции разных генотипов на изменения внешних условий.

Показатель, выражающий долю генотипической изменчивости в общей фенотипической изменчивости признака, называют коэффициентом наследуемости ( $h^2$ )

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_{Ph}^2}, \quad (1.2)$$

или (согласно уравнению 1.1)

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2}. \quad (1.3)$$

В селекционных расчетах большое значение имеет определение доли генетической изменчивости, обусловленной аддитивными генами ( $\sigma_A^2$ ), от величины которой зависит эффективность отбора<sup>1</sup>. Этот показатель называют наследуемостью в "узком смысле" слова:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_{Ph}^2}. \quad (1.4)$$

Многочисленные способы определения показателя наследуемости можно объединить в три основные группы [89]<sup>2</sup>:

по селекционному эффекту (реализованная наследуемость);  
по коэффициенту корреляции или регрессии признака у родителей и потомков;

на основании дисперсионного анализа компонентов фенотипической изменчивости.

<sup>1</sup> Неаддитивные эффекты (доминирование, эпистаз и др.), являющиеся результатом случайного сочетания генов в каждом поколении, не могут быть закреплены отбором, поэтому в селекционных расчетах не учитываются.

<sup>2</sup> Более подробно эти способы изложены в [158].

Первые две группы объединяют косвенные методы определения  $h^2$ , основанные на оценке сходства потомков и родителей. К третьей группе относятся методы, с помощью которых оценивают компоненты общей изменчивости, а значение  $h^2$  определяют "прямым" способом по (1. 3).

Реализованная наследуемость может быть определена путем сравнения средних значений признака в исходном стаде и у потомков отобранных рыб (см. также гл. 3). Таким образом,

$$h^2 = R / S, \quad (1.5)$$

где  $R$  – изменение признака за одно поколение селекции;  $S$  – разница между средними значениями признака у отобранных особей и в целом по стаду.

При определении  $R$  можно также сравнивать признаки у потомков, полученных от двух групп родителей: прошедших и не прошедших отбор. В некоторых случаях сравнение ведут между потомками, родители которых были отобраны в разных направлениях (плюс-, минус-варианты). Однако следует иметь в виду, что отбор минус-вариантов дает обычно более высокий селекционный эффект, в связи с чем значения реализованной наследуемости могут оказаться завышенными. Так, в одном из опытов наследуемость массы тела у карпа при отборе в минус-направлении составила 0,2–0,3, в то время как при положительном отборе наследуемость оказалась близкой к 0 [243].

При исследовании четырех стад канального сомика значение реализованной наследуемости колебалось от 0,24 до 0,50 (табл. 9). В данном случае эффективность отбора определяли путем сравнения различий в средней массе родительской популяции (до отбора) и у потомков, полученных от отобранных рыб.

В опытах с пелядью [10] сравнивали время нереста производителей в среднем по стаду и у потомков, полученных от поздносозревающих производителей. Селекционный дифференциал (различия в сроках созревания производителей в среднем по стаду и у отобранных рыб) составлял 12–16 дней. В первом поколении селекции разница между популяционным средним этого признака и его значением у потомков отобранных производителей составила 18–22 дня. Таким образом, коэффициент реализованной наследуемости оказался близким к 1. Вычис-

Таблица 9

Реализованная наследуемость массы тела у канального сомика (по [225])

№ стада	Средняя масса, г		Селекционный дифференциал $S$ , г	Средняя масса у потомков отобранных рыб, г	Эффективность селекции $R$ , г	Наследуемость $h^2$
	до отбора	у отобранных рыб				
1	368	631	263	431	63	0,24 ± 0,06
2	413	558	145	486	73	0,50 ± 0,13
3	459	622	163	513	54	0,33 ± 0,10
4	413	603	190	477	64	0,34 ± 0,07

ленная таким же образом реализованная наследуемость плодовитости составляла у пеляди 0,52–0,57<sup>1</sup>.

В опытах с тилляпией (см. [89]) оценивали различия между крупными (средняя масса 24,8 г) и мелкими (15,7 г) самками и различия по массе между полученными от них потомками (12,9 г и 11,8 г соответственно). Реализованная наследуемость в данном случае составила 0,12 [(12,9 – 11,8)/(24,8 – 15,7)]. Реализованная наследуемость была определена и для других признаков (см. [89]). Она оказалась, в частности, очень высокой для числа позвонков: 0,86 (карп) и 0,66 (форель).

При определении наследуемости с помощью корреляционного или регрессионного анализа сходства родителей и потомков сравнивают значения признака у родителей и их потомков. По этим данным вычисляют коэффициент прямолинейной корреляции  $r$  или коэффициент регрессии  $R$ , пользуясь обычными методами биостатистики.

При сравнении потомков с обоими родителями (т. е. со средним значением признака у матери и отца) коэффициент наследуемости равен коэффициенту корреляции или регрессии:

$$h^2 = r, \text{ или } h^2 = R. \quad (1.6)$$

При сравнении потомков только с одним из родителей

$$h^2 = 2r, \text{ или } h^2 = 2R. \quad (1.7)$$

Коэффициенты регрессии и корреляции учитывают в основном аддитивную часть генетической изменчивости, т. е. отражают наследуемость в "узком смысле" слова. По своему содержанию оба эти показателя соответствуют усредненному (по отцам и матерям) показателю реализованной наследуемости<sup>2</sup>.

Г. А. Ненашев [121] применял регрессионный анализ для определения наследуемости нескольких признаков у карпа: массы и длины тела, относительной высоты и относительной толщины тела, содержания жира в мясе, а также некоторых морфологических показателей (числа ветвистых лучей в спинном плавнике, числа позвонков и туловищном отделе и общего числа позвонков и др.). В большинстве случаев результаты оказались статистически недостоверными, что связано с малым числом семей (было исследовано 8–12 семей). Для получения достоверных данных, по мнению автора, необходимо исследование не менее чем 30–40 семей, что технически трудно осуществимо.

Определение наследуемости путем дисперсионного анализа компонентов фенотипической изменчивости основано на разложении общей фенотипической дисперсии ( $\sigma_{Ph}^2$ ) на составляющие ее  $\sigma_G^2$  и  $\sigma_E^2$  [см. уравнение (1.2)]. Такой

---

<sup>1</sup> При определении реализованной наследуемости необходимо иметь в виду, что изменение признака у потомков по сравнению с родителями может быть результатом не только (и не столько) отбора, сколько изменений условий среды.

<sup>2</sup> Коэффициент регрессии имеет некоторые преимущества по сравнению с коэффициентом корреляции, так как он не зависит от степени изменчивости признака, интенсивности отбора и некоторых других показателей [158].

анализ требует постановки скрещиваний по определенной системе, позволяющей из общей фенотипической изменчивости вычленить компонент генетической изменчивости и оценить степень его влияния на изучаемый признак.

Обработка полученных данных сводится к оценке у потомков, выращенных в сходных условиях, разных дисперсий: общей, межсемейной и внутрисемейной (паратипической). При выращивании в одинаковых условиях вариация средних значений между разными семьями обусловлена генетическими факторами, и, таким образом, ее можно использовать для оценки коэффициента наследуемости.

В зависимости от схемы скрещиваний различия между потомствами могут быть определены отдельно по отцам ( $\sigma_S^2$ ) и матерям ( $\sigma_D^2$ ), а также по обоим родителям ( $\sigma_S^2 + \sigma_D^2$ )<sup>1</sup>.

Одна из наиболее простых схем скрещиваний, позволяющая определить величину  $h^2$  по самцам, показана на рис. 14. При постановке опыта смесь икры от нескольких (трех-четырех) самок делят на несколько порций, каждую из которых осеменяют спермой определенного самца. Потомства каждого самца выращивают отдельно, не менее чем в трех повторностях. Предварительные сведения по величине коэффициента наследуемости можно получить уже на мальках, но более точную оценку  $h^2$  дает анализ сеголетков. Полученные данные обрабатывают с применением дисперсионного анализа. Величину коэффициента наследуемости рассчитывают по формуле<sup>2</sup>.

$$h^2 = \frac{4 \sigma_S^2}{\sigma_{Ph}^2}, \quad (1.8)$$

где  $\sigma_S^2$  – изменчивость средних значений признака, обусловленная влиянием отцов.

Пример такого расчета величины  $h^2$  по самцам дан в табл. 10<sup>3</sup>.

Величина коэффициента наследуемости признака зависит от целого ряда факторов. Во-первых, величина  $h^2$  зависит от генетического разно-

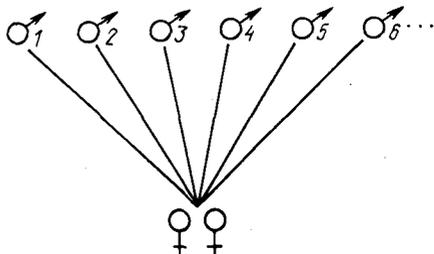


Рис. 14. Схема скрещивания при определении наследуемости по самцам (используют смесь икры от 3–4 самок)

<sup>1</sup> При оценке  $h^2$  по матерям, а также по матерям и отцам совместно значения  $h^2$  могут оказаться завышенными за счет материнского эффекта.

<sup>2</sup> Коэффициент 4 в уравнении (1.8) принят, исходя из предположения, что генетическая корреляция между одним из родителей и потомками равна 0,25.

<sup>3</sup> Другие, более сложные, схемы определения  $h^2$  у рыб изложены в [89].

Таблица 10

## Расчет наследуемости по самцам

Показатель	$\delta_1$	$\delta_2$	$\delta_3$	$\delta_4$	SS (сумма квадратов отклонений)	df (число степеней свободы)	MS (средние квадраты отклонений)
Средняя масса рыб по прудам, г	10, 15, 20	21, 17, 16	21, 14, 16	18, 28, 20			
$\bar{x}$ для отдельных самцов, г	15	18	17	22			
$\bar{x}$ для всех рыб, г		18					
Отклонения по $\delta\delta$							
$d$	-3	0	-1	+4	$SS_{\delta\delta} = n \sum d^2 = 3 \times 26 = 78$	$df = n_{\delta\delta} - 1 = 3$	$MS_{\delta\delta} = SS_{\delta\delta} : df_{\delta\delta} = 78 : 3 = 26$
$d^2$	9	0	1	16			
Случайные отклонения							
$d$	-5, 0, +5	+3, -1, -2	+4, -3, -1	-4, +6, -2	$SS_W = \sum d^2_W = 146$	$df_W = df_{Ph} - df_{\delta\delta} = 11 - 3 = 8$	$MS_W = SS_W : df_W = 146 : 8 = 18,25$
$d^2$	25, 0, 25	9, 1, 4	16, 9, 1	16, 36, 4			
Общие отклонения							
$d$	-8, -3, +2	+3, -1, -2	+3, -4, -2	0, +10, +2	$SS_{Ph} = \sum d^2_{Ph} = 224$	$df_{Ph} = N - 1 = 12 - 1 = 11$	$MS_{Ph} = SS_{Ph} : df_{Ph} = 224 : 11 = 20,4$
$d^2$	64, 9, 4	9, 1, 4	9, 16, 4	0, 100, 4			

Примечание.  $n$  – число повторностей по каждому самцу;  $n_{\delta\delta}$  – число самцов;  $N$  – общее число прудов;  $\sigma^2_E = MS_W = 18,25$ ;  
 $\sigma^2_G(\delta\delta) = (MS_{\delta\delta} - \sigma^2_E) / n = (26,00 - 18,25) / 3 = 2,58$ ;  $\sigma^2_{Ph} = MS_{Ph} = 20,4$ ;  $h^2 = 4 \sigma^2_G(\delta\delta) / \sigma^2_{Ph} = (4 \cdot 2,58) / 20,4 = 0,51$ .

образия исследуемых групп, и при прочих равных условиях она тем выше, чем выше генетическая гетерогенность популяции. Таким образом, величина коэффициента наследуемости служит мерой генетического разнообразия популяции.

Во-вторых, величина коэффициента наследуемости в значительной степени определяется природой самого признака — его зависимостью от факторов среды: сильная зависимость признака от условий внешней среды увеличивает долю паратипической изменчивости. При одном и том же уровне генотипического разнообразия признаки, сильно зависящие от условий среды, имеют меньшие значения  $h^2$ .

В-третьих, величина коэффициента наследуемости зависит от условий среды. Чем более разнообразны условия выращивания опытного материала, тем выше ненаследственная (паратипическая) изменчивость и тем ниже величина  $h^2$ .

В-четвертых, величина коэффициента наследуемости зависит от способа его определения, в частности от того, учитывается ли общая генетическая вариация или только ее аддитивная часть.

Таким образом, коэффициент наследуемости является характеристикой конкретной исследованной группы рыб, выращенной при определенных условиях. В связи с этим  $h^2$  одного и того же признака может сильно варьировать. Тем не менее определение величины  $h^2$  имеет большое практическое значение. Величина коэффициента наследуемости свидетельствует о степени корреляции между фенотипической и генотипической ценностью животных, что может быть использовано в соответствующих селекционных расчетах (см. гл. 3). Чем выше значения  $h^2$ , тем вероятнее передача отобранными особями своих положительных качеств, тем, следовательно, выше может быть и эффективность селекции.

Для ориентировочной оценки показателя наследуемости определяют повторяемость признака. Многократное измерение признака у одних и тех же особей в разном возрасте или при выращивании в разных условиях позволяет определить степень повторяемости ("устойчивости") индивидуальных различий по изучаемому признаку, которая тем выше, чем в большей степени эти различия обусловлены генетическими факторами. Повторяемость признака может быть определена по коэффициенту внутрикласовой корреляции ( $r_w$ ), который рассчитывают с помощью дисперсионного анализа [158].

Коэффициент повторяемости определяли в работах с пелядью для предварительной оценки генетической изменчивости по репродуктивным признакам: сроку нереста, плодовитости, диаметру икринок (табл. 11).

Следует подчеркнуть, что коэффициент повторяемости дает ориентировочную и чаще всего завышенную оценку наследуемости (см. табл. 11), поскольку он включает некоторую долю случайных влияний [158]. Однако низкая повторяемость однозначно указывает на низкую наследуемость.

Наследуемость селекционных и некоторых морфологических признаков наиболее полно изучена к настоящему времени у карпа, радужной форели и пеляди [11, 13, 89, 167, 226]. В табл. 12 приведены средние

Таблица 11

Коэффициенты повторяемости и наследуемости некоторых признаков у пеляди (по [11, 13, 167])

Признак	$r_w$	$h^2$ реализ	$h^2$ *
Срок нереста	0,8–0,9	0,9	–
Рабочая плодовитость	0,6	–	0,37
Относительная плодовитость	0,54	0,4–0,5	0,20
Диаметр икринок	0,81–0,83	0,51–0,65	0,45

\* Анализ полных sibсов.

Таблица 12

Наследуемости некоторых селекционных и диагностических признаков у прудовых рыб (по [11, 13, 122, 123, 226])

Признак	Радужная форель	Карп	Канальный сомик	Тилapia	Пелядь
Масса тела у молоди	0,12	0,21	0,42	0,04	–
То же, у взрослых рыб	0,17	0,10–0,4	0,49	–	–
Длина тела у молоди	0,24	0,21	0,12	0,06	0,14
То же, у взрослых рыб	0,17	–	0,61	–	–
Жизнеспособность	0,14	–	–	–	0,13
Мясистость	0,14	–	–	–	–
Содержание жира	0,46	0,22	0,23	–	–
Возраст полового созревания	0,18	–	–	–	–
Диаметр икринок	–	–	–	–	0,45
Относительная плодовитость	0,20*	–	–	–	0,20
Рабочая плодовитость	–	–	–	–	0,37
Число ветвистых лучей в спинном плавнике	–	0,63	–	–	–
Общее число позвонков	0,66	0,65	–	–	0,9
Число чешуй в боковой линии	–	0,37	–	–	–
Число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге	–	0,80–1,0	–	–	–

значения показателя наследуемости разных признаков у разных видов рыб, рассчитанные с помощью дисперсионного анализа.

Важнейший селекционный признак – масса тела – имеет обычно высокую наследуемость. У карпа наследуемость массы тела составляет чаще всего 0,1–0,4 (см. [89]). Существенные различия по реализованной наследуемости при отборе плюс- и минус-направлениях (см. выше)

свидетельствуют о том, что фенотипические различия по массе рыб в значительной мере обусловлены эффектом гетерозиса [89].

Значения  $h^2$  для репродуктивных признаков (срок наступления половой зрелости, плодовитость и др.) составляют 0,18–0,45 и близки к значениям  $h^2$  для массы тела. Исключение составляет такой признак, как срок созревания в нерестовом сезоне. Реализованная наследуемость (у пеляди) оказалась близка к 1 (см. табл. 12), а коэффициент повторяемости этого же признака у радужной форели составил 0,7 [159].

Наследуемость общей жизнеспособности у рыб низка ( $h^2 = 0,13 \div 0,14$ ). Главной причиной низкой наследуемости жизнеспособности (как и различий по массе тела) является зависимость этого признака от неаддитивного взаимодействия генов. Подтверждением этому служит хорошо известная у рыб положительная связь между жизнеспособностью и уровнем гетерозиготности.

Сравнительно низка у рыб наследуемость устойчивости рыб к заболеваниям: у разных видов лососевых рыб она составляет 0,01–0,60 (см. [88]).

Как показывают данные табл. 12, высокой наследуемостью обладает большинство экстерьерных показателей и счетных признаков, что обусловлено, во-первых, меньшей зависимостью этих признаков от условий среды и, во-вторых, высокой генетической гетерогенностью популяций по этим признакам, не имеющих особого селекционного значения.

В целом накопленные к настоящему времени материалы показывают, что по многим признакам рыбы имеют достаточно высокую генетическую изменчивость. Это особенно относится к новым объектам товарного рыбоводства (сиговым, растительноядным рыбам, каналному сомику и др.), находящимся на начальных стадиях одомашнивания.

## **Глава 2. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ И СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРИЗНАКИ В ТОВАРНОМ РЫБОВОДСТВЕ**

Селекционная работа начинается с определения общих задач селекции, выбора ее основных направлений и подбора признаков, по которым будет осуществляться селекция. При этом важно учитывать не только хозяйственно-экономическую значимость признака, но и его особенности — характер проявления, фенотипическую и генотипическую изменчивость, корреляции с другими признаками и т. п. Рассмотрению этих вопросов посвящена настоящая глава.

### **ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ**

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

Возможны разные пути повышения продуктивности [89, 83, 87, 235]. Основными являются ускорение темпа роста за счет более полного использования естественной пищи и искусственного корма на пророст, повышение жизнеспособности рыб, в том числе повышения их устойчивости к неблагоприятным условиям среды и к болезням. Сюда же относится и ряд признаков, характеризующих качество товарной продукции (убойный выход, жирность мяса, костистость и т. д.).

Ниже приводятся важнейшие направления селекции объектов товарного рыбоводства.

Объект селекции	Важнейшие направления селекции
Карп	Повышение эффективности использования (оплаты) корма, скорости роста, общей жизнеспособности, устойчивости к наиболее опасным заболеваниям (краснуха, ВПП, жаберное заболевание); создание пород, приспособленных к различным зонально-климатическим условиям; создание пород, приспособленных к заводской технологии, в том числе для культивирования в установках с замкнутым водоснабжением
Форель	Повышение оплаты корма, скорости роста, общей жизнеспособности и устойчивости к заболеваниям; повышение плодовитости
Растительноядные рыбы	Приспособленность к факторам domestikации (в том числе к заводскому воспроизводству), ускорение полового созревания, изменение сроков сезонного созревания
Пелядь	Приспособленность к факторам domestikации, повышение скорости роста и общей жизнеспособности, изменение сроков сезонного созревания
Осетровые	Приспособленность к факторам domestikации, ускорение полового созревания, повышение темпа роста

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

Не менее важное значение имеет решение второй задачи — создание комплекса специализированных пород, приспособленных к различным условиям разведения.

При прудовом выращивании особое значение имеет приспособленность рыб к определенным температурно-климатическим условиям разных районов. Так, в северных районах рыбоводства (и отчасти в умеренной зоне) главной задачей является повышение общей холодостойкости и особенно зимостойкости. 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 эпизоотологической ситуации.

При селекции прудовых рыб в специфических условиях индустриальных хозяйств на первый план выдвигается задача повышения стрессоустойчивости, приспособленности к чрезвычайно высокой плотности посадки в сравнительно небольших емкостях при питании почти исключительно искусственными кормами.

В работах со сравнительно новыми объектами товарного рыбоводства (растительноядные, сиговые, осетровые и т. п.) ведущим направлением является повышение приспособленности к факторам доместикиции. Важное значение при этом имеет способность рыб нормально расти и размножаться 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 признаков, связанных с воспроизводительной способностью.

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

## ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ

Под продуктивностью в рыбоводстве понимают суммарный прирост массы рыб, получаемый за определенный период времени с единицы площади или объема (пруда, садка, бассейна и т. п.). Таким образом, продуктивность представляет собой интегральный признак, зависящий в своем выражении от двух основных показателей: скорости роста рыб и их жизнеспособности. Хозяйственное значение имеет и ряд других признаков, характеризующих продуктивность, в первую очередь эффективность использования корма и пищевая ценность рыб.

### Скорость роста

Скорость роста является важнейшим признаком, непосредственно связанным с продуктивностью. Быстрорастущие рыбы, как правило, дают более высокий выход общей продукции с единицы площади при меньших затратах кормов на ее производство [211].

Рост рыб зависит от совокупности внутренних и внешних факторов. При организации селекционных мероприятий необходимо учитывать следующие особенности роста рыб.

1) Рыбы растут в течение всей жизни, однако наиболее интенсивный рост наблюдается в период до достижения ими половой зрелости. У большинства видов самки крупнее, чем самцы (половой диморфизм), что связано с более ранним половым созреванием самцов, тормозящим соматический рост.

2) Скорость роста рыб сильно подвержена влиянию условий среды. Как и у всех пойкилотермных животных, рост рыб зависит от температуры воды. Существенное влияние на рост рыб оказывают также обеспеченность их пищей, качество корма, гидрохимический режим водоема и т. п. Влияние любого из перечисленных факторов, особенно температуры и условий питания, приводит к огромным различиям по средней массе у особей одного и того же возраста и происхождения. При определенных неблагоприятных 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 невысокой даже у тех видов рыб, которые почти не затронуты селекцией. Например, у карпа коэффициент наследуемости массы тела обычно не превышает 0,2 (см. гл. 1), что определяет низкую эффективность массового отбора по этому признаку.

3. Изменчивость массы тела рыб характеризуется определенной динамикой. После завершения эмбриогенеза внутривидовая изменчивость обычно невелика: коэффициент вариации массы у личинок — 2–3 %; у мальков он гораздо выше — 40–50 %. В дальнейшем изменчивость несколько снижается, составляя у сеголетков 20–30 %, двухлетков — 15–20 %, трехлетков — 12–15 %, у старших возрастных групп — около 10 % ([52, 167, 172] и др.).

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

4. При совместном выращивании большое влияние на рост рыб может оказывать фактор взаимодействия — более крупные рыбы угнетают рост более мелких; последнее приводит к усилению индивидуальных различий.

Влияние фактора взаимодействия особенно четко прослеживается при сравнении результатов отдельного и совместного выращивания группы рыб, различающихся по массе. В обоих случаях рыбы с большей начальной массой оказываются, как правило, крупнее. Однако при совместном выращивании эти различия усиливаются и тем больше, чем выше плотность посадки рыб и, следовательно, конкуренция.

Характеристикой скорости роста является прирост массы тела животного за определенный промежуток времени<sup>1</sup>.

Непосредственное сравнение наблюдаемых величин конечной массы тела ( $M_k$ ) и прироста ( $\Pi$ ) возможно лишь при близких значениях исходной массы исследуемых рыб<sup>2</sup>. При больших стартовых различиях находят откорректированные значения ( $M'_k$  и  $\Pi'$ ):

$$M'_k = M_k + K (\bar{M}_0 - M_0); \quad (2.1)$$

$$\Pi' = \Pi + K (\bar{M}_0 - M_0), \quad (2.2)$$

где  $M_0$  — значение начальной массы рыбы (или средней массы определенной группы рыб);  $\bar{M}_0$  — среднее значение начальной массы для всех сравниваемых рыб или групп рыб;  $K$  — поправочный коэффициент, определяемый как коэффициент регрессии различий в конечной массе на начальную.

<sup>1</sup> Здесь не рассматривается более широкое понятие роста, под которым понимают и увеличение линейных размеров животного.

<sup>2</sup> В некоторых случаях во избежание стартовых различий из испытуемых групп подбирают особей с близкой массой. Такой способ нельзя признать правильным, так как искусственное выравнивание массы приводит к отбору из одних групп генетически лучших, а из других — генетически худших особей.

Определение поправочного коэффициента ( $K$ ) возможно с помощью следующих трех способов, каждый из которых сводится к определению коэффициента регрессии значений конечной массы рыб на начальную.

1. В каждый пруд подсаживают пять-шесть групп рыб одного и того же происхождения, но имеющих разную исходную массу<sup>1</sup>. По данным исходной и конечной массы рассчитывают коэффициент регрессии, который и используется в качестве поправочного коэффициента ( $K$ ) при определении откорректированных значений массы и прироста для подопытных групп рыб, выращенных в том же пруду.

2. Коэффициент регрессии рассчитывают по начальной и конечной массе самих подопытных групп рыб. Для получения достоверных значений коэффициента регрессии число сравниваемых потомств должно быть достаточно большим (8–12 групп).

3. В пруд с подопытными группами подсаживают несколько (15–20) индивидуально помеченных рыб одного и того же происхождения, но с разной (контрастной) массой. По их конечной массе рассчитывают коэффициент регрессии.

Ниже (табл. 13) приведен пример расчета откорректированных значений конечной средней массы с применением поправочного коэффициента. Последний определен с учетом регрессии абсолютных значений конечной массы на начальную у подопытных групп рыб (второй способ).

Коэффициент регрессии абсолютных значений конечной и начальной массы, рассчитанный по данным табл. 13, составляет 4,46 г, что учтено при определении откорректированных значений конечной массы по каждой группе [ $M'_{\text{к}} = M_{\text{к}} + 4,46 (M_0 - M_0)$ ].

Как следует из табл. 13, с учетом откорректированных значений наибольшее преимущество по росту имеют группы 2, 4, 6 (уступающие некоторым другим группам без учета поправки).

Таблица 13

Расчет откорректированных значений конечной массы совместно выращенных групп рыб

№ группы	Средняя масса		Поправка $K(M_0 - M_0)$ , г	Откорректированные значения конечной массы $M'_{\text{к}}$ , г
	начальная $M_0$ , г	конечная $M_{\text{к}}$ , г		
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

<sup>1</sup> Такие группы получают специально путем выращивания в предшествующем сезоне рыб одного и того же потомства при разной плотности посадки.

Необходимо учитывать, что поправочный коэффициент зависит от многих факторов (абсолютных величин начальной и конечной массы, продолжительности выращивания, общей плотности рыб в пруду и т. д.). Поэтому его следует определять в каждом конкретном опыте.

Различия по конечной массе и приросту удобно выражать в безразмерных единицах нормированного отклонения, учитывающего вариabельность самого признака<sup>1</sup>. В этом случае разницу в абсолютной величине массы или прироста относят к среднему квадратичному отклонению  $\sigma$  (табл. 14).

Этим способом можно рассчитывать также нормированное отклонение массы или прироста при сравнении отдельных особей внутри одной и той же группы рыб.

В отличие от обычных (абсолютных) показателей нормированное отклонение не зависит от уровня самого признака, что делает удобным его применение в селекционных работах. Так, например, преимущество отдельной особи по массе, равное 0,5, оценивается однозначно, независимо от среднего значения признака (50 г, 500 г или 5 кг), что невозможно при использовании абсолютных показателей. Таким образом, нормированное отклонение позволяет сравнивать рыб, принадлежащих к разным весовым группам и даже к разным возрастным категориям.

Данные по нормированному отклонению каждой из исследуемых групп, выращенных в нескольких прудах (повторностях), можно анализировать с применением обычных статистических методов (вычисление средней, ее ошибки и т. д.). Например, при совместном выращивании пяти групп рыб в трех прудах величины нормированного отклонения по массе тела составили по одной из групп +0,7; -0,2; +0,4; по другой -

Таблица 14

Расчет нормированного отклонения по средней массе нескольких групп рыб ( $\bar{M}_K = 551$  г;  $\sigma = 37$  г)

№ группы	Средняя масса по группам, г	Отклонение от среднего значения	
		Абсолютные значения ( $M_K - \bar{M}_K$ ), г	Нормированное отклонение ( $M_K - \bar{M}_K$ )/ $\sigma$
1	575	+24	+0,65
2	543	-8	-0,22
3	524	-27	-0,73
4	608	+57	+1,54
5	505	-46	-1,24

<sup>1</sup> Нормированное отклонение можно использовать и при исследовании других селекционных признаков: выживаемости, экстерьерных и интерьерных показателей и др.

0,3; +0,2; +0,4. Средние значения этих показателей равны +0,3 и +0,1 соответственно, что характеризует эти группы по росту.

При больших стартовых различиях для более точной оценки испытуемых групп при расчете показателя нормированного отклонения необходимо предварительно определять откорректированные значения абсолютных показателей конечной массы и прироста в соответствии с уравнениями (2.1) и (2.2).

Значения рассмотренных выше показателей роста могут быть различными в разных опытах и поэтому они не могут служить стандартной характеристикой потенций роста племенной группы (породы, отводки и т. д.). В этой связи представляют интерес попытки найти специальные, более стабильные показатели (константы), характеризующие рост.

В ихтиологических исследованиях используют удельную скорость роста ( $C$ ) и константы роста ( $K$ ), которые определяют по уравнениям, предложенным И. И. Шмальгаузенom [209]:

$$C = (\ln w_2 - \ln w_1) / (t_2 - t_1); \quad (2.3)$$

$$K = C (t_1 + t_2) / 2, \quad (2.4)$$

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

Величина показателя  $K$  в пределах отдельных стадий онтогенеза может оставаться постоянной, что делает ее удобной характеристикой скорости роста.

Сравнительно недавно [130, 185 и др.] было предложено уравнение для расчета характеристики роста, названной коэффициентом массонакопления ( $K_M$ ):

$$K_M = [3 (M_K^{1/3} - M_0^{1/3})] / \Delta t, \quad (2.5)$$

где  $M_K$ ,  $M_0$  — значения конечной и начальной массы;  $\Delta t$  — время наблюдения.

Величина коэффициента массонакопления определяется генетическими особенностями животного (группы животных) и зависит от условий выращивания. Поэтому

$$K_M = K_\Gamma K_\varepsilon, \quad (2.6)$$

где  $K_\Gamma$  — генетический коэффициент массонакопления, характеризующий генетические потенции роста;  $K_\varepsilon$  — экологический коэффициент, зависящий от условий внешней среды<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Экологический коэффициент массонакопления включает в себя частные коэффициенты, зависящие от температуры, обеспеченности рыб пищей, кислородного режима прудов и т. д. ( $K_\varepsilon = K_\Gamma K_\Pi K_K$ ). Для карпа общее значение экологического коэффициента за вегетационный период близко в среднем к 0,7.

При оптимальных условиях среды величина экологического коэффициента близка к своему максимальному значению — 1; генетический коэффициент в этом случае равен величине коэффициента массонакопления ( $K_r = K_M$ ), определяемой по уравнению (2. 5).

Показатель  $K_r$  может найти широкое применение в селекционной практике для сравнительной характеристики потенциальной скорости роста разных видов, пород, внутривидовых групп и т. д. По предварительным данным [17, 91, 130, 185 и др.], у разных пород карпа он колеблется от 0,1 до 0,3 (в среднем около 0,2), у белого амура составляет ориентировочно 0,24, у белого толстолобика — 0,21–0,22, у радужной форели — 0,08–0,12.

Определение величины генетического коэффициента является сложной задачей, требующей специальных установок с полностью управляемым стандартным режимом. Более простым является определение коэффициента массонакопления ( $K_M$ ), который при относительно близких условиях выращивания сравниваемых групп позволяет ориентировочно оценивать их генетические различия по росту.

Специальные исследования, проведенные на карпе [78], показали, что значения коэффициента массонакопления оказываются более стабильными при внесении поправки по формуле

$$K'_M = K_M + 0,015 M_0^{1/3}, \quad (2. 7)$$

где  $K'_M$  — откорректированное значение  $K_M$ .

В табл. 15 в качестве примера даны значения  $K_M$  для одних и тех же племennых групп карпа в разном возрасте (трехлетки — пятилетки), рассчитанные с учетом поправки и без нее.

Как видно из табл. 15,  $K_M$  у всех групп с возрастом снижается. В то же время откорректированное значение этого показателя ( $K'_M$ ) остается практически без изменения, что позволяет использовать его как стандартную характеристику потенциалов роста сравниваемых групп рыб.

При совместном выращивании величины  $K_r$  и  $\Delta t$  для всех сравниваемых групп рыб одинаковы и могут не учитываться. В качестве характеристики роста в этом случае можно использовать относительный коэффициент роста ( $K_{отн}$ ), рассчитываемый по уравнению [78]

$$K_{отн} = (M_{к(1)}^{1/3} - 0,5 M_{0(1)}^{1/3}) / (M_{к(2)}^{1/3} - 0,5 M_{0(2)}^{1/3}), \quad (2. 8)$$

где  $M_{к(1)}$  и  $M_{0(1)}$  — конечная и начальная масса одной группы рыб;  $M_{к(2)}$  и  $M_{0(2)}$  — то же, для другой сравниваемой группы.

В заключение остановимся на важном вопросе о раздельном и совместном выращивании, используемом селекционерами при оценке роста разных групп рыб.

Таблица 15

Показатели скорости роста трех групп карпа  
в разном возрасте

№ группы	Возраст рыб	Масса рыб, г		$K_M$	$K'_M$
		началь- ная	конеч- ная		
1	2+	510	1725	0,12	0,24
	3+	1668	2759	0,06	0,24
	4+	2330	3367	0,05	0,25
	5+	2824	4113	0,06	0,27
2	2+	635	1799	0,11	0,24
	3+	1680	2728	0,06	0,24
	4+	2829	3716	0,04	0,25
	5+	3317	3999	0,03	0,25
3	2+	468	1237	0,09	0,20
	3+	1010	2116	0,08	0,23
	4+	2047	2774	0,04	0,23
	5+	2630	3682	0,05	0,26

Примечание. Период выращивания рыб во всех случаях принят равным 100 дням.

Исследования [241, 242 и др.] показали, что характер различий по росту между разными группами при совместном и раздельном выращивании в целом совпадает.

Однако необходимо иметь в виду, что это совпадение носит лишь статистический характер. Не исключено, что в отдельных случаях группы, показавшие лучшие результаты в "коммунальном" пруду, сами по себе имеют весьма посредственную продуктивность. Преимущество в росте таких групп может быть обусловлено их повышенной конкурентоспособностью в отношении использования пищи. Следовательно, их отбор приведет к селекции на повышенную "агрессивность", не представляющую практического интереса. Необходимо также учитывать, что при совместном выращивании различия по массе между разными группами рыб оказываются, как правило, завышенными за счет фактора взаимодействия, который (как уже было отмечено выше) особенно сильно выражен при высокой плотности посадки.

Таким образом, совместное выращивание сравниваемых групп рыб дает предварительную оценку. Окончательная оценка продуктивности может быть получена при раздельном выращивании исследуемых групп в сходных условиях и при числе повторностей, достаточном для получения достоверных результатов.

**Жизнеспособность и устойчивость к заболеваниям**

Под жизнеспособностью понимают устойчивость животных к неблагоприятным факторам среды. Различают общую и специфическую жизнеспособность, имея в виду в последнем случае устойчивость к конкрет-

ным факторам (пониженной температуре, дефициту кислорода, определенным заболеваниями и т. п.). Особи, обладающие высокой общей жизнеспособностью, чаще всего проявляют повышенную специфическую устойчивость. Однако повышение резистентности к специфическому фактору (например, к какому-либо заболеванию) не всегда приводит к повышению общей устойчивости.

Жизнеспособность определяют по выживаемости, т. е. относительному количеству особей, выживших за определенный период<sup>1</sup>.

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

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

Жизнеспособность находится под контролем естественного отбора, действие которого в процессе domestikации снижается. Любое домашнее животное не может состязаться по жизнеспособности со своим диким предком. Это относится и к рыбам. Так, в сходных условиях карп, как правило, имеет более низкую выживаемость, чем его дикий предок — сазан. Отселекционированные породы (например, украинские карпы) менее устойчивы к влиянию неблагоприятных факторов по сравнению с примитивными беспородными карпами. Снижение общей жизнеспособности как естественный процесс в ходе одомашнивания животных компенсируется обычно оптимальными условиями их содержания. Этим объясняется безуспешность попыток выращивания хорошо отселекционированных пород в условиях примитивной технологии.

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

Изменяя условия выращивания, можно регулировать выживаемость у одной и той же группы рыб. В оптимальных условиях выживаемость может приближаться к 100 %, в том числе и у молоди. Однако реальные производственные условия далеки от оптимальных и подвержены значительным колебаниям; последнее обуславливает разную выживаемость.

При селекции по жизнеспособности важное значение имеют косвенные методы отбора с использованием различных морфологических и физиологических признаков, коррелятивно связанных с общей устойчиво-

<sup>1</sup> В рыбоводстве понятие "выживаемость" часто обозначают словом "выход" (выход из летних прудов, выход из зимовки и т. п.).

стью. В частности, уровень жизнеспособности в определенной степени коррелирует с интенсивностью роста. Более крупные, хорошо растущие особи отличаются, как правило, и высокой выживаемостью. Однако имеются сведения, что выдающиеся особи-рекордисты обладают пониженной жизнеспособностью [89]. Вопрос о корреляции признаков продуктивности с экстерьерными и физиологическими показателями будет специально рассмотрен ниже.

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

Повышение устойчивости к опасным инфекционным и паразитарным заболеваниям является одной из самых важных задач в работах со многими объектами товарного рыбоводства. Актуальность этого направления селекции в рыбоводстве связана с существованием природных очагов возбудителей заболеваний. Единственной надежной мерой борьбы в этом случае является повышение наследственной резистентности.

Предпосылкой для успешной селекции на устойчивость к заболеваниям служит генетическая изменчивость по резистентности, обнаруженная у многих рыб [63, обзор]. Этот вопрос особенно хорошо изучен на лососевых, у которых обнаружены штаммы, устойчивые к ряду заболеваний: фурункулезу и язвенной болезни (голец, радужная форель), вибриозу (атлантический лосось), бактериальному заболеванию почек (кижуч). Описаны межлинейные различия по устойчивости лососевых рыб к некоторым паразитарным заболеваниям. У карпа обнаружена наследственная изменчивость по устойчивости к краснухе, воспалению плавательного пузыря, жаберному заболеванию и некоторым другим болезням.

Наличие генетической изменчивости по устойчивости к заболеваниям обеспечило положительные результаты в работах со многими видами рыб [63], в том числе с карпом (повышение устойчивости к заболеванию краснухой) и форелью (повышение устойчивости к фурункулезу и алиментарным заболеваниям).

Сложность селекции на повышенную резистентность к заболеваниям связана прежде всего с характером проявления самого признака, четкая дифференцировка которого затруднена. Обычно различают здоровых и больных рыб. Больных, в свою очередь, разделяют по состоянию на несколько классов. Например, в работах по селекции на устойчивость карпа к краснухе больных рыб по интенсивности заболевания делят на пять групп. Кроме того, по окончании вспышки заболевания рыб разделяют на неболевших и переболевших, но выздоровевших. Для проведения генетического анализа и повышения эффективности отбора используют также дополнительные характеристики: интенсивность поражения, динамика течения болезни, ответная реакция на введение определенной дозы возбудителя болезни ("доза-эффект"), иммунологические данные, а также различные морфологические и физиологические признаки, коррелирующие с устойчивостью к заболеванию.

Селекция на устойчивость к инфекционным болезням сталкивается

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

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

В настоящее время все более ощущается необходимость в селекции рыб на устойчивость к разным токсическим веществам: детергентам, пестицидам, сточным водам животноводческих комплексов и другим промышленным стокам, попадающим в водоемы. Такую селекцию, однако, следует проводить очень осторожно и только в отношении токсикантов с коротким периодом распада, так как у "устойчивых" рыб возможно прижизненное накопление токсических веществ, что может быть опасным для человека.

### Эффективность использования корма

Селекция рыб на эффективность использования корма сопряжена с большими трудностями: во-первых, из-за невозможности прижизненного индивидуального учета съеденного корма, во-вторых, из-за потерь корма в результате его вымывания и смешивания с почвой ложа пруда и, в-третьих, из-за присутствия в прудах трудно учитываемой естественной пищи.

Указанные причины не позволяют определить величину фактически съеденного рыбами корма, поэтому в работах с рыбами возможна лишь косвенная селекция на оплату корма с использованием коррелятивно связанных признаков.

Положительную связь с оплатой корма имеет скорость роста. Быстрорастущий карп эффективнее использует корма, чем сазан. Соответствующие различия по оплате корма наблюдаются при сравнении хорошо отселекционированных по скорости роста пород карпа и беспородных карпов. Для повышения эффективности селекции по оплате корма важное значение может иметь учет некоторых физиологических признаков: активности пищеварительных ферментов, переваримости кормов, уровня и характера обмена веществ и других показателей, связанных с интенсивностью потребления корма и его усвоением.

### Пищевая ценность рыб

Пищевая ценность рыбной продукции зависит от многих признаков, к числу которых относятся соотношение съедобных и несъедобных частей, вкусовое качество и химический состав мяса, а у некоторых видов рыб — число межмышечных косточек (костистость) и т. п. *Школы сельхоза*

Увеличение выхода съедобных частей (убойный выход) представляет хозяйственный интерес применительно ко всем видам рыб. Показате-

лями, которые можно использовать при селекции в указанном направлении, являются некоторые особенности телосложения: особи с большим выходом мясной продукции характеризуются меньшим размером головы, более округлой (мясистой) формой тела и т. п.

Среди интерьерных признаков, характеризующих качество мясной продукции, важнейшими являются содержание внутривисцерального и межмышечного жира, число межмышечных косточек (у карповых рыб).

Внутривисцеральный жир у рыб, как правило, не представляет пищевой ценности. Высокое его содержание у производителей приводит к аномалиям в развитии гонад и снижению плодовитости. Слишком высокое содержание межмышечного жира приводит к снижению вкусовых качеств мяса. Снижение жирности мяса является одним из направлений селекции карпа в Венгрии [16]. Однако методика прижизненного определения жирности еще не разработана, что затрудняет проведение селекции по этому признаку<sup>1</sup>.

Число межмышечных косточек как селекционный признак представляет интерес в работах с карповыми рыбами. Большое количество мелких межмышечных косточек у карповых рыб снижает их пищевую ценность, в связи с чем в некоторых странах эти рыбы вообще не пользуются спросом.

Число межмышечных косточек у карпа колеблется в широких пределах: у ропшинского карпа оно варьирует от 53 до 134 (в среднем 80), у немецкого карпа — 70—134 (в среднем около 100) [171]. Высокая внутривисцеральная изменчивость по числу межмышечных косточек (коэффициент вариации более 10 %) [171] указывает на возможность эффективного отбора по этому признаку.

## ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ

Показателями, характеризующими воспроизводительную способность у рыб, являются: плодовитость, скорость полового созревания, сроки нерестового сезона. Большое значение имеет также повышение приспособленности к условиям заводского воспроизводства.

### Плодовитость

В рыбоводстве в первую очередь важны показатели плодовитости самок. Различают абсолютную плодовитость и относительную плодовитость. Абсолютная плодовитость определяется общим числом икринок в яичнике; относительная плодовитость — числом икринок на 1 кг массы тела.

На практике чаще используют показатель рабочей плодовитости (абсолютной и относительной), т. е. общее количество икры, полученной от самки в течение одного нерестового сезона. Рабочая плодовитость

---

<sup>1</sup> При селекции по интерьерным признакам применяют методы индивидуального отбора (сибселекцию, оценку производителей по потомству, см. гл. 3).

может быть определена у самок прижизненно, что позволяет проводить массовый отбор рыб по этому показателю.

Величина рабочей плодовитости близка к показателю абсолютной плодовитости. Многие рыбы (форель, сиги и др.) выметывают в период нереста почти всю икру, и в этом случае рабочая плодовитость практически соответствует абсолютной.

Карп в период весеннего нереста выметывает основную часть (около 85 %) икры [59] при этом количество икры, выметываемой при естественном нересте и получаемой при заводском воспроизводстве, примерно одинаково. Таким образом, количество овулировавших икринок, полученных с применением гипофизарных инъекций, отражает потенциальную рабочую плодовитость самок карпа.

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

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

Все показатели плодовитости являются чрезвычайно изменчивыми признаками. Коэффициент вариации абсолютной рабочей плодовитости у самок карпа составляет иногда более 30 %, у белого толстолобика доходит до 50 %, у пестрого толстолобика — до 30 %, у пеляди равен 30—40 % [52, 59, 8]. Столь же высокая изменчивость наблюдается по относительной плодовитости и коэффициенту зрелости.

У впервые нерестующих рыб изменчивость всех показателей плодовитости может быть сильно увеличена за счет неравномерного созревания разных особей. По данным А. С. Зоной [59], коэффициент вариации самок карпа по рабочей плодовитости в пятилетнем возрасте составил 55 %, в шестилетнем возрасте он снизился до 31 % и в дальнейшем существенно не изменялся. Высокая варибельность по плодовитости отмечена и у впервые нерестующих самок пеляди [8].

Таким образом, отбор самок по плодовитости следует проводить не ранее, чем во втором нерестовом сезоне.

Абсолютная плодовитость тесно коррелирует с массой тела рыб. Коэффициент корреляции между этими признаками составляет обычно 0,6—0,8 и более [167 и др.]. Следовательно, селекция по массе тела может привести и к увеличению плодовитости рыб. Интересные данные в этом отношении получены М. А. Андрияшевой [167] на пеляди. Отбор более крупных рыб в годовалом возрасте привел к увеличению абсолютной рабочей плодовитости самок на 11 %, а относительной — на 5 %.

Однако необходимо иметь в виду, что особенно крупные рыбы часто бывают яловыми. Не исключено, что очень быстрый рост приводит к нарушению физиологических процессов, регулирующих нормальное половое созревание рыб. Возможна и обратная причина: нарушение в развитии

воспроизводительной системы снижает затраты на генеративный обмен и тем самым обеспечивает более интенсивный соматический рост.

Признаки плодовитости у рыб подвержены сильному влиянию внешней среды [14 и др.]. Тем не менее у многих видов обнаружена значительная генетическая изменчивость по плодовитости, о чем косвенно свидетельствует высокая повторяемость этого признака. Так, в опытах А. М. Зоновой [59] большинство самок карпа (около 85 %), имели близкую относительную плодовитость в двух последовательных нерестовых сезонах. Наследуемость рабочей плодовитости у самок пеляди составила 0,37.

Увеличение плодовитости в несколько раз достигнуто в ходе селекции форели "Дональдсона" [223]. В опытах с пелядью [3] за одно поколение отбора рабочая плодовитость возросла на 30–45 %. Реализованная наследуемость составляла 0,52–0,57 (см. гл. 1). Однако необходимо иметь в виду, что повышение плодовитости могло быть связано отчасти с улучшением условий выращивания рыб.

Важное значение имеют показатели, характеризующие качество половых продуктов. У самок учитывают обычно величину (среднюю массу или средний диаметр) икринок, цвет икры и некоторые другие признаки.

Диаметр овулировавшей икры является относительно стабильным признаком: коэффициент вариации средних значений (изменчивость по самкам) составляет у сегов 3 %, у других рыб (радужная форель, карповые, тиляпия) – 5–7 % [173, обзор].

Индивидуальная изменчивость икринок (у отдельных самок) также невысока (в пределах 5–7 %). Однако некоторые особи могут отличаться повышенным уровнем изменчивости (до 10–15 %), что связано обычно с плохим качеством или перезреванием икры (см. гл. 5).

Важнейшей характеристикой качества икры является выживаемость потомства в процессе эмбрионального развития. Возможность эффективного отбора по этому признаку показана И. И. Мантельман [115] на пеляди; в ее опытах наблюдалась положительная корреляция по выходу жизнеспособных эмбрионов в индивидуальных потомствах двух последовательных поколений.

### **Скорость полового созревания**

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

С хозяйственной точки зрения важно, чтобы половое созревание наступило после достижения рыбами товарного возраста, поскольку по мере приближения половой зрелости темпа роста рыб существенно снижается. Замедление роста у самок наблюдается уже при переходе гонад в III стадию зрелости [156]. Поэтому в южных районах иногда возникает необходимость селекции на более позднее половое созревание. Так,

в Туркмении самцы карпа созревают в возрасте одного года, а самки — одного-двух лет, что является одной из причин снижения рыбопродуктивности прудов. Этот вопрос особенно актуален при выращивании карпа в тепловодных хозяйствах, где самцы становятся текучими в возрасте нескольких месяцев [25].

Помимо температуры на скорость полового созревания может оказывать влияние обеспеченность пищей. У карпа в южных зонах улучшение условий нагула и связанное с этим повышение темпа роста приводят к ускорению полового созревания [95, 156]. Однако в зоне умеренных широт четкой зависимости между скоростью роста и полового созревания не наблюдается. По-видимому, в данном случае лимитирующим фактором является прежде всего температура.

Изменчивость по срокам наступления полового созревания отмечена у всех рыб. У ропшинского карпа в условиях Северо-Запада 60–70% рыб созревают в возрасте пяти лет, а остальные — в возрасте шести лет; отдельные самки дают потомство уже в четырехгодовалом возрасте [59]. Внутрипопуляционная изменчивость по срокам наступления половой зрелости с колебаниями в 1–2 года отмечена также у белого и пестрого толстолобиков [5, 50, 53 и др.].

У ряда видов рыб обнаружены существенные межпопуляционные различия. Так, при выращивании в сходных условиях некоторые самцы китайского карпа достигали половой зрелости в возрасте 4,5 мес, в то время как самцы европейского карпа — не ранее 7 мес [229].

В третьем поколении селекции белого толстолобика срок созревания сократился на 3–4 года (по сравнению с исходными стадами, выращенными в аналогичных прудовых условиях) [50].

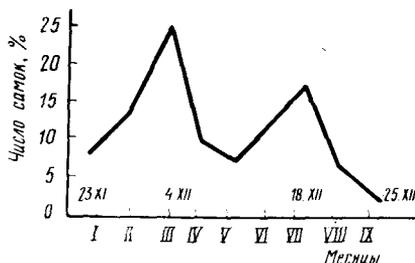
### **Сроки созревания производителей в нерестовом сезоне**

Время готовности производителей к нересту представляет практический интерес в работах со многими видами рыб. У растительноядных рыб и форели более раннее созревание позволяет повысить рыбопродуктивность прудов за счет их зарыбления в более ранние сроки. У сиговых рыб важнее иметь позднерестующие формы, так как это дает возможность приурочить сроки получения личинок ко времени массового развития кормовых организмов в водоеме [7, 114].

Изменчивость по времени полового созревания самок в нерестовом сезоне особенно свойственна видам, находящимся на начальной стадии одомашнивания (растительноядные рыбы, пелядь и др.).

У белого и пестрого толстолобиков кривая распределения по срокам созревания бывает обычно многовершинной [5, 53, 166]. При обследовании маточных стад этих видов в Краснодарском крае выявлено [53] три четко различающихся (с интервалом в 1–2 нед) пика готовности самок к нересту. Аналогичная прерывистая изменчивость установлена ранее при исследовании цимлянских стад белого толстолобика [5] и белого амура [170]. Повторяемость этого признака в смежных нерестовых сезонах оказалась очень высокой [5].

Рис. 15. Суммарная кривая распределения самок пеляди по сроку созревания в трех нерестовых сезонах [7]



В маточном стаде пеляди, выращенном на ЦЭС "Ропша" (Ленинградская область) [7, 114], срок созревания в нерестовом сезоне одновозрастных производителей был растянут на 1,5–2 мес, а кривая распределения самок по срокам созревания оказалась бимодальной (рис. 15). Коэффициент повторяемости признака в смежных нерестовых сезонах был, как и у толстолобика, очень высоким (см. гл. 1).

Наличие разнородных по срокам нереста групп у данных видов является, скорее всего, следствием гетерогенности по этому признаку природных популяций [112, 105]. Однако, как отмечалось в гл. 1, высокий уровень повторяемости срока сезонного созревания (коэффициент повторяемости свыше 0,7) выявлен и у традиционного объекта рыбоводства – форели [159].

Высокие изменчивость и повторяемость по срокам нереста позволяют предположить наличие большой наследственной гетерогенности по этому признаку и возможность эффективной селекции [5, 116], что подтверждается уже достигнутыми результатами. Так, в Казахстане у самок белого толстолобика третьего селекционного поколения отмечено более раннее (примерно на 20 дней) наступление нерестового сезона. В работах с пелядью массовый отбор только в одном поколении позволил получить две группы, четко различающиеся по срокам нереста: величина реализованной наследуемости признака при этом оказалась близкой к 1 (см. гл. 1).

Оценивая перспективы селекции в данном направлении, необходимо иметь в виду, что дифференцировка стада на различные сезонные формы и ее закрепление в ряду поколений может возникать и под влиянием экологических факторов: созревшие однажды в более ранние сроки особи имеют возможность (за счет большего периода нагула) лучше подготовиться к очередному нересту и в следующем сезоне снова созреть раньше других рыб. Так может возникнуть и закрепиться фенотипическая гетерогенность производителей по срокам сезонного созревания.

Наличие существенных различий по срокам нереста у форели и целесообразность селекционных работ в этом направлении были отмечены Х. А. Левисом еще в 30-х годах. Такие работы успешно проводятся во многих странах: США, Дании, Югославии, Японии. В результате селекционной работы, проведенной в Югославии, период нереста радужной форели удалось сдвинуть на 2 мес [224]. Селекция на более ранние сроки созревания стальноголового лосося приводится в работе [238].

Изменчивость по срокам подготовленности к нересту существует, очевидно, и у карпа. Известно, например, что амурские сазаны, а также ропшинские карпы могут нереститься в более ранние сроки при достижении температуры воды 15–16 °С. Различия по степени готовности

к нересту имеются и среди одновозрастных самок карпа одной популяции, однако этот вопрос пока еще недостаточно изучен.

### **Приспособленность к заводскому воспроизводству**

Рыбохозяйственное освоение объектов влечет за собой, как правило, изменение условий их воспроизводства. Многих рыб (растительноядных, осетровых, пелядь, форелей) разводят в условиях специальных заводов. Заводской способ воспроизводства находит все большее применение и в работах с карпом.

Селекция на приспособленность к заводскому способу воспроизводства учитывает такие показатели, как синхронность созревания производства, положительный ответ на стимуляцию гонадотропными гормонами, повышенную устойчивость к влиянию различных стрессовых факторов (травматизации, воздействию гормонами и т. п.). 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.

Селекция на повышение стрессоустойчивости особенно актуальна в отношении белого толстолобика: гибель производителей этого вида после нерестовой кампании часто достигает более 50 %. Высокая гибель самок (до 20 % и более) часто наблюдается и при заводском воспроизводстве карпа. Снижение гибели производителей может быть достигнуто за счет совершенствования технологии воспроизводства, однако это не снимает необходимости проведения соответствующих селекционных мероприятий.

### **МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, КОРРЕЛИРУЮЩИЕ С ПРИЗНАКАМИ ПРОДУКТИВНОСТИ**

Организм животного представляет собой целостную систему, в которой все признаки функционально связаны между собой. Селекция по какому-либо одному хозяйственно-ценному показателю приводит к коррелятивному изменению многих других признаков: меняется внешний вид животного, строение и функционирование его внутренних органов, особенности поведения. Односторонний интенсивный отбор по показателям продуктивности может привести к ослаблению жизнеспособности животного. Так, следствием селекции на ускоренный темп роста у форели может быть церроидное перерождение печени.

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

## Экстерьерные признаки

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

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

Для получения показателей, характеризующих телосложение рыб, определяют длину тела  $l$  (от конца рыла до конца чешуйного покрова), длину головы  $C$  (от конца рыла до конца жаберной крышки), наибольшую высоту тела  $H$ , наибольшую ширину тела  $B$  и наибольший обхват тела  $O$ . На основании полученных данных рассчитывают соответствующие селекционные индексы: коэффициент упитанности ( $K_y = P/l^3 \cdot 100$ ), относительную длину головы ( $C/l, \%$ ), относительную высоту тела ( $l/H$ ), относительную ширину тела ( $B/l, \%$ ) и относительный обхват ( $O/l, \%$ )<sup>1</sup>.

В процессе одомашнивания и селекции рыб (особенно карпа) показатели телосложения сильно изменились. Культурным формам, отсеleccionированным по темпу роста, свойственны более высокоспинная, округлая форма тела, высокое значение индексов  $K_y, B/l, O/l$  при соответственно меньшем значении показателя  $l/H$ .

Такая же закономерность обнаружена Г. Шлетом [212] при сравнительном анализе признака "округлость" у разных видов рыб: наиболее высокие значения данного индекса имеют сравнительно быстрорастущие виды (лещ, густера, сазан, вобла), в то время как медленнорастущие виды (форель, вьюн, сельдь) имеют более прогонистую форму тела<sup>2</sup>.

В ряде случаев у карпа выявлена корреляция между формой тела и признаками продуктивности: темпом роста, выживаемостью, плодовитостью. Так, в опытах В. В. Лобченко [108] двухлетки карпов, имевшие при посадке на выращивание более низкие значения  $l/H$  (высокотелье), обнаружили явное преимущество по скорости роста и продуктивности по сравнению с группой прогонистых карпов. Вместе с тем в ряде других исследований [174 и др.] достоверных связей между экстерьерными показателями и признаками продуктивности не выявлено.

По-видимому, положительная корреляция между высокоспинной формой тела и ростом у рыб сохраняется лишь до определенного предела. Чрезмерная "высокоспинность" может быть связана с анатомическим дефектом — искривлением позвоночника, что, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности и темпа роста. Примером может служить айшгрудский карп: усиленная селекция на высокоспинную (округлую) форму тела привела к ослаблению жизнеспособности и последующей утрате этой ценной породы.

Таким образом, для каждой породы и породной группы должен быть свой стандарт по признакам телосложения, в пределах которого отбор может давать положительные результаты. Выход за пределы этого стан-

<sup>1</sup> Некоторые селекционеры используют обратный показатель  $l/O$ .

<sup>2</sup> Прогонистая форма тела свойственна также быстроплавающим хищным рыбам (щука, судак и др.).

дарт в ту или иную сторону может привести к нарушению функциональных систем организма и, следовательно, к снижению продуктивности. Определение такого стандарта является обязательным для всех имеющихся и создаваемых пород рыб.

Разнообразие по типу чешуйного покрова известно у карпа (см. гл. 1).

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

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

Вместе с тем полная замена чешуйчатого карпа малочешуйной формой вряд ли целесообразна. Чешуйчатые карпы отличаются более высокой холодостойкостью и зимостойкостью. Тип чешуйного покрова можно использовать как метку, что существенно упрощает задачу поддержания в чистоте неродственных групп, используемых в хозяйствах для промышленной гибридизации (см. гл. 5).

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

Некоторые гены окраски могут представлять интерес в связи с положительным плейотропным действием на хозяйственно-важные признаки (см. гл. 1). Так, ген *L*, обуславливающий более спокойный характер поведения у карпа, может оказаться полезным при разведении карпа в заводских условиях.

Различия по окраске, как и по чешуйному покрову, используют для генетического маркирования разных племенных групп. Создание линий, различающихся по окраске, предусмотрено, в частности, в работах со среднерусским карпом [71] (более подробно этот вопрос будет рассмотрен в гл. 4).

### **Интерьерные признаки**

Выше были рассмотрены два интерьерных признака, характеризующие качество продукции (содержание жира и число мыжмышечных косточек). Для оценки селекционируемого материала используют и другие

признаки: строение осевого скелета и количество позвонков, относительную длину кишечника, особенности морфологии плавательного пузыря. Сложность работ со всеми этими признаками (как и с другими интерьерными показателями) состоит в трудности их прижизненной оценки. Иногда для этой цели используют рентгеновские установки.

Относительная длина кишечника ( $In/l$ , %) является одним из важнейших показателей, с которым, по-видимому, связаны особенности пищеварения рыб. Величина этого индекса у культурного карпа значительно выше, чем у сазана. Различия по данному признаку наблюдаются также у разных пород и породных групп культурного карпа, при этом отселекционированные группы отличаются большей длиной кишечника [149].

Соотношение длин камер (передней и задней) плавательного пузыря может быть использовано в селекционных работах с карпом как диагностический признак для оценки доли наследственности амурского сазана [41]. У амурского сазана задняя камера плавательного пузыря хорошо развита и несколько длиннее передней. У карпа, наоборот, задняя камера укорочена. Редукция задней камеры очень сильно выражена у украинских карпов.

#### **Физиологические показатели**

Физиологические признаки пока что не нашли широкого использования в селекционной работе с рыбами. Некоторые из них представляют интерес как возможные физиологические тесты на продуктивность. К числу таких признаков относятся гематологические показатели, устойчивость к гипоксии, уровень обмена и др.

Установлено [145, 146], что двухлетки карпа, отстающие в росте, характеризуются относительно невысоким содержанием гемоглобина в крови. Однако наиболее низкое значение этого показателя имеют особо крупные рыбы (рекордисты). Таким образом, интенсивный отбор по массе тела без учета гематологических показателей может привести к нежелательным последствиям, а именно — к снижению общей жизнеспособности рыб, связанной с анемией.

Особь с повышенным уровнем гемоглобина отличаются большей устойчивостью к кислородному голоданию [147]. Специальными опытами [148] установлено, что у карпа устойчивость к гипоксии тесно коррелирует с жизнеспособностью, а в некоторых случаях и со скоростью роста (табл. 16).

Устойчивые к дефициту кислорода особи имели повышенное содержание сухого вещества в мышцах; они отличались также более высокой активностью фермента цитохромоксидазы и повышенной бактерицидной активностью сыворотки крови, что свидетельствует о повышении общей (неспецифической) устойчивости организма.

Устойчивость к гипоксии является весьма стабильным признаком. В наших опытах основная часть карпов (70—75%), определенная в возрасте годовиков как устойчивая, проявила более высокую устойчивость к гипоксии и при осенней оценке двухлетков; то же наблюдалось и в группе неустойчивых.

Совместное выращивание двухлетков карпа, устойчивых и неустойчивых к гипоксии

Группы рыб *	Условные номера прудов						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Выживаемость двухлетков за лето, %</i>							
Устойчивые	86	72	70	31	51	9	61
Неустойчивые	71	70	38	20	46	4	45
<i>Средняя масса двухлетков, г</i>							
Устойчивые	1368	1289	1106	387	499	793	1284
Неустойчивые	1275	1196	1072	391	499	667	1076

\* Отбор по устойчивости к гипоксии проведен на годовиках (по [148]).

В ряде исследований обнаружена связь племенных качеств производителей с интенсивностью общего обмена. В опытах Р. А. Калинич с соавторами [67] икра, полученная от самок с высоким уровнем дыхания, имела более высокий процент оплодотворения (на 5–17 %); более высокой (на 9 %) была масса вылупившихся эмбрионов при пониженном (на 8–10 %) числе уродливых особей среди них. Личинки – потомки самок с высокой интенсивностью дыхания также имели повышенный обмен, из-за чего продолжительность их жизни в условиях полного голодания оказалась ниже. При выращивании в садках потомство от этих самок имело преимущество перед потомством от самок с более низким уровнем дыхания по выживаемости и по росту.

Сходные данные получены и другими исследователями [28, 179].

Обнаружена корреляция между скоростью роста и жизнеспособностью и некоторыми четко наследуемыми типами белков. Однако, как отмечалось выше (см. гл. 1), связь биохимических маркеров с показателями продуктивности носит неустойчивый характер и зависит от конкретного сочетания генетических факторов и условий выращивания рыб.

### Глава 3. МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

Селекцией называют комплекс мероприятий, направленных на улучшение качества объектов разведения за счет изменения их генетических свойств. Конечной целью селекции является выведение новой породы, внутривидового типа, гибридных кроссов и т. п., отвечающих определенным хозяйственно-экономическим требованиям. По существу, селекция – эволюция, целенаправленно осуществляемая человеком.

В точном переводе термин "селекция" означает отбор. Действительно, без применения отбора селекционная работа невозможна. Однако

в современном понятии этот термин приобрел более широкий смысл, поскольку при селекции наряду с отбором используют и другие приемы, в первую очередь подбор и скрещивание. На многих объектах, в том числе и на рыбах, все большее применение получает и ряд специальных генетических методов селекции.

Теоретической основой селекции является генетика. Знание закономерностей наследования признаков позволяет селекционеру выбрать наиболее эффективные методы селекции и дать прогноз ее результатов. Достижение успеха в селекции невозможно без глубоких знаний биологии объекта разведения, биотехники его воспроизводства и выращивания.

## **БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАК ОБЪЕКТОВ СЕЛЕКЦИИ**

Как объекты селекции рыбы обладают рядом ценных свойств.

Большие возможности селекции на рыбах связаны с их высокой плодовитостью. У лососевых рыб число потомков, оставляемых самкой за один нерестовый сезон, достигает нескольких тысяч. Плодовитость же карповых рыб исчисляется сотнями тысяч; от отдельных самок удается получать более 1 млн. личинок.

1) Огромная плодовитость рыб позволяет проводить селекцию с чрезвычайно высокой интенсивностью. Напряженность отбора на рыбах в десятки раз превышает максимально возможную напряженность отбора при селекции многих домашних животных.

2) Другой благоприятной особенностью многих видов рыб является наружное оплодотворение. Возможность непосредственного экспериментального воздействия на мужские и женские половые клетки, а также на развивающиеся эмбрионы существенно расширяет арсенал методов селекции и позволяет использовать такие приемы селекционной работы, которые в работах с другими домашними животными недоступны.

3) Известно, что у большинства домашних животных производители обладают одновременно и племенной, и потребительской ценностью. Производители рыб не представляют большой потребительской ценности, в то время как их племенная ценность может быть очень высокой. Так, общая масса товарной продукции потомства, получаемого за один нерестовый сезон от одной самки карпа, составляет примерно 150 ц. Повышение продуктивности на 10 % позволяет получить дополнительно от одной самки 15 ц продукции<sup>1</sup>.

Сравнительно небольшая стоимость выращивания производителей рыб позволяет в одном хозяйстве вырастить многочисленное селекционное стадо. Последнее в сочетании с высокой плодовитостью рыб создает благоприятные предпосылки для концентрации селекционной работы в ограниченном числе хозяйств.

Наряду с отмеченными выше положительными свойствами у рыб

---

<sup>1</sup> Для сравнения отметим, что такое же повышение продуктивности у других сельскохозяйственных животных (крупный рогатый скот, овцы, свиньи) составит в расчете на 1 самку не более 1 ц дополнительной продукции.

как объектов селекции имеются особенности, создающие серьезные трудности при проведении селекционных работ.

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

Как уже отмечалось (см. гл. 1), многие признаки у рыб подвержены сильному влиянию внешней среды. Большая паратипическая изменчивость затрудняет выявление генетических различий у селекционируемых рыб. Для оценки генетической ценности отдельных производителей или племенных групп рыб требуется постановка сложных опытов с большим числом повторностей.

Большие сложности при проведении селекционной работы связаны с обитанием рыб в водной среде. В процессе выращивания рыбы не могут быть подвергнуты прямому визуальному контролю. В связи с этим селекция по некоторым важным признакам, например по активности потребления корма, оплате корма и т. п., практически невозможна.

Обитание рыб в водной среде создает чрезвычайно большие сложности и в отношении контроля за условиями среды, при прудовом выращивании нельзя обеспечить стандартные условия, необходимые для оценки селекционируемого материала.

Очень сложен индивидуальный учет рыб. Известные надежные способы мечения племенных рыб [80] применяются в основном на взрослых особях.

Массовость материала, мелкие размеры, сложность мечения и большая подвижность рыб создают трудно решаемую проблему сохранения селекционируемого материала в чистоте.

Перечисленные положительные и отрицательные свойства рыб как объектов селекции составляют специфику селекционно-племенной работы с ними, определяют особенности ее организации и методов ведения.

## **СИСТЕМЫ РАЗВЕДЕНИЯ**

Под разведением понимают размножение животных, осуществляемое под контролем человека. Различают чистопородное разведение и скрещивание.

### **Чистопородное разведение (инбридинг, аутбридинг)**

Чистопородное (чистое) разведение предполагает воспроизводство какой-либо племенной группы (породы, породной группы, внутривидового типа и т. п.) "в чистоте". По степени родства производителей чистопородное разведение подразделяют на родственное (инбридинг) и неродственное (аутбридинг).

**Инбридинг.** Под инбридингом понимают получение потомства от производителей, состоящих в близкой степени родства. Степень родства оп-

ределяется числом поколений до общего предка. Спаривание особей, имеющих общего родственника в первом поколении (спаривание типа: брат  $\times$  сестра, отец  $\times$  дочь), называют тесным инбридингом или близкородственным разведением; в остальных случаях говорят об умеренном инбридинге.

Инбридинг как метод разведения широко используют в селекции многих сельскохозяйственных животных. Родственное разведение необходимо, в частности, для сохранения в селекционируемом стаде ценных генов, полученных от выдающегося родоначальника (разведение по линиям, семейная селекция и т. п.). Умеренный инбридинг ускоряет процесс стабилизации породы. Инбридинг является обязательным приемом при создании генетически однородных групп, предназначенных для промышленной гибридизации.

Показателем степени инбридинга служит коэффициент инбридинга, под которым понимают вероятность уменьшения числа гетерозиготных локусов по сравнению с исходным состоянием. Например, если допустить, что в исходной популяции 80 % всех локусов находились в гетерозиготном состоянии, то при коэффициенте инбридинга 0,3 число гетерозиготных локусов снизится на 24 % и составит 56 %, в то время как число гомозиготных локусов повысится до 44 %. Однако следует иметь в виду, что это лишь расчетные, вероятностные величины. Повышению степени гомозиготизации в значительной степени могут препятствовать (особенно при умеренном инбридинге) естественный и искусственный отборы, которые поддерживают в популяции сбалансированные полиморфные системы.

В работах с рыбами коэффициент инбридинга  $F$  определяют по числу производителей, используемых для получения потомства. При соотношении самок и самцов  $\sim 1 : 1$  величину коэффициента инбридинга за одно поколение  $F_x$  вычисляют приблизительно:

$$F_x = 1/(2N), \quad (3.1)$$

где  $N$  – общее число используемых для воспроизводства производителей.

При определении коэффициента инбридинга, достигаемого за несколько поколений родственного скрещивания ( $F_t$ ), используют формулу

$$F_t = 1 - (1 - F_x)^t, \quad (3.2)$$

где  $t$  – число поколений.

Например, при использовании для воспроизводства пяти пар производителей ( $N=10$ ) коэффициент инбридинга за одно поколение составит 0,05, а за пять поколений – примерно 0,23 [ $1 - (1 - 0,05)^5 = 0,23$ ].

Приведенные формулы расчета коэффициента инбридинга носят приближенный характер: они были бы полностью справедливы только при условии свободного скрещивания (панмиксии) и отсутствии отбора, чего обычно не бывает при разведении домашних животных.

Родственное разведение ведет, как правило, к угнетению ряда признаков – инбредной депрессии. Основной причиной инбредной депрессии

является переход в гомозиготное состояние и, как следствие, — фенотипическое проявление вредных рецессивных генов. Важную роль при этом играет также нарушение систем сбалансированного полиморфизма.

При инбридинге резко снижаются выживаемость и плодовитость потомков, а в некоторых случаях близкородственное разведение ведет к полной утере селекционируемого материала. Поэтому при создании высокоинбредных линий закладывают обычно множество (несколько десятков и даже сотен) групп, из которых в дальнейшем сохраняется лишь незначительная часть особей, выдержавших длительный инбридинг.

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

Степень инбредной депрессии зависит от скорости нарастания коэффициента инбридинга. С помощью умеренно родственного скрещивания можно добиться относительно высоких значений коэффициента инбридинга (порядка 30–40 %) без существенного снижения жизнеспособности и продуктивности животных. В этом случае гомозиготность возрастает лишь по отдельным генам с сохранением сбалансированного полиморфизма по наиболее важным локусам.

Степень проявления инбредной депрессии сильно зависит от интенсивности и направленности отбора. При интенсивной селекции по признакам, наиболее подверженным инбредной депрессии (плодовитость, жизнеспособность, темп роста и др.), идет автоматический отбор гетерозигот. Это способствует сохранению полиморфизма по важнейшим генетическим системам и тем самым частично или почти полностью нейтрализует отрицательное влияние инбридинга.

Последствия инбридинга на рыбах изучены пока еще недостаточно. Имеются сведения, что у карпа одно поколение тесного инбридинга (скрещивание сибсов) снижает темп роста на 15–20 %; наряду с этим значительно снижается выживаемость, увеличивается относительное число уродов [89, 208, 259, 260 и др.]. По данным Г. Кинкайда [233], скрещивание сибсов 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. Отрицательные последствия инбридинга отмечены и у других видов рыб [см. 89].

Особенно сильно сказывается инбридинг на воспроизводительной системе. Так, у высокоинбредных гиногенетических самок карпа ( $F = 0,6 \div 0,8$ ) наблюдались задержка полового созревания и различные нарушения в развитии яичников: около 40 % всех исследованных рыб имели признаки интерсексуальности, встречались и стерильные особи [46].

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

миксия) при достаточной численности производителей, участвующих в воспроизводстве (20 пар и более).

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

### Скрещивание

Получение потомства от производителей, относящихся к разным племенным группам (породам, внутривидовым группам, отводкам и т. п.), называют скрещиванием<sup>1</sup>. При скрещивании более отдаленных форм (подвидов, видов и т. п.) говорят о гибридизации.

Скрещивание приводит к объединению наследственных задатков генетически разных особей. Получаемое потомство обладает обогащенной наследственностью, что открывает широкие возможности для селекции. Скрещивание является, таким образом, одним из важнейших приемов, используемых для улучшения существующих и выведения новых пород (преобразующее скрещивание).

В зависимости от поставленной задачи исходные неродственные группы используют в скрещиваниях однократно или многократно. В соответствии с этим различают несколько типов преобразующего скрещивания (рис. 16).

В о с п р о и з в о д и т е л ь н о е с к р е щ и в а н и е — однократное скрещивание производителей разного происхождения (см. рис. 16, 1). Полученных помесей в дальнейшем воспроизводят "в себе"; в ряду поколений проводят интенсивный отбор в направлении, отвечающем задаче селекции. В начале селекции иногда последовательно скрещивают три (и более) группы животных (сложное воспроизводительное скрещивание). При этом стремятся, чтобы каждая из исходных групп обладала какими-то ценными свойствами, объединение которых было бы желательным в создаваемой породе. Такой метод создания пород называют синтетической селекцией.

В о с п р о и з в о д и т е л ь н о е с к р е щ и в а н и е и его разновидность — синтетическая селекция — получили очень широкое применение в рыбоводстве. Этот метод использован в селекционных работах с ропшинским, белорусским и парским карпами. На основе синтетической селекции ведется создание породы среднерусского карпа (см. гл. 4). Особый интерес представляет синтетическая селекция с использованием отдаленной гибридизации (например, при скрещивании разных видов осетровых, толстолобиков, некоторых лососевых рыб, тилапий), позволяющая создавать новые формы, отсутствующие в природе.

В о д н ы м с к р е щ и в а н и е м называют однократное скрещи-

---

<sup>1</sup> В рыбоводстве термин "скрещивание" употребляют и в более широком смысле, имея в виду получение любого потомства, независимо от степени родства производителей.

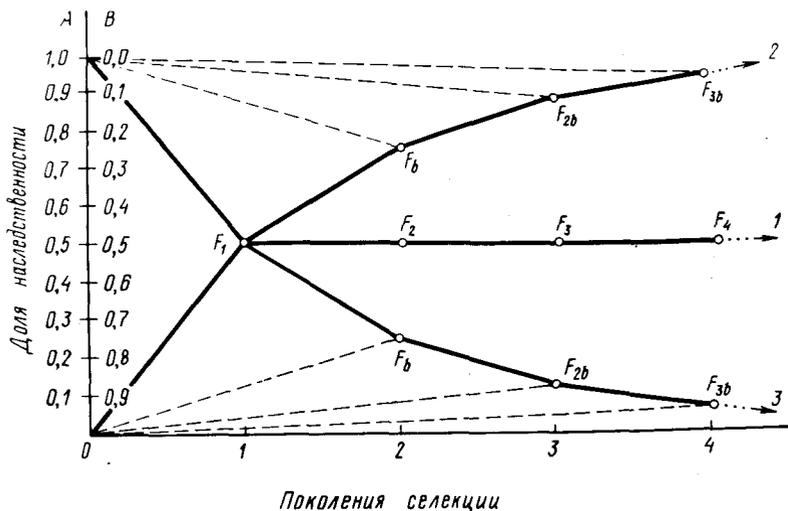


Рис. 16. Основные типы преобразующего скрещивания:

1 — воспроизводительное; 2 — вводное; 3 — поглотительное; А — улучшаемая; В — улучшающая племенные группы. Пунктирной линией обозначены возвратные скрещивания гибридов с группами А (сверху) и В (снизу)

вание местной породы или беспородной группы с породой-улучшателем. Затем полученных гибридов в течение нескольких поколений скрещивают с исходной местной формой (см. рис. 16).

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

Вводное скрещивание было использовано в работах по селекции нивчанского внутривидового типа украинского карпа: для повышения общей жизнеспособности украинских карпов их скрестили с ропшинскими карпами, а затем провели два возвратных скрещивания полученных помесей с украинскими карпами.

**Поглотительное скрещивание** — многократное скрещивание гибридов с породой-улучшателем (см. рис. 16, 3). В животноводстве этот метод применяют для постепенной замены местных стад ценным племенным материалом. При этом самок местных стад скрещивают с самцами завезенной ценной породы. В рыбоводстве данный метод не представляет особого интереса: вместо него целесообразна прямая замена местного материала, что благодаря высокой плодовитости рыб достигается сравнительно быстро.

Скрещивание имеет и отрицательные последствия. При скрещивании происходит нарушение генетически сбалансированных систем, сложившихся в ходе предшествующей селекции породы. Проведение многократных скрещиваний при медленной смене поколений у рыб требует много времени и затягивает селекционный процесс.

Преобразующее скрещивание во всех случаях должно сочетаться с интенсивным отбором, направленным на закрепление полезных свойств у селекционного материала.

### **Системы разведения, направленные на использование гетерозиса**

Под гетерозисом понимают преимущество гибридов 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, имеют часто более высокие темп роста и плодовитость. Обычно зугетерозис проявляется при скрещивании более или менее заинбридированных стад.

При избыточном гетерозисе наблюдается усиленное развитие некоторых органов или функций, не обладающих адаптивной ценностью. Гетерозис в данном случае носит односторонний характер и не затрагивает признаки, отражающие общую приспособленность животного.

При оценке гетерозисного эффекта проводят сравнение гибридов  $F_1$  либо с лучшей родительской формой, либо со средним родительским значением признака. В первом случае говорят об истинном (конкурсном), во втором — о гипотетическом гетерозисе.

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 ( $AA < Aa > aa$ ).

Подтверждением этого может служить так называемый "моногенный гетерозис", обнаруженный у многих объектов, в том числе и у рыб. Так, у карпа гетерозиготы по гену чешуйного покрова (генотип  $Ss$ ) обычно имеют преимущество по жизнеспособности и росту перед гомозиготными чешуйчатыми ( $SS$ ) и разбросанными ( $ss$ ) карпами [9]. Моногенный гетерозис у карпа установлен также для некоторых белковых генов [90] и генов окраски [70].

Основу гипотезы доминирования составляет представление о благоприятном действии доминантных факторов. Поскольку рецессивные аллели менее подвержены влиянию отбора, среди них могут сохраняться вредные мутации; последние при скрещивании неродственных групп переходят в гетерозиготное состояние и под прикрытием доминантных факторов утрачивают фенотипическое проявление. Подавление вредного

действия таких рецессивных мутаций доминантными генами проявляется в виде гетерозисного эффекта. Таким образом, согласно данной гипотезе гомозиготы и гетерозиготы по доминантному гену обладают одинаковым преимуществом перед рецессивным типом:  $AA$  и  $Aa > aa$ .

Впоследствии эти две генетические концепции гетерозиса были дополнены представлениями о взаимодействии аллелей разных локусов.

Рассмотренные механизмы гетерозиса не исключают друг друга и могут действовать одновременно. Роль доминирования и сверхдоминирования в каждом конкретном случае может быть различна. При относительно близких скрещиваниях (межпородных, внутривидовых и т. п.) ведущая роль в возникновении гетерозиса принадлежит эффекту сверхдоминирования, при отдаленных — эффекту доминирования [3, 4].

По мнению В. С. Кирпичникова [86], в основе явлений доминирования и сверхдоминирования как генетических причин гетерозиса лежит единый механизм мутирования, приводящий к появлению мутаций двух типов: или блокирующих синтез белка, или изменяющих свойства последнего. Мутации первого типа, имеющие, как правило, вредные для организма последствия, стимулируют действие отбора в направлении усиления доминантности нормальных аллелей соответствующих локусов. Подавление вредного влияния таких мутаций доминантными генами составляет основу благоприятного действия доминантных факторов. Мутации второго типа приводят к проявлению у гетерозиготных особей двух или нескольких различных белков (изоферментов), которые, дополняя друг друга, создают комплементарный эффект, благоприятный для организма. Биохимическое обогащение клетки за счет мутаций такого типа лежит в основе сверхдоминирования.

Согласно гипотезе, предложенной В. А. Струнниковым [180], 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 погашается, а компенсационный комплекс реализуется в виде гетерозиса.

Имеется и ряд других концепций гетерозиса, рассматривающих это сложное явление в различных аспектах (молекулярно-биохимическом, гормонально-физиологическом и т. п.). Однако несомненно, что первопричиной гетерозиса являются генетические различия между скрещиваемыми формами.

Гетерозисный эффект при неродственном скрещивании обнаружен у многих видов рыб. Подробно этот вопрос рассмотрен в работах В. С. Кирпичникова [86, 87], М. А. Андрияшевой [1–4], Ц. Хиклинга [228] и ряда других авторов.

Значительный гетерозис по жизнеспособности дает, например, скрещивание культурного карпа и амурского сазана [1, 68, 85]. Гетерозисный эффект при скрещивании разных пород и породных групп установлен также в работах с другими прудовыми рыбами. Гетерозис обнаружен и у некоторых межвидовых гибридов (более подробно данный вопрос рассмотрен в гл. 4).

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

Различают два типа комбинационной способности: общую и специфическую.

Под общей комбинационной способностью понимают способность определенной племенной группы (или отдельной особи) повышать свои продуктивные качества при скрещивании ее с любой другой группой. Для оценки этого показателя испытуемую племенную группу скрещивают с генетически гетерогенной группой (тестером).

При оценке специфической комбинационной способности каждую племенную группу скрещивают отдельно с разными испытуемыми группами, выявляя таким образом наиболее удачные сочетания.

Уровень общей комбинационной способности отражает как бы среднее значение ценности определенной группы при всех возможных сочетаниях ее с другими группами, в то время как специфическая комбинационная способность — отклонение от этого среднего уровня.

В первую очередь селекционера интересует специфическая комбинационная способность, так как она является наиболее важным источником повышения продуктивности. Однако проверка специфической комбинационной способности является трудоемким процессом. В то же время замечено, что у групп с высокой общей комбинационной способностью больше вероятность проявления и высокой специфической комбинационной способности. Поэтому обычно сначала проводят оценку общей комбинационной способности, а затем выявленные лучшие группы испытывают на специфическую комбинационную способность.

При работе с рыбами такой путь является, по-видимому, единственно возможным, поскольку технически очень сложно осуществить одновременную оценку большого числа комбинаций.

Общая схема работ по выявлению гетерозисных сочетаний у рыб может быть представлена следующим образом (рис. 17).

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 испытуемых групп).

При оценке общей комбинационной способности пол производителей, используемых в качестве тестера, не имеет особого значения. Технически удобнее использовать в качестве тестера самок; смесь икры таких самок осеменяют спермой самцов испытуемых групп.

На следующем этапе лучшие (по общей комбинационной способности) группы проверяют на сочетаемость между собой. Отобранные по результатам этой проверки лучшие группы используют для получения промышленных гибридов. Для более точной оценки специфической комбинационной способности необходима постановка реципрокных скрещиваний, включающих проверку в каждой группе и самок, и самцов (♀ А × ♂ Б; ♀ Б × ♂ А и т. п.).

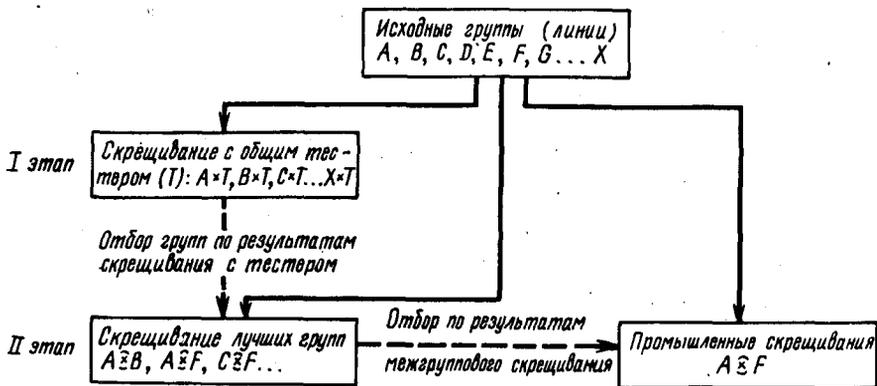


Рис. 17. Схема работ по выявлению гетерозисных сочетаний для промышленной гибридизации

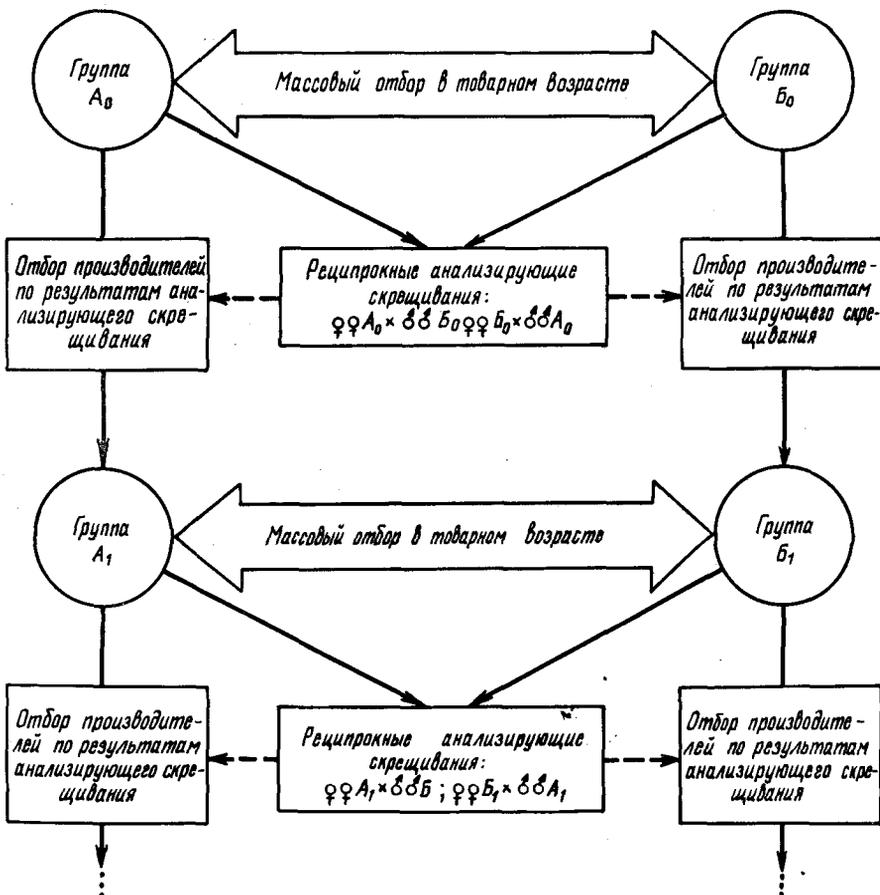


Рис. 18. Схема реципрокной периодической селекции

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

Комбинационная способность используемых в скрещиваниях 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. 18).

Селекцию начинают на группах, обладающих достаточно высокой комбинационной способностью [что устанавливают в предварительных испытаниях (см. выше)].

Сначала (анализирующее скрещивание) самок и самцов одной группы (А) скрещивают с производителями другой группы (Б). Технически проще при оценке каждого производителя использовать групповые скрещивания: спермой каждого испытуемого самца осеменить смесь икры от нескольких (8—10) самок; при оценке самок, наоборот, икру каждой самки осеменить смесью спермы нескольких (8—10) самцов.

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

Эффективность селекции на повышение комбинационной способности показана на примере многих видов животных и особенно птиц. Опыта подобной селекции в рыбоводстве пока еще не имеется, что связано с техническими трудностями, возникающими при проведении такого рода работ.

## **ОТБОР**

Сущность отбора заключается в систематическом сохранении для воспроизводства части популяции. В природных популяциях этот процесс протекает стихийно: выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи (естественный отбор). Отбор, осуществляемый человеком, называют искусственным отбором.

### **Формы и методы отбора**

Различают три формы отбора: стабилизирующий, дизруптивный и направленный (рис. 19).

При стабилизирующем (центростремительном) отборе для воспроизводства сохраняют особей модального класса (значения признаков близки к средним для данной группы). Это приводит к уменьшению из-

Семейная селекция включает и оценку фенотипа самих отбираемых рыб: из лучших семей выбирают лучших по внешнему виду особей. Если прижизненная оценка фенотипа невозможна или затруднена (например, при селекции по содержанию белка и жира в теле рыб, числу межмышечных косточек, заболеванию плавательного пузыря и т. п.), часть потомства каждой семьи вскрывают, а оставшихся оценивают по качеству их братьев и сестер (сибсов). Такую разновидность семейного отбора называют сибселекцией.

Семейный отбор применяют за рубежом в работах с лососевыми [223]. В СССР этот метод был использован (в небольшом объеме) в работах с украинскими породами карпа, белорусским и ропшинским карпом (см. гл. 4).

Отбор по потомству — наиболее эффективный и широко распространенный в животноводстве метод индивидуального отбора. В данном случае каждого из оцениваемых производителей скрещивают с несколькими производителями другого пола (рис. 20) и по продуктивности потомств судят о племенной ценности производителей.

В рыбоводстве этот метод применял А. И. Кузема при селекции украинских карпов [101]. В результате опытов было выделено несколько производителей, использованных в дальнейшей селекции. Однако отсутствие повторностей в опытах не позволило достоверно оценить племенную ценность отобранных производителей.

Оценку производителей по потомству с последующим отбором лучших рыб проводил также Д. П. Поликсенов при формировании исходного селекционного ядра белорусского карпа [141]. При выращивании потомств был использован метод общего контроля — подсадка к сравниваемым потомствам карпов одного и того же происхождения (общим контролем служили чешуйчатые карпы, которых подсаживали к испытуемым разбросанным). Таким способом было оценено большое число производителей. Однако и здесь отсутствие повторностей (каждое потомство выращивали только в одном пруду), а также существенные различия в исходной массе сравниваемых потомств (двухлетков) свели на нет практическую значимость проведенных опытов.

Несколько серий опытов по оценке производителей по потомству проведено В. С. Кирпичниковым при селекции ропшинского карпа [82, 84].

Оценке производителей по потомству отводится важное место в се-

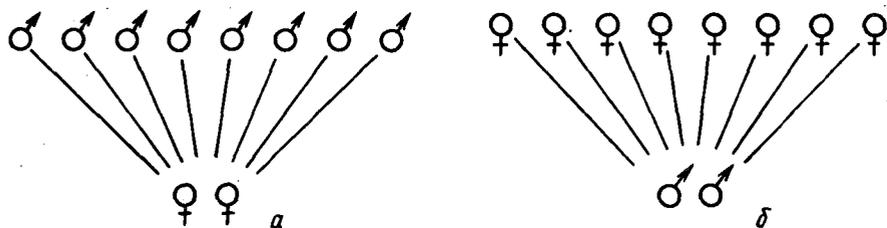


Рис. 20. Схема скрещиваний при оценке производителей рыб по потомству:

*а* — самцов; *б* — самок

лекционных работах с карпом и с другими рыбами за рубежом [223, 259 и др.].

С учетом имеющихся сведений можно сделать ряд следующих важных в методическом отношении выводов:

1. Результаты опытов по оценке производителей зависят в определенной степени от физиологического состояния рыб: более крупные, упитанные производители дают лучшее потомство. При этом отцовский и материнский (ненаследственные) эффекты особенно сильно проявляются у потомков на ранних стадиях развития: у карпа влияние самцов проявляется в основном до достижения потомством возраста 1–2 мес, а влияние самок — до конца первого года выращивания.

Таким образом, предварительная оценка племенной ценности производителей может быть сделана уже по результатам выращивания мальков. Однако окончательные данные могут быть получены только на сеголетках (при оценке самцов) и по результатам выращивания сеголетков и двухлетков (при оценке самок).

2. Для обеспечения надежной оценки проверяемых особей целесообразно использовать в качестве анализаторов несколько (не менее трех) производителей, что при искусственном осеменении не представляет большой технической сложности.

3. Получение надежных результатов возможно лишь при раздельном выращивании потомств (с обеспечением не менее чем трехкратной повторности) в сходных условиях выращивания.

## ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА В РЫБОВОДСТВЕ

В основе всех форм отбора лежит использование генетической изменчивости. Однако, как это было отмечено выше, непосредственная оценка генотипа невозможна, и о племенной ценности отбираемых особей судят по их собственному внешнему виду — фенотипу (массовый отбор) или фенотипу близких родственников (индивидуальный отбор).

Определение корреляции между фенотипической и генотипической изменчивостью относится к числу важнейших задач, решаемых методами количественной генетики.

Сведения по количественной генетике рыб, включая данные по наследуемости основных селекционных признаков, освещены в гл. 1. Ниже будут рассмотрены вопросы, имеющие непосредственное отношение к определению эффективности разных методов отбора при селекции рыб.

Эффективность отбора  $R^1$  по полигенным признакам определяется двумя основными показателями: наследуемостью признака, по которому ведется отбор, и селекционным дифференциалом:

$$R = S h^2, \quad (3.3)$$

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

<sup>1</sup> Изменение признака за одно поколение.

Например, при средней массе двухлетков карпа 470 г (до отбора) и 620 г (после отбора) селекционный дифференциал  $S$  составляет 150 г. Если коэффициент наследуемости  $h^2$  массы равен 0,2, то селекционный эффект за одно поколение  $R$  составит 30 г ( $150 \text{ г} \cdot 0,2 = 30 \text{ г}$ ).

Величина селекционного дифференциала, выраженная числом стандартных отклонений ( $S/\sigma$ ), называется интенсивностью отбора ( $i$ ). С использованием последнего показателя эффективность отбора может быть выражена следующим уравнением:

$$R = i \sigma h^2. \quad (3.4)$$

Величина интенсивности отбора  $i$  тесно связана с коэффициентом напряженности отбора  $V$ , под которым понимают количество отобранных особей (в % от общего числа рыб). В работах с рыбами напряженность отбора колеблется в пределах 0,1–50 %. Величина  $i$  для указанных пределов напряженности отбора имеет следующие значения<sup>1</sup>:

$V, \%$	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	2,89	3,37

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

**Пример.** Из 3000 двухлетков форели со средней массой 250 г отобрано на племя 300 рыб. Коэффициент вариации массы тела составляет 20 %. Требуется рассчитать эффективность селекции за три поколения массового отбора при коэффициенте наследуемости признака 0,1.

В данном случае напряженность отбора  $V$  составляет 10 % и, следовательно, величина  $i = 1,76$  (см. выше). При коэффициенте вариации 20 % и среднем значении признака (250 г)  $\sigma = 50$  г ( $\sigma = C_v \bar{X}/100$ ) ожидаемый селекционный эффект  $R$  за одно поколение в соответствии с уравнением (3.4) составит  $1,76 \times 50 \times 0,1 = 8,8$  г, а за три поколения – 26,4 г.

При планировании селекционных работ можно рассчитать число поколений селекции, необходимое для получения запланированного селекционного эффекта.

**Пример.** Коэффициент наследуемости массы тела у карпа составляет 0,3, средняя масса двухлетков – 350 г, показатель изменчивости  $\sigma$  – 45 г. Селекционной программой предусмотрен отбор на племя не более 5 % от числа выращенных двухлетков. Требуется рассчитать число поколений селекции, необходимое для увеличения средней массы на 100 г при условии, что коэффициент наследуемости снижается в каждом поколении на 10 %, а фенотипическая изменчивость признака остается без изменения. Выполненные расчеты представлены в табл. 17.

<sup>1</sup> Приведенная зависимость  $i$  от  $V$  справедлива только при условии нормального распределения признака.

## Расчет селекционного эффекта в ряду поколений

Показатель	Поколение				
	1	2	3	4	5
$h^2$	0,30	0,27	0,24	0,22	0,20
$\sigma$ , г	45	45	45	45	45
$i^*$	2,06	2,06	2,06	2,06	2,06
Селекционный эффект за одно поколение $R_i$ , г	28	25	22	20	19
Суммарный селекционный эффект $R_{\Sigma}$ , г	28	53	75	95	114

\* При  $V = 5\%$  (см. выше).

Как следует из табл. 17, увеличение средней массы тела карпа свыше 100 г будет достигнута за пять поколений селекции. Это значит, что при неизменной (за период селекции) технологии выращивания рыб средняя масса двухлетков в пятом поколении селекции составит не менее 450 г.

В каждом поколении селекции можно уточнять конкретные значения  $h^2$  и  $\sigma$ , что позволит корректировать прогноз селекционного эффекта.

В приведенных выше примерах расчет эффективности селекции выполнен для случая массового отбора. Аналогичным образом может быть определена эффективность и для разных методов индивидуального отбора. Однако значения параметров, влияющих на эффективность селекции, при массовом и индивидуальном отборе различны, что определяет и различную эффективность этих методов.

Различия касаются прежде всего коэффициента наследуемости ( $h^2$ ), величина которого при индивидуальном отборе 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 резко повышает надежность оценки. При достаточно большом числе оцениваемых родственников и близких условиях их выращивания надежность оценки генотипа отбираемой особи по фенотипу ее родственников, а следовательно, и величина  $h^2$  приближаются к 1, что и определяет соответствующую эффективность индивидуального отбора.

С другой стороны, при массовом отборе численность оцениваемых особей бывает обычно гораздо больше, чем при индивидуальном; последнее позволяет проводить отбор с высокой напряженностью, что, в свою очередь, обуславливает более высокий селекционный дифференциал. Данное обстоятельство имеет особенно важное значение при работе с рыбами. Массовый отбор позволяет оперировать десятками и сотнями тысяч рыб, в то время как при индивидуальном отборе можно оценить не более нескольких десятков особей (или семей).

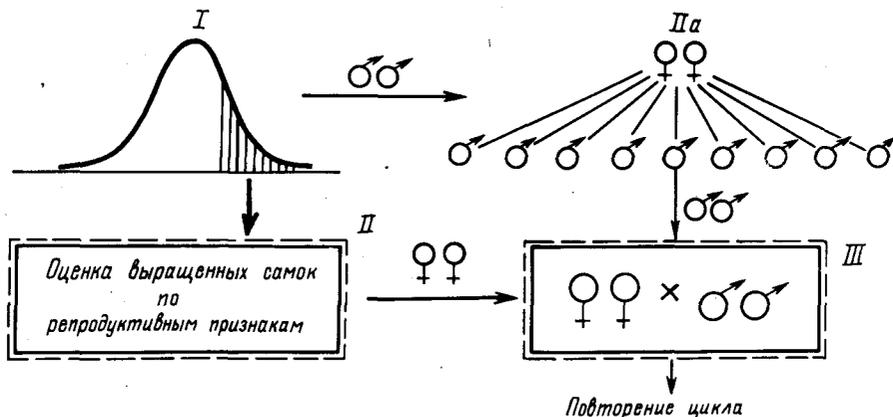


Рис. 21. Схема комбинированного отбора рыб:

*I* – отбор; *Pa* – оценка самцов по потомству; *II* – оценка выращенных самок; *III* – скрещивание лучших самок с лучшими самцами

Обычно оценивают не более 20 семей прудовых рыб<sup>1</sup>. При использовании для воспроизводства хотя бы пяти лучших из их числа (использование меньшего числа семей может привести к тесному инбридингу) напряженность отбора составит всего 25 %, а величина  $i$  (см. выше) – 1,27. При массовом отборе напряженность отбора, как указывалось выше, может быть доведена до 0,1 %; значение  $i = 3,37$  будет в этом случае почти в три раза выше, чем при индивидуальном отборе.

Таким образом, даже при сравнительно невысокой наследуемости признака ( $h^2 = 0,1 \div 0,2$ ) эффективность массового отбора на рыбах может быть выше эффективности индивидуального отбора за счет высокой интенсивности отбора. Применение индивидуального отбора становится необходимым лишь на поздних стадиях селекции, когда коэффициент наследуемости имеет очень низкие значения (достижение "селекционного плато").

Наибольшая эффективность селекции может быть достигнута при использовании комбинированного отбора. Схема одного из вариантов такого отбора включает следующий цикл работ (рис. 21).

1. Массовый отбор. В потомстве, полученном от группового скрещивания производителей (15–20 пар), отбирают лучших по внешнему виду эсобей. Отбор по признакам продуктивности проводят в основном в "то-зарном возрасте" с напряженностью 1–10 %. Отобранных рыб выращивают до половой зрелости.

2. Оценка самцов по потомству. Из числа выращенных производителей отбирают 15–20 наиболее крупных самцов. Последних скрещивают с юбыми, неродственными им самками и оценивают по качеству полученного потомства.

<sup>1</sup> Оценка большего числа семей сопряжена с техническими трудностями.

3. Отбор самок. Выращенных самок в течение 1–2 лет оценивают по репродуктивным качествам: плодовитости и качеству икры, способности нормально отдавать икру после гипофизарных инъекций (при заводском воспроизводстве) и т. п. С учетом этих данных отбирают лучших самок для воспроизводства.

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

Далее весь цикл повторяется.

Специальных исследований по эффективности комбинированного отбора на рыбах до сих пор не проводилось. Можно полагать, исходя из теоретических посылок, что по сравнению с обычным массовым отбором комбинированный отбор ускорит селекцию (особенно при низких значениях  $h^2$ ) в 1,5–2 раза.

### Требования к условиям выращивания рыб при селекции

Известно, что разные породы животных, а также отдельные индивидуумы по-разному реагируют на условия содержания. Хорошо отселекционированные породы проявляют свойственную им высокую продуктивность только при достаточно высоком биотехническом уровне, в то время как при неблагоприятных условиях и особенно при ограниченном питании более продуктивными могут оказаться 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, как, например, рост и выживаемость.

У прудовых рыб особенно сильное влияние на результаты оценки относительной ценности разных групп может оказать разная плотность посадки при выращивании, уровень которой определяет обеспеченность рыб естественной пищей. Это положение иллюстрируют опыты по совместному выращиванию разных групп карпа (табл. 18).

Таблица 18

Рост разных групп карпа при различной плотности посадки (по [240])

Плотность посадки карпа, шт./га	Прирост, г					
	ВВ *	Нашице	Дор	ВВ × Нашице	ВВ × Дор	Среднее
10700	264	278	394	378	383	357
6500	297	352	517	454	457	450
6500	367	479	593	505	535	545
3200	468	795	874	725	740	815

\* Обозначение групп: Нашице и Дор – европейские карпы; ВВ – китайские белобрюхие карпы.

Из табл. 18 видно, что наиболее отселекционированная группа Дор во всех случаях занимает первое место по росту, примитивная группа китайских карпов (ВВ) — последнее. Однако с увеличением плотности посадки эти различия уменьшаются. То же самое относится и к другой группе европейских культурных карпов — Нашице, которая в условиях плотной посадки почти не отличается по росту от китайских карпов. С изменением плотности посадки меняется и относительная ценность гибридных групп. Особенно это заметно при сравнении группы Нашице и гибрида ВВ × Нашице. При плотной посадке гибриды обгоняют группу Нашице почти на 40 %, в то время как при редкой посадке, наоборот, преимущество по росту имеют карпы Нашице.

В других опытах при выращивании рыб без кормления (в пруды вносили только навоз) отселекционированные европейские карпы практически полностью потеряли преимущество по продуктивности перед китайскими карпами. Та же тенденция наблюдалась и при замене гранулированного комбикорма на менее полноценный корм — зерно [240].

Сравнительная оценка роста двухлетков карпа и карпокарасевых гибридов при разной плотности посадки также дала различные результаты [200]. При общей плотности посадки рыб 4,2–4,9 тыс. шт. на 1 га скорость роста у карпа и гибридов была примерно одинаковой. Однако в условиях разреженной плотности (1 тыс. шт. на 1 га) карпы значительно обогнали гибридов по массе, несмотря на стартовое преимущество гибридов.

Фактор взаимодействия, таким образом, может оказать существенное влияние на результаты сравнительной оценки племенной ценности разных групп (или отдельных особей), что указывает на важность поддержания определенных условий среды при проведении селекции.

Изложенные выше данные подчеркивают ошибочность представлений о целесообразности выращивания селекционируемого материала в особо благоприятных условиях, при разреженной плотности посадки. Такие представления (все еще широко распространенные среди рыбководов) отчасти связаны с сохранившимися заблуждениями относительно наследования "благоприобретенных" признаков. При этом упускается из виду, что изменение наследственных качеств разводимого объекта возможно лишь под влиянием отбора и направлено в сторону приспособления рыб к условиям, в которых выращивается селекционируемый материал. Заметим, что речь идет не просто о соблюдении средних, промышленных условий, а о применении прогрессивной производственной технологии. Селекционер должен владеть такой технологией и предвидеть основные тенденции ее развития в будущем. Последнее положение особенно важно применительно к рыбководству — относительно молодой отрасли животноводства, подверженной быстрому прогрессу.

Изложенные выше требования к условиям выращивания селекционируемого материала распространяются на период, предшествующий основному отбору (например, при селекции карпа по массе тела — до достижения рыбами двухлетнего возраста). В дальнейшем основной задачей становится выращивание физиологически полноценных производителей, что достигается за счет оптимизации условий (разреженной посадки, кор-

мления 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 и т. п.), что позволяет вести отбор и по этим важным признакам.

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

В заключение перечислим основные методические требования, которые необходимо соблюдать при проведении селекционных работ с рыбами.

1. При воспроизводстве селекционируемого материала должна поддерживаться его генетическая гетерогенность, что достигается определенной численностью производителей (15–20 пар и более).

2. Во избежание случайных стартовых различий, увеличивающих наследственную изменчивость в потомстве, необходим единовременный нерест всех используемых для воспроизводства производителей. При заводском способе воспроизводства это условие выполнить несложно: потомство получают, смешивая половые продукты от всех самок и самцов.

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

4. Основной отбор рыб по росту следует проводить в "товарном возрасте": при двухлетнем обороте – среди двухлетков, при трехлетнем – среди трехлетков. В более раннем или более позднем возрасте проведение интенсивного отбора неэффективно, так как корреляция величины массы тела у рыб разного возраста сравнительно невысока.

5. Выращивание племенных рыб до проведения основного отбора, как это специально было рассмотрено выше, следует проводить в условиях, близких к производственным.

## **СПЕЦИАЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ**

Рассмотренные выше традиционные методы селекции (отбор, скрещивание и др.) позволяют улучшить качество объектов разведения за счет естественного резерва наследственной изменчивости. Наряду с успехами в совершенствовании таких методов за последние 15–20 лет были достигнуты заметные результаты в разработке специальных генетических методов селекции рыб [204]. В отличие от традиционных такие методы предполагают прямое воздействие на механизмы наследственности, ведущее к изменению структуры отдельных генов, хромосом и генотипа в целом.

К специальным генетическим методам селекции относятся: индуциро-

ванный мутагенез, индуцированный диплоидный гиногенез, регуляция пола, экспериментальная полиплоидия, получение стерильных рыб, индуцированный андрогенез и др. Перспективы использования таких методов на рыбах связаны с биологическими особенностями последних и прежде всего с высокой плодовитостью и внешним оплодотворением. Указанные особенности сближают рыб как объектов селекции с растениями, на которых такие методы уже давно и успешно применяются.

Следует подчеркнуть, что основные усилия прошедших лет были направлены прежде всего на разработку специальных генетических методов селекции; их внедрение в практическую селекцию только начинается и в значительной мере является делом будущего.

Ниже кратко будут рассмотрены основные достижения в области разработки некоторых генетических методов селекции объектов товарного рыбоводства<sup>1</sup>.

### **Индуцированный мутагенез**

Под индуцированным (искусственно вызываемым) мутагенезом понимают возникновение наследственных изменений в результате воздействия на организм особыми агентами-мутагенами. В зависимости от природы мутагена различают радиационный и химический мутагенез.

Как известно, частота естественных мутаций невелика и составляет примерно  $10^{-5}$  (в расчете на 1 ген за одно поколение). Индуцированный мутагенез позволяет значительно повысить частоту мутаций. Таким образом, с помощью данного метода удается обеспечить одно из наиболее важных условий успешной селекции — повышение наследственной изменчивости селекционируемого материала.

Открытие явления индуцированного мутагенеза в 20–30-х годах нашего столетия связано с именами крупных советских и зарубежных ученых: Г. А. Надсона, Г. С. Филиппова, В. В. Сахарова, М. Е. Лобашева, И. А. Раппопорта (СССР), Г. Меллера, Л. Стадлера (США) и Ш. Ауэрбах (Англия). Позднее, как в области теоретических достижений, так и практического применения данного метода на культурных растениях и микроорганизмах, были достигнуты значительные успехи<sup>2</sup>.

Основной целью применения индуцированного мутагенеза в селекции рыб, так же как в селекции растений, является увеличение генетической изменчивости за счет новых (индуцированных) в том числе и полезных мутаций. Речь идет в первую очередь о мутациях генов, влияющих на проявление признаков продуктивности: роста, выживаемости, устойчивости к заболеваниям и др. При этом не исключается возможность возникновения каких-то качественных мутаций, что ведет к появлению особей с новыми, представляющими интерес для селекционера свойствами.

На рыбах уже используется метод химического индуцированного му-

<sup>1</sup> Более подробные сведения можно найти в специальной публикации [204].

<sup>2</sup> В работах с домашними животными использование этого метода затруднено из-за их низкой плодовитости.

тагенеза. Разработка этого метода была начата в СССР в середине 60-х годов по инициативе В. С. Кирпичникова, а в дальнейшем успешно продолжена Р. М. Цоем [192, 195 и др.].

Основные сведения, касающиеся закономерностей химического мутагенеза у рыб, получены в работах по селекции казахстанского карпа; объектами исследований являлись также пелядь, радужная форель, белый амур, белый толстолобик, буффало [204].

В работах с рыбами в качестве мутагенов были использованы различные алкилирующие соединения с высокой биологической активностью (супермутагены): этиленимин (ЭИ), нитрозоэтилмочевина (НЭМ), диметилсульфат (ДМС) и др. Эти соединения, избирательно воздействуя на ДНК хромосом, повреждают ее, что может привести к возникновению мутаций.

Для получения индуцированных мутаций обычно обрабатывают половые клетки (икру, сперму) или ранние зародыши рыб. Генетический эффект тем выше, чем доступнее ядро клетки действию мутагена. С этой точки зрения более эффективна обработка мутагеном зрелых спермиев. При обработке спермиев снижается также вероятность накопления мутагена в цитоплазме половой клетки и его последующего влияния на развивающийся зародыш.

Мутагенный эффект алкилирующих соединений доказан на примере генов чешуйного покрова у карпа [192, 204]. Так, при обработке спермы карпа НЭМ обнаружены мутации аллеля  $n \rightarrow N$  и аллеля  $S \rightarrow s$ ; при обработке спермы карпа ДМС эти две мутации обнаружены одновременно. Средняя частота возникновения доминантной мутации  $N$  среди потомков, полученных с использованием НЭМ и ДМС, составила  $1,1 \times 10^{-3}$  (45 мутантных особей среди 40 323 шт. сеголетков) и была более чем на два порядка выше частоты естественного мутирования [192].

Другим подтверждением возможности мутагенного эффекта алкилирующих соединений является повышение частоты хромосомных перестроек (разрывов хромосом, слияний и др.), что легко регистрируется при анализе эмбриональных митозов (рис. 22).

Установлена определенная специфичность мутагенов по характеру вызываемых ими мутаций. Так, например, при обработке спермы карпа НЭМ чаще возникают точковые (генные) мутации, а при обработке спермы ДМС — хромосомные перестройки.

Косвенным подтверждением мутагенного действия химических соединений является увеличение фенотипической изменчивости различных признаков.

У разных видов рыб чувствительность к одному и тому же мутагену может быть различной. При одинаковых дозах воздействия НЭМ на спермии (концентрация мутагена 0,0025–0,02 %) выживаемость эмбрионов в мутагенных потомствах составила (в % от контроля): 36,5–0,0 (белый толстолобик), 63,8–0,0 (белый амур) и 111,3–26,1 (каarp). Эти данные свидетельствуют о меньшей чувствительности к мутагену у полиплоидных видов (каarp), чем у диплоидных (белый амур и белый толстолобик) [204].

Многие мутагены активны в широком диапазоне концентраций, но наиболее эффективными являются концентрации мутагена, близкие к полуметальным.

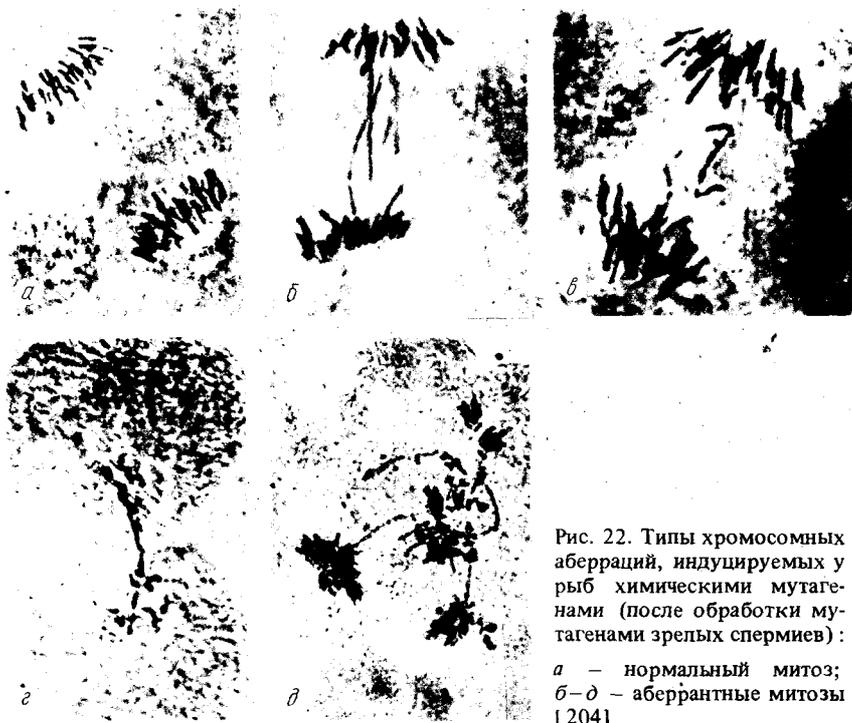


Рис. 22. Типы хромосомных aberrаций, индуцируемых у рыб химическими мутагенами (после обработки мутагенами зрелых спермиев) :

*a* — нормальный митоз;  
*б-д* — aberrантные митозы [204]

Сравнительная оценка многих алкилирующих соединений с использованием цитогенетического и других тестов позволила выявить наиболее эффективные мутагены. Ими оказались НЭМ и ЭИ [195].

Мутагенные<sup>1</sup> потомства первого поколения характеризуются пониженной выживаемостью и повышенным числом уродливых особей, что является следствием индуцированных вредных, в том числе летальных доминантных мутаций. Основная гибель особей — носителей таких мутаций — происходит в эмбриогенезе, начиная с поздней бластулы; значительная часть потомков погибает в период вылупления. Среди жизнеспособной части потомства встречаются разнообразные уроды. Например, в мутагенных потомствах карпа обнаружено 23 типа уродств. Разные мутагены индуцируют различный спектр аномалий. Наиболее частыми нарушениями (встречающимися при использовании практически всех мутагенов) оказались искривление позвоночника, уродства головы и рта. При высоких дозах мутагенов уроды могут составлять в потомстве 20–30% [192].

Как показали работы с казахстанским карпом [192, 195, 204 и др.], в мутагенном потомстве первого поколения наблюдается повышенная фенотипическая изменчивость по многим количественным признакам,

<sup>1</sup> Мутагенным называют потомство, полученное с использованием мутагенов; мутантным — потомство, имеющее какой-либо мутантный признак.

в том числе и по важнейшему показателю продуктивности — массе тела. В отдельных потомствах коэффициент вариации массы тела возрастал в два-три раза по сравнению с контролем, а среди потомков появлялись особи, превышающие по темпу роста лучших контрольных рыб более чем в два раза. К сожалению, данных о "вкладе" генетических факторов в повышение фенотипической изменчивости и появление такого рода рекордистов пока еще не имеется.

Получение второго и последующих поколений селекции осуществляют обычно без применения мутагенеза. Важнейшей задачей является элиминация индуцированных вредных мутаций в селекционируемом материале. В отношении доминантных мутаций это достигается интенсивным отбором. Гораздо сложнее обстоит дело с вредными рецессивными мутациями, которые при обычном разведении остаются в скрытом состоянии в течение многих поколений. Для ускоренной элиминации рецессивных мутаций целесообразно применение индуцированного гиногенеза (см. ниже). У карпа, по имеющимся данным [197], уже во втором гиногенетическом поколении 80–90 % всех генов переходит в гомозиготное состояние, что приводит к фенотипическому проявлению многих рецессивных мутаций. Одновременно таким же путем могут быть выявлены и полезные мутации.

Таким образом, использование индуцированного гиногенеза позволяет резко ускорить мутагенную селекцию. В этой связи индуцированный гиногенез был включен в программу селекции казахстанского карпа.

Сравнительно недавно на рыбах были начаты исследования по радиационному мутагенезу с использованием в качестве мутагена ультрафиолета [157, 196].

Применение индуцированного мутагенеза особенно целесообразно при сильном истощении генетической изменчивости в селекционируемом стаде (что может быть результатом предшествующей интенсивной селекции), когда обычные методы селекции становятся неэффективными.

### **Индукцированный гиногенез**

Под индуцированным гиногенезом<sup>1</sup> понимают получение гиногенетических потомств у видов рыб, размножающихся обычным половым путем. Принципиальная возможность решения такой задачи была показана еще в 1913 г. немецким исследователем К. Опперманом в опытах с радужной форелью. Систематические исследования по индуцированному гиногенезу как методу селекции рыб были начаты в конце 50-х и начале 60-х годов под руководством К. А. Головинской и Д. Д. Ромашова [см. 204]. К настоящему времени гиногенетические потомства получены

---

<sup>1</sup> Гиногенез — редкая форма полового размножения, при котором развитие зародыша осуществляется без участия отцовской наследственности. Естественный гиногенез обнаружен в четырех семействах рыб, в том числе и в семействе карповых — у однополрой формы серебряного карася. Цитогенетические особенности естественного гиногенеза приводят к тому, что потомство каждой самки представляет собой клон, генетически тождественный материнской форме. Самки таких клонов размножаются с участием самцов близких бисексуальных видов [см. 198].

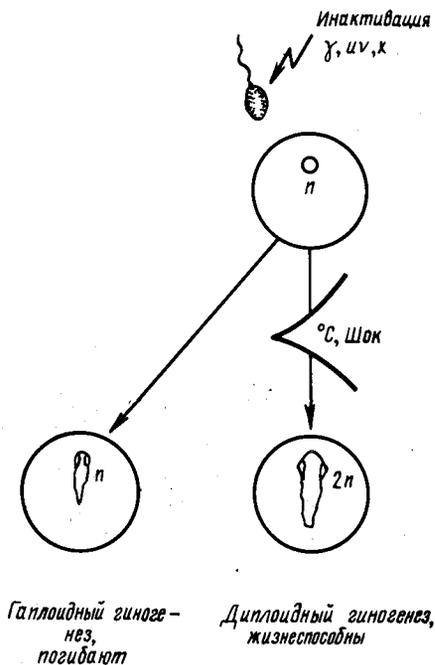


Рис. 23. Схема получения диплоидного индуцированного гиногенеза у рыб [из Chevassus et al., 1979]

и исследованы у многих видов рыб: карпа, белого амура, белого толстолобика, радужной форели, нескольких видов камбал, тилапий, двух видов индийских карпов и других рыб [204, 231].

Для получения гиногенетического потомства у видов, размножающихся обычным половым путем, необходимо решить две главных задачи (рис. 23). Первая состоит в осуществлении генетической инактивации спермиев, что сравнительно просто достигается путем обработки спермы высокими (инактивирующими) дозами мутагенов. В качестве мутагена при получении гиногенетических потомств используют обычно высокие дозы радиации (радиационный гиногенез).

Облучение спермы ионизирующей радиацией в дозах порядка 100–200 кР или ультрафиолетом в дозах порядка 300 Дж/м<sup>2</sup> вызывает разрушение хромосом. При этом благодаря относительно низкой радиочувствительности цитоплазматических компонентов клетки облученные спермии сохраняют способность активно двигаться в воде, проникать в яйцеклетку и побуждать ее к развитию.

Осеменение икры генетически инактивированной спермой приводит к образованию гаплоидных зародышей, развивающихся под контролем одинарного женского набора хромосом. Такие потомки погибают в период выплывания. Для получения полноценных (диплоидных) гиногенетических потомков необходимо решить вторую, более сложную задачу: добиться удвоения хромосомного набора яйцеклетки, что будет компенсировать недостающие мужские хромосомы<sup>1</sup>.

Разработано несколько способов диплоидизации женского хромосомного набора [204]. Чаще всего для этой цели используют так называемые "температурные шоки" – воздействие сублетальными (низкими или высокими) температурами на неоплодотворенную (стадия метафазы II) или оплодотворенную (стадия анафазы II) икру<sup>2</sup>. В результате

<sup>1</sup> В очень редких случаях этот процесс протекает спонтанно.

<sup>2</sup> В последние годы в качестве шокового воздействия начали применять гидростатическое давление.

такого воздействия два материнских хромосомных набора (продукты второго деления мейоза) остаются в яйцеклетке и формируют диплоидное ядро гиногенетического зародыша. Реже температурный шок применяют на стадии первого деления дробления. В последнем случае диплоидность восстанавливается в результате объединения двух гаплоидных наборов, образовавшихся в митозе.

Эффективность температурного шока подтверждена многократно на разных видах рыб [204], в отдельных случаях выход гиногенетических диплоидных потомков удавалось поднять до 62 % (вьюн), 56 % (каarp), 93 % (разные виды камбал), 25 % (форель), 23 % (белый амур), что на 2–3 порядка выше частоты спонтанной диплоидизации женских хромосом.

Восстановление диплоидности по материнскому комплексу во втором делении мейоза приводит к повышенной гомозиготизации. Вероятность перехода гена в гомозиготное состояние зависит от частоты мейотического перекреста на участке хромосомы между геном и центромерой и в связи с этим различна для разных генов.

Как показали исследования на карпе [197, 198] и форели [257], частота гетерозигот в первом поколении индуцированного гиногенеза колеблется по отдельным генам от 0,05 до 0,99 (каarp) и от 0,02 до 1 (форель). Вероятность же перехода гена в гомозиготное состояние составляет за одно поколение индуцированного гиногенеза в среднем 0,4 (форель) и 0,6 (каarp).

В первых поколениях индуцированного гиногенеза скорость гомозиготизации (коэффициент инбридинга) оказывается, таким образом, выше, чем при тесном инбридинге (скрещивания типа брат × сестра). Однако в последующих гиногенетических поколениях (у радужной форели, например, после четвертого поколения [257]) она тормозится генами (по которым устойчиво поддерживается гетерозиготность) и становится ниже, чем при скрещивании сибсов.

Большой интерес представляет метод диплоидизации женских хромосом на стадии первого деления дробления зародыша, который позволяет получать полностью гомозиготных потомков за одно поколение индуцированного гиногенеза.

При женской гомогаметности ( $\varnothing\varnothing XX$ ) все гиногенетические потомки являются самками. Однополо-женские гиногенетические потомства получены у карпа, радужной форели и белого амура [204].

Высокая степень гомозиготизации при индуцированном гиногенезе отрицательно влияет на многие признаки. Этот вопрос наиболее полно изучен на карпе. У гиногенетических карпов наблюдается снижение жизнеспособности (особенно на первом и втором годах жизни), появление уродств, повышенная восприимчивость к заболеваниям и нарушения в развитии яичников [204].

Индуцированный гиногенез может найти применение во многих селекционно-генетических работах с рыбами [197, 199, 204]. Одна из наи-

более важных областей применения индуцированного гиногенеза в практической селекции — ускоренное получение с помощью данного метода высокоинбредных (высокогомозиготных) семейств (линий). Высокая скорость гомозиготизации при индуцированном гиногенезе ведет к генетической однородности индивидуальных гиногенетических потомств. Методом трансплантации тканей, в частности, показано [244], что четвертое последовательное гиногенетическое поколение карпа представляет собой фактически изогенную группу (линию). Гиногенетические линии можно использовать в промышленных скрещиваниях. Опыт такого использования индуцированного гиногенеза имеется у венгерских селекционеров, которые сообщают, что промышленные гибриды, полученные с участием некоторых гиногенетических линий, на 10 % превосходили по продуктивности лучший кросс венгерского карпа [254].

Необходимо подчеркнуть, что получению гиногенетических линий для промышленных скрещиваний должны предшествовать обычная селекция и выявление племенных групп с высокой комбинационной способностью. Таким образом, использование индуцированного гиногенеза нужно рассматривать как часть общей селекционной программы.

Применение индуцированного гиногенеза позволяет решать и ряд других важных задач [204]. Выше была показана целесообразность использования этого метода совместно с индуцированным мутагенезом для ускоренного выявления рецессивных мутаций при мутагенной селекции. С помощью гиногенеза можно выявлять редкие рецессивные гены и при обычной селекции. Индуцированный гиногенез представляет интерес как способ получения однополо-женских потомств<sup>1</sup>, выращивание которых во многих случаях более выгодно, чем обычных двуполых (см. ниже). Исследование гиногенетических потомств дает селекционеру важные сведения об особенностях проявления инбредной депрессии у разных видов рыб при разной степени инбридинга. Генетически однородные линии могут служить удобным материалом для изучения влияния модификационных факторов на изменчивость признака (см. гл. 1). В специальных генетических работах с помощью индуцированного гиногенеза можно определить локализацию генов на хромосоме относительно центромеры (картировать гены). Ниже будет показано использование гиногенеза в работах с отдаленными гибридами рыб.

В области практического использования данного метода наибольшие успехи достигнуты на карпе [204]. Разработана технология получения гиногенетических потомств карпа в промышленных масштабах [201], с помощью которой получены десятки тысяч диплоидных гиногенетических карпов. Как упоминалось выше, данный метод применяется в селекции казахстанского карпа, его использование предусмотрено программой селекции среднерусского карпа (см. гл. 4). Наиболее продвинуто

---

<sup>1</sup> Следует иметь в виду, что непосредственное использование гиногенетических самок у многих видов рыб вряд ли будет экономически целесообразно из-за сильного проявления инбредной депрессии. Для получения однополо-женских потомств целесообразно применять гиногенез в сочетании с гормональной инверсией пола (см. ниже).

использование гиногенеза в селекции венгерского карпа; здесь от разных селекционных групп карпа получены гиногенетические линии (включая четвертое последовательное поколение индуцированного гиногенеза) и проведены промышленные скрещивания с их участием [254]. Начато использование индуцированного гиногенеза в селекции пеляди [167]. В работах с форелью и другими видами рыб индуцированный гиногенез успешно применяется для регуляции пола и получения однополо-женских потомств (см. ниже).

### Регуляция пола и получение стерильных рыб

Регуляция пола у рыб может быть использована для решения разных селекционных и рыбохозяйственных задач. В первую очередь методы регуляции пола разрабатываются для получения особей какого-либо одного желаемого пола, представители которого имеют преимущественную хозяйственную ценность. У большей части объектов рыбоводства преимущество при товарном выращивании имеют самки, поскольку они позднее созревают и в связи с этим лучше, чем самцы, растут. Проблема получения однополо-женских потомств особенно актуальна для лососевых и осетровых рыб, самки которых продуцируют деликатесный пищевой продукт — красную и черную икру. Выращивание однополых потомств предотвращает неконтролируемый нерест производителей и тем самым обеспечивает возможность регуляции численности рыб. Последнее очень важно при зарыблении быстрозревающими высокоплодовитыми рыбами (например, тиляпиями) не облавливаемых водоемов (озер, неспускных прудов, водохранилищ). Надежный контроль над воспроизводством необходим и при выпуске в водоемы малоизученных новых видов, в частности при проведении работ по акклиматизации.

Одним из наиболее перспективных способов получения однополо-женских потомств является гормональная инверсия пола.

Методы гормональной инверсии пола (превращение генотипических самок в функционально полноценных самцов или генотипических самцов в самок) разработаны в настоящее время для многих видов рыб, включая и объекты товарного рыбоводства (каarp, форель, белый амур и др.) [44, 218]. Введение в определенных дозах мужского полового гормона (метилтестостерона) на ранних стадиях онтогенеза, соответствующих началу дифференцировки половой железы, приводит к развитию семенников у генотипических самок. Таким образом, можно получить функционально полноценных самцов с хромосомной конституцией самок ( $XX$  — при женской гомогаметности,  $ZW$  — при женской гетерогаметности). И наоборот, обработка молоди женскими половыми гормонами (эстрогенами) приводит к развитию половой железы у генотипических самцов по женскому типу и позволяет получать самок-инверсантов ( $XY$  либо  $ZZ$ ).

Как отмечалось выше, в работах с объектами товарного рыбоводства практический интерес чаще представляет выращивание однополо-женских потомств, что (при женской гомогаметности) может быть достигнуто путем скрещивания обычных самок с самцами-инверсантами:  $\text{♀♀} XX \times$

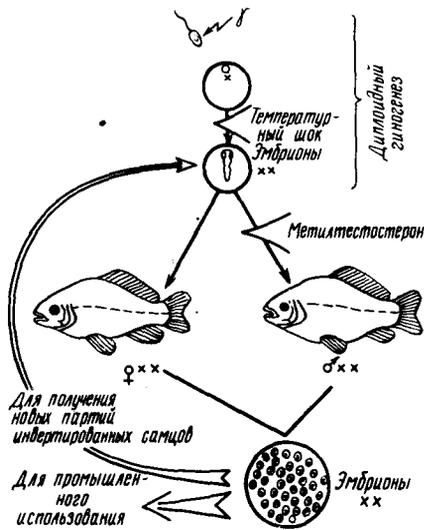


Рис. 24. Схема получения одноположенского потомства с помощью индуцированного гиногенеза и гормональной инверсии пола у видов с женской гомогаметностью [из Chevassus et al., 1979]

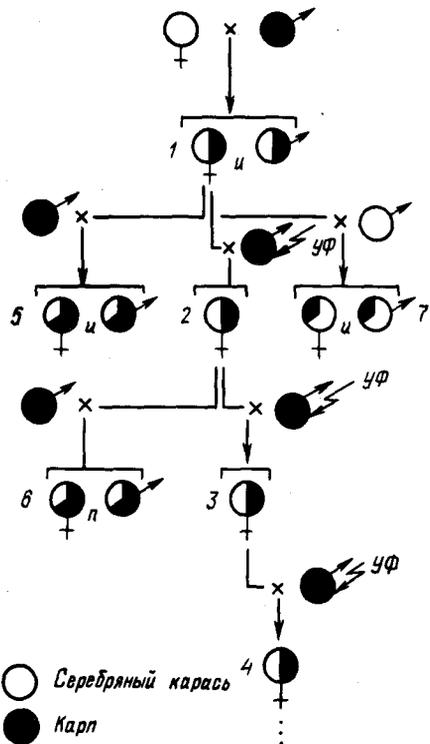


Рис. 25. Схема получения гиногенетических и возвратных триплоидных гибридов серебряного карася (двуполая форма) с карпом:

1 – гибриды  $F_1$ ; 2, 3, 4 – последовательные гиногенетические поколения диплоидных гибридов, полученные с помощью индуцированного гиногенеза; 5, 6 – триплоидные возвратные гибриды с двумя геномами карпа; 7 – триплоидные возвратные гибриды с двумя геномами серебряного карася [200]

$\times \delta\delta XX = XX$  ( $\text{♀♀}$ , 100%). В связи с этим значительное число исследований было посвящено получению самцов-инверсантов  $XX$ . Для решения этой задачи особенно удобно использовать гиногенетические (одноположенские) потомства, поскольку все самцы, полученные в результате гормонального воздействия на гиногенетическую молодь, являются безусловными генотипическими самками; далее проводят скрещивание таких самцов инверсантов с обычными самками (рис. 24).

Рассмотренный способ получения одноположенских потомств в отличие от индуцированного гиногенеза обеспечивает получение физиологически полноценных самок. Он был использован в работах с карпом и

несколькими видами лососевых рыб; в ближайшее время его намечено применить в работах с растительноядными рыбами.

Подробные исследования проведены на карпе. Показано [45], что самцы-инверсанты карпа репродуктивно полноценны и дают полностью нормальное потомство. В селекции венгерского карпа самцы-инверсанты (полученные из гиногенетических самок) успешно используются в межлинейных скрещиваниях [254].

В некоторых случаях получение однополых потомств возможно с помощью скрещивания разных (близких) видов. Так, при скрещивании некоторых видов тиляпий в потомствах появляются только самцы. Одно из возможных объяснений этого состоит в наличии разных типов хромосомного определения пола у скрещиваемых видов [258]. Если у одного вида гомогаметным полом являются самки ( $XX$ ), а у другого – самцы ( $ZZ$ ), то при доминировании фактора мужского пола все полученные от такого скрещивания потомки ( $XZ$ ) будут самцами. Однополо-мужское потомство дает гибридизация и некоторых видов солнечных рыб р. *Lepomis* [89].

Однополо-мужские гибридные потомства тиляпий широко используются в рыбоводстве некоторых южных стран, прежде всего для предупреждения бесконтрольного размножения рыб и регуляции их численности в водоеме. Товарное выращивание самцов тиляпии позволяет, кроме того, повышать рыбопродуктивность водоемов благодаря лучшему росту самцов (по сравнению с самками).

Наряду с выращиванием однополых потомств рыбохозяйственный интерес может представлять выращивание полностью стерильных рыб. Использование последних также позволяет контролировать численность рыб в водоеме. Кроме того, подавление генеративного обмена у стерильных рыб должно способствовать их лучшему росту.

Генетическим приемом получения стерильных рыб является индуцированная триплоидия – получение особей с тройным набором хромосом. При триплоидии затруднена нормальная конъюгация хромосом в мейозе, что ведет к нарушению гаметогенеза и к стерильности.

Получение триплоидных потомков достигается за счет диплоидизации женского хромосомного комплекса и его последующего объединения с гаплоидным-мужским в процессе оплодотворения. Единственная сложность в данном случае состоит в реставрации диплоидного набора женских хромосом. Как и при индуцированном гиногенезе, эта задача решается с помощью температурных шоков или других экспериментальных воздействий со сходным цитологическим эффектом. Другой, более сложный путь предполагает предварительное получение тетраплоидных рыб, которые (в случае нормального прохождения у них мейоза) должны продуцировать диплоидные гаметы.

С использованием первого способа триплоиды получены у многих видов рыб, в том числе у карпа, радужной форели, атлантического лосося (и других видов лососевых рыб), канального сомика, европейского сома, белого амура, горчачка, разных видов камбал [204, 216, 220, 236, 252]. Тетраплоидные особи получены пока что только у радужной форели [248], но их репродуктивные способности подробно не исследованы.

## Глава 4. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ДОСТИЖЕНИЯ В РЫБОВОДСТВЕ

### ПОРОДА И ВНУТРИПОРОДНАЯ СТРУКТУРА В РЫБОВОДСТВЕ

В процессе одомашнивания вид дифференцируется на отдельные разновидности, называемые породами<sup>1</sup>. По принятым в зоотехнии понятиям порода — это достаточно многочисленная группа сельскохозяйственных животных одного вида, общего происхождения, сложившаяся под влиянием направленной деятельности человека в конкретных условиях и характеризующаяся определенными физиологическими и морфологическими свойствами, которые стойко передаются 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 однородна и может состоять из нескольких параллельно селекционируемых групп разного происхождения, называемых отводками (см. ниже).

Порода и составляющие ее структурные единицы представляют собой изолированные популяции с относительно устойчивой генетической структурой. Генетической характеристикой породы являются частоты генов; при этом возможны и качественные различия — наличие или отсутствие определенных генов. Фактор изоляции, а также направленный отбор приводят к повышению уровня гомозиготности, но лишь до определенного предела. Основная часть генов даже после длительной селекции остается в полиморфном состоянии. Гетерогенность породы обуславливает ее приспособляемость к варьирующим условиям среды, обеспечивает возможность дальнейшей селекции.

Формирование породы как генетически сбалансированной системы происходит под влиянием естественного и искусственного отбора. Повышение интенсивности искусственного отбора ускоряет этот процесс. Однако чрезмерно жесткий отбор в одном направлении, а также применение тесного инбридинга могут, наоборот, препятствовать образованию оптимально сбалансированной системы и тем самым сдерживать процесс формирования породы.

Каждая порода конкретна в том смысле, что она создается для определенной технологии разведения и выращивания. Нет и не может быть универсальных пород, одинаково продуктивных при любых условиях. Как отмечалось выше (см. гл. 3), использование высокопродуктивных хорошо отселекционированных пород в условиях примитивной технологии, как это часто бывает в рыбоводстве, не может дать хорошего результата. Это положение необходимо учитывать при подборе породного материала для разведения.

Важной характеристикой породы является ее численность. Большая

---

<sup>1</sup> В рыбоводстве также широко используется понятие породная группа — племенная группа, прошедшая несколько поколений селекции, но еще недостаточно сложившаяся для признания ее в качестве породы.

численность породы необходима для предотвращения инбридинга и поддержания оптимального уровня генетической изменчивости разводимых стад.

Породы имеют, как правило, довольно широкий ареал, внутри которого могут существенно варьировать экологические условия, особенности технологии выращивания и т. п. Поэтому порода должна быть достаточно пластичной, что обеспечивается формированием внутripородной структуры (рис. 26). Расчленение породы на субпопуляции (внутрипородные и экологические типы, отводки, линии) позволяет специализировать направления селекции, сохраняя достаточную гетерогенность породы в целом.

*Внутрипородные типы* – внутрипородные группы, имеющие основные признаки породы, но отличающиеся друг от друга по некоторым хозяйственно-ценным признакам и биологическим особенностям. Расчленение на внутрипородные типы может осуществляться с самого начала селекционной работы или после создания породы. В последнем случае 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 внутрипородного типа украинской чешуйчатой породы карпа использовали в исходных скрещиваниях ропшинских карпов.

*Зональный (экологический) тип* предполагает экологическое расчленение породы. Зональные типы одной и той же породы (или одного и того же внутрипородного типа) имеют общее происхождение и отличаются друг от друга в основном по приспособленности к специфическим условиям конкретных зон. Примером такой дифференцировки породы может служить дифференцировка украинских пород карпа на антонинский, белоцерковный, донецкий и другие экологические типы.

В ходе селекции внутрипородных и зональных типов усиливается дивергенция таких внутрипородных популяций, а на определенном этапе они могут быть признаны самостоятельными породными группами, а затем и породами.

*Отводками* в рыбоводстве называют генетически обособленные пле-

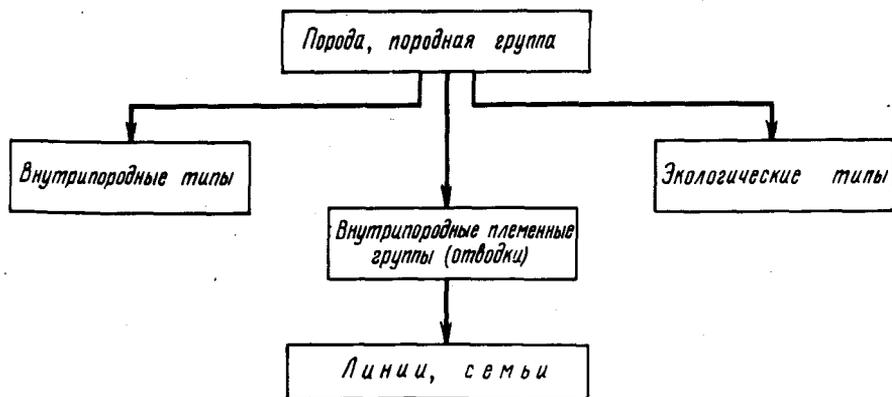


Рис. 26. Внутрипородная структура рыб

менные группы внутри породы. На начальном этапе селекции в качестве исходного материала для отводок используют существующие породы, породные группы или беспородные (чаще всего аборигенные), популяции, а также их помеси. В дальнейшем каждую отводку воспроизводят отдельно и поддерживают "в чистоте". В ходе селекции иногда применяют скрещивание отводок между собой или с какими-нибудь другими группами "со стороны". Полученные новые племенные группы также называют отводками. Обычно закладывают несколько внутривидовых отводок; в дальнейшем их число сокращают, выбирая наиболее перспективные, к концу селекции сохраняют не более трех-четырех отводок.

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 сходными условиями выращивания отселекционированные отводки обычно сходны по важнейшим хозяйственно-ценным свойствам, характерным для породы в целом или для определенного внутривидового типа.

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

*Линией* в рыбоводстве обычно называют группу рыб, имеющих общее происхождение и характеризующихся сравнительно высокой степенью инбридинга (инбредные линии). Родоначальниками линии могут быть одна или несколько пар производителей. В последнем случае число производителей, подбираемых для воспроизводства, должно быть невелико (пять-шесть пар), что позволяет достигать необходимую степень инбридинга за относительно небольшое число поколений.

Иногда линиями называют также группы рыб, создаваемые на основе дальнейшего расчленения племенных отводок. В этом случае линия означает наиболее мелкую внутривидовую структурную 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) и индуцированного геногенеза (геногенетические линии) (см. гл. 3).

*Семьей* в рыбоводстве называют потомство пары или одного гнезда (одна самка и два самца) производителей. В случае парных скрещиваний все особи в потомстве являются братьями и сестрами (сибсы). Иногда семью получают от скрещивания особи одного пола (самки или самца) с несколькими особями другого пола. В этом случае семья представлена сибсами и полусибсами.

## СЕЛЕКЦИЯ КАРПА

Карп является основным объектом товарного рыбоводства во многих странах, поэтому его селекции уделяется особенно большое внимание.

В начале текущего столетия карповодство в России носило экстен-

сивный (пастбищный) характер и было ограничено в основном южными районами. Маточные стада чаще всего происходили от галицийских карпов, завезенных из районов, примыкающих к р. Дунай. В ограниченном масштабе осуществлялся завоз других разновидностей (рас) культурного карпа, в том числе лаузицкого карпа, поступавшего через прибалтийские страны из Польши. В отдельных хозяйствах использовали сазанов из Дуная, Волги и других естественных водоемов.

Разнообразие почвенно-климатических условий в СССР определяет необходимость создания комплекса пород, приспособленных для разведения в различных районах. Работы по селекции карпа находятся на разных стадиях и многие из них далеки еще до создания породы. Однако имеющийся селекционный материал уже сейчас представляет практический интерес и используется в промышленности<sup>1</sup>.

### Украинские породы карпа

Исходным материалом для создания селекции украинских пород карпа послужило местное стадо Антонинского госрыбозаповедника. В дальнейшем были использованы карпы из других рыбхозов Украины. Селекционные работы с украинскими породами карпов начали проводиться Украинским научно-исследовательским институтом в 1930 г. под руководством А. И. Куземы.

Основным методом селекции украинских карпов являлся массовый отбор с высокой интенсивностью на младших возрастных группах рыб. На племя сохраняли, как правило, не более 3 % сеголетков. Отбор проводили также на двухлетках (25 %), трехлетках (50 %) и при переводе в стадо производителей (25 %).

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 являлось развитие поисковой способности у рыб. Поэтому выращивание племенных рыб стремились проводить в основном на естественной пище при однократной плотности посадки. Подкармливание рыб концентрированными кормами допускалось лишь в отдельные периоды при истощении естественной кормовой базы.

---

<sup>1</sup>Приводимые ниже сведения по породам и породным группам карпа (как и других рыб) носят ориентировочный характер; их сравнение затруднено, во-первых, из-за сильного влияния на селекционные показатели эколого-климатических факторов и, во-вторых, в связи с недостатком (а иногда и полным отсутствием) конкретных данных по условиям выращивания рыб.

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

В дальнейшем по мере развития интенсификации прудового рыбководства направления селекции чешуйчатого и рамчатого карпа сблизились, что привело в конечном итоге к уменьшению различий между этими двумя группами; позднее обе группы украинского карпа стали выращивать на кормовых смесях при двух-трехкратной 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 генетической гетерогенности селекционируемого материала.

На завершающем этапе в дополнение к интенсивному массовому отбору проводили (в небольшом объеме) оценку производителей по качеству потомства и семейный отбор.

В 1954–1956 гг. украинские чешуйчатые и рамчатые карпы были признаны первыми отечественными породами карпа [100, 102].

Украинский чешуйчатый карп имеет сплошной чешуйный покров, образованный правильными рядами чешуи (как у сазана).

По сравнению с рамчатым чешуйчатый карп обладает более высокой поисковой способностью и полнее использует естественную пищу. В связи с этим чешуйчатый карп сначала был рекомендован для условий экстенсивного рыбководства. Однако выращивание чешуйчатого украинского карпа давало хорошие результаты и при интенсивных условиях, благодаря чему он получил широкое распространение.

По сравнению с аборигенными галицкими карпами чешуйчатые карпы имеют преимущества по темпу роста (на 17 %), выходу двухлетков (на 24 %) и эффективности использования естественной кормовой базы (на 46 %) [100]. При выращивании в благоприятных условиях средняя масса украинских чешуйчатых карпов может быть до 3 кг (у трехлетков).

Украинский рамчатый карп по особенностям чешуйного покрова относится к малочешуйному типу разбросанного карпа (генотип *ssnn*). Название рамчатого он получил благодаря характерному расположению крупных зеркальных чешуек на теле: последние окаймляют туловище вдоль спины, вокруг жаберной крышки, по килю брюшка и на хвостовом стебле, образуя как бы рамку. Группы чешуек расположены также у основания парных плавников. Боковая часть тела, как правило, полностью свободна от чешуи, иногда встречаются отдельные редуцированные чешуйки. Характер чешуйного покрова стойко передается по наследству. Выщеление в потомстве нетипичных особей (с различными вариациями разбросанного типа) не превышает 7 %, причем такие рыбы обычно несколько отстают по росту.

Украинский рамчатый карп, как и чешуйчатый, отличается высоким темпом роста и красивой высокоспинной формой тела. В опытах двухлетки украинского рамчатого карпа при пятикратной плотности посадки про-

явили преимущество перед галицийским карпом 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 чешуйчатых и рамчатых карпов по некоторым признакам представлена в табл. 19.

При благоприятных условиях самки украинских чешуйчатых и рамчатых карпов созревают в четырех- иногда трехгодовалом, а самцы — в трех- или двухгодовалом возрасте. Обе породы украинских карпов обладают высокой плодовитостью. В передовых хозяйствах от одного гнезда производителей получают при естественном нересте от 200 до 500 тыс. трех- и пятидневных личинок.

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

*Антонино-зозуленецкие карпы* — типичные представители украинских пород карпа. 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 [210].

В пределах антонино-зозуленецкого внутривидового типа можно выделить несколько зональных типов, селекцию которых проводили путем формирования генетически изолированных маточных стад украинских карпов в различных территориально удаленных рыбхозах Украины. Так, в Винницкой и Хмельницкой областях преимущественное распространение имеет антонинский карп (заложен в 1929 г.), в Житомирской, Черниговской, Харьковской и Сумской областях — салтановский карп (заложен в 1937 г.), в Киевской, Кировоградской и Запорожской областях — белоцерковский (заложен в 1947 г.), в Донецкой, Луганской, Ворошиловградской, Днепропетровской, Николаевской и Запорожской областях — донецкий карп (заложен в 1953 г.)<sup>1</sup>.

Т а б л и ц а 19

Масса и некоторые экстерьерные признаки у ремонтного украинского карпа (в условиях разреженной посадки) (по [100] с изменениями)

Порода	Возраст рыб	Масса тела, г	Индекс головы С/Л, %	Индекс высоко- спинности Л/Н	Индекс обхвата О/Л, %
Украинский чешуйчатый	0+	125	31	2,5	100
	1+	1550	27	2,4	99
	2+	3000	26	2,6	95
Украинский рамчатый	0+	100	30	2,4	74
	1+	1500	31	2,2	97
	2+	3000	28	2,5	102

<sup>1</sup> В имеющейся литературе отсутствуют данные по дифференцированной характеристике зональных типов.

Антонино-зозуленецкие карпы обладают высоким темпом роста, но проявляют по сравнению с другими внутривидовыми типами пониженную выживаемость (особенно при неблагоприятных условиях), что сдерживает их дальнейшее распространение. В настоящее время проводятся селекционные работы по повышению общей жизнеспособности карпов этого типа.

*Несвичский внутривидовый тип* создан на основе скрещивания галицийского карпа из местного стада рыбхоза "Несвич" Львовской области с антонино-зозуленецкими чешуйчатыми и рамчатыми карпами с последующей селекцией полученных помесей. По сравнению с галицийскими несвичские карпы оказались лучше приспособленными к условиям Западной Украины: в экспериментальных условиях они превосходили галицийских карпов по рыбопродуктивности на 9–10% [162]. В 50-е годы чешуйчатые и зеркальные несвичские карпы получили широкое распространение в рыбхозах Западной Украины и некоторых других областях Украины. Эти карпы были также завезены в рыбхозы Молдавии, Белоруссии, РСФСР и других республик. Позднее несвичских карпов использовали для создания любеньского карпа.

*Любеньский внутривидовый тип* создан на основе скрещивания несвичских чешуйчатых и рамчатых карпов с ропшинским. К настоящему времени получено четвертое поколение селекции помесей, характеризующееся более высокой продуктивностью, чем несвичские карпы [190].

*Нивчанский внутривидовый тип* украинского чешуйчатого карпа (рис. 27) был создан на основе вводного скрещивания самок украинского карпа с самцами ропшинского карпа [104, 187, 189]. В дальнейшем провели два последовательных возвратных скрещивания помесей с украинскими чешуйчатыми карпами.

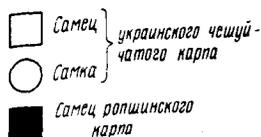
В ходе селекции проводили массовый отбор по темпу роста; учитывали также экстерьерные признаки и характер чешуйного покрова. Примерная напряженность отбора составляла у сеголетков 2%, у двухлетков 25%, у более старших возрастных групп 90–95%.

Лучшие потомства карпов, полученные во втором возвратном скрещивании, использовали для формирования двух селекционных отводок: А и Б.

В настоящее время на заключительном этапе работ проводятся массовая репродукция селекционируемого материала, его производственная проверка и внедрение.

Нивчанские карпы имеют сплошной чешуйный покров с правильными рядами чешуи. Они отличаются от ропшинских карпов большим числом чешуй по боковой линии, мягких лучей в спинном плавнике и жаберных тычинок. По телосложению нивчанские карпы почти не отличаются от украинских чешуйчатых: индекс высокоспинности ( $l/H$ ) составляет у самок 2,2–2,7, у самцов – 2,3–2,8, а коэффициент упитанности соответственно 3,1–3,6 и 3,0–3,5.

Ценной особенностью нивчанских карпов является повышенная холодоустойчивость, унаследованная ими 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 актив-



I этап  
1959

II этап  
1965

III этап  
1969

IV этап  
1973

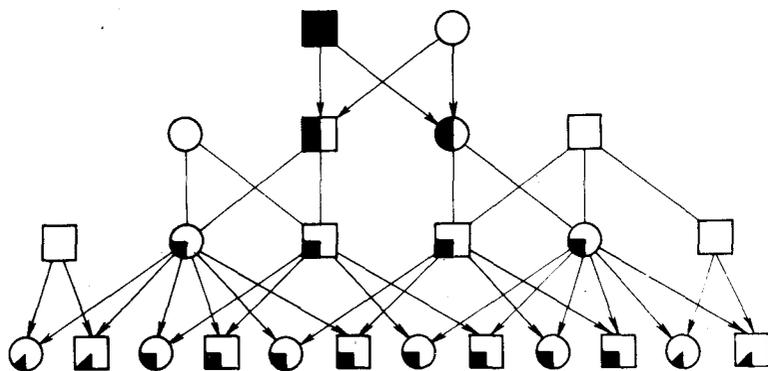


Рис. 27. Схема создания нивчанского внутривидового типа [из Томиленко, Кучеренко, 1975]

нее, чем украинские чешуйчатые карпы. По данным рыбоводных опытов, сеголетки нивчанских карпов имели преимущество перед украинскими чешуйчатыми карпами по темпу роста на 31–64 % (при совместном выращивании) и на 25 % (при раздельном выращивании). Выживаемость сеголетков нивчанского карпа составляет обычно 70–85 %. В условиях Лесостепной зоны Украины выход годовиков из зимовки достигает 90–92 %, что на 8–10 % выше, чем у карпов украинской чешуйчатой породы.

Нивчанские карпы характеризуются высокими рыбохозяйственными качествами и на втором году жизни: темп роста двухлетков нивчанского карпа на 5–7 %, а общая рыбопродуктивность нагульных прудов на 7–12 % выше, чем украинского чешуйчатого карпа [187].

Абсолютная рабочая плодовитость самок нивчанского карпа составляет 450–900 тыс. шт. икринок, а относительная плодовитость – 100–230 тыс. шт. икринок.

В настоящее время нивчанских чешуйчатых карпов выращивают в опытном хозяйстве "Нивка", Полтавском и Винницком рыбокомбинатах. Они завезены в рыбхозы Молдавии, Грузии, РСФСР, а также в некоторые зарубежные страны. Хорошие результаты дает промышленная гибридизация нивчанских карпов с рамчатыми украинскими карпами.

### Ропшинский карп

Традиционное прудовое рыбоводство в нашей стране 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 отдельные годы –

100 %. В связи с этим возникла задача повышения общей жизнеспособности и в первую очередь зимостойкости разводимых карпов.

Первоначально, в 40-е годы, эта задача решалась путем использования для товарного выращивания промышленных гибридов от скрещивания карпа и амурского сазана (см. ниже). С 1949 г. под руководством В. С. Кирпичникова были организованы работы по созданию зимостойкой породы ропшинского карпа.

Основная задача при селекции ропшинского карпа состояла в закреплении ценных качеств, свойственных гибридам карпа и амурского сазана, т. е. в создании такой породы, которая могла бы успешно конкурировать с гибридами первого поколения [88].

В процессе селекционных работ были заложены три племенные отводки, отличающиеся друг от друга по происхождению (рис. 28): возвратная (В), межлинейная (М) и возвратно-межлинейная (ВМ).

Отводка В получена путем возвратного скрещивания гибридов второго поколения с амурским сазаном (см. рис. 28) и имеет 75 % наследственности амурского сазана. Гибриды этой отводки обладают выраженным "сазанным" типом экстерьера и отличаются от других отводок наиболее высокой зимостойкостью; они хорошо растут на первом году, но в дальнейшем уступают по росту карпам двух 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.

Основным методом селекции племенных отводок был массовый отбор, преимущественно на сеголетках и двухлетках [119]. В первых трех поколениях селекции напряженность отбора была очень высокой: среди сеголетков оставляли на племя не более 7 %, а в отдельных потомствах 0,2–0,3 % числа всех выращенных рыб. Однако в дальнейшем в целях избежания нежелательных последствий чрезмерно интенсивной селекции (в частности, снижения жизнеспособности рыб) напряженность отбора на сеголетках была снижена до 10–20 % (при суммарном коэффициенте отбора за первый и второй годы жизни в пределах 1–2 %).

На племя оставляли более крупных рыб; дополнительными признаками при отборе служили показатели экстерьера, отсутствие внешних дефектов и признаков заболеваний.

В третьем и четвертом селекционных поколениях применяли (в небольшом объеме) и семейную селекцию с отбором на племя потомков лучших семей.

В третьем и четвертом селекционных поколениях провели проверку производителей на гомозиготность по гену *S*. Гомозиготных самок и самцов (более 200 рыб) использовали для воспроизводства и дальнейшей селекции. В настоящее время все карпы отводок В и М гомозиготны по гену *S*. В отводке ВМ гетерозиготные производители *Ss* составляют не более 10 %.

Основными отличительными особенностями ропшинского карпа по сравнению с другими имеющимися и создаваемыми породами являются повышенные зимостойкость и холодостойкость [58, 85, 144 и др.]. Выход из зимовки гибридов, хотя и несколько ниже, чем у амурского сазана, но значительно выше, чем у обычного (негибридного карпа). У годовиков отводок В и ВМ он составляет, как правило, не ниже 75 %, у годовиков отводки М – 70 % (у беспородного карпа в суровых условиях Северо-Запада не более 50 %).

Ропшинские карпы имеют высокую выживаемость и в летний период. Выход сеголетков от неподрощенных личинок составляет около 50 %,

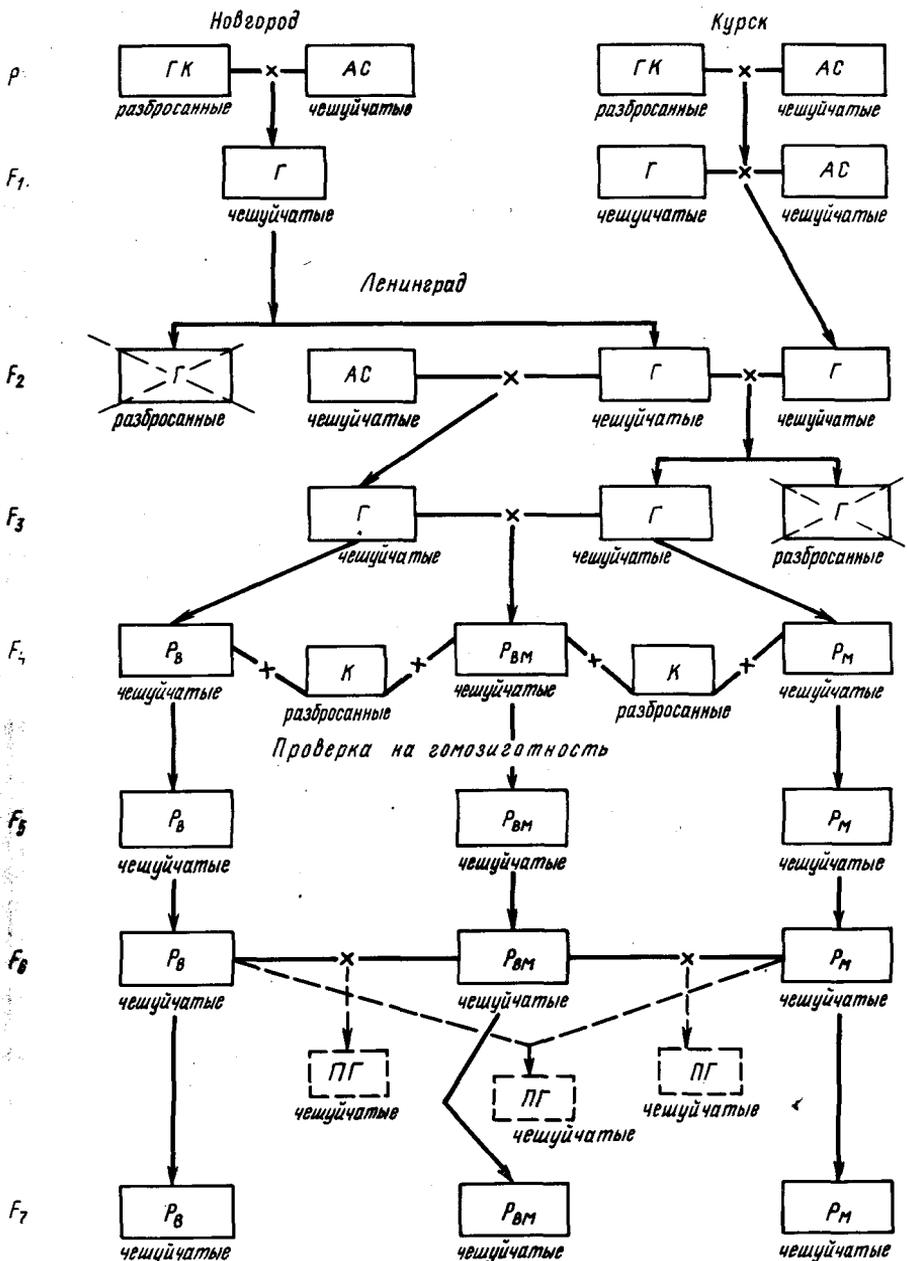


Рис. 28. Схема создания ропшинского карпа [89]:  
 ГК – галицийский карп; АС – амурский сазан; Г – гибриды; P<sub>B</sub>, P<sub>VM</sub> и P<sub>M</sub> – отводки ропшинского карпа; К – беспородный разбросанный карп; ПГ – промышленные гибриды

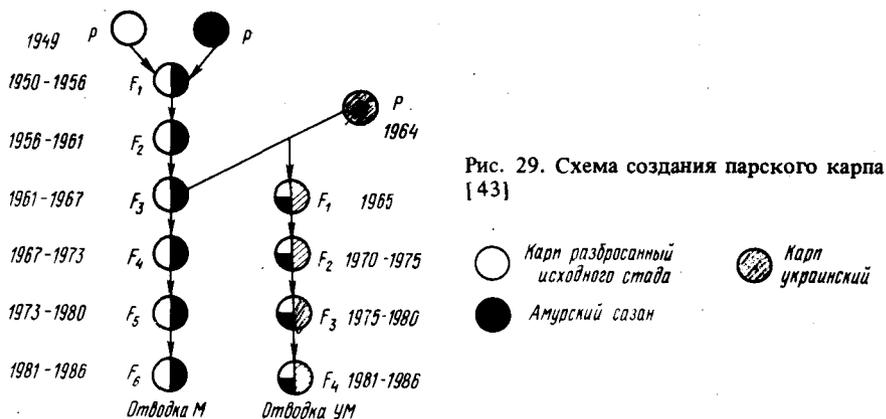


Рис. 29. Схема создания парского карпа [43]

ли проводить в специальных селекционных прудах (площадью по 1 га) при несколько разреженной плотности посадки. Напряженность отбора при этом существенно снизили. Среди двухлетков на племя стали отбирать примерно 50 % рыб [43]. После внедрения заводского способа воспроизводства начали проводить селекцию и по плодовитости самок: для воспроизводства использовали самок, отличающихся высокими показателями по общей массе овулировавшей икры, выживаемости эмбрионов и личинок.

Созданные племенные отводки парского карпа несколько отличаются друг от друга по скорости роста и экстерьерным признакам (табл. 21).

Разбросанные карпы УМ имеют более высокоспинную форму тела и лучше растут, но уступают карпам М по выживаемости, особенно при неблагоприятных условиях.

Парский карп характеризуется высокой плодовитостью. При заводском воспроизводстве абсолютная рабочая плодовитость самок составляет в среднем 600–800 тыс. шт. икринок, относительная – 120–140 тыс. шт. икринок (при средней массе рыб 5–6 кг): выход личинок от одной самки – 380–550 тыс. шт. (табл. 22).

Таблица 21

Характеристика племенных отводок парского карпа (по [23] с изменениями)

Показатели	Отводка (М) – чешуйчатые		Отводка (УМ) – разбросанные	
	самки	самцы	самки	самцы
Возраст, годы	5–12	4–10	5–12	4–10
Средняя масса, кг	6,0	4,5	6,5	4,8
Коэффициент упитанности	3,0	2,9	3,1	2,8
Относительная высота тела ( $l/H$ )	3,0	3,2	2,8	3,1
Относительная толщина тела ( $B/l$ ), %	22,0	17,5	23,0	18,0
Коэффициент обхвата ( $O/l$ ), %	84	76	85	79

## Плодовитость самок парского карпа при заводском получении потомства\*

Годы	Количество самок, отдавших икру		Рабочая плодовитость, тыс. шт. икринок	Количество личинок от одной самки, тыс. шт.	Выход личинок, %**	Всего получено личинок, млн. шт.
	шт.	%				
1980	227	96,0	685	435	63,5	99
1981	250	90,6	585	416	71,1	104
1982	252	89,7	593	400	67,5	101
1983	260	89,0	632	380	60,1	99
1984	174	96,0	662	463	70,0	81
1985	165	91,0	825	552	67,0	91

\* Данные Ю. П. Бобровой.

\*\* От количества заложенной на инкубацию икры.

С конца 70-х годов рыбхоз "Пара" перешел на использование для товарного выращивания помесей от скрещивания племенных отводок М и УМ. Выращивание промышленных помесей позволило повысить рыбопродуктивность выростных и нагульных прудов на 1,5–3,5 ц/га. Хорошие результаты получены также при промышленной гибридизации карпов племенных отводок (особенно УМ) с амурским сазаном.

Судя по многолетнему производственному опыту, выращивание парских карпов дает хороший результат. В частности, в самом рыбхозе "Пара" выход сеголетков от неподрощенных личинок составляет 40–60 %, от подрощенной молоди – 70–80 %; выход двухлетков из нагульных прудов – 80–90 %; рыбопродуктивность нагульных прудов находится обычно на уровне 14–17 ц/га, а по отдельным прудам достигает 22–24 ц/га.

Рыбхоз "Пара" ежегодно поставляет хозяйствам Центральной и Центрально-Черноземной зон РСФСР по 50–60 млн. шт. помесных личинок. В некоторых хозяйствах сформированы собственные маточные стада парского карпа. С 1981 г. начато формирование элитного ядра парского карпа. Основное внимание в этой работе уделяется дальнейшему повышению плодовитости самок парского карпа, повышению жизнестойкости и скорости роста потомства в климатических условиях II–III зон рыбоводства.

## Белорусский карп

Селекция белорусской породы карпа была начата в 1947 г. под руководством Д. П. Поликсенова. Основной задачей селекционной работы являлось повышение общей жизнеспособности и продуктивности карпа в условиях возрастающей интенсификации [141]. В качестве исходного материала использовался "чистый" карп без примеси наследственности амурского сазана. Для увеличения гетерогенности производителей при

формировании исходного селекционного стада использовали самок и самцов из нескольких рыбхозов Белоруссии. От отобранных производителей было заложено 16 потомств, составивших исходное селекционное стадо белорусского карпа [141]. В дальнейшем потомства были объединены в более крупные племенные группы [152, 207].

В настоящий период структура создаваемой породы белорусского карпа включает в себя четыре племенные отводки: 3' (Три прим), Смесь зеркальная, Смесь чешуйчатая и Столин XVIII. Первые три отводки (полученные в результате объединения нескольких исходных групп) по происхождению мало отличаются друг от друга. При формировании отводки Столин XVIII были использованы также производители, завезенные из рыбхоза "Столин".

Карпы отводок 3' и Смесь зеркальная имеют разбросанный тип чешуйного покрова, а карпы отводок Смесь чешуйчатая и Столин XVIII — чешуйчатый. Отводки 3', Смесь зеркальная и Смесь чешуйчатая к настоящему времени прошли пять поколений селекции, отводка Столин XVIII — четыре.

На протяжении всего периода селекции выращивание племенного материала стремились проводить при благоприятных условиях, способствующих интенсивному росту рыб. Плотность посадки сеголетков и двухлетков в прудах, как правило, не превышала трехкратной.

Отбор на племя проводили среди всех возрастных групп, но особенно интенсивно среди сеголетков и двухлетков. На первых этапах селекции напряженность отбора среди сеголетков составляла 15–20 %, в последующем значительно снизилась (50 %). Суммарная (за первые два года жизни) напряженность отбора составляла в среднем 5–7 %.

Белорусские карпы имеют типично карповый высокоспинный экстерьер. Коэффициент упитанности самок составляет 2,8–3,1, самцов — 2,7–2,9, относительная длина головы — 26–27 %.

Несмотря на близкое происхождение, сформированные отводки существенно отличаются друг от друга по частоте некоторых генов, например генов трансферрина и эстераз [205], что свидетельствует о генетической дифференцировке в ходе селекции. На наличие генетических различий между племенными отводками указывает также проявление гетерозисного эффекта при их скрещивании. Гетерозис обнаружен при скрещивании самок отводки Смесь чешуйчатая с самцами 3', он составляет по росту сеголетков 38 %, а по их выживаемости — 37 %.

При выращивании в племрыбхозе "Изобелино" все племенные отводки, а также их помеси имеют неплохие рыбоводные показатели: рыбопродуктивность нагульных прудов при производственной плотности посадки (4–5 тыс. шт./га) достигает 20–22 ц/га; выживаемость двухлетков составляет обычно более 80 %, а у ремонтных групп и производителей — более 95 % [205]. В то же время в промышленных хозяйствах белорусский карп проявляет пониженную жизнеспособность и повышенную восприимчивость к заболеванию воспалением плавательного пузыря.

В последние годы производителей белорусского карпа успешно используют для промышленной гибридизации с амурским сазаном [155]. Выживаемость сеголетков промышленных гибридов составляет около

70 %, выход годовиков из зимовки — до 90 %. После внедрения карпосазановых гибридов рыбопродуктивность выростных прудов повысилась почти вдвое и достигла в среднем 10 ц/га, а по отдельным прудам — 25 ц/га. Существенно улучшились также результаты выращивания двухлетков и трехлетков. Рыбопродуктивность прудов с двухлетками достигла 9—12 ц/га, с трехлетками — 15 ц/га.

Хорошие результаты получены также при промышленной гибридизации белорусского карпа с ропшинским [206]. Помеси белорусского и ропшинского карпов оказались, в частности, более устойчивыми к заболванению воспалением плавательного пузыря [15].

Таким образом, белорусский карп, прошедший четыре-пять поколений селекции, к настоящему времени вполне сформировался как своеобразная чисто карповая породная группа.

Важнейшей задачей дальнейшей селекции белорусского карпа является повышение жизнеспособности рыб, что может быть достигнуто лишь в результате интенсивного отбора на фоне условий, соответствующих производственной технологии выращивания карпа.

### **Среднерусский карп**

Селекция среднерусского карпа была начата в 1962 г. под руководством К. А. Головинской. Целью селекционных работ являлось создание породы, приспособленной к условиям рыбхозов первой-второй зон рыбоводства. Селекция направлена на повышение темпа роста и выживаемости рыб в условиях высокоинтенсивного прудового выращивания.

В основу схемы создания породы положен принцип синтетической селекции [42]. На первом (подготовительном) этапе было заложено 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). Подбор именно этих групп был не случаен: чисто карповые группы — украинские и нивские карпы, завезенные из рыбхоза "Нивка" Воронежской области, представляли интерес в связи с их высоким темпом роста и красивым "карповым" экстерьером. Курские карпы гибридного происхождения были использованы в скрещиваниях в целях повышения жизнеспособности исходного селекционного материала. Загорские карпы, завезенные из Загорского экспериментального хозяйства Московской области, представляли собой аборигенную группу, прошедшую несколько поколений отбора в местных условиях.

От скрещивания производителей перечисленных четырех групп были сначала получены 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 четвертных) отводок (рис. 30).

В ходе дальнейшей селекции некоторые отводки, проявившие невысокие рыбоводные качества, были выбракованы. В настоящий период для последующей селекции сохранены три отводки: ЗУ-НК, ЗУ-НУ и

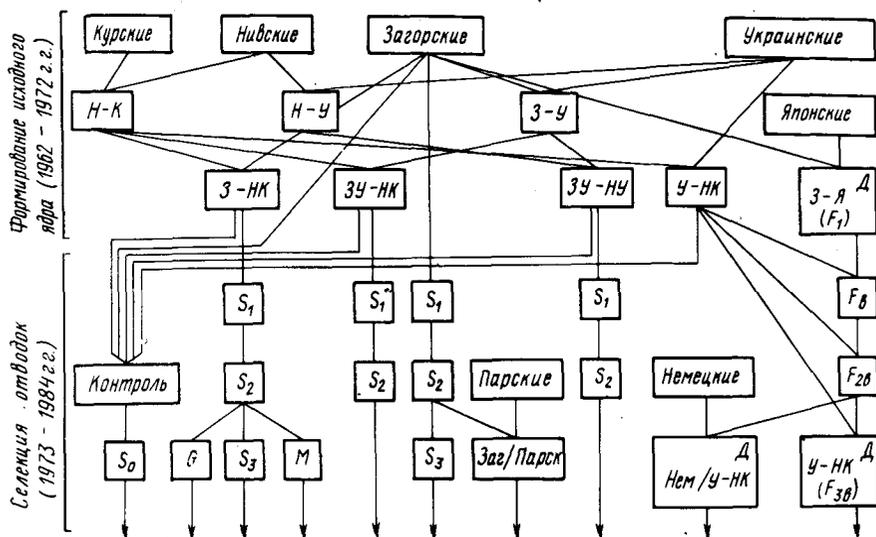


Рис. 30. Схема селекции среднерусского карпа

**З-НК<sup>1</sup>.** В составе племенного ядра сохранена также одна из исходных "простых" отводок загорских карпов (З), характеризующаяся хорошими рыбохозяйственными качествами. При воспроизводстве отводок З-НК и З наряду с обычными потомствами заложены мутагенные и гиногенетические линии.

В состав селекционируемого стада включено несколько дополнительных групп, полученных от скрещивания племенных отводок с японскими, немецкими и парскими карпами (см. рис. 33). Так, на базе отводки У-НК (входящей ранее в племенное ядро) заложена группа, маркированная геном окраски *D* (см. гл. 1). Источником этого гена послужили японские декоративные карпы [71]. Сначала японских декоративных карпов скрестили с загорскими карпами (см. рис. 33), в дальнейшем было проведено три последовательных поглотительных скрещивания на отводку У-НК с сохранением в потомстве особей с геном *D*. Полученная таким образом маркированная племенная группа (У-НК<sup>*D*</sup><sub>3b</sub>) включает (по расчету) 88 % наследственности отводки У-НК и по 6 % наследственности загорских и японских карпов.

На подготовительном этапе работ (1962–1972 гг.) при формировании отводок исходного ядра стремились к сохранению максимальной гетерогенности племенного материала. Интенсивный отбор в этот период не проводили, выбраковывали лишь особей, явно отставших в росте, а также

<sup>1</sup> Отводка ЗУ-НК включает по  $\frac{1}{4}$  наследственности четырех исходных групп: загорских, украинских, нивских и курских карпов; отводка ЗУ-НУ –  $\frac{1}{2}$  наследственности украинских карпов и по  $\frac{1}{4}$  загорских и нивских карпов; отводка З-НК –  $\frac{1}{2}$  наследственности загорских карпов и по  $\frac{1}{4}$  нивских и курских карпов.

дефектных и больных рыб. Позднее при воспроизводстве заложённых отводок напряжённость отбора была увеличена [177].

К настоящему времени отводки племенного ядра (З, ЗУ-НК, ЗУ-НУ и З-НК) прошли два поколения селекции; получены и выращиваются потомства (сеголетки-двухлетки) третьего селекционного поколения (пятое поколение, считая от исходного скрещивания). Основным признаком при отборе является масса рыб. Учитываются также экстерьерные показатели и состояние здоровья рыб. Наиболее напряжённый отбор (V около 10%) осуществляют на двухлетках.

До отбора выращивание селекционируемого материала проводят в условиях, близких к производственным. Плотность посадки сеголетков составляет обычно 70–80 тыс. шт./га, двухлетков – 4–4,5 тыс. шт./га. Для кормления рыб используют кормосмеси, предназначенные для выращивания сеголетков и товарной рыбы в промышленных хозяйствах. Начиная с трехлетков, селекционному материалу предоставляют более благоприятные условия, рекомендуемые для выращивания племенных рыб [77].

Характеристика производителей разных отводок по показателям массы и экстерьера дана в табл. 23.

Наличие внутри создаваемой породы нескольких отводок открывают возможность проведения эффективных скрещиваний. Оценка комбинационной способности племенных отводок при их скрещивании друг с другом показала [153], что даже на начальных этапах селекции рыбопродуктивность можно повысить на 30–40% за счет наиболее удачных гетерозисных сочетаний (УНК × Загорские, У-НК × З-НК и др.).

Лучшие результаты в настоящее время дает скрещивание отводок с амурским сазаном (С). В опытах гибриды от скрещивания производителей первого селекционного поколения с амурским сазаном (лучшими комбинациями оказались У-НК × С, З × С) превосходили совместно выращенных с ними наиболее продуктивных помесей (УНК × З) по общей

Таблица 23

Характеристика племенных отводок второго селекционного поколения среднерусского карпа

Отводка	Тип трансферрина (маркер)	Возраст рыб	Пол рыб	Средняя величина показателей				
				Масса тела, кг	Ky	l/H	B/l, %	O/l, %
З-НК (разбросанные)	А	6	♀♀	3,64	2,70	3,04	17,7	84,1
			♂♂	3,33	2,60	3,05	17,2	83,2
ЗУ-НК (разбросанные)	С	4	♀♀	3,45	3,60	2,68	19,0	95,8
			♂♂	3,21	3,30	2,77	17,4	91,1
ЗУ-НУ (чешуйчатые)	А	4	♀♀	3,36	3,80	2,56	18,7	99,2
			♂♂	3,45	3,60	2,59	18,0	96,5

массе выловленных сеголетков на 55 %, по выходу годовиков из зимовки — на 30 % и по общей массе двухлетков — на 32 %.

По данным многолетнего (1979–1984 гг.) выращивания на Центральной экспериментальной базе "Якоть", выживаемость сеголетков гибридов (от неподрощенных личинок) составляла 50–65 %, двухлетков — 80–90 %, выход годовиков из зимовки — 70–80 %. Рыбопродуктивность прудов с гибридами колебалась в зависимости от температурных условий вегетационного сезона от 15 до 20 ц/га по сеголеткам и от 18 до 22 ц/га по двухлеткам; кормовые затраты на единицу прироста составляют в пределах 1,8–2,8 (0+) и 2,7–3,5 (1+) ед.

Высокие рыбоводные показатели получены и при выращивании среднерусского карпа в рыбопитомниках "Озернинский" и "Осенка" [81].

Таким образом, несмотря на то, что селекция среднерусского карпа еще далека до завершения, уже на настоящем этапе селекционный материал представляет собой несомненную рыбохозяйственную ценность и успешно используется в некоторых промышленных рыбхозах Московской области. Гетерогенность исходного материала, наличие нескольких отводок, а также применение в селекции современных генетических методов — все это позволяет рассчитывать на возможность быстрого прогресса в работах по селекции среднерусского карпа с одновременным расширением масштабов его промышленного использования.

### Казахстанский карп

Селекция казахстанского карпа проводится с использованием химического мутагенеза (см. гл. 3). Работа ведется с 1972 г. под руководством Р. М. Цоя [192 и др.]. В качестве исходного материала использован местный карп из Усть-Каменогорского прудхоза.

На подготовительном этапе были проведены исследования по определению эффективности мутагенного воздействия ряда алкилирующих соединений, среди которых наиболее перспективными оказались нитрозотилмочевина (НЭМ) и этиленимин (ЭИ) (см. гл. 3). Для получения мутагенных потомств проводили осеменение икры спермой, обработанной мутагенами. Таким образом для селекционных целей было получено несколько мутагенных групп: НЭМ, ДМС, ДАБ, ЭИ, ДЭС, ДЭС + НЭМ<sup>1</sup>. Кроме того, от смеси производителей исходного стада была заложена контрольная группа, полученная без применения химических мутагенов.

Основным методом селекции мутагенных групп является 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 в пределах 13–73 %. Отбор по массе тела, а также по экстерьеру осуществляли и на рыбах более старшего возраста. Однако общая напряженность отбора была не ниже 1 % [195].

<sup>1</sup> Группы обозначены по сокращенному названию химического мутагена [см. 204], использованного при их получении.

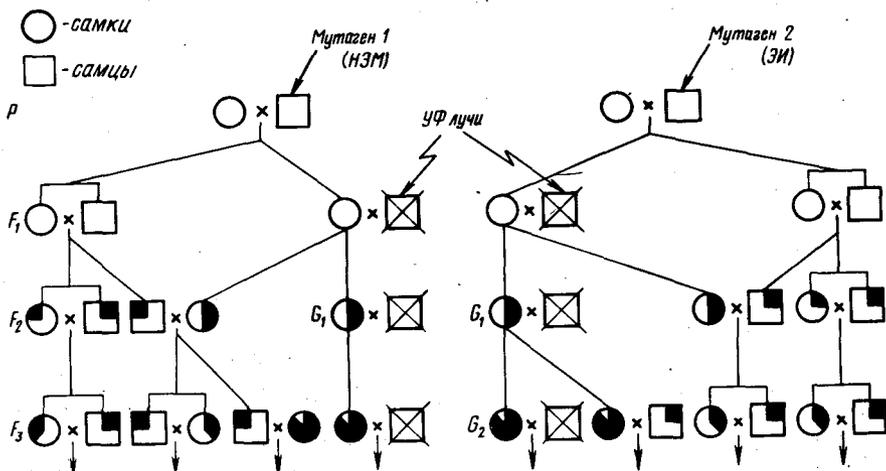


Рис. 31. Схема селекции казахстанского карпа [195]:

$F_1, F_3$  — селекционные поколения;  $G_1$  и  $G_2$  — последовательные гиногенетические поколения. Затусованные участки показывают расчетную инбредность в каждом поколении.

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. С использованием этих самцов заложено также несколько линий, предназначенных для проведения семейной селекции. В целях ускорения элиминации вредного генетического груза (возникшего под воздействием мутагенов) и закрепления редких ценных мутаций (рис. 31) часть мутагенных групп воспроизвели с применением индуцированного гиногенеза.

Казахстанский карп второго и третьего поколений селекции при благоприятных условиях характеризуется ускоренным ростом, хорошим экстерьером и сравнительно высокой плодовитостью. Среди селекционируемых отводок по своим показателям наиболее выделяется группа НЭМ (табл. 24).

Таблица 24

Характеристика пятигодовалых самок второго селекционного поколения по некоторым признакам (данные Р. М. Цоя)

Селекционируемая группа	Масса тела, кг	Ку	l / H	B / l	Рабочая плодовитость, тыс. шт. икринок	Оплодотворяемость икры, %
НЭМ	4,8	3,5	2,7	21	730	97
ДАБ	4,3	2,8	3,1	19	640	95
ЭИ	3,2	3,2	2,8	20	440	97
Контрольная	3,0	3,0	3,0	20	490	95

Выход личинок на одну самку казахстанского карпа достигает 400 тыс. шт. и более. При выращивании казахстанского карпа в производственных условиях в рыбхозе III зоны рывководства рыбопродуктивность выростных прудов составляет 17–19 ц/га, а нагульных 15–17 ц/га [194].

### Сарбоянский карп

Селекция этого карпа ведется на приспособленность к условиям Сибири. Работы проводятся с конца 60-х годов под руководством В. А. Коровина (СибВНИИПТИЖ). Инвентаризация маточных стад, проведенная в те годы, показала, что они представлены в основном малопродуктивными карпами смешанного происхождения, амурскими сазанами и их гибридами. Средняя плодовитость самок при естественном нересте не превышала 10–30 тыс. личинок, выживаемость сеголетков – 50–65 %, средняя масса – 11 г [98].

Исходным материалом для селекции послужили помеси, полученные от скрещивания разбросанных карпов, завезенных из Белоруссии, и амурских сазанов [98]. Помесные самки были повторно скрещены с белорусским карпом, а самцы – с ропшинским карпом. Таким образом были заложены две племенные отводки, одна из которых (северный тип) имеет в настоящее время 12,5 %, а другая (омский тип<sup>1</sup>) – около 20 % наследственности амурского сазана. В результате скрещивания карпов омского и северного типов заложена третья отводка – степной тип сарбоянского карпа (рис. 32).

Селекционная работа была направлена на повышение плодовитости производителей, увеличение жизнестойкости и темпа роста получаемой молоди. При формировании исходного племенного стада и при последующей селекции отбирали лучших по внешнему виду рыб. Дальнейшая селекция включала интенсивный мас-

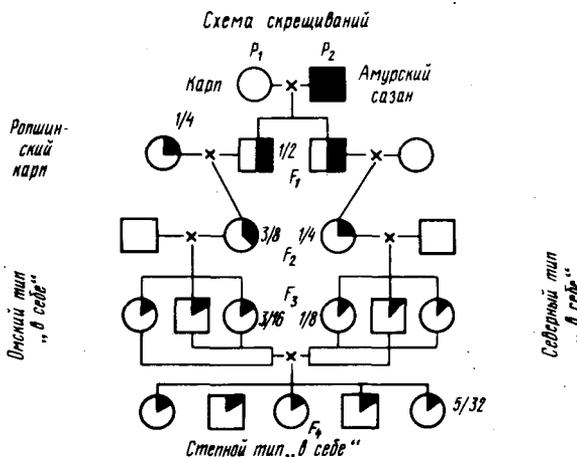


Рис. 32. Схема селекции сарбоянского карпа [99]

<sup>1</sup> Вывезена в Омскую область.

Характеристика сарбянского карпа  
(по [98] с изменениями)

Показатели	Характеристика разных породных типов		
	Северный тип	Омский тип	Степной тип
Численность производителей, шт.	286	1358	604
Масса в пятилетнем возрасте, кг (самки)	3730	4230	4100
То же (самцы)	2950	3720	3530
Индекс $l/H$	2,70	2,67	2,59
Индекс обхвата тела самок $O/l$ , %	90	96	94
Выход личинок на 1 самку при естественном нересте, тыс. шт.	110	120	168
Выход сеголетков, %*	91	95	87
Выход годовиков, %	76	97	Нет данных

\* От мальков, полученных при естественном нересте.

совый отбор рыб в различном возрасте. При отборе производителей применяли систему комплексной оценки, учитывающей наряду с размерами и экстерьерными показателями самих рыб выживаемость (в первую очередь зимостойкость) потомства [98]. Во всех группах на племя отбирали только чешуйчатых рыб. В результате этого в настоящее время выщепление разбросанных карпов в степном типе не наблюдается; в северном типе встречаются лишь единичные разбросанные особи, в омском типе они составляют не более 2% [98, 99].

Выращивание племенных рыб с самых ранних стадий проводится в оптимальных условиях, способствующих быстрому росту рыб (у двухлетков до 1100–1200 г).

Обобщенная характеристика указанных типов сарбянского карпа дана в табл. 25.

По имеющимся сведениям сарбянские карпы сравнительно хорошо растут и проявляют высокую жизнеспособность в суровых условиях Сибири. Так, в рыбопитомнике "Зеркальный" Новосибирской области выход сеголетков (от мальком из нерестовых прудов) за период 1966–1974 гг. увеличился с 50–80 до 90–95 %. средняя масса рыб – с 12–14 до 15–17 г, рыбопродуктивность выростных прудов – с 5–7,5 до 9–9,5 ц/га [99]<sup>1</sup>.

С 1973 г. начато промышленное использование сарбянского карпа. Репродукция северного типа осуществляется в совхозе "Зеркальный" Новосибирской области, омского типа – в учебном хозяйстве Омского сельскохозяйственного института и Таврическом зональном рыбопитомнике, степного типа – в совхозе "Сибирь" Новосибирской области и в Таврическом рыбопитомнике.

<sup>1</sup> К сожалению, автором не приведены сведения, которые позволили бы отделить истинный селекционный эффект от технологического, достигнутого за счет повышения общего уровня рыбоводства. Последнее вполне вероятно, поскольку в 60-х годах, когда были начаты селекционные работы, рыбоводство в Западной Сибири находилось еще в стадии становления.

Заболевание карпа краснухой встречается практически повсеместно, но особенно большой ущерб наносит это заболевание в южных районах страны — Краснодарском крае, Ростовской области, некоторых рыбхозах Украины, где гибель карпа от краснухи иногда достигает 50–70 %. 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 1983 г. на опытном участке промышленного рыбопитомника "Ангелинский" Краснодарского края под руководством В. С. Кирпичникова<sup>1</sup>.

В качестве исходного для селекции материала были использованы три племенные группы карпа: ропшинские (Р), местные (М) и помесь украинско-ропшинские (УР). Две из них (Р и УР) представлены чешуйчатыми карпами и одна (М) — разбросанными. Отводка Р полностью гомозиготна по доминантному гену S. При скрещивании производителей УР в потомстве наблюдается расщепление на чешуйчатых и разбросанных. Относительное количество разбросанных карпов постепенно снижается в связи с их постоянной выбраковкой; в потомстве пятого поколения разбросанные карпы составляли не более 2 %. Общая схема работ представлена на рис. 33.

На первом этапе работ (1963–1967 гг.) были проведены исследования по сравнительной оценке различных групп карпа по степени устойчивости к заболеванию краснухой. В это же время была разработана принципиальная схема и определены наиболее эффективные методы селекции [93, 169, 178].

На всех этапах селекции основным признаком, по которому проводили отбор, являлась 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 предварительного совместного выдерживания рыб при чрезвычайно высокой плотности подсадки. В некоторых селекционных поколениях помимо контактного способа заражения проводили внутрибрюшную инъекцию суспензии тканей, взятых от больных рыб.

В первых поколениях селекции массовая вспышка заболевания происходила на втором году выращивания рыб, в основном в июне и июле. В последующем произошел сдвиг начала вспышки на конец лета, а с 1977 г. заболевание отмечается преимущественно у трехлетков.

Напряженность отбора в разных племенных группах и на разных стадиях селекции была различной (V от 2 до 68 %), что определялось прежде всего степенью 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 и интенсивности отбора [70].

Оценка ропшинских карпов четвертого селекционного поколения показала их повышенную устойчивость к краснухе [168]. В дальнейшем при проверке устойчивости ропшинских карпов шестого селекционного поколения положительный

---

<sup>1</sup> Попытки селекции карпа на устойчивость к заболеванию краснухой предпринимались неоднократно и в странах Западной Европы [63, обзор]. Так, в результате длительного массового отбора здоровых рыб, проводимого в Германии в 30–50-е годы, поражение краснухой снизилось до 11,5 % (при 57 % в контроле). Позднее эти работы были прекращены.

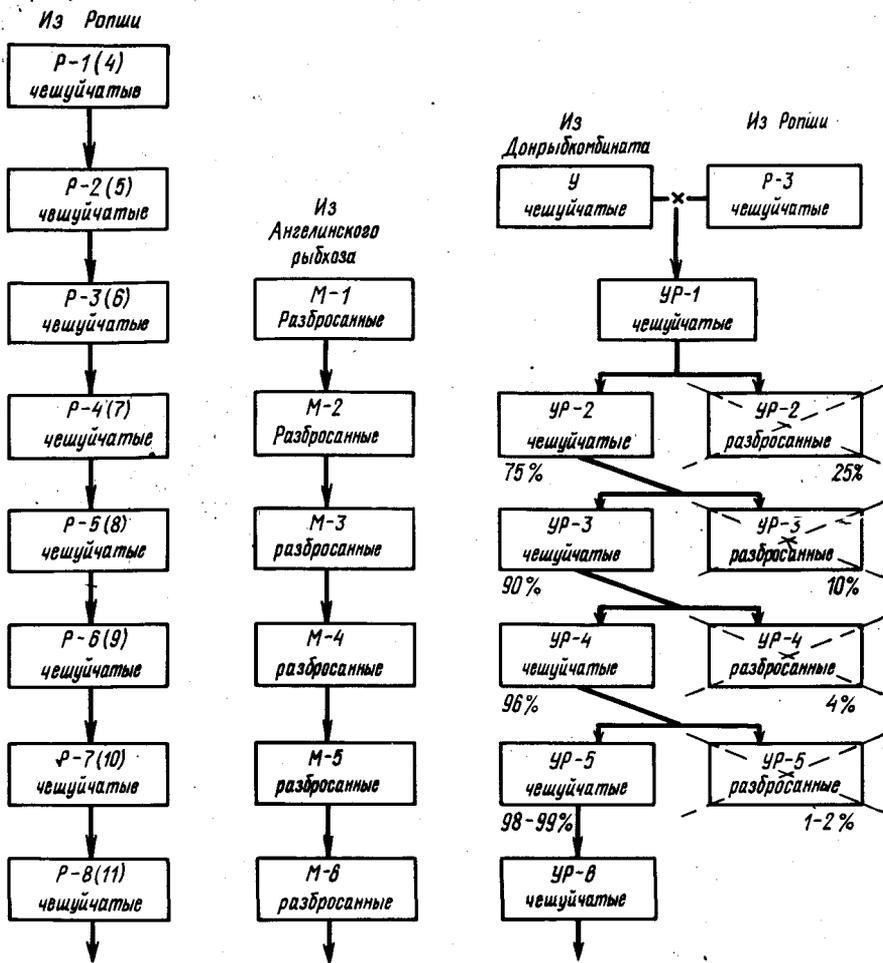


Рис. 33. Схема селекции краснодарского карпа [ 65 ]

селекционный эффект получен не был: выживаемость этих карпов оказалась даже несколько ниже, чем выживаемость карпов контрольной группы. Не исключено, что снижение жизнеспособности ропшинских карпов шестого поколения обусловлено инбредной депрессией, так как число производителей, использованных для воспроизводства этой группы, было невелико.

При оценке устойчивости карпов отводки УР сравнивали друг с другом выращенные совместно потомства четырех последовательных поколений селекции.

Ниже приведены результаты проверки эффективности селекции на двухлётках и трехлётках породной группы УР (1979 – 1980 гг.) [ 65 ].

Породная группа	Контроль	УР-2	УР-3	УР-4	УР-5
Выжило рыб, %	41,3	43,0	66,1	69,9	71,9
Количество здоровых, %	18,5	14,8	26,7	45,9	61,8

Промышленные гибриды, получаемые от скрещивания производителей из разных отводок краснодарского карпа, имеют явное преимущество перед родительскими формами по общей жизнеспособности и скорости роста [94]. Максимальный гетерозис наблюдается при скрещивании ропшинских и украинско-ропшинских карпов: средняя масса двухлетков УР × Р превышала среднюю массу родительских (УР и Р) форм более чем на 30 %; различие по выживаемости составило более 20 % [65]. Гетерозис проявляется также и у гибридов М × Р и М × УР [94].

Помеси проявляют также повышенную устойчивость к заболеванию краснухой. Особенно эффективным в этом отношении оказалось скрещивание местных карпов и отводки УР [168]. Так, в условиях интенсивной вспышки заболевания (1977 г.) выживаемость двухлетков М × УР составила 44 %, в то время как в родительских группах – от 10 до 39 %. Сходные результаты наблюдались и в другие годы.

Отмечена определенная корреляция между относительной устойчивостью родительских групп и получаемых от них помесей. Помеси, полученные при участии ропшинских карпов (менее устойчивых по сравнению с другими группами), также отличались сравнительно невысокой устойчивостью.

К настоящему времени получено седьмое поколение ропшинских карпов и шестое поколение двух других групп. Отводки УР и М переданы для формирования промышленного стада в Кубанском зональном рыбопитомнике Краснодарского края, где в 1985 г. уже имелось более 500 гнезд производителей.

Работы по селекции краснодарского карпа наряду с их большой практической значимостью имеют важное теоретическое и методическое значение. Полученные в ходе этих работ данные вносят ценный вклад в разработку научных основ селекции рыб. Примененные в работах с краснодарским карпом методы могут оказаться пригодными и в других работах по селекции рыб на устойчивость к болезням.

\* \* \*

Помимо описанных выше работ селекция местных пород карпа ведется также в Литве, Молдавии, Грузии. К настоящему времени сформированы селекционные стада второго-третьего поколений и начато их промышленное использование [26, 27, 47, 56, 109]. Начата также селекция карпа для условий тепловодных хозяйств [142, 143].

Широкие работы по селекции карпа ведутся за рубежом [36]. Многие зарубежные породы карпа, в частности карп Фресинет (Румыния), татайский карп (ВНР), немецкий карп и др., завезены в СССР и используются в селекционных работах и для промышленной гибридизации с отечественными породами и породными группами.

#### **СЕЛЕКЦИОННЫЕ РАБОТЫ С ДРУГИМИ ВИДАМИ РЫБ**

**Форель.** Селекционным работам с форелью уделяется большое внимание за рубежом, особенно в США и Канаде, где лососевые рыбы пользуются большим спросом. Первые работы по селекции радужной форели были

предприняты в начале 30-х годов А. Дональдсоном [223, 245]. За 40-летний период селекции было достигнуто значительное улучшение важнейших хозяйственных показателей. Масса рыб 4-летнего возраста возросла с 400–700 г (исходное стадо) до 4 кг; индивидуальная плодовитость у трехгодовалых самок — в 10 раз (с 500–1000 шт. до 5–11 тыс. шт. икринок). Большая часть самок стала созревать на год раньше (в двухгодичном возрасте). Форель Дональдсона получила широкое распространение в США и была экспортирована во многие страны, где почти повсеместно отмечалось ее превосходство перед местными формами форели по темпу роста [128]. Высокие рыбохозяйственные качества форели Дональдсона подтвердил и опыт ее выращивания в хозяйствах СССР, куда она была экспортирована в 1982 г. [60]. Имеются, однако, сведения о пониженной жизнеспособности форели Дональдсона (особенно на эмбриональных стадиях), что может быть следствием длительной селекции и связанным с нею инбридингом.

В работах по селекции форели в СССР, начатых в 60-е годы [164], были выявлены высокие рыбохозяйственные качества датской форели. К сожалению, в последующем эти работы были приостановлены.

Проведены работы по селекции лососевых рыб на повышение устойчивости к заболеваниям [63]. Положительные результаты дала селекция гольца (*Salvelinus fontinalis*) на устойчивость к фурункулезу: в результате 11-летней селекции гибель рыб в некоторых отселекционированных штаммах снизилась почти в 5 раз (до 12 % при 57 % в контроле). Селекционные работы на повышение устойчивости рыб к заболеваниям проведены также с межвидовыми гибридами гольцов *S. fontinalis* × *S. namaycush* (водянка желточного мешка), неркой (инфекционный некроз гемопоэтической ткани), кижучем (бактериальное заболевание почек) и др.

**Растительноядные рыбы.** Первые исследования растительноядных рыб как объектов селекции были начаты в СССР в 60-х годах [6, 96]. Плановые селекционные работы проводятся с середины 70-х годов. Основным объектом селекции является белый толстолобик, работы с которым ведутся в настоящее время в Казахстане, на Украине, Северном Кавказе и Молдавии [49, 97, 138]. В Казахстане основными направлениями селекции белого толстолобика являются ускоренное половое созревание, более ранние сроки нереста и снижение гибели производителей в процессе заводского воспроизводства. Проводится и отбор по массе тела (в основном на сеголетках и двухлетках) [97]. Получены первые положительные результаты селекции: сдвиг срока созревания самок в нерестовом сезоне, что позволяет начинать нерестовую кампанию на 20 дней раньше, чем обычно [138].

Для товарного выращивания используют промышленных гибридов (от скрещивания рыб китайского и амурского происхождения), проявляющих эффект гетерозиса.

Селекционные работы с другими объектами дальневосточного комплекса — пестрым толстолобиком, белым и черным амурами — находятся пока еще в зачаточном состоянии.

**Сиговые рыбы.** Основным объектом селекции среди сиговых рыб является пелядь — озерный планктофаг, обладающий высоким темпом роста.

Селекционные работы с пелядью проводятся в СССР с 1972 г. Материалом для этих работ послужили производители, выращенные на ЦЭС "Ропша" (Ленинградская область) из икры, собранной в 1970 г. и 1973 г. на оз. Ендырь (Западная Сибирь).

На начальном этапе проводили популяционно-генетические исследования (определение наследуемости селекционных признаков, анализ биохимического полиморфизма и др.). На основе этих данных были определены методы отбора и системы разведения пеляди в условиях искусственного воспроизводства [7, 8, 10, 12, 167].

Основным направлением селекции пеляди является более позднее (в нерестовом сезоне) созревание самок, которое позволяет приурочить срок получения молоди ко времени массового развития в прудах кормовых объектов. Учитывались и некоторые другие репродуктивные признаки (плодовитость, размер икры и др.), а также масса тела рыб.

Исходное стадо ендырской пеляди включает две группы, различающиеся по сроку созревания самок в нерестовом сезоне (см. рис. 19). Проведение однократного отбора позволило сдвинуть срок полового созревания производителей в нерестовом сезоне на 15–20 сут и сформировать группу "поздно созревающих" самок (см. гл. 1). Плодовитость рыб увеличилась на 30–45 % (по сравнению с исходным уровнем).

Селекционная программа работ с пелядью предусматривает многолинейную систему разведения. С этой целью от парного скрещивания производителей заложено несколько инбредных групп. Часть линий заложена с применением индуцированного гиногенеза. Дифференцировка селекционируемых групп по биохимическим маркерам позволяет рассчитывать на получение гетерозисного эффекта при скрещивании.

**Осетровые.** Работы по селекции осетровых проводятся только в СССР. Основным объектом селекции до последнего времени являлись гибриды белуга × стерлядь (бестер). Ведутся также работы с разными типами возвратных гибридов [30] (см. гл. 3).

В последние годы большое внимание уделяется формированию маточных стад "чистых" видов осетровых: стерляди, ленского осетра, шипа и др. Особенно интенсивные исследования проводятся с ленским осетром, маточные стада которого формируются в ряде рыбхозов Центральной зоны РСФСР, Молдавии и других районов страны [29, 176]. Весьма перспективным для рыбохозяйственного использования и селекции является веслонос — единственный представитель осетрообразных, питающийся зоопланктоном.

## **ПРОМЫШЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РЫБОВОДСТВЕ**

Промышленной гибридизацией называют скрещивание особей из генетически разнородных групп в целях получения и промышленного использования гибридов первого поколения. Последние в этом случае называются "промышленными гибридами"<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Потомство от межпородного и внутривидового скрещиваний называют также промышленными помесами.

Хозяйственная ценность промышленных гибридов связана с их высокими продуктивными качествами, обусловленными гетерозисным эффектом (см. гл. 3). Гибриды первого поколения по сравнению с родительскими формами имеют повышенную общую жизнеспособность, хорошо растут, иногда более устойчивы к ряду заболеваний. В некоторых случаях, особенно при отдаленном скрещивании, у гибридов наблюдается удачное сочетание родительских свойств, что также делает выгодным их товарное использование.

Промышленное скрещивание в рыбоводстве имеет большое практическое значение [1, 3, 4, 86]. Значительный опыт использования промышленных гибридов (особенно гибридов карпа с амурским сазаном) накоплен в карповодстве<sup>1</sup>.

Обобщение большого фактического материала, полученного при выращивании гибридов карпа и амурского сазана [1, 3, 4, 68, 85 и др.], показывает следующее.

Гибриды обладают сильным гетерозисом по росту. В мальковый период они обгоняют родительские формы по скорости роста на 50 % и более. Эти различия заметно усиливаются при пониженной температуре, а также при недостатке пищи. С возрастом эффект гетерозиса снижается (затухает), но при осеннем облове сеголетки-гибриды, как правило, оказываются крупнее карпов на 10–40 %. У двухлетков различия между гибридами и карпами сглаживаются. Однако при неблагоприятных условиях (низкой температуре, недостатке пищи, поражении болезнями и т. п.) преимущество гибридов по росту может сохраниться и у двухлетков. Так, при сильной эпизоотии краснухи прирост двухлетков у гибридов был на 30–50 % выше, чем у карпа [68].

Важнейшей особенностью гибридов является их повышенная жизнеспособность, которая четко проявляется уже на эмбриональных стадиях. Выход гибридных личинок (от заложенной на инкубацию икры) обычно на 10–15 %, а сеголетков на 15–20 % выше, чем у карпа. Преимущество гибридов по выживаемости (особенно при неблагоприятных условиях) сохраняется и в более старшем возрасте.

Особенно ценным свойством гибридов карпа и амурского сазана является их повышенная зимостойкость, наследуемая ими от сазана. Так, в рыбхозах Северо-Запада, где культурный карп в суровые зимы практически не выживал, выход годовиков-гибридов доходил до 70–75 % и более. В рыбхозах центральной зоны (а в некоторых случаях и в более южных районах) использование гибридов повышает выход из зимовки на 20–30 %.

Большое практическое значение имеет повышенная устойчивость гибридов к ряду заболеваний, в том числе и краснухе.

---

<sup>1</sup> Амурский сазан *Cyprinus carpio haematopterus* завезен в рыбхозы европейской части СССР для целей 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 может не уступать культурному карпу, особенно при пониженных температурах.

По сравнению с карпом гибриды обладают повышенной поисковой способностью и начинают питаться при более низкой температуре воды. Для них, как и для амурского сазана, характерны повышенный уровень обмена при оптимальных температурных условиях и резкое его снижение в период зимовки.

Внедрение промышленной гибридизации карпа с амурским сазаном в 40–50-е годы сыграло важную роль в развитии прудового рыбоводства; оно позволило, в частности, продвинуть карповодство в более северные районы СССР.

В последнее время все большее распространение приобретает гибридизация карпа и амурского сазана в рыбхозах Украины [186]. Исследования по промышленной гибридизации с амурским сазаном включены в программу работ с белорусским [155], среднерусским [177], парским [43] и некоторыми другими породами карпа.

Несмотря на высокие рыбохозяйственные качества карпо-сазаных гибридов, стремление к их повсеместному использованию (особенно в районах с благоприятными климатическими условиями) вряд ли можно расценивать как прогрессивное явление. Выращивание гибридов следует рассматривать скорее как вынужденную меру, компенсирующую влияние неблагоприятных факторов среды (неблагополучие хозяйств по ряду заболеваний, загрязнение водоисточников промышленными и бытовыми стоками, неполноценное кормление рыб при чрезвычайно плотной посадке и т. п.), на фоне которых "полудикие" гибриды оказываются более приспособленными, чем культурные карпы. По мере улучшения условий выращивания хозяйственное значение карпо-сазаных гибридов, по-видимому, будет снижаться, а роль "чистого" культурного карпа возрастает.

С развитием селекционных работ с карпом все большее значение приобретает межпородное и внутривидовое промышленное скрещивание.

Сильный гетерозис по темпу роста и жизнеспособности обнаружен, например, при скрещивании украинского и ропшинского карпов [92, 103, 188]. При совместном выращивании с украинским рамчатым карпом сеголетки-гибриды показали преимущество по росту на 25 %. Весьма эффективным оказалось скрещивание ропшинского карпа с белорусским [206]. Хорошие результаты получены при скрещивании отселекционированных пород (породных групп) с беспородными карпами местных стад рыбхозов [107].

Эффект гетерозиса установлен и при внутривидовых скрещиваниях (о чем уже упоминалось при описании соответствующих пород). Так, у гибридов, полученных при скрещивании разных отводок среднерусского карпа, выживаемость в течение первого года жизни была на 30–40 % выше, чем у карпов родительских отводок [153]. Гетерозис установлен также при скрещивании ранних внутривидовых и экологических типов украинских карпов [48, 186], а также при скрещивании отводок ропшинского карпа [9].

Промышленное скрещивание карпа широко применяется в зарубежных странах [16, 175, 215, 242].

Гетерозис свойствен внутривидовым гибридам многих других рыб: он обнаружен при скрещивании разных штаммов форели, яровой и озимой.

мой рас осетра, амурской и китайской "линий" белого амура и белого толстолобика и др. [см. обзоры 3, 228 и др.].

Большие перспективы в рыбоводстве имеет также отдаленная гибридизация. Ценные гибриды получены при гибридизации разных видов карповых, сиговых, лососевых и осетровых рыб [3, 37, 89, 228, обзоры]. Так, при скрещивании белого и пестрого толстолобиков потомки (межродовые гибриды  $F_1$ ) наследуют промежуточное строение жаберного аппарата, благодаря чему они лучше используют кормовую базу и хорошо растут [34]. Эти преимущества особенно четко проявляются в прудах с пониженной кормностью.

Большой интерес для товарного рыбоводства представляет гибридизация разных видов сиговых рыб [3, 37, обзоры].

Гетерозис по росту и выживаемости обнаружен при скрещивании стальноголового лосося и радужной форели [181]. В некоторых южных странах широко применяют гибридизацию тилапий. Межвидовая промышленная гибридизация широко используется также при товарном выращивании американских сомиков, ушастых окуней, буффало, американских щук.

Среди межродовых гибридов очень ценными в практическом отношении оказались гибриды  $F_1$  от скрещивания белуги и стерляди (бестеры) [246]. Имеются сведения о высокой хозяйственной ценности гибридов шипа и стерляди, шипа и севрюги и некоторых других осетровых<sup>1</sup>.

Необходимо иметь в виду, однако, возможные отрицательные последствия отдаленной гибридизации. Даже в случае высокой хозяйственной ценности гибридов рекомендациям к их внедрению в производство должен предшествовать глубокий анализ последствий массового получения гибридов. Попадание плодовых гибридов в естественные водоемы повлечет генетическое засорение родительских видов и тем самым нанесет непоправимый ущерб. В рыбоводстве (как ни в какой другой отрасли животноводства) чрезвычайно остро стоит проблема обеспечения надежного контроля за промышленной гибридизацией, полностью исключая возможность засорения гибридами родительских форм. Большую помощь в решении этой проблемы должно оказать привлечение различных генетических методов контроля, в частности использование биохимических маркеров (см. гл. 1).

\* \* \*

Изложенные в настоящей главе материалы свидетельствуют, что селекционные работы с разными видами рыб находятся на разном и в целом невысоком уровне. Основным методом селекции является массовый отбор. Семейный отбор и оценка по потомству применяются пока в ограниченном масштабе и носят скорее экспериментальный характер.

---

<sup>1</sup> Необходимо подчеркнуть, что ввиду особой ценности осетровых рыб работы по промышленной гибридизации должны проводиться в масштабах, не наносящих ущерба воспроизводству чистых видов.

Современные генетические методы селекции используются лишь в отдельных работах.

Основным признаком, по которому ведется селекция рыб, является чаще всего скорость роста. В карповодстве единственное исключение составляет селекция краснодарского карпа, где главным селекционным признаком является устойчивость рыб к заболеванию краснухой.

В селекционных работах с карпом большое внимание уделяется приспособленности к различным зонально-климатическим условиям. Вместе с тем некоторые создаваемые породы имеют сходные ареалы распространения и могут успешно использоваться в одной и той же рыбоводно-климатической зоне. В сравнительно близких климатических условиях ведется, например, селекция парского, среднерусского и белорусского карпов. Выведение нескольких пород с относительно близкими (по отношению к климатическим факторам) свойствами, однако, вполне оправдано, так как позволяет поддерживать широкую гетерогенность культивируемого объекта. При определенных условиях, например при вспышке какого-либо заболевания, внешне сходные породы могут проявить совершенно различные свойства, что позволит выбрать из них наиболее подходящую.

Высокая интенсивность отбора, применяемая при работе с рыбами, позволяет рассчитывать на высокую эффективность даже при низких показателях наследуемости. Однако во многих случаях повышение продуктивности рыб в результате селекции оказалось все же небольшим, что связано, по-видимому, с рядом методических ошибок, допускаемых при проведении селекционной работы.

Одной из наиболее частых методических ошибок (особенно в работах с карпом) является стремление проводить селекцию прудовых рыб при благоприятных условиях выращивания (очень редкая посадка, обильное кормление и т. п.), существенно отличающихся от производственных. Этот вопрос заслуживает самого серьезного внимания, так как несоответствие технологии выращивания селекционируемого материала и промышленной технологии приводит в конечном итоге к чрезмерной "изменчивости" создаваемой породы, как это, по-видимому, имело место в случае с белорусским карпом.

Характерной особенностью современного рыбоводства является широкий обмен селекционируемым материалом между различными странами. В СССР неоднократно завозили немецкого карпа. В 1982–1985 гг. был осуществлен импорт личинок венгерского (татайского), румынского (Фрэсинет) и югославского карпов. Из СССР за рубеж (ВНР, ГДР и др.) экспортируются украинские и ропшинские карпы.

Таким образом, селекционные работы с карпом и другими рыбами все более выходят за рамки границ одного государства и приобретают интернациональный характер. Высокопродуктивные породы, выведенные в одной стране, становятся достоянием других стран, что должно способствовать быстрому прогрессу рыбоводства. Вместе с тем в каждой стране следует принять меры для сохранения собственных отечественных генофондов рыб, приспособленных к местным экологическим условиям и представляющих в связи с этим особую ценность. Для решения этого

вопроса необходимо создание специализированных коллекционных хозяйств; этому же будет способствовать внедрение в селекционную практику методов долгосрочного консервирования половых клеток рыб.

## Глава 5. ПЛЕМЕННОЕ ДЕЛО В РЫБОВОДСТВЕ

Под племенным делом понимают комплекс организационных и биотехнических мероприятий, направленных на обеспечение рыбоводных хозяйств необходимым количеством производителей и рациональное использование маточных стад.

Племенное дело включает прежде всего работу непосредственно с племенными стадами — выращивание и отбор ремонта, содержание производителей, получение от них потомства и т. п. (племенная работа). Другой составной частью племенного дела являются организационные вопросы: создание необходимой сети специализированных племенных хозяйств и распределение их функций, координация взаимосвязи разных типов хозяйств, управление (и контроль) племенной работой в отдельных районах и в стране в целом и т. д.

Следует подчеркнуть, что методы работы с пользовательными племенными стадами в промышленных хозяйствах коренным образом отличаются от методов работы с племенным материалом при селекции [75, 76].

Как отмечалось выше (см. гл. 3), при селекции проводят интенсивный отбор среди рыб, выращенных в условиях, близких к производственным. При выращивании пользовательных производителей задача направленного изменения генетической структуры маточных стад не ставится и поэтому необходимость в интенсивном отборе отпадает. Условия выращивания племенного материала с самого начала должны обеспечивать хороший нагул рыб, что достигается обычно за счет разреженной посадки и более полноценного (чем при выращивании товарных рыб) кормления.

Таким образом, существуют две формы племенной работы: селекция и собственно племенная работа, каждая из которых имеет свою задачу и свои методы.

### СИСТЕМА ОРГАНИЗАЦИИ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ В РЫБОВОДСТВЕ

Основные принципы организации селекционно-племенной работы в прудовом рыбоводстве были разработаны в 50—60-х годах советскими рыбоводами-селекционерами В. С. Кирпичниковым, К. А. Головинской и А. И. Куземой. С учетом опыта животноводства ими была предложена трехступенчатая схема организации селекционно-племенной работы, предусматривающая три типа рыбоводных хозяйств:

- селекционно-племенные хозяйства высшего типа;
- племярассадики-репродукторы<sup>1</sup>;
- промышленные хозяйства.

<sup>1</sup> В настоящее время такие хозяйства принято называть просто репродукторами.

Селекционно-племенные хозяйства высшего типа (1-й тип) занимаются созданием новых пород. Улучшенный племенной материал из таких хозяйств поступает для массовой репродукции в племрассадники-репродукторы (2-й тип). Последние занимаются выращиванием ремонта и обеспечивают производителями промышленные хозяйства (3-й тип).

По вышеприведенной схеме работают карповые хозяйства на Украине [138], где действуют три типа специализированных хозяйств: селекционные хозяйства<sup>1</sup>, племрассадники-репродукторы I категории и племрассадники-репродукторы II категории.

Племрассадники-репродукторы I категории совмещают функции селекционного хозяйства и репродуктора: занимаются улучшением породных качеств и массовым воспроизводством районированных породных и зональных типов украинских карпов.

Племрассадники-репродукторы II категории занимаются массовым воспроизводством внутривидовых и зональных типов украинских карпов. Имеются также хозяйства, специализированные на репродукции ропшинского карпа и амурского сазана (используемых для промышленной гибридизации с украинскими карпами).

В настоящее время на Украине функционирует 24 племрассадника-репродуктора I и II категорий, мощность которых почти полностью удовлетворяет потребность рыбхозов Украины в племенном материале; часть производителей реализуют также в рыбхозы других республик.

Аналогичная схема организации селекционно-племенной работы с карпом существует в Молдавии и в Литве, а также частично внедрена в Белоруссии и в некоторых районах РСФСР.

Накопленный к настоящему времени опыт показывает целесообразность дальнейшей концентрации в специализированных хозяйствах-репродукторах работ с племенным материалом, включая и получение от выращенных производителей потомства для товарного выращивания [73, 91]. Репродукторы в этом случае функционируют как воспроизводительные комплексы, обеспечивающие промышленные рыбхозы не производителями, а личинками, подращенными мальками и т. п. Общая схема организации селекционно-племенной работы становится двухступенчатой, так как выпадает третье звено — работа с производителями в промышленных рыбхозах.

Двухступенчатая схема организации селекционно-племенной работы с карпом в настоящее время внедрена лишь в отдельных районах страны. В ближайшем будущем намечено полностью перейти на работы по этой схеме в Казахстане, Молдавии, Узбекистане и некоторых других республиках.

Двухступенчатая схема организации селекционно-племенной работы имеет ряд преимуществ по сравнению с описанной выше трехступенчатой, а именно:

---

<sup>1</sup> Селекционные работы сосредоточены в опытных хозяйствах УкрНИИРХ "Нивка" (селекция нивчанского карпа) и "Любень Великий", а также в некоторых промышленных хозяйствах.

позволяет (при наличии в репродукторах мощных инкубационных цехов) сконцентрировать получение молоди в небольшом числе специализированных хозяйств;

обеспечивает возможность более рационального использования имеющегося племенного фонда;

упрощает функции промышленных хозяйств и уменьшает стоимость их строительства;

уменьшает опасность распространения инфекционных заболеваний.

Концентрация всех работ с племенным материалом в ограниченном числе хозяйств упрощает систему организации племенного дела в отрасли, сокращает потребность в специалистах, обеспечивает более высокую производительность труда.

Эффективность двухступенчатой схемы организации селекционно-племенной работы подтверждается опытом работ с растительноядными рыбами, производство которых почти полностью сосредоточено в немногочисленных специализированных воспроизводственных комплексах.

#### **ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ФОРМИРОВАНИЯ МАТОЧНЫХ СТАД В РЕПРОДУКТОРАХ И ПРОМЫШЛЕННЫХ РЫБХОЗАХ**

Репродукторами называют специализированные хозяйства (или специализированные цехи рыбопитомников и полносистемных хозяйств), занимающиеся массовым размножением племенного материала. Как было рассмотрено выше, репродукторы могут передавать в промышленные хозяйства выращенных производителей или (при более прогрессивной двухступенчатой схеме организации племенной работы) их потомство (в виде развивающихся эмбрионов, подрощенных или непдрощенных личинок, мальков и т. п.).

Создание достаточной сети специализированных репродукторов требует, вероятно, длительного времени, в течение которого выращиванием и эксплуатацией производителей придется заниматься и обычным промышленным рыбхозам. Организация и методы ведения племенной работы в этих хозяйствах не отличаются от таковых в репродукторах.

Основные принципы формирования маточных стад в репродукторах и промышленных хозяйствах состоят в следующем.

Структура маточных стад должна обеспечивать возможность проведения неродственного промышленного скрещивания (см. гл. 3 и 4). С этой целью в хозяйстве содержат две группы рыб, условно называемые линиями (разные породы, породные группы, отводки одной породы и т. п.). Каждую из этих групп воспроизводят "в чистоте", в то время как для товарного выращивания используют гибридов первого поколения (рис. 34).

В карповодстве одна из линий часто представлена аборигенным карпом, а другая — завезенным племенным материалом какой-либо отселекционированной группы карпа или амурским сазаном. Двухлинейное разведение растительноядных рыб базируется в основном на разведении рыб, завезенных из Китая и р. Амур.

При двухлинейном разведении целесообразно, чтобы две выращиваемые группы различались между собой по какому-либо наследственно

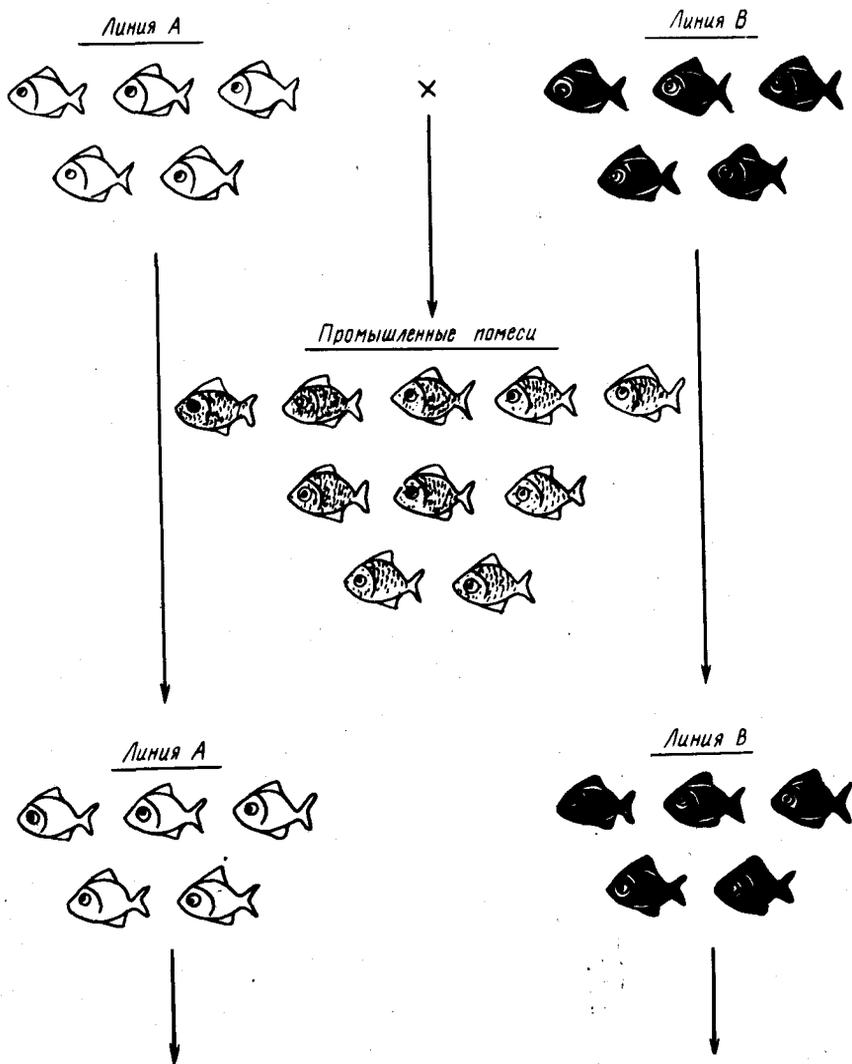


Рис. 34. Схема двухлинейного разведения и промышленного скрещивания в товарном рыбоводстве

закрепленному признаку, например по чешуйному покрову, окраске, биохимическим маркерам. Такой признак служит меткой, предотвращающей случайное смешение рыб разных групп. В работах с карпом в качестве маркера чаще всего используют тип чешуйного покрова: выращивают чешуйчатых и разбросанных рыб.

Промышленная гибридизация является важным и еще далеко не использованным резервом увеличения производства рыбной продукции. Так, в СССР в настоящее время промышленные гибриды карпа состав-

ляют не более 30 % всей производимой продукции. По ориентировочной оценке полный переход на выращивание в качестве товарной продукции промышленных гибридов позволит получать дополнительно до 20 тыс. т рыбы.

Важное значение имеет правильный подбор породного материала. Рекомендуемые районы разведения имеющихся и создаваемых пород карпа приведены ниже.

Породы и породные группы	Районы разведения
Украинские породы карпа (чешуйчатая и рамчатая)	Украинская ССР и южные районы РСФСР (четвертая – шестая зоны прудового рыбоводства); при промышленной гибридизации – также в республиках Закавказья и Средней Азии
Казахстанский карп	Казахская ССР; при промышленной гибридизации – также в других республиках Средней Азии и южных районах Западной Сибири
Парский карп	Вторая – четвертая рыбодонные зоны РСФСР; при промышленной гибридизации – также в Западной Сибири, Белоруссии, республиках Прибалтики
Белорусский карп	Белорусская ССР; при промышленной гибридизации – также в рыбхозах Прибалтики и Центральной зоны РСФСР
Среднерусский карп	Первая – третья рыбодонные зоны РСФСР; при промышленной гибридизации – также в республиках Прибалтики, Белоруссии, Западной Сибири
Сарбоянский карп	Западная Сибирь; при промышленной гибридизации – также в среднем Поволжье
Краснодарский краснухостойчивый карп	Рыбхозы Северного Кавказа (районы, неблагоприятные по заболеванию краснухой)
Ропшинский карп	Северо-Западная зона РСФСР; при промышленной гибридизации – повсеместно в рыбхозах первой – пятой зон рыбоводства
Гибриды первого поколения между культурным карпом и амурским сазаном	Повсеместно в рыбхозах первой – пятой рыбодонных зон

Как отмечалось выше, многие породы и породные группы имеют заходящие ареалы. Это позволяет использовать их для промышленной гибридизации друг с другом. Например, в центральной зоне РСФСР можно скрещивать парского и среднерусского карпов, в южных районах – украинского и казахстанского карпов.

Серьезное внимание должно быть уделено сохранению аборигенных стад, приспособленных к местным условиям и относительно резистентных к заболеваниям. Так, сохранившийся в некоторых рыбхозах Белоруссии местный лахвинский карп оказался более устойчивым к воспалению плавательного пузыря, чем селекционируемый белорусский карп.

Важной проблемой в работах с рыбами является предотвращение инбридинга. Большинство рыбхозов располагает достаточно многочисленными маточными стадами (часто сотни гнезд производителей), однако при получении потомства на племя используют, как правило, сравнительно небольшое число рыб. Это относится в первую очередь к таким высокоплодовитым видам, как карп и растительноядные рыбы. Нередки случаи,

когда племенной материал получают от нескольких или даже от одной пары производителей, что ведет к сильному инбридингу.

Как отмечалось выше (см. гл. 3), инбредная депрессия у рыб может быть выражена очень сильно: одно поколение тесного инбридинга может снизить рыбопродуктивность на 15–20 % и более. Влияние инбридинга особенно заметно сказывается на плодовитости самок и жизнеспособности потомства.

В целях предотвращения инбридинга при закладке маточного стада (и в дальнейшем при его воспроизводстве) следует использовать не менее 20 пар производителей. При получении потомства на племя проводят обычно групповое скрещивание, при котором объединяют икру и сперму от нескольких производителей. В дальнейшем рыб выращивают совместно в одном пруду при оптимальных условиях, исключающих сильную конкуренцию рыб. Чтобы не допустить обеднения генофонда, применяют невысокую напряженность отбора.

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ РЕМОНТНО-МАТОЧНОГО СТАДА

В карповодстве численность маточного стада определяют количеством гнезд производителей<sup>1</sup>.

Отправными моментами для расчета численности маточного стада являются:

план хозяйства по реализуемой продукции (личинкам, сеголеткам, годовикам, товарным двухлеткам и т. п.);

продуктивность самок — численность или общая масса продукции, получаемой от одной самки (табл. 26).

В табл. 26 показана продуктивность беспородного карпа. У отселекционированных пород и породных групп она может быть значительно выше. Так, например, продуктивность самок парского карпа по товарной рыбе составляет 30–40 т [23]. Однако следует иметь в виду, что приведенные значения отражают потенциальную продуктивность, достижение которой возможно только при соблюдении всех технологических норм выращивания производителей и их потомства.

При расчете требуемой численности маточного стада принимают 100 %-ный запас производителей.

Численность рыб в ремонтных группах<sup>2</sup> определяется объемом ежегодного пополнения маточного стада (25–35 % общей численности производителей). В репродукторах, занимающихся выращиванием производителей для снабжения других хозяйств, при определении численности ремонта учитывают и план реализации производителей.

---

<sup>1</sup> В соответствии с установившейся в карповодстве терминологией под гнездом понимают одну самку и двух самцов, высаживаемых на нерест. При заводском воспроизводстве требуется гораздо меньше самцов. В настоящее время принимают, что число гнезд соответствует числу самок, а число самцов может быть различным в зависимости от способа получения потомства.

<sup>2</sup> Ремонтном называют племенных рыб (до достижения ими половозрелого возраста), предназначенных для пополнения маточного стада.

Примерная продуктивность самок карпа при заводском способе получения потомства

Показатели	Зона прудового рыбоводства*					
	I	II	III	IV	V	VI и VII
Количество личинок на 1 самку, тыс. шт.	150	175	200	225	250	250
Количество сеголетков (при выходе 30 %), тыс. шт.	45	53	60	68	75	75
Количество годовиков (при выходе 85 %), тыс. шт.	34	40	45	51	56	56
Количество двухлетков (при выходе 85 %), тыс. шт.	29	34	38	43	48	48
Средняя масса двухлетков, т	350	370	400	430	460	500
Общая масса двухлетков, т	10,1	12,6	15,2	18,5	22,1	24,0

\* В СССР для прудового рыбоводства установлено 7 зон: I зона — наиболее северная, VII — наиболее южная.

Таблица 27

Численность рыб в ремонтных группах карпа (до отбора) при ежегодном выращивании 100 пар производителей (по [77])

Возраст	Зона прудового рыбоводства		
	I	II – IV	V – VII
0+	4600	3500	2700
1+	1500	1200	950
2+	550	450	370
3+	450	370	150*
4+	370	150*	
5+	150*		
Производители	100 пар (6-годовики)	100 пар (5-годовики)	100 пар (4-годовики)

\* Самцы данной группы переведены в стадо производителей и самки оставлены в стаде ремонта.

Отбор на племя проводят в основном среди годовиков, двухлетков и при достижении рыбами половой зрелости. Среди годовиков и двухлетков отбирают примерно 50 % общего числа рыб. Среди остальных групп ремонта проводят корректирующий отбор: выбраковывают около 5 % рыб, сильно отставших в росте, больных, уродливых или травмированных.

При переводе рыб в стадо производителей оставляют на племя 50–75 % самок; напряженность отбора среди самцов может быть различной: при заводском воспроизводстве она примерно соответствует жесткости отбора самок, при естественном нересте сохраняют практически всех выращенных самцов.

Ориентировочное число рыб в ремонтных группах карпа разного возраста (при заводском воспроизводстве)<sup>1</sup> приведено в табл. 27.

Примерно такая же численность ремонта должна быть и при выращивании растительноядных рыб (белого и пестрого толстолобиков, белого амура).

## **БИОТЕХНИКА ВЫРАЩИВАНИЯ РЕМОНТА И ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ**

Качество племенного материала в значительной степени зависит от условий его содержания. Регулируя условия содержания, можно направленно влиять на такие важнейшие характеристики производителей, как срок наступления полового созревания и плодовитость, жизнестойкость потомства.

Технологический цикл работ, связанный с выращиванием племенного материала, включает два основных периода: летний нагул и зимовку. Для производителей может быть выделен еще один очень важный период – преднерестовый, предшествующий получению потомства.

### **Летний нагул племенных рыб**

В центральном и более северных районах прудового рыбоводства племенной материал карпа содержат обычно в монокультуре. В некоторых хозяйствах к карпу подсаживают форель или пелядь. В южных районах практикуется поликультура – совместное выращивание племенных рыб разных видов (карпа, пестрого и белого толстолобиков, белого амура и иногда 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 разных видов племенных рыб позволяет более полно использовать кормовую базу прудов, сократить число и площадь прудов в хозяйстве. Подсадка растительноядных рыб, являющихся своего рода биологическими мелиораторами, способствует улучшению условий среды.

Важнейшими факторами, определяющими результаты нагула племенных рыб, являются плотность посадки и кормление.

**Плотность посадки племенных рыб.** Плотность посадки рыб в пруду влияет прежде всего на степень их обеспеченности естественной пищей. Недостаток в естественной пище при чрезмерно плотной посадке приво-

---

<sup>1</sup> При естественном нересте в связи с необходимостью получения большего числа самцов численность каждой группы ремонта увеличивают ориентировочно на 30 %.

дит к замедлению роста и развития рыб. В то же время выращивание при разреженной посадке требует большей площади прудов, что экономически нецелесообразно.

Вопрос, касающийся наиболее рациональной плотности посадки племенных рыб в прудах, несмотря на его исключительную важность, изучен слабо. Имеющиеся литературные сведения часто противоречивы, особенно в отношении выращивания племенных рыб в раннем возрасте.

По мнению некоторых авторов [117, 118], целесообразно выращивать племенных рыб при разреженной (однократной)<sup>1</sup> посадке, начиная с раннего возраста. В то же время К. А. Головинская на основании специальных исследований пришла к заключению, что оптимальной плотностью посадки племенных рыб является трехкратная; применение более низкой плотности посадки (особенно при выращивании рыб младшего возраста) не дает положительного эффекта.

Нормы плотности посадки, принятые в настоящее время для разных видов рыб [160], представлены в табл. 28.

Эти нормы должны быть дифференцированы в зависимости от ряда факторов: естественной продуктивности прудов, зонально-климатических условий, состава поликультуры и т. п. Повышение плотности посадки возможно при применении полноценных комбикормов, удовлетворяющих потребности племенных рыб.

За рубежом при выращивании племенных карпов применяют более высокую плотность посадки. Так, в ГДР на 1 га площади пруда высаживают 40–60 тыс. шт. неподросших личинок, 3–5 тыс. шт. годовиков, 1–1,5 тыс. шт. двухгодовиков, 300–600 шт. трехгодовиков [38, обзор], что примерно вдвое превышает нормы, принятые в СССР (см. табл. 28).

**Кормление племенных рыб.** Кормление племенного материала комбикормами имеет особенно большое значение в тех случаях, когда рыбы практически лишены естественной пищи. Имеется в виду выращивание рыб в садках и бассейнах (форель, пелядь, карп и др.), а также в прудах при высокой плотности посадки. Неполющенность используемых кормов (при недостатке естественной пищи) тормозит рост и развитие рыб, неблагоприятно влияет на их физиологическое состояние, что в конечном итоге отрицательно сказывается на качестве выращенных производителей.

При выращивании ремонта и производителей карпа в прудах используют стандартную кормосмесь ПК-110-1 с относительно невысоким содержанием протеина (26 %). Мальков начинают приучать к корму через 15–20 дней после зарыбления и при достижении молодь средней массы 2–3 г [24]. Рыб более старшего возраста начинают кормить при температуре выше 10 °С.

Количество вносимых кормов рассчитывают с учетом многих факторов и в первую очередь средней массы рыб (табл. 29), температуры воды и содержания в воде кислорода.

---

<sup>1</sup> Кратность посадки в рыбоводстве определяется по отношению к плотности посадки рыб, рассчитанной на естественную продуктивность пруда (без кормления). По карпу она составляет ориентировочно: при выращивании сеголетков – 10 тыс. шт./га, двухлетков – 500 шт./га, ремонта более старшего возраста 50–100 шт./га.

Плотность посадки разных видов рыб при племенином выращивании, шт./га

Рыба	Возраст						♂♂
	0+*	1+	2+	3+	4+, 5+	♀♀	
Карп	30000 - 40000	1000 - 1400	450 - 600	300 - 400	150 - 200	100 - 200	150 - 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 неводросельными личинками.

Таблица 29

Суточные нормы кормления ремонтa и производителей карпа при температуре воды 20 °С (по [24])

Сеголетки		Двухлетки		Трехлетки		Четырехлетки		Производители			
Масса рыб, г	Норма, %	Самки		Самцы							
								Масса рыб, г	Норма, %	Масса рыб, г	Норма, %
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	900	8,0	3000	3,0	6000	4,0	5000	2,5
10	11,0	300	8,0	1100	7,0	3500	2,7				
15	10,0	400	7,0	1300	6,0	4000	2,5				
20	9,0	500	6,0	1500	5,3	4500	2,3				
30	7,0	600	5,0	1900	4,6	5000	2,0				
40	6,0	800	4,0	2300	4,2						
50	5,0	1000	3,0	2500	4,0						

При снижении температуры воды на  $1^{\circ}\text{C}$  количество корма снижают на 10 %. Например, при температуре воды  $20^{\circ}\text{C}$  трехлеткам со средней массой 900 г следует давать на 1 рыбу 72 г корма ( $900 \cdot 8/100 = 72 \text{ г}$ ); при температуре  $17^{\circ}\text{C}$  — на 22 г меньше ( $72 \cdot 3/10 = 21,6 \text{ г}$ ), т. е. 50 г.

При снижении содержания кислорода в воде до 30 мг/л указанные в табл. 29 нормы уменьшают на 30–40 %, при содержании кислорода ниже 1,5 мг/л кормление рыб временно прекращают.

Приведенные в табл. 29 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 в пруду и т. п.). Поэтому кормление племенных рыб следует сопровождать строгим контролем потребления корма.

Поедаемость кормов определяют два раза в сутки: через 3–4 ч после первой раздачи корма и на следующий день перед раздачей корма. Если при первой проверке обнаружены остатки корма, то норму кормления на следующий день снижают на 25 %. В случае обнаружения остатков корма и при второй проверке рыбу в этот день больше не кормят, а на следующий день дают половину рациона. В дальнейшем количество корма доводят до прежней нормы (прибавляя в день не более чем по 25 % корма).

Затраты корма зависят прежде всего от его качества. Повышение кормовых затрат может быть вызвано и различными неблагоприятными факторами. (неудовлетворительный температурный и гидрохимический режим, заболевание рыб и т. д.), снижающими эффективность использования корма рыбой.

При выращивании карпа затраты стандартного корма (110-1) составляют в среднем за сезон (в ед.): по сеголеткам — 2,5–3,0; двухлеткам — 3,3–3,5; трехлеткам — 4,0–4,5; четырехлеткам и пятилеткам — 5,0–6,0. У производителей затраты корма достигают 8–9 ед.

В настоящее время для самок и самцов карпа используют корма одинакового состава. Однако имеются данные, указывающие на необходимость различных рационов, а именно: с повышенным содержанием углеводов для самок и повышенным содержанием белков для самцов [118].

За рубежом имеется опыт комбинированного кормления производителей карпа зерном и высокобелковыми гранулированными кормами [38]. Относительную долю комбикорма увеличивают при дефиците естественной пищи. В ВНР практикуется следующая схема комбинированного кормления (табл. 30).

При выращивании производителей форели в прудах или бассейнах (в условиях плотной посадки) применяют высокобелковые корма, основу которых составляют компоненты животного происхождения [66, 163]: говяжья селезенка, свежая рыба (при приготовлении пастообразных кормов), рыбная мука, мясокостная мука и т. п. Содержание зерновых (пшеницы и др.) не должно превышать 20 %. В комбикорм вводят разные витаминные добавки (в %): кормовые дрожжи — 3–5, травяную или водорослевую муку — 4–5, а также поливитаминный премикс — 1–4 (в зависимости от концентрации витаминов). Содержание

Таблица 30

## Комбинированное кормление производителей карпа в ВНР (по [38])

Месяц	Распределение корма, % общего количества	Соотношение, %	
		Пшеница	Комбикорм*
Апрель	2	100	—
Май	5	100	—
Июнь	12	80	20
Июль	25	40	60
Август	36	28	72
Сентябрь	18	35	65
Октябрь	2	36	64

\* Содержание белка в комбикорме — 35 %.

жира в комбикорме не должно превышать 8 %, а углеводов 25 %. Кормление форели несбалансированными кормами приводит к нарушению у рыб обмена веществ, жировому перерождению печени и повышенной гибели производителей [163]. Сильное ожирение производителей может наблюдаться и при избыточном кормлении. При этом наблюдаются замедленное половое созревание и низкое качество половых продуктов, а также повышенная гибель потомков в эмбриональный и личиночный периоды. Суточная норма концентрированных кормов для ремонта и производителей массой 0,3–1 кг составляет от 2 (при 5–10 °С) до 4 % (15–20 °С) массы тела рыб [66].

В последние годы в практике форелеводства широко применяют гранулированные комбикорма, сбалансированные по основным питательным веществам (РГМ-5В, РГМ-8В и др.). Суточная норма таких кормов на 50–60 % ниже, чем при кормлении пастообразными кормами.

Ремонт и производителей растительноядных рыб выращивают на естественной пище при сравнительно невысокой плотности посадки (см. табл. 28). При выращивании белого амура желательно подкармливать племенных рыб мягкой растительностью (клевер, люцерна и т. п.) по поедаемости.

За рубежом для подкармливания растительноядных рыб иногда применяют карповые комбикорма в рассыпном виде. В ФРГ в тепловодном хозяйстве удалось вырастить зрелых производителей белого амура при кормлении только концентрированными (форелевыми) кормами [38, обзор].

Важным показателем состояния племенных рыб является их рост. Ориентировочные величины массы тела у ремонтных групп некоторых прудовых рыб даны в табл. 31.

В соответствии с установленными нормативами [160] ежегодный прирост массы у производителей карпа и растительноядных рыб должен быть 1,0–1,5 кг.

Т а б л и ц а 31

Ориентировочные значения средней массы племенных рыб в разном возрасте\*

Возраст рыб	Средняя масса рыб разных видов, г							
	Карп**	Белый толстолобик	Пестрый толстолобик	Белый амур	Форель	Больше-ротый и чер-ный буф-фало	Малоро-тый буф-фало	Канальный сомик
Сеголетки	45 – 100	40	80	80	30 – 50	70	50	30 – 50
Двухлетки	500 – 1300	850	1350	1350	250 – 500	1000	700	400 – 500
Трехлетки	1400 – 2500	2000	3000	3000	500	2000	1500	1000 – 1200
Четырехлетки	2200 – 3500	3000	5000	5000	–	3000	2500	1500 – 2000
Пятилетки	3000 – 4500	4000	7000	7000	–	4000	3000	–
Шестилетки	3500 – 5500	5000	9000	9000	–	–	–	–

\* Литературные источники: карп и растительноядные рыбы [160], форель [66], буффало [18], канальный сомик [154].

\*\* Более высокие значения средней массы относятся к южной зоне.

Прирост массы тела у производителей буффало, канального сома и форели должен быть не ниже 0,5 кг [18, 63, 154]. При благоприятных условиях нагула прирост массы тела у буффало и форели достигает 1 кг.

### **Зимовка племенных рыб**

Известно, что во время зимовки обмен веществ у рыб резко снижается и рост приостанавливается. Большинство видов рыб в этот период не питается, а для поддержания жизни расходует запас питательных веществ. При полном истощении этих резервов частично могут расходоваться и питательные вещества, накопленные в гонадах.

При неблагоприятных условиях зимовки (плохой гидрохимический режим, вспышки заболеваний и т. п.) рыбы ведут себя беспокойно, что приводит к перерасходу питательных веществ. Вследствие этого у производителей нарушается воспроизводительная функция. При сильном истощении самки могут полностью утратить способность к нересту. Нежелательные последствия может иметь и слишком затянувшаяся зимовка.

Пруды для зимовки производителей и ремонта карпа и растительноядных рыб должны быть небольшими (0,1–0,2 га) и достаточно глубокими: глубина непромерзающего слоя воды должна составлять не менее 1 м. Племенных сеголетков, а также самок и самцов содержат в отдельных прудах. При совместной посадке ремонтных групп на зимовку, как и при летнем нагуле, необходимо, чтобы разница в возрасте у рыб разных групп составляла не менее двух лет. Совместная посадка в пруд разных видов рыб нежелательна. Плотность посадки племенных рыб не должна превышать 10 т/га. В прудах поддерживают постоянную проточность, обеспечивая полный водообмен в течение 12–15 сут. Для водоснабжения целесообразно использовать более теплую воду придонного слоя головного пруда. Температура воды в пруду должна быть не ниже 0,4 °С<sup>1</sup> и не выше 1 °С. Содержание кислорода в воде зимовального пруда не должно опускаться ниже 5 мг/л (у дна).

Перед зарыблением зимовальные пруды хорошо просушивают, обрабатывают негашеной известью (2,5–3 т/га), всю имеющуюся растительность выкашивают и удаляют.

Посадку племенных рыб на зимовку проводят после устойчивого понижения температуры воды до 10 °С и ниже. При повышении температуры воды в зимовальных прудах до 12–13 °С карпов подкармливают из расчета 0,5–1 % комбикорма от массы тела рыбы, тщательно контролируя поедаемость вносимого корма. В этот период целесообразно подкармливать рыб зерном (пшеницей). Во-первых, зерно в меньшей степени, чем комбикорм, загрязняет пруды, во-вторых, потребление рыбами

<sup>1</sup> Для ропшинских карпов и гибридов первого поколения между карпом и амурским сазаном – не ниже 0,2 °С.

зерна легче поддается контролю. После того как рыб перестают кормить, кормовые точки обрабатывают негашеной известью.

Облов зимовальных прудов с ремонтом начинают сразу же после освобождения поверхности воды ото льда. Рыб после учета отправляют на нагул в летние пруды. Пруды с производителями (а также с самой старшей созревающей группой ремонта) облавливают позднее, при прогреве воды до 12–14 °С, что позволяет проводить бонитировку, включающую учет по полу (см. ниже). После бонитировки самок и самцов рассаживают отдельно в преднерестовые пруды.

### **Преднерестовое содержание производителей**

Преднерестовым называют период содержания производителей, наступающий после окончания зимовки и завершающийся к началу нереста. У карпа этот период составляет обычно 1–1,5 мес, у более теплолюбивых видов (растительноядные, буффало, сомики) – до 2,5 мес.

В преднерестовый период производителей содержат в специальных небольших прудах площадью до 0,2 га и глубиной 2 м. Такая глубина позволяет поддерживать низкую температуру воды в пруду и тем самым предупреждать перезревание производителей. Пруды должны быть хорошо спланированы, гидротехнические сооружения должны обеспечивать быстрое наполнение и спуск прудов (до 3 ч).

В каждый пруд высаживают группу производителей (50–60 шт.), предназначенную для одновременного использования в нерестовой кампании. В первую очередь это относится к прудам, в которых содержат самок, так как многократный спуск прудов, являясь своего рода стрессовым фактором, может препятствовать нересту, вызывать образование тромбов после гипофизарной инъекции и снижать качество икры. Плотность посадки производителей карпа и растительноядных рыб в преднерестовых прудах не должна превышать 600 шт./га.

В некоторых хозяйствах наряду с обычными преднерестовыми прудами используют очень маленькие пруды (по 100–200 м<sup>2</sup>), обеспеченные проточной водой пониженной температуры. Производителей пересаживают в эти пруды из обычных преднерестовых прудов незадолго до наступления в последних нерестовой температуры. Содержание рыб на проточной холодной воде позволяет увеличить длительность нерестовой кампании до 2 мес (и более) без существенного снижения качества половых продуктов у рыб.

Для кормления производителей карпа в преднерестовый период применяют смеси с повышенным содержанием компонентов животного происхождения и комплексом витаминов. Использование высококачественных кормов особенно необходимо при уплотненной посадке рыб.

Для кормления производителей карпа в преднерестовый период используют обычно комбикорм 110-1 с добавлением к нему рыбной муки (до 20 %). Хорошие результаты дает кормление производителей карпа форелевыми гранулированными комбикормами РГМ-5В и РГМ-8В.

За рубежом (Польша, ВНР) для кормления производителей карпа в преднерестовый период используют также пророщенное зерно – ячмень

или пшеницу [38]. В рацион самцов дополнительно вводят рыбную муку (до 10 % общей массы корма).

Подкармливание производителей карпа следует начинать сразу же после их рассадки по преднерестовым прудам<sup>1</sup>. Кормят рыб в преднерестовый период "вволю", со строгим контролем поедаемости корма. Суточный расход корма для производителей крапа составляет ориентировочно 0,5–3 % в зависимости от температуры воды. Сначала рыб кормят один раз в день, 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 [150, 151]. Недостаток корма может неблагоприятно отразиться на состоянии производителей и вызвать гибель рыб, особенно при заводском воспроизводстве.

Производителей растительноядных рыб, буффало и канального сомика в преднерестовый период обычно не кормят. При недостатке естественной пищи белого амура подкармливают мягкой наземной растительностью (клевер и др.). За рубежом для подкармливания белого и пестрого толстолобиков иногда используют рассыпные карповые комби-корма [38].

Производителей радужной форели за 1,5–2 мес до нереста пересаживают из нагульных прудов (бассейнов) в преднерестовые бассейны площадью до 100 м<sup>2</sup> с соотношением сторон 1 : 10 и глубиной воды 0,8–1,0 м. В бассейнах поддерживают усиленный водообмен (3 л/мин на 1 кг массы рыб); содержание растворенного в воде кислорода не должно опускаться ниже 10 мг/л [66]; оптимальная температура воды находится в пределах 6–12 °С; плотность посадки рыб в бассейне составляет не более 25 шт./м<sup>2</sup>. В преднерестовый период производителей интенсивно кормят гранулированными или пастообразными кормами по тем же нормам, что и в период нагула (см. выше). За 15–20 дней до начала нереста рацион снижают до 0,5–1,5 % массы рыб.

## **БОНИТИРОВКА ПЛЕМЕННЫХ РЫБ**

Бонитировкой называют качественную оценку племенных животных. По результатам бонитировки ремонтно-маточное стадо разделяют на несколько групп (классов), различающихся по племенной ценности.

Бонитировку племенных рыб проводят ежегодно весной при облове зимовальных прудов. Бонитировку ремонтных групп следует проводить как можно раньше, не задерживая пересадку рыб на нагул. Бонитировку производителей целесообразно проводить при прогреве воды до 12–14 °С, когда половые различия становятся хорошо выраженными.

Методы проведения бонитировки селекционных и промышленных стад различны.

---

<sup>1</sup> Если пересадка рыб в преднерестовые пруды по каким-либо причинам задерживается, то подкармливание производителей карпа начинают при повышении температуры воды до 10–12 °С в зимовальных прудах.

При селекционной работе основная задача бонитировки состоит в выявлении генетически лучших производителей, что может быть достигнуто с помощью специальных методов, включая оценку производителей по потомству (см. гл. 3).

Основная цель бонитировки промышленного стада состоит в распределении производителей на группы по готовности рыб к нересту, показателем которой служит выраженность вторичных половых признаков.

Второй очень важной задачей бонитировки является точная сортировка производителей по полу, поскольку присутствие среди самок хотя бы одного самца может вызвать неконтролируемый нерест в преднерестовых прудах.

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 имеет вид треугольной щели с втянутым сосочком, на жаберной крышке имеется сыпь в виде шероховатых бугорков. При пониженной температуре на месте бугорков заметны мелкие точечные пигментные образования.

У растительноядных рыб пол можно различать по наличию (у самцов) на внутренней поверхности грудных плавников шипиков, которые прощупываются при движении пальца от конца плавника к его основанию. У белого толстолобика шипики имеют вид острых бугорков, а у пестрого — острых продольных пластинок. У белого амура они очень мелкие и поверхность грудных плавников похожа на наждачную бумагу.

Самцы канального сомика молок не выделяют. Наиболее характерным половым признаком у них является наличие урогенитального сосочка (отсутствующего у самок), расположенного впереди анального плавника. Кроме того, самцы крупнее самок, имеют массивную голову с хорошо развитыми мышечными буграми и более темную окраску тела.

Бонитировку племенных рыб в промышленных стадах проводят путем визуальной оценки ряда признаков, к числу которых относятся выраженность половых признаков, размер рыб (крупные, средние, мелкие), характер телосложения, отсутствие уродств, травм и признаков заболеваний. В результате такой оценки рыб разделяют на несколько классов.

Среди самок выделяют три класса. К первому классу относят лучших рыб с хорошо развитым, мягким брюшком, не имеющих признаков уродств и заболеваний. Таких самок используют 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 (таких самок трудно отличить от самцов), а также сильно отстав-

щих в росте, травмированных и больных рыб. При достаточной численности маточного стада таких рыб выбраковывают.

Самцов при бонитировке также разделяют на три класса. К первому классу относят хорошо текучих самцов среднего возраста, отделяющих внешне нормальную сперму и имеющих удовлетворительные показатели массы и экстерьера. Производителей, уступающих по массе и экстерьеру рыбам первой группы, а также плохо текучих и очень молодых (впервые созревающих) самцов относят ко второму (резервному) классу. Третью группу 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. Интенсивность отбора планируют заранее с учетом установленных норм и необходимой численности рыб каждой возрастной группы (см. выше).

Визуальную оценку племенных рыб при бонитировке дополняют индивидуальными измерениями рыб, на основании которых позднее рассчитывают соответствующие индексы [77].

Индивидуальному промеру подлежат все самки первого класса. В остальных случаях для получения необходимых характеристик берут среднюю пробу (не менее 30 рыб).

У каждой рыбы измеряют массу тела ( $P$ ), длину тела ( $l$ ), наибольшую высоту ( $H$ ), наибольшую толщину тела ( $B$ ) и наибольший обхват ( $O$ ).

Измерения длины, высоты и толщины тела рыб проводят на специальной мерной доске с помощью бонитировочного угольника (рис. 35). Для измерения обхвата используют мерную ленту (сантиметр).

По данным взвешивания и измерений рассчитывают показатели экстерьера рыб: коэффициент упитанности  $K_y$ , относительную высоту тела  $l/H$ , относительную ширину  $B/l$  (в %), относительный обхват тела рыб  $O/l$  (в %). Материалы подвергают статистической обработке с опреде-

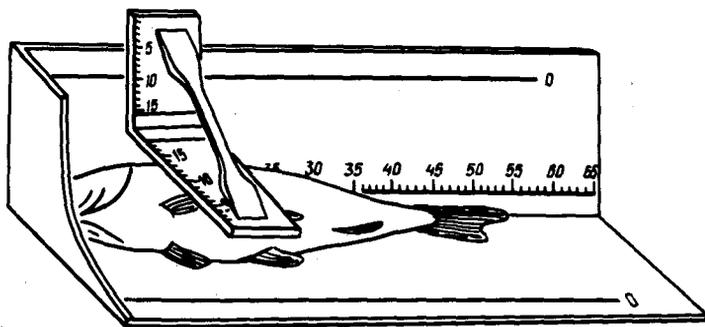


Рис. 35. Определение толщины тела рыбы с помощью двугранного мерного угольника (толщина тела рыбы, равная 10 см)

Показатели экстерьера у производителей карпа и амурского сазана

Породная принадлежность	Пол	Средние значения признаков			
		$K_y$	$l/H$	$B/l, \%$	$O/l, \%$
Украинские карпы	♀♀	3,1–3,6	2,2–2,7	–	–
	♂♂	3,0–3,5	2,3–2,8	–	–
Парские карпы	♀♀	3,0–3,1	2,8–3,0	22–23	85–90
	♂♂	2,8–2,9	3,0–3,2	18–19	75–80
Ропшинские карпы	♀♀	2,6–2,9	2,8–3,2	17–19	–
	♂♂	2,5–2,7	3,0–3,4	16–18	–
Беспородные карпы	♀♀	2,7–3,2	2,6–3,1	18–20	80–90
	♂♂	2,6–3,0	2,7–3,2	17–19	75–85
Амурские сазаны	♀♀	2,3–2,5	3,5–3,7	15–17	75–80
	♂♂	2,2–2,4	3,6–3,8	15–16	70–75

лением по каждому признаку средней арифметической, ее ошибки и коэффициента вариации<sup>1</sup>.

Экстерьер рыб зависит от породных особенностей и возраста, а также от условий нагула племенного материала. Ориентировочные значения признаков экстерьера для производителей некоторых пород и породных групп карпа (с установленными стандартами), а также беспородного карпа и амурского сазана приведены в табл. 32.

Для оценки племенных рыб важны не столько абсолютные значения показателей экстерьера, сколько их значения по сравнению с предшествующим годом. Например, снижение коэффициента упитанности у производителей одного и того же стада дает основание для неблагоприятного прогноза результатов предстоящей нерестовой кампании. Об ухудшении состояния племенного стада свидетельствует и увеличение коэффициента изменчивости признаков.

Некоторые селекционеры рекомендуют более сложную систему бонитировки племенных рыб, при которой для определения класса производителей учитывают заранее установленный (стандартный) уровень величины массы, экстерьерных показателей и некоторых других признаков. При этом признак оценивают по балльной системе и класс производителя устанавливают по сумме баллов. В работе с промышленными стадами столь сложная и трудоемкая система бонитировки практически неприменима. Поголовное измерение производителей при большой численности стада затягивает бонитировку, что, в свою очередь, может неблагоприятно отразиться на состоянии рыб.

#### МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ПОТОМСТВА

Получение потомства является одной из наиболее ответственных операций при работе с производителями. Технологические нарушения в

<sup>1</sup> Более подробное описание бонитировки см. в [35, 66, 77, 154].

процессе воспроизводства приводят к снижению продуктивности производителей, а в некоторых случаях (чаще при заводском воспроизводстве) могут вызвать гибель рыб.

Технология получения потомства у разных видов рыб определяется их биологическими особенностями. Имеются в виду особенности поведения рыб во время нереста, их требования к температуре воды, нерестовому субстрату и другим экологическим факторам.

В работах с карпом применяют два способа получения потомства: естественный нерест и заводской способ воспроизводства.

Естественный нерест проводят чаще всего в районах с благоприятными климатическими условиями. При естественном нересте производители меньше, чем при заводском воспроизводстве, подвержены влиянию стрессовых факторов, что обеспечивает высокую выживаемость рыб. Потомство, полученное от естественного нереста, характеризуется, как правило, высоким качеством. Однако проведение естественного нереста возможно лишь в определенные сроки (не ранее наступления нерестовых температур). Кроме того, получение потомства путем естественного нереста требует большого числа нерестовых прудов. Количество личинок, получаемых от одной самки, как правило, невелико. Контакт производителей с потомством в нерестовых прудах способствует распространению заразных заболеваний.

В последние годы в работах с карпом все большее применение находит заводской способ производства. У многих объектов товарного рыбоводства (форель, сиговые, осетровые, растительноядные и другие виды) заводское воспроизводство является единственно возможным способом получения потомства.

Заводской способ получения потомства позволяет контролировать технологические операции и получать потомство практически в любое время года независимо от погодных условий; отсутствие контакта потомства с производителями предотвращает передачи заразных заболеваний.

Возможность управления условиями инкубации повышает сохранность икры и личинок, следствием чего является более высокий (по сравнению с естественным нерестом) выход молоди.

Благодаря высокой производительности заводской способ воспроизводства позволяет работать с многочисленными стадами и получить молодь в ограниченном числе мощных воспроизводственных комплексов. Как отмечалось выше, такая концентрация производства является необходимой предпосылкой для внедрения прогрессивной формы ведения племенного дела в рыбоводстве.

Подробное описание технологии заводского воспроизводства прудовых рыб можно найти в специальных публикациях и инструкциях [154, 193 и др.]. Рассмотрим отдельные, наиболее важные вопросы, касающиеся прежде всего получения потомства у карпа, а также некоторые особенности заводского воспроизводства других видов рыб.

**Получение потомства у карпа.** Технологическая схема получения потомства заводским способом у карпа включает следующие операции: подготовка производителей к нересту; проведение гормональных инъекций;

получение от производителей половых продуктов, осеменение икры и подготовка ее к инкубации;

инкубация икры и проведение выклева эмбрионов;

выдерживание личинок до их перехода на смешанное питание.

Важное значение при подготовке производителей к нересту имеет общая сумма тепла. У самок карпа общая сумма тепла в преднерестовый период, необходимая для полного созревания ооцитов, составляет 400–500 градусо-дней<sup>1</sup>.

Продолжительность выдерживания производителей "на подогреве" зависит от температуры воды в пруду: в весеннее время при температуре воды 15–16 °С самок карпа выдерживают на подогретой (20–22 °С) воде в течение 3–4 сут; при 17–18 °С – в течение 2–3 сут [183]; в зимнее время или ранней весной самок выдерживают при нерестовой температуре в течение 3–4 нед.

Срок созревания самок в нерестовом сезоне зависит от ряда факторов, в том числе от возраста рыб, условий их нагула и зимовки, общего физиологического состояния производителей. Молодые самки созревают значительно позднее, в связи с чем их используют обычно в конце нерестовой кампании. Срок созревания в нерестовом сезоне зависит и от генетических особенностей рыб (см. гл. 1 и 2).

О степени готовности самок к нересту можно судить по внешним признакам. У зрелых самок брюшко мягкое, яичники занимают значительную часть полости тела. При наклоне рыб вниз головой (под углом 45°) гонады смещаются в переднюю часть тела, в результате чего в области генитального отверстия образуется своеобразная впадина.

Степень готовности самок к нересту можно более точно определить по положению ядра в ооците, которое по мере созревания ооцита перемещается в область анимального полюса (к микропиле) (см. гл. 1). Такой анализ проводят на взятых с помощью щупа пробах ооцитов. Последние сначала помещают на 2–3 с в прудовую воду, а затем для увеличения прозрачности оболочки клеток в течение 7–10 мин выдерживают в фиксаторе (этиловый спирт, ледевая уксусная кислота и формалин в соотношении 6 : 3 : 1). У готовых к нересту рыб примерно 75 % ооцитов имеют смещенное ядро [230].

При температуре 18–20 °С самки карпа сохраняют способность к нормальной овуляции икры в течение 3–4 нед. Первыми перезревают самки старшего возраста. У таких самок при температуре 22–23 °С уже через 15–20 дней снижается качество икры, уменьшается число особей, положительно реагирующих на гормональные инъекции. Молодые и особенно впервые нерестующие самки могут нормально нереститься в течение 40–50 дней и более.

Половые продукты от созревших производителей получают с помощью гормональных инъекций, методика которых была разработана в СССР Н. Л. Гербильским.

---

<sup>1</sup> Градусо-дни – количество дней, умноженное на величину среднесуточной температуры воды.

В работах с карпом для инъекций используют водную суспензию ацетонированных гипофизов, полученных от различных видов карповых рыб (каarp, лещ, карась и некоторые другие виды).

Доза гипофиза зависит от времени инъекции и размера самок. В начале нерестового сезона для самок карпа, имеющих массу 4–5 кг, требуется 3–4 мг сухого вещества гипофиза на 1 кг массы рыбы, в конце сезона — примерно в полтора раза меньше. Очень крупным самкам (7–8 кг) дают более высокую дозу (4–5 мг на 1 кг массы тела).

Дозировка гипофизов определяется также их активностью, которая зависит от видовой принадлежности рыбы и ее возраста. Наибольшей активностью обладают гипофизы карпа и сазана; гипофизы леща и особенно карася менее активны. У рыб, достигших половой зрелости, активность гипофизов возрастает в полтора-два раза по сравнению с незрелыми рыбами [140].

Суспензию гипофизов вводят обычно в мышцы спины, впереди первого луча спинного плавника. Место инъекции массируют, что предупреждает вытекание суспензии. Некоторые рыбоводы инъецируют гормональный препарат в полость тела рыбы (под грудной плавник), что более эффективно. В этом случае введенная суспензия не вытекает [33].

Самок инъецируют дважды, с интервалом 12–24 ч (более длительный интервал требуется в начале нерестового сезона). Общую дозу гормонального препарата делят при этом на две порции: первая (предварительная инъекция) составляет 10% общей дозы.

Самцов инъецируют обычно однократно: доза гипофиза составляет 1–2 мг на 1 кг массы рыбы. В начале нерестового сезона для лучшего отделения молок целесообразно применять, как и для самок, двукратную инъекцию.

Предварительная гормональная инъекция ускоряет у самок созревание яйцеклеток (переход яичников из IV в V стадию зрелости); вторая (разрешающая) инъекция ведет к овуляции (V стадия зрелости). При однократной инъекции (особенно в начале нерестового сезона) у плохо подготовленных к нересту самок может овулировать лишь часть ооцитов; остальные, оставаясь в фолликулярных оболочках, при отцеживании икры выпячиваются вместе с тканью ястыка через генитальное отверстие, образуя тромбы.

Нарушение овуляции наблюдается также при слишком коротком интервале между инъекциями (особенно в начале сезона) и при заниженной дозе гормона. В то же время завышенная доза гормона при предварительной инъекции, особенно во второй половине нерестового сезона, может привести к преждевременной частичной или полной овуляции икры.

Появление тромбов у самок может быть обусловлено и другими причинами: травматизацией рыб в преднерестовый период, резкой сменой температуры, неудовлетворительным кислородным режимом и т. п. Наиболее частой причиной тромбов является неподготовленность самок к нересту (преждевременные гипофизарные инъекции) или, наоборот, перезревание самок.

Основная часть самок с тромбами, как правило, в дальнейшем поги-

бают, поэтому таких самок обычно выбраковывают сразу. Гибель производителей, однако, не всегда связана с тромбами: она может быть следствием плохого нагула, затяжной зимовки, неудовлетворительных условий преднерестового содержания и т. п. В этом случае овуляция может проходить нормально, но уже после первой инъекции рыбы сильно слабеют и позднее погибают.

Для лучшей сохранности производителей иногда применяют пенициллин, который добавляют к суспензии гипофиза (при каждой инъекции по 50 тыс. МЕ пенициллина независимо от массы рыбы).

Время наступления овуляции икры после разрешающей инъекции зависит от температуры воды. При 20 °С овуляция происходит через 12–14 ч. Сначала самки отделяют небольшие порции икры, а позднее отдают всю икру.

Время отцеживания икры оказывает существенное влияние на ее качество. При преждевременном взятии икры последняя имеет мутно-желтый оттенок и вязкую консистенцию. При перезревании часть икринок начинает набухать в теле самок, что сильно повышает изменчивость икры по размерам. Некоторые икринки дегенерируют и приобретают мутно-белый цвет.

Качество половых продуктов и особенно икры в значительной степени зависит от возраста производителей. Впервые нерестующие самки по сравнению с повторно нерестующими имеют примерно вдвое меньшую плодовитость и дают более мелкую икру; в потомстве впервые нерестующих самок, как правило, наблюдается повышенная гибель эмбрионов и большее число уродов. Пониженная жизнеспособность потомства впервые созревших самок отмечена и в дальнейшем: при выдерживании личинок и выращивании сеголетков [127]. Имеются сведения и о низком качестве потомства впервые созревающих самцов [127].

С учетом этих данных впервые созревающих производителей, особенно самок, не следует использовать для воспроизводства<sup>1</sup>.

Качество икры и спермы зависит также от ряда других факторов и прежде всего от условий нагула производителей. После плохого нагула рыбы имеют мелкую икру с ограниченным запасом питательных веществ.

Причиной снижения качества половых продуктов может быть и резкая смена температуры. Температура воздуха в инкубационном цехе должна быть близкой к температуре воды в бассейнах (разница температур не должна превышать 3 °С). Ухудшение качества икры и спермы может быть связано с неудовлетворительным кислородным режимом при выдерживании производителей.

Отцеженную икру осеменяют молоками, которые получают от самцов за 1–2 ч до получения икры и хранят в бьюксах в холодильнике. Молоки от разных самцов отцеживают в отдельные бьюксы, но при осеменении

---

<sup>1</sup> Впервые созревших самок карпа высаживают обычно на естественный нерест. Если их пересаживают на нагул сразу же после зимовки, то в летние пруды подсаживают самцов. В последнем случае для предотвращения перегрузки пруда молодь от дикого нереста подсаживают щук или каких-либо других хищных рыб, уничтожающих молодь.

используют смесь спермы, полученной не менее чем от трех самцов; последнее обеспечивает избирательность оплодотворения и способствует повышению процента оплодотворения икры.

Чаще всего применяют сухой способ оплодотворения, при котором сначала тщательно перемешивают икру и сперму, затем добавляют воду и позднее (через 1–2 мин) обесклеивающий раствор.

При пониженном качестве икры и спермы хорошие результаты может дать использование физиологического или других солевых растворов<sup>1</sup>. Растворы готовят непосредственно перед получением половых продуктов и добавляют сразу же после перемешивания икры и спермы.

В работах с карпом хорошие результаты получены при осеменении икры полусухим способом [161]. В этом случае 1 мл спермы (смесь молок от трех самцов) очень быстро (несколько секунд) размещают в 1 л воды и полученную суспензию сразу же приливают к икре (1 л суспензии молок на 1 кг икры). По имеющимся данным, такой способ осеменения повышает оплодотворяемость икры более чем на 10 %. Этот способ особенно эффективен при низком качестве икры или спермы.

После оплодотворения икру многих видов рыб обесклеивают. Обесклеивание особенно важно при работе с карпом, икра которого обладает высокой клейкостью. В последнее время для обесклеивания икры карпа чаще всего применяют разведенное в воде молоко (1 л молока на 10–20 л воды); хорошие результаты дает также использование суспензии талька (50 г талька на 10 л воды). Сравнительно недавно [184] для обесклеивания икры карпа была предложена смесь воды и растительного масла (50 г масла на 10 л воды).

Обесклеивание икры проводят непосредственно в инкубационных аппаратах, куда для перемешивания икры в обесклеивающем растворе подают сжатый воздух.

Инкубацию оплодотворенной икры карпа производят обычно во взвешенном состоянии в аппарате Вейса вместимостью 8–10 л.

Продолжительность эмбрионального развития при оптимальной температуре (21–23 °С) составляет у карпа 3–4 сут. При хорошем качестве икры и благоприятных условиях инкубации вылупившиеся эмбрионы обычно выносятся из инкубационного аппарата вместе с током воды. Однако во многих случаях процесс вылупления затягивается; ослабленные в результате этого эмбрионы не могут самостоятельно выйти из инкубационного аппарата и в дальнейшем погибают.

Дружное вылупление эмбрионов можно обеспечить путем снижения проточности воды в инкубационном аппарате (примерно в 3–5 раз) на 5–10 мин. Такой прием повышает в аппарате концентрацию фермента вылупления. 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.

<sup>1</sup> В работах с карпом рекомендован [193] физиологический раствор следующего состава:  $H_2O$  – 1000 мл,  $NaCl$  – 6,5 г,  $KCl$  – 0,15 г,  $CaCl_2$  – 0,2 г,  $NaHCO_3$  – 0,3 г.

Вылупление основной массы эмбрионов может проходить на специальных рамках с сетчатым дном, которое устанавливают в лоток с водой. Чтобы вылупившиеся эмбрионы могли свободно уйти с рамки, последние устанавливают на глубине 5–10 см от поверхности воды. Высота бортиков рамок не должна превышать 2 см. Температура воды в лотке с рамками должна быть примерно на 2 °С выше, чем температура воды в инкубационном аппарате.

Вылупившиеся эмбрионы до заполнения воздухом плавательного пузыря не питаются и находятся в состоянии покоя. При температуре воды 21–23 °С плавательный пузырь появляется у карпа на вторые-третьи сутки после вылупления. После заполнения плавательного пузыря личинок пересаживают в емкости для подращивания или высаживают в пруды.

Для выдерживания свободных эмбрионов (предличинок) используют обычно стандартные стеклопластиковые лотки объемом примерно 2 м<sup>3</sup> при плотности посадки 1,5–2,0 млн. шт. предличинок на лоток. Содержание кислорода в воде при выдерживании должно быть не ниже 5 мг/л.

В момент посадки вылупившихся эмбрионов на выдерживание уровень воды в лотке должен быть невысоким (25–30 см). При высоком уровне эмбрионы не могут подняться со дна и погибают.

Транспортировку выдержанных личинок внутри хозяйства осуществляют обычно в молочных бидонах. В бидон вместимостью около 40 л помещают до 100 тыс. шт. личинок. 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 длительности транспортировки). После транспортировки перед посадкой личинок в пруд мешок следует открыть на 20–30 мин, чтобы личинки могли адаптироваться к нормальному содержанию газов в воде пруда.

При раннем получении потомства личинок подращивают в цехе на подогретой (25–27 °С) воде. В более поздние сроки, при подогреве воды в прудах до 17–18 °С, удовлетворительные результаты дает зарыбление прудов неподращенными личинками. При хорошем качестве потомства и правильной подготовке прудов к зарыблению выход седелетков составляет обычно 35–40 % числа посаженных в пруд личинок.

Заводской способ воспроизводства карпа широко применяют и за рубежом. Большой опыт по данному вопросу накоплен в ГДР [38]. Получение молоди карпа в ГДР сосредоточено в основном в двух тепловодных хозяйствах – Регис и Феау, в которые заводят производителей перед нерестом из специализированных прудовых хозяйств.

В преднерестовый период производителей содержат в маточных прудах или бассейнах площадью 150–500 м<sup>2</sup>, к которым подведена теплая и холодная вода. Для исключения травматизации рыб стенки бетонных бассейнов покрывают специальным лаком. Иногда для содержания производителей используют стеклопластиковые лотки вместимостью около 2,5 м<sup>3</sup>. Плотность посадки производителей составляет 5–25 шт./м<sup>2</sup>.

Продолжительность преднерестового периода составляет (при температуре воды 18–20 °С) от 10 до 30 дней. Производителей в этот период кормят несколько раз в день полноценными гранулированными кормами с содержанием протеина 40–45 %.

За 4–5 дней до проведения гипофизарной инъекции температуру воды в прудах и бассейнах повышают до 22–24 °С. Гипофизарную инъекцию проводят вначале двум – четырем контрольным самкам. При нормальной овуляции икры у контрольных самок инъецируют всех остальных рыб.

После гипофизарной инъекции производителей высаживают в бассейны вместимостью 1 м<sup>3</sup>. В каждый бассейн сажают около 15 производителей.

Применение всех изложенных приемов дает хорошие результаты. Среднее число личинок, получаемых от одной самки, составляет до 450–500 тыс. шт.

**Получение потомства у растительноядных рыб.** Получение потомства у растительноядных рыб начинают при среднесуточной температуре воды 19–20 °С [35]. Сначала получают потомство от белого толстолобика и белого амура, а затем (при прогреве прудовой воды до 22–23 °С) – от пестрого толстолобика.

Производители растительноядных рыб сильно подвержены стрессу, который вызывает образование у самок тромбов и приводит 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 (см. ниже).

Так же, как и в работах с карпом, гормональные инъекции самкам растительноядных рыб проводят двукратно. При предварительной инъекции самкам массой 5–7 кг вводят по 3 мг, а более крупным производителям – по 5–6 мг сухого гипофиза на рыбу. При разрешающей инъекции доза гипофиза для самок массой 5–7 кг составляет 4–5 мг на 1 кг массы тела рыбы. Более точная доза препарата может быть определена с учетом величины обхвата брюшка рыбы по номограмме (рис. 3б).

Самцов инъецируют однократно: доза гипофиза составляет от 4 до 15 мг в зависимости от размера рыб.

Для гормональной инъекции толстолобиков можно использовать хорионический гонадотропин [33]. Для работ с рыбами годен только чистый препарат (без наполнителя)<sup>1</sup>. Доза препарата для самок составляет (в МЕ на 1 кг массы рыбы) 200–400 (предварительная инъекция) и 2–4 тыс. (разрешающая инъекция); 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 растворе. Общая доза раствора на рыбу составляет 1–1,5 мл. Хорионический гонадотропин имеет ряд преимуществ перед суспензией гипофизов рыб: он стандартизирован (что позволяет точно дозировать препарат), свободен от белкового балласта, может длительно храниться.

После инъекции производителей помещают в земляные садки площадью 20–30 м<sup>2</sup> и глубиной 1 м. В один садок высаживают до 10 производителей. При отсутствии садков инъецированных производителей можно содержать в контейнерах, обеспеченных проточной водой.

<sup>1</sup> Медицинский препарат хорионического гонадотропина содержит наполнитель, оказывающий вредное влияние на рыб.

Вылупление основной массы эмбрионов может проходить на специальных рамках с сетчатым дном, которое устанавливают в лоток с водой. Чтобы вылупившиеся эмбрионы могли свободно уйти с рамки, последние устанавливают на глубине 5–10 см от поверхности воды. Высота бортиков рамок не должна превышать 2 см. Температура воды в лотке с рамками должна быть примерно на 2 °С выше, чем температура воды в инкубационном аппарате.

Вылупившиеся эмбрионы до заполнения воздухом плавательного пузыря не питаются и находятся в состоянии покоя. При температуре воды 21–23 °С плавательный пузырь появляется у карпа на вторые-третьи сутки после вылупления. После заполнения плавательного пузыря личинок пересаживают в емкости для подращивания или высаживают в пруды.

Для выдерживания свободных эмбрионов (предличинок) используют обычно стандартные стеклопластиковые лотки объемом примерно 2 м<sup>3</sup> при плотности посадки 1,5–2,0 млн. шт. предличинок на лоток. Содержание кислорода в воде при выдерживании должно быть не ниже 5 мг/л.

В момент посадки вылупившихся эмбрионов на выдерживание уровень воды в лотке должен быть невысоким (25–30 см). При высоком уровне эмбрионы не могут подняться со дна и погибают.

Транспортировку выдержанных личинок внутри хозяйства осуществляют обычно в молочных бидонах. В бидон вместимостью около 40 л помещают до 100 тыс. шт. личинок. 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 длительности транспортировки). После транспортировки перед посадкой личинок в пруд мешок следует открыть на 20–30 мин, чтобы личинки могли адаптироваться к нормальному содержанию газов в воде пруда.

При раннем получении потомства личинок подращивают в цехе на подогретой (25–27 °С) воде. В более поздние сроки, при подогреве воды в прудах до 17–18 °С, удовлетворительные результаты дает зарыбление прудов неподращенными личинками. При хорошем качестве потомства и правильной подготовке прудов к зарыблению выход сеголетков составляет обычно 35–40 % числа посаженных в пруд личинок.

Заводской способ воспроизводства карпа широко применяют и за рубежом. Большой опыт по данному вопросу накоплен в ГДР [38]. Получение молоди карпа в ГДР сосредоточено в основном в двух тепловодных хозяйствах – Регис и Фечау, в которые заводят производителей перед нерестом из специализированных прудовых хозяйств.

В преднерестовый период производителей содержат в маточных прудах или бассейнах площадью 150–500 м<sup>2</sup>, к которым подведена теплая и холодная вода. Для исключения травматизации рыб стенки бетонных бассейнов покрывают специальным лаком. Иногда для содержания производителей используют стеклопластиковые лотки вместимостью около 2,5 м<sup>3</sup>. Плотность посадки производителей составляет 5–25 шт./м<sup>2</sup>.

Продолжительность преднерестового периода составляет (при температуре воды 18–20 °С) от 10 до 30 дней. Производителей в этот период кормят несколько раз в день полноценными гранулированными кормами с содержанием протеина 40–45 %.

За 4–5 дней до проведения гипофизарной инъекции температуру воды в прудах и бассейнах повышают до 22–24 °С. Гипофизарную инъекцию проводят вначале двум – четырем контрольным самкам. При нормальной овуляции икры у контрольных самок инъецируют всех остальных рыб.

После гипофизарной инъекции производителей высаживают а бассейны вместимостью 1 м<sup>3</sup>. В каждый бассейн сажают около 15 производителей.

Применение всех изложенных приемов дает хорошие результаты. Среднее число личинок, получаемых от одной самки, составляет до 450–500 тыс. шт.

**Получение потомства у растительноядных рыб.** Получение потомства у растительноядных рыб начинают при среднесуточной температуре воды 19–20 °С [35]. Сначала получают потомство от белого толстолобика и белого амура, а затем (при прогреве прудовой воды до 22–23 °С) – от пестрого толстолобика.

Производители растительноядных рыб сильно подвержены стрессу, который вызывает образование у самок тромбов и приводит 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 (см. ниже).

Так же, как и в работах с карпом, гормональные инъекции самкам растительноядных рыб проводят двукратно. При предварительной инъекции самкам массой 5–7 кг вводят по 3 мг, а более крупным производителям – по 5–6 мг сухого гипофиза на рыбу. При разрешающей инъекции доза гипофиза для самок массой 5–7 кг составляет 4–5 мг на 1 кг массы тела рыбы. Более точная доза препарата может быть определена с учетом величины обхвата брюшка рыбы по номограмме (рис. 36).

Самцов инъецируют однократно: доза гипофиза составляет от 4 до 15 мг в зависимости от размера рыб.

Для гормональной инъекции толстолобиков можно использовать хорионический гонадотропин [33]. Для работ с рыбами годен только чистый препарат (без наполнителя)<sup>1</sup>. Доза препарата для самок составляет (в МЕ на 1 кг массы рыбы) 200–400 (предварительная инъекция) и 2–4 тыс. (разрешающая инъекция); 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 растворе. Общая доза раствора на рыбу составляет 1–1,5 мл. Хорионический гонадотропин имеет ряд преимуществ перед суспензией гипофизов рыб: он стандартизирован (что позволяет точно дозировать препарат), свободен от белкового балласта, может длительно храниться.

После инъекции производителей помещают в земляные садки площадью 20–30 м<sup>2</sup> и глубиной 1 м. В один садок высаживают до 10 производителей. При отсутствии садков инъецированных производителей можно содержать в контейнерах, обеспеченных проточной водой.

<sup>1</sup> Медицинский препарат хорионического гонадотропина содержит наполнитель, оказывающий вредное влияние на рыб.

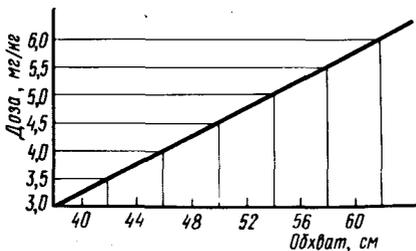


Рис. 36. Номограмма зависимости дозы гипофиза от обхвата тела у растительноядных рыб [из Виноградов и др., 1975]

Икра растительноядных рыб после оплодотворения сильно набухает, и поэтому для ее инкубации используют аппараты вместимостью 50–200 л (аппараты ВНИИПРХ, ИВЛ и др.), в которых можно инкубировать от 500 тыс. до 1,5 млн. шт. икринок.

Оптимальная температура воды при инкубации икры находится в пределах 22–25 °С. Продолжительность инкубации при этом составляет 1–1,5 сут.

Свободных эмбрионов растительноядных рыб, так же как и карпа, выдерживают в лотках. В последнее время для выдерживания предличинок растительноядных рыб применяют специальные аппараты (ИВЛ, "Днепр" и др.), в которых свободные эмбрионы поддерживаются восходящим током воды.

**Получение потомства у буффало.** По характеру размножения все виды буффало (большеротый, малоротый и черный) очень близки к карпу, однако требуют для размножения более высокие температуры. Получение потомства у этих видов начинают при устойчивом прогреве воды в прудах до 18–20 °С. Оптимальная температура в период инкубации составляет 22–25 °С, а в личиночный период — 24–27 °С. Рабочая плодовитость составляет 200 тыс. шт. икринок; выживаемость от икры до личинок — 40 % [18].

Воспроизводство буффало возможно путем естественного нереста производителей. Однако чаще всего используют заводской способ получения потомства.

При получении половых продуктов применяют гормональную стимуляцию суспензией гипофиза при дозе препарата, близкой к "карповой", а также хорионический гонадотропин (2–2,5 тыс. МЕ на 1 кг массы самки).

Для обесклеивания икры буффало используют суспензию ПАС-Г или талька<sup>1</sup>.

**Получение потомства у канального сомика.** Этот вид очень теплолюбив. Оптимальная температура для его нереста составляет 26–30 °С. Плодовитость самок канального сомика невысокая и составляет 10–20 тыс. икринок. Икра клейкая.

<sup>1</sup> Раствор молока для обесклеивания не используют, так как набухшая икра у буффало имеет очень низкий удельный вес. При обесклеивании молоком частицы жира обволакивают икринки, что приводит к их выносу током воды из инкубационного аппарата.

Существует три способа проведения нереста канального сомика: прудовый, садковый и аквариумный [154].

В первом случае в пруду на расстоянии 5–7 м от берега и глубине 50–70 см устанавливают нерестовые гнезда — молочные бидоны, бочки, канистры и т. д., повернутые отверстием к берегу. В каждый пруд площадью 1 га помещают до 100 пар производителей. После окончания периода инкубации вылупившихся в гнездах эмбрионов отлавливают и помещают в проточные лотки или бытовые ванны, в которых их содержат до перехода на активное питание.

При садковом способе нерест проводят в садках площадью  $3 \times 1,5 \text{ м}^2$  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 максимальный контроль над нерестом и развитием эмбрионов. Для нереста используют проточные аквариумы или контейнеры вместимостью около 200 л.

При аквариумном способе для получения половых продуктов применяют гормональную стимуляцию производителей гипофизом или хорионическим гонадотропином, что позволяет ускорить начало нереста примерно на 2 нед. Самок инъецируют три раза. Интервал между первой и второй инъекциями составляет 12–24 ч, а между второй и третьей — 12 ч. Доза гипофиза при первой и второй инъекциями составляет 1,5–2,0 и 3–6 мг (на рыбу), при третьей инъекции — 10 мг на 1 кг массы рыбы. Самцам вводят гормон однократно из расчета 5–10 мг гипофиза на рыбу.

До третьей инъекции самок и самцов содержат раздельно. После нереста самок отлавливают и отправляют на нагул; самцов, обеспечивающих уход за икрой, оставляют в аквариумах до конца инкубации.

**Получение потомства у лососевых.** Среди лососевых рыб наиболее широкое распространение как объект товарного рыбоводства имеет радужная форель. Особенности вида, как и всех лососевых, являются относительная холодостойкость и повышенная требовательность к содержанию растворенного в воде 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 размещают в отдельные отсеки преднерестового бассейна при плотности посадки 20–45 шт./м<sup>2</sup>. 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 составляет 0,5–1,5 % массы тела. В нерестовый период рыб кормят всего 2–3 раза в неделю; количество корма за один прием составляет не более 1 % массы рыбы.

В работах с форелью гормональные инъекции не применяют. У зрелых самок икра вытекает при легком массаже брюшка, в направлении от грудной части к генитальному отверстию. Оставшуюся в полости тела икру оттеживают через 2–3 дня.

О с е м е н е н и е и к р ы проводят сухим способом. Для повышения процента оплодотворения целесообразно использовать специальные раст-воры (раствор Хамора и др.) [129].

Оплодотворенную икру выдерживают 5–10 мин в спокойном состоя-нии, затем отмывают от сгустков спермы, крови и экскрементов. Позд-нее добавляют воду через каждые 3–5 мин, слегка помешивая икру. От-мывка икры длится 15–20 мин, после чего ее на 2–3 ч оставляют в тазах для набухания. Набухшую икру учитывают объемными или весовым спо-собом и закладывают в инкубационные аппараты.

При и н к у б а ц и и и к р ы форели используют аппараты разной конструкции. Хорошие результаты дает применение инкубационных ап-паратом вертикального типа "Риттай" (Япония), "Энваг" (Швеция), "Стел-лажи" (США), ИМ и ИВТМ (СССР).

Процент оплодотворения определяют на второй день инкубации (на стадии двух – четырех бластомеров). Икринки помещают на несколько минут в 10 %-ный раствор уксусной кислоты или раствор уксусной кис-лоты и поваренной соли<sup>1</sup>. Это повышает прозрачность оболочки и обеспе-чивает более точные результаты определения.

Оптимальная температура воды при инкубации икры радужной форели находится в пределах 6–10 °С; содержание в воде кислорода должно быть не ниже 7 мг/л. В период инкубации, который длится более месяца, систе-матически удаляют мертвую икру. С профилактической целью, начиная со "стадии глазка", 1–2 раза в неделю эмбрионы обрабатывают раствором малахитового зеленого (2–5 г препарата на 1 м<sup>3</sup> воды, экспозиция 10–30 мин).

\* \* \*

В заключение рассмотрим некоторые общие вопросы, связанные с организацией заводского воспроизводства рыб.

В состав воспроизводственных комплексов, создаваемых в специа-лизированных репродукторах, полносистемных промышленных хозяй-ствах или рыбопитомниках, обычно входят прудовая база (летние и зим-ние маточные пруды, преднерестовые пруды, земляные садки), цех для инкубации икры и выдерживания личинок, в некоторых случаях также цех для подращивания личинок или мальковые пруды. За исключением летних и зимних прудов, все перечисленные объекты работают кратко-временный период. В этой связи для повышения эффективности воспро-изводственных комплексов в них целесообразно сочетать работы с не-сколькими видами рыб, различающимися по срокам нереста. Так, для южных районов (Краснодар, Молдавия и т. п.) возможна следующая оче-редность получения потомства от разных видов рыб в период с апреля по июнь: карп, буффало, белый амур, белый и пестрый толстолобики и, наконец (во второй половине июня), канальный сомик. Такой режим позволяет удлинить срок использования производственных мощностей

<sup>1</sup> Состав раствора: 50 г уксусной кислоты и 7 г поваренной соли на 1 л воды.

инкубационного цеха до 3 мес. В северных районах возможно комплексное использование инкубационного цеха для работ с сиговыми рыбами, форелью (весенне-зимний период) и карпом (в начале лета).

Для успешного заводского воспроизводства важное значение имеет качество воды. Вода должна быть свободной от повышенного содержания взвесей, пестицидов, детергентов и других вредных веществ, что сложно обеспечить при использовании обычной прудовой воды. В этой связи инкубационные цехи целесообразно снабжать артезианской водой, предварительно отстоянной в пруду-отстойнике площадью не менее 1 га. В пруду-отстойнике вода освобождается от закисного железа и сероводорода, насыщается кислородом, подогревается до температуры воздуха. Наиболее надежной системой является подача воды из пруда-отстойника в цех самотеком.

Инкубационный цех должен быть обеспечен системой подогрева воды, которая позволяет получать молодь в ранние сроки (до наступления нерестовых температур). Раннее получение молоди удлиняет вегетационный период и тем самым положительно сказывается на результатах выращивания рыболопосадочного материала; кроме того, оно позволяет удлинить и период нагула производителей.

Наиболее целесообразно создание мощных воспроизводственных комплексов с управляемым температурным режимом на базе сбросных теплых вод энергетических объектов. В этом отношении заслуживает внимания опыт ГДР (см. выше), где два тепловодных хозяйства обеспечивают молодь 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 (растительноядных, канального сомика и др.), созревание которых при естественном температурном режиме невозможно.

## МЕЧЕНИЕ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ

Неотъемлемой частью племенной работы с рыбами является их мечение. Серийное мечение применяют для маркирования групп, различающихся по происхождению, возрасту и полу. Индивидуальное мечение, при котором каждая особь имеет свою метку, необходимо для учета производителей, их паспортизации, а также при специальных работах, таких, как оценка производителей по потомству, изучение возрастной и сезонной динамики селекционных признаков и т. п. Рыб мечют обычно весной, при бонитировке, реже во время осеннего учета.

Способы мечения племенного материала должны удовлетворять следующим основным требованиям: метки должны быть хорошо различимыми, сохраняться длительное время и не травмировать рыб; техника мечения должна быть достаточно проста, не слишком трудоемка, при мечении нельзя допускать длительного пребывания рыбы вне воды.

Из числа известных способов мечения рыб [79, 80] указанным требованиям наиболее полно удовлетворяют следующие пять способов: подрезание плавников, мечение красителями, криоклеймение, мягкое термальное клеймение, выжигание меток раствором азотнокислого серебра

(AgNO<sub>3</sub>). Выбор того или иного способа определяется конкретной целью мечения (серийное или индивидуальное, краткосрочное или долгосрочное), а также зависит от вида рыб (приложение 2).

Наиболее широко в настоящее время используют подрезание плавников и мечение растворами красителей. Для рыб с мелкой чешуей удобным способом является криоклеймение.

**П о д р е з а н и е п л а в н и к о в** (грудных, брюшных, хвостового) — наиболее простой способ серийного мечения. Плавники подрезают ножницами примерно на  $\frac{2}{3}$  их длины<sup>1</sup>. В течение ближайшего после мечения вегетационного сезона плавники отрастают (особенно быстро у молодых рыб), однако на месте среза остается рубец, заметный в течение нескольких лет.

Подрезание парных плавников рекомендуется применять для мечения групп, различающихся по возрасту. Для маркировки групп, различающихся по полу, обычно подрезают хвостовой плавник; самцам подрезают верхнюю, самцам — нижнюю лопасти.

**М е ч е н и е р а с т в о р о м к р а с и т е л е й** является эффективным способом при мечении рыб с крупной чешуей (чешуйчатые карпы, белые амуры и др.) [80]. Для мечения применяют стойкие холодно-дорастворимые красители, используемые в текстильной промышленности.

У рыб, тело которых покрыто чешуей, раствор красителя вводят с помощью шприца с иглой в чешуйные кармашки, у голых рыб — подкожно. Необходимо следить, чтобы раствор не попал в мышцы, так как это может вызвать сильное воспаление в области введения красителя.

Инъекцию растворов красителей широко используют для серийного и индивидуального мечения.

Для индивидуального мечения принята десятичная система обозначения меток, наносимых в области брюшка (рис. 37). Цвет красителя соответствует определенному разряду цифры (синий — единицы, красный — десятки, оранжевый — сотни), а место введения — значению цифры (от 1 до 9).

Цифровая система метод используется также для серийного мечения групп разного возраста. Метки наносят в области спины по трафаретной системе (рис. 38). Каждой группе рыб при этом присваивают свой серийный номер (от 0 до 9), соответствующий последней цифре года рождения этих рыб (см. рис. 38).

Метки, нанесенные раствором красителей, как правило, хорошо заметны в течение нескольких лет.

**К р и о к л е й м е н и е** осуществляют тавром, охлажденным до низких температур с помощью, например, жидкого азота или твердой углекислоты [80].

Криоклеймение можно применять как для серийного, так и для индивидуального долгосрочного мечения рыб с мелкой чешуей (форель, толстолобик, пелядь), а также для мечения карпов с редуцированным чешуйным покровом (разбросанных, голых, линейных). У чешуйчатых карпов,

<sup>1</sup> У молоди (мальков, сеголетков, годовиков) отрезают почти весь плавник.

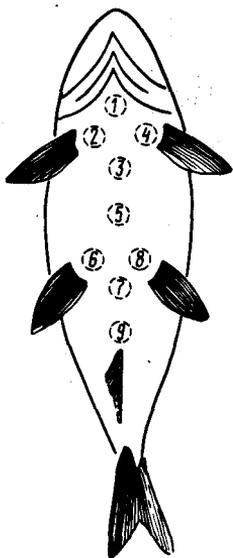


Рис. 37. Схема индивидуального мечения племенных рыб. Обведены места введения красителей и соответствующие им цифровые значения меток.

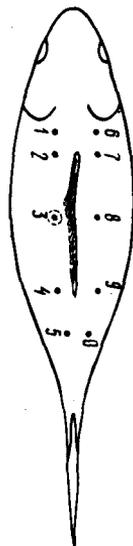


Рис. 38. Схема группового мечения разновозрастных групп рыб. Обозначены места оранжевого красителя (точками) и соответствующие цифровые значения меток. Кружком отмечена метка рыбы генерации 1973 г.

белых амуров и других рыб с крупной чешуей метки сохраняются не более 2 мес.

При мечении охлажденное тавро прижимают к поверхности тела рыбы на 1–3 с (в зависимости от вида и возраста рыб, а также степени охлаждения тавра). На месте клеймения на коже изменяется пигментация. Нанесенная таким образом метка может оставаться хорошо заметной в течение нескольких лет.

### АНЕСТЕЗИРОВАНИЕ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ

Анестезирование племенных рыб применяют при мечении, бонитировке, гормональных инъекциях, получение половых продуктов, лечебных мероприятиях, транспортировке и других работах. Анестезирование позволяет уменьшить травматизацию рыб и облегчает выполнение соответствующих операций.

Известно множество химических веществ, обладающих анестезирующим действием у рыб [126]. В СССР наиболее широко используют отечественный препарат хинальдин.

Хинальдин (2-метилхинолин) 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 органическом растворителе (чистом

этиловом спирте или денатурате, ацетоне, эфире) в соотношении препарата и растворителя примерно 1 : 10 (маточный раствор).

Вместо органических растворителей при приготовлении стойкой эмульсии хинальдина можно использовать раствор олеиновокислого натрия, служащего эмульгатором. Вначале готовят концентрированную эмульсию анестезирующего препарата. В мерную колбу объемом 1000 мл наливают 10 мл хинальдина и смешивают его с небольшим количеством (100 мл) воды, затем добавляют 10 мл 1 %-ного водного раствора олеиновокислого натрия; после перемешивания приливают небольшое количество воды, доводят общий объем до метки (1000 мл). Концентрированная эмульсия может храниться в темном месте до 10 дней.

При анестезии производителей карпа к 10 л воды добавляют 20–30 мл концентрированной эмульсии. Чем выше температура воды, тем ниже должна быть доза препарата. Примерно такую же концентрацию хинальдина применяют в работах с форелью и растительноядными рыбами.

Для более точного определения необходимой концентрации вначале проводят пробное анестезирование одной-двух рыб. Нормальной считается дозировка, при которой рыбы засыпают через 1–2 мин и выходят из состояния наркоза через 2–5 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 обычно 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.

Пропоксат (производства ВНР) представляет собой порошок, хорошо растворимый в воде, без запаха. Раствор пропоксата готовят обычно непосредственно перед употреблением. В отличие от хинальдина препарат обладает жестким действием и в связи с этим требует более 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.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Как следует из изложенного выше материала, в товарном рыбоводстве имеются все необходимые предпосылки для успешного развития селекционно-племенной работы. Отечественными и зарубежными учеными и рыбоводами-селекционерами достигнуты значительные успехи в разработке теории и методов селекции рыб, а также в практической селекции и организации племенной работы с рыбами.

Развитию селекции и племенного дела способствовали успехи в изучении частной генетики объектов товарного рыбоводства. Наиболее исследован карп, у которого уже изучено наследование около 20 призна-

ков, в том числе типов чешуйного покрова, окраски, некоторых белков. Ведутся исследования по биохимической генетике растительноядных рыб, разных видов лососевых, осетровых и других рыб. Ряд важных исследований выполнен по генетике количественных признаков.

Данные по частной генетике находят практическое использование в селекции и племенной работе с рыбами. Для некоторых генов выявлена тесная корреляция с признаками продуктивности, что представляет непосредственный хозяйственный интерес. Гены, обладающие "нейтральным" эффектом, находят применение как генетические маркеры, что обеспечивает возможность определения степени генетической гетерогенности маточных стад, контроля "за чистотой" племенного материала и решения ряда других практических задач.

Сведения по генетике количественных признаков и прежде всего признаков продуктивности оказывают существенную помощь при решении многих методических вопросов, касающихся селекции и племенной работы с рыбами.

Наряду с совершенствованием традиционных методов селекции — отбора и скрещивания — важное значение имеют разработка и применение на рыбах принципиально новых методов управления наследственностью рыб. В этом отношении рыбоводство намного опережает другие отрасли животноводства. Такие методы, как индуцированный мутагенез, диплоидный гиногенез, генетическая регуляция пола и т. д., позволяет не только в значительной мере повышать эффективность селекционных работ, но и справляться с задачами, решение которых традиционными методами невозможно вообще. Имеется в виду, например, достижение высокой степени инбридинга за ограниченное число поколений, получение однополо-женских потомств, селекция отдаленных гибридов при мужской стерильности и т. д.

Определенные достижения имеются и в области практической селекции рыб, особенно в селекции карпа. СССР располагает сейчас целым комплексом пород и породных групп карпа, районированных для различных рыбоводно-климатических зон страны. Высокопродуктивные породы карпа созданы и за рубежом (ГДР, ВНР, СРР и др.). В ряде стран (США, Канада и др.) успешно ведутся работы по селекции лососевых рыб. В последнее время объектами селекции стали растительноядные рыбы, некоторые виды осетровых и другие новые объекты товарного рыбоводства.

К настоящему времени освоена в основном биотехника выращивания племенного материала и методы искусственного воспроизводства ряда объектов прудового рыбоводства (карпа, растительноядных рыб, форелей, буффало и др.). Для всех видов разработаны методы содержания и кормления рыб; приемы бонитировки, способы мечения, анестезирования и другие необходимые технологические операции.

Тем не менее в области селекционно-племенной работы с рыбами остается еще много нерешенных проблем.

При наличии комплекса высокоэффективных генетических методов селекция рыб базируется в основном на традиционных методах — скрещивании и массовом отборе. В работах с большей частью видов рыб,

в том числе и с карпом, пока еще не получили широкого распространения методы индивидуального отбора. Селекцией охвачены не все объекты рыбоводства. Слабо развиты селекционные работы с растительноядными рыбами, разными видами лососевых и осетровых. Недостаточно интенсивно ведется селекция рыб на устойчивость к заболеваниям. Практически не начаты работы по созданию пород для установок индустриального типа.

Распространение новых пород и породных групп карпа ограничивается, как правило, лишь отдельными хозяйствами, в то время как большинство хозяйств используют малопродуктивные маточные стада, представленные беспородным материалом.

Таким образом, несмотря на все имеющиеся благоприятные предпосылки, уровень селекционно-племенной работы с рыбами все еще остается низким и уступает уровню селекционно-племенной работы в других отраслях животноводства. Для преодоления этого отставания необходимо дальнейшее расширение и внедрение результатов научных исследований, направленных на совершенствование существующих и разработку принципиально новых методов селекции и племенной работы, развертывание селекционных работ со всеми объектами в направлениях, наиболее актуальных для современного рыбоводства.

Решение комплекса перечисленных вопросов — важнейшее условие, обеспечивающее развитие товарного рыбоводства на высокоинтенсивной основе.

# ПРИЛОЖЕНИЯ

## Приложение 1

### Различия карпов с разным типом чешуйного покрова по некоторым признакам по [103]

Признак	Фенотип			
	Чешуйчатый	Разбросанный	Линейный	Голый
<i>Признаки продуктивности*</i>				
Масса тела у сеголетков	100	93-96	85-88	79-80
То же у двухлетков	100	96	86	84
Выживаемость сеголетков**	100	91	88	80
<i>Морфологические признаки</i>				
Число ветвистых лучей в спинном плавнике	18,8 (17-23) ***	18,7 (17-22)	16,4 (12-19)	15,4 (15-18)
То же в анальном плавнике	5,0	5,0	3,8	3,6
Число жаберных тычинок на 1-й дуге (вариация средних)	24,6-25,1	24,3-24,8	19,4-21,6	18,5-20,5
Формула глоточных зубов	1.1.3.-3.1.1. (редко 1.1.3-3.1)	1.1.3.-3.1.1. (редко 1.1.3-3.1)	1.3.-3.1.1., 1.3.-3.1., 1.3-3 и др.	-
Число чешуй в боковой линии	34-41	32	32-39	-
Индекс $l/H$ у сеголетков (беспородные карпы)	2,5-2,7	2,4-2,6	2,6-2,8	2,6-2,8
<i>Биохимические и физиологические признаки</i>				
Способность к регенерации плавников*	100	76	39	19
Количество эритроцитов, млн./см <sup>3</sup>	1,93	1,99	1,76	1,69
Гемоглобин, г%	9,0	8,9	8,2	8,3
Устойчивость к нагреву (критическая температура С°)	37,6	37,5	36,8	36,6
Устойчивость к дефициту кислорода (выживаемость, мин)	210	210	132	132
Интенсивность жирового обмена	Низкая	Низкая	Высокая	Очень высокая
Иммунологическая реактивность	Быстрая	Быстрая	Медленная	Медленная

\* В % к чешуйчатому карпу.

\*\* В оптимальных условиях выращивания.

\*\*\* В скобках приведены предельные значения.

## Система мечения племенных рыб

Способ мечения	Назначение меток
Подрезание плавников	<p>Маркирование групп, различающихся по возрасту: подрезают один из парных плавников</p> <p>Маркирование групп, различающихся по полу: самкам подрезают верхнюю лопасть, самцам нижнюю лопасть хвостового плавника</p>
Мечение красителями:	
а) введение раствора красителя в области щеки, жаберной крышки или боковой части тела	Маркирование групп, различающихся по происхождению
б) введение раствора красного красителя у основания спинного плавника	Маркирование групп, различающихся по племенным качествам (1-й класс)
в) введение раствора красного красителя в области затылка	Маркирование групп, различающихся по полу: метку наносят только самцам
в) введение раствора оранжевого красителя в области спины	Маркирование групп, различающихся по возрасту: метки наносят по трафаретной системе
д) введение растворов красителей в области брюшка	Индивидуальное долгосрочное мечение: метки наносят по трафаретной системе
Криоклеймение	Индивидуальное и серийное мечение карпов с редуцированным чешуйным покровом и видом рыб с мелкой чешуей
"Мягкое" термальное клеймение	Индивидуальное и серийное мечение карпов с редуцированным чешуйным покровом и видов рыб с мелкой чешуей
Выжигание меток раствором азотно-кислого серебра	Краткосрочное индивидуальное мечение

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	3
<b>Глава 1. Цитологические основы наследственности и частная генетика прудовых рыб .....</b>	<b>7</b>
Хромосомные наборы и генетическая детерминация признаков пола у рыб .....	7
Развитие воспроизводительной системы и оплодотворение у рыб .....	10
Частная генетика объектов товарного рыбоводства .....	19
Наследуемые внешние качественные признаки .....	20
Наследуемые биохимические различия .....	28
Генетика количественных признаков .....	37
<b>Глава 2. Основные направления селекции и селекционные признаки в товарном рыбоводстве .....</b>	<b>45</b>
Основные направления селекции .....	45
Признаки продуктивности .....	47
Скорость роста .....	47
Жизнеспособность и устойчивость к заболеваниям .....	53
Эффективность использования корма .....	56
Пищевая ценность рыб .....	56
Воспроизводительная способность .....	57
Плодовитость .....	57
Скорость полового созревания .....	59
Сроки созревания производителей в нерестовом сезоне .....	60
Приспособленность к заводскому воспроизводству .....	62
Морфологические и физиологические признаки, коррелирующие с признаками продуктивности .....	62
Экстерьерные признаки .....	63
Интерьерные признаки .....	64
Физиологические показатели .....	65
<b>Глава 3. Методы селекции рыб .....</b>	<b>66</b>
Биологические особенности рыб как объектов селекции .....	67
Системы разведения .....	68
Чистопородное разведение (инбридинг, аутбридинг) .....	68
Скращивание .....	71
Системы разведения, направленные на использование гетерозиса .....	73
Отбор .....	77
Формы и методы отбора .....	77
Эффективность отбора в рыбоводстве .....	81
Требования к условиям выращивания рыб при селекции .....	85
Специальные генетические методы селекции .....	87
Индукцированный мутагенез .....	88
Индукцированный гиногенез .....	91
Регуляция пола и получение стерильных рыб .....	95
Отдаленная гибридизация рыб .....	98
<b>Глава 4. Селекционные достижения в рыбоводстве .....</b>	<b>100</b>
Порода и внутривидовая структура в рыбоводстве .....	100
Селекция карпа .....	102
Украинские породы карпа .....	103
Ропшинский карп .....	107
Парский карп .....	111
Белорусский карп .....	113
Среднерусский карп .....	115
Казахстанский карп .....	118
Сарбоянский карп .....	120

Краснодарский краснухоустойчивый карп . . . . .	122
Селекционные работы с другими видами рыб . . . . .	124
Промышленная гибридизация в рыбоводстве . . . . .	126
<b>Глава 5. Племенное дело в рыбоводстве . . . . .</b>	<b>131</b>
Система организации селекционно-племенной работы в рыбоводстве . . .	131
Основные принципы формирования маточных стад в репродукторах и промышленных рыбхозах . . . . .	133
Определение численности ремонтно-маточного стада . . . . .	136
Биотехника выращивания ремонта и производителей . . . . .	138
Летний нагул племенных рыб . . . . .	138
Зимовка племенных рыб . . . . .	145
Преднерстовое содержание производителей . . . . .	146
Бонитировка племенных рыб . . . . .	147
Методы получения потомства . . . . .	150
Мечение племенных рыб . . . . .	161
Анестезирование племенных рыб . . . . .	163
Заключение . . . . .	164
Приложения . . . . .	167
Список использованной литературы . . . . .	169