

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ,
НАУКИ И КАДРОВОЙ ПОЛИТИКИ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
ОРДЕНОВ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

Е. В. Давыдович

СЕЛЕКЦИЯ РЫБ

КУРС ЛЕКЦИЙ

*Рекомендовано учебно-методическим объединением
по образованию в области сельского хозяйства
в качестве учебно-методического пособия для студентов
учреждений, обеспечивающих получение высшего образования
I ступени по специальности 1-74 03 03 Промышленное рыбоводство*

Горки
БГСХА
2021

УДК 639.3.04(075.8)

ББК 47.2я73

Д13

*Одобрено методической комиссией
факультета биотехнологии и аквакультуры 22.02.2021 (протокол № 6)
и Научно-методическим советом БГСХА 31.03.2021 (протокол № 7)*

Автор:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Е. В. Давыдович*

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент *Т. В. Павлова;*

кандидат сельскохозяйственных наук *М. В. Книга*

Давыдович, Е. В.

Д13 Селекция рыб. Курс лекций : учебно-методическое пособие /
Е. В. Давыдович. – Горки : БГСХА, 2021. – 208 с.
ISBN 978-985-882-154-8.

Курс лекций содержит теоретический материал по дисциплине «Селекция рыб»; предусматривает изучение биологических и хозяйственных особенностей объектов аквакультуры, позволяющих эффективно проводить селекционно-племенную работу, и признаков, затрудняющих селекционный процесс с рыбой.

Для студентов учреждений, обеспечивающих получение высшего образования I ступени по специальности 1-74 03 03 Промышленное рыбководство.

УДК 639.3.04(075.8)

ББК 47.2я73

ISBN 978-985-882-154-8

© УО «Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия», 2021

ВВЕДЕНИЕ

Курс лекций по дисциплине «Селекция рыб» предназначен для студентов, обучающихся по специальности 1-74 03 03 Промышленное рыбоводство, очной и заочной форм получения образования, составлен в соответствии с программой учебного курса «Селекция рыб» и тесно связан с практическим материалом по данной дисциплине.

Селекция рыб – это дисциплина, которая неразрывно связана с генетикой, вместе с тем она имеет свои задачи, предмет и методы исследования. Селекция рыб направлена на создание новых пород рыб и совершенствование существующих. Селекция рыб использует генетическую изменчивость, присущую всем живым организмам. Интенсификация рыбоводческой отрасли повышает роль селекции в совершенствовании существующих пород рыб и внутривидовых групп, требует применения более совершенных методов, с помощью которых использовалась бы не только аддитивная наследственность, но и комбинативный эффект генотипов в результате правильного подбора.

Селекционно-генетические мероприятия необходимы при создании новых пород рыб, а также для их одомашнивания, при воспроизводстве озерно-речных, проходных и морских рыб, при обеспечении охраны запасов диких видов рыб, не воспроизводимых человеком.

Процесс совершенствования существующих пород рыб и создания новых в условиях интенсивного рыбоводства должен совершаться посредством различных методов селекции и разведения.

Настоящий лекционный материал поможет студентам усвоить информацию, связанную с современными методами разведения и селекции в отрасли рыбоводства.

Тема 1. СЕЛЕКЦИЯ КАК НАУКА

- 1.1. Селекция как наука. Основные задачи селекции.
- 1.2. Исходный материал.
- 1.3. Методы селекции.
- 1.4. Генетические основы селекции.
- 1.5. Общие принципы селекции в рыбоводстве.
- 1.6. Направления селекции в товарном рыбоводстве.

1.1. Селекция как наука. Основные задачи селекции

Селекция с латинского *selectio* переводится на русский язык как «отбор», но ее содержание не ограничивается отбором.

Селекция – это наука о путях создания новых и улучшения существующих пород домашних животных, сортов культурных растений, штаммов микроорганизмов с ценными для человека признаками и свойствами.

По выражению российского ученого Н. И. Вавилова (рис. 1.1), селекция представляет собой эволюцию, управляемую человеком.



Рис. 1.1. Н. И. Вавилов

К основным задачам современной селекции относятся:

- создание новых и совершенствование существующих сортов, пород и штаммов с хозяйственно полезными признаками (скороспелость, устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным климатическим условиям и т. д.);

- создание технологичных высокопродуктивных сортов, пород и штаммов, максимально использующих сырьевые и энергетические ресурсы планеты (максимальное использование корма животными, отзывчивость растений на удобрение и полив);

- повышение продуктивности сортов, пород и штаммов с единицы площади за единицу времени;

- повышение потребительских качеств продукции (вкусовых, внешнего вида, лежкости плодов и овощей, увеличение или, наоборот, снижение содержания белка, жиров, сахаров, клейковины и т. д.);

- уменьшение доли побочных продуктов и их комплексная переработка;

- уменьшение доли потерь от вредителей и болезней.

Товарное рыбоводство – быстроразвивающаяся отрасль народного хозяйства, призванная обеспечить население страны полноценным белковым продуктом. В последние годы производство товарной рыбы в Республике Беларусь возросло во много раз. Дальнейший рост производства рыбной продукции возможен только на основе комплексной интенсификации рыбоводства. Одним из важнейших путей интенсификации является улучшение качества объектов разведения путем создания новых высокопродуктивных пород рыб с улучшенными признаками.

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 ухудшающегося гидрохимического режима, более напряженной эпизоотической ситуации. Крайне неблагоприятные последствия имеет загрязнение водоисточников 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 отличающихся 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.

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 30–40-х годов XX века, среди которых в первую очередь следует назвать имена известных генетиков-селекционеров В. С. Кирпичникова, К. А. Головинской и Е. И. Балкашиной. Ими был выдвинут ряд основополагающих идей и осуществлены фундаментальные исследования по генетике рыб и вопросам селекционно-племенной работы. В эти годы в 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 1940-х – начало 1950-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 однополрой формы серебряного караса, завершившиеся открытием естественного гиногенеза у данного вида.

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 XX века наметились заметные успехи в разработке генетических методов селекции рыб – индуцированного гиногенеза и мутагенеза.

Для обобщения данного вопроса необходимо точно разделять такие понятия, как «селекция», «отбор» и «разведение». Селекция – это комплекс мероприятий, направленных на улучшение качеств объектов разведения за счет изменения их генетических (наследственных) свойств. Разведение – это неотъемлемая часть селекционной работы, осуществляемая под контролем человека. Выделяют чистопородное разведение и скрещивание. Отбор – это не только сортировка живот-

ных; это влияние и действие комплекса таких факторов, как изменчивость, наследственность и выживаемость, или сохранность, селекционного материала. Отбор (по Ч. Дарвину, рис. 1.2), бывает естественным и искусственным. Искусственный отбор – это целеустремленность в получении заранее намеченных результатов; систематическая оценка определенных признаков и свойств рыб; отбор из общего поголовья особей, отвечающих требованиям селекционных программ, для дальнейшего воспроизводства.

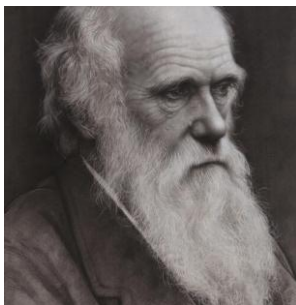


Рис. 1.2. Ч. Дарвин

Сущность отбора заключается в систематическом сохранении для воспроизводства части популяции с наиболее ценными признаками. В природных популяциях этот процесс протекает стихийно: выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи, т. е. работает естественный отбор.

В каком направлении идет отбор, в том же направлении происходит и изменение признаков живых организмов.

1.2. Исходный материал

Успех работы селекционера в значительной степени зависит от правильности выбора исходного материала. Исходный материал служит источником наследственной (генетической) изменчивости, которая является основой для искусственного отбора.

Учение об исходном материале заложил российский ученый Н. И. Вавилов. Он установил, что на нашей планете существуют районы с особенно высоким уровнем генетического разнообразия животных и растительных ресурсов. Благодаря многочисленным экспедициям и работам Н. И. Вавилова был собран фонд мировых растений,

насчитывающий свыше 250 000 образцов. Коллекционные образцы хранились в г. Ленинграде во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР), который создал Н. И. Вавилов в 1930 году. Созданная коллекция могла пострадать во время блокады г. Ленинграда в период Великой Отечественной войны, но сотрудники института, погибая от голода, сохранили весь фонд без потерь.

В настоящее время исходный материал хранится и в виде коллекции семян, и в виде разнообразных насаждений, коллекционных питомников, коллекционно-маточных, маточных и производственных плантаций.

Исходным материалом для селекции могут служить:

- сорта и породы, возделываемые и разводимые в настоящее время;
- сорта и породы, вышедшие из производства, но представляющую большую генетическую и селекционную ценность по отдельным параметрам;
- местные сорта и аборигенные породы;
- дикие сородичи культурных растений и домашних животных: виды, подвиды, разновидности, отводки, формы;
- дикие виды растений и животных, перспективные для введения в культуру и доместикации. Поскольку культивируется только 150 видов сельскохозяйственных растений и 20 видов домашних животных, огромный видовой потенциал диких видов остается неиспользованным;
- экспериментально созданные генетические линии, искусственно полученные гибриды и мутанты.

Исходный материал (рис. 1.3) должен быть достаточно разнообразен; чем больше его разнообразие, тем больше возможности выбора.



Рис. 1.3. Исходный материал

Селекция – это творческая работа, которую можно сравнить с работой художника. Чем разнообразнее палитра красок, тем ярче и красивее картина.

Для эффективного получения исходного материала используют искусственно полученные мутации – индуцированный мутагенез. Однако применение индуцированного мутагенеза в селекции ограничено из-за нарушения исторически сложившихся генетических комплексов и вредного, нередко летального воздействия мутаций на организм.

1.3. Методы селекции

Основными методами селекции являются гибридизация и искусственный отбор.

Гибридизация – это скрещивание организмов с различными генотипами, при котором могут получаться новые сочетания признаков. Различают следующие основные виды гибридизации: инбридинг, аутбридинг и отдаленная гибридизация.

Инбридинг – это скрещивание организмов, находящихся в родстве. Этот тип скрещивания применяется для того, чтобы перевести большинство генов породы или сорта в гомозиготное состояние, и, как следствие, приводит к закреплению отселекционированного признака.

Аутбридинг – это противоположное инбридингу неродственное скрещивание. Аутбридинг позволяет создать комбинацию полезных признаков, которые по отдельности характеризовали исходные группы организмов. При таком способе скрещивания возникает не гомозиготное поколение, а высокогетерозиготное состояние генотипов. Переход большинства аллелей в гетерозиготное состояние носит название «гетерозис» (греч. *heterosis* – изменение или превращение). В последующих поколениях эффект гетерозиса затухает и исчезает.

Отдаленная гибридизация подразумевает под собой скрещивание организмов разных видов или родов. Межвидовые гибриды, как правило, не дают плодovитого потомства, так как в их геноме содержатся различные хромосомы, неспособные к правильному расхождению в мейозе и конъюгации.

1.4. Генетические основы селекции

Генетика является теоретической основой селекции. Вместе с тем селекция имеет свои задачи, предмет и методы исследования. Селекция разрабатывает теорию и методы создания и совершенствования

пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов, соответствующих современным требованиям человека.

Селекция рыб направлена на создание новых пород рыб и совершенствование существующих. Селекционеры при этом используют все виды изменчивости, присущие всем живым организмам, но решающую роль играет генетическая изменчивость. Только имея ясное представление о природе изменчивости и закономерностях наследования различных признаков, можно выработать эффективную программу селекционной работы и добиться успеха в ее осуществлении.

Интенсификация рыбоводной отрасли повышает роль селекции в совершенствовании существующих пород рыб, внутривидовых групп и отводков; требует применения более совершенных методов, с помощью которых использовалась не только аддитивная наследственность, но и комбинативный эффект генотипов в результате правильного подбора.

Селекционно-генетические мероприятия необходимы не только при создании новых пород рыб, но и при их одомашнивании (доместикации), а также при воспроизводстве озерно-речных, проходных и морских рыб, обеспечении охраны запасов диких видов рыб, не воспроизводимых человеком.

Одной из главных задач селекционеров и генетиков, работающих над выведением новых пород прудовых и садковых рыб, является борьба за повышение резистентности рыб к массовым болезням, формирование у них устойчивости к экстремальным условиям и новым технологиям выращивания. Важным является повышение продуктивных качеств одомашненных форм за счет ускорения их роста, повышения адаптивной способности и устойчивости рыб к различным заболеваниям.

Исходя из представления Н. И. Вавилова о содержании и задачах селекции, можно считать, что в селекцию рыб входят следующие основные разделы:

1. Изучение породного и видового разнообразия рыб.
2. Анализ закономерностей наследования при гибридизации и мутационном процессе, основанный на данных по частной генетике рыб (рис. 1.4).
3. Исследование роли водной среды в развитии признаков и свойств у отселекционированной рыбы.
4. Разработка систем искусственного отбора, способствующих закреплению и усилению желательных признаков у рыб.

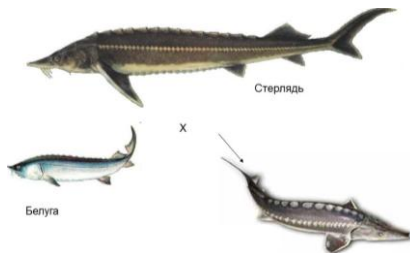


Рис. 1.4. Схема получения межвидового гибрида бестера (семейство осетровых)

1.5. Общие принципы селекции в рыбоводстве

Для повышения продуктивности рыб селекционеры могут использовать различные способы, которые имеют шесть основных направлений:

- 1) ускорение роста за счет более полного использования корма на прирост (снижение кормового коэффициента), т. е. лучшего усвоения пищи;
- 2) ускорение роста за счет более полного выедания кормовых организмов, населяющих водоемы;
- 3) повышение устойчивости рыб к неблагоприятным факторам окружающей среды (резким колебаниям температуры, дефициту кислорода, загрязнению водоемов и т. д.);
- 4) повышение устойчивости рыб к инвазионным и инфекционным заболеваниям, характерным для данной местности и трудно поддающимся обычным мерам лечения и профилактики;
- 5) увеличение или уменьшение плодовитости рыб, изменение сроков нереста, растягивание или сжатие периодов размножения;
- 6) улучшение товарных качеств выращиваемых рыб.

Достижение этих задач требует проведения большой, хорошо продуманной и нередко очень длительной селекционной работы. Особенно трудно достигается изменение признаков, связанных с размножением. Не менее сложна и селекция на устойчивость к заболеваниям.

В селекции при работе с **одомашненными пресноводными рыбами**, разводимыми в измененных условиях обитания (садки, бассейны, водохранилища тепловых электростанций и другие искусственные водоемы), возникают дополнительные трудности, решение которых требует определенного опыта и решения конкретных задач:

- 1) приспособленность рыб к новой среде обитания;
- 2) приспособленность рыб к новым видам кормов;
- 3) приспособленность рыб к новым способам размножения.

Эти задачи включаются рыбоводами во все селекционные программы.

Задачи селекции при работе с *неодомашненными пресноводными рыбами*:

- 1) сохранение сложной естественной популяционной структуры каждого вида;
- 2) сохранение высокой гетерозиготности каждой популяции;
- 3) ускорение развития икры и роста личинок, молоди разводимых рыб;
- 4) повышение устойчивости икры, личинок и молоди разводимых рыб к различным факторам;
- 5) увеличение плодовитости;
- 6) улучшение товарных качеств и др.

В *промысловом рыбном хозяйстве* и в селекции *проходных рыб* перед селекционерами стоят другие задачи:

- 1) сохранение запасов основных объектов промысла;
- 2) предотвращение вырождения вида (в частности измельчения) в результате чрезмерного или неправильно организованного вылова;
- 3) сокращение времени пребывания молоди проходных рыб в пресных водоемах.

Как видно из вышесказанного, перед селекционерами рыб стоят большие и очень ответственные задачи. Прикладное использование генетических закономерностей в селекционной работе с рыбами характеризует современный путь развития селекции и служит научным обоснованием для дальнейшего процесса совершенствования различных пород рыб.

1.6. Направления селекции 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.

В селекционной работе с рыбами приходится решать две основные задачи:

- 1) улучшение продуктивных качеств объекта разведения;
- 2) создание пород, приспособленных к конкретным условиям культивирования.

Решение этих задач идет по следующим направлениям:

- скорость роста;
- жизнеспособность и устойчивость к неблагоприятным условиям среды и к болезням;
- пищевая ценность;
- эффективность использования корма;
- репродуктивные признаки;
- морфологические и физиологические признаки.

Улучшение признаков продуктивности, и в первую очередь повышение темпа роста, является ведущим направлением селекции в рыбоводстве с большинством объектов разведения (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Основные направления селекции объектов товарного рыбоводства

Объект селекции	Направление селекции
Карп	Повышение эффективности использования (оплаты) корма, скорости роста, общей жизнеспособности, устойчивости к наиболее опасным заболеваниям (краснуха, ВПП – воспаление плавательного пузыря); 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; приспособленность к заводскому воспроизводству, ускорение полового созревания, изменение сроков сезонного нереста
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

Важное значение имеет решение второй задачи – создание комплекса специализируемых пород, приспособленных к различным условиям разведения.

При селекции рыб в специфических условиях индустриальных хозяйств на первый план выдвигается задача повышения стрессоустой-

чивости, приспособленности к высокой плотности посадки в сравнительно небольших емкостях, приспособленности к питанию почти исключительно искусственными кормами. В работе со сравнительно новыми объектами товарного рыбоводства (растительные, сиговые, осетровые и т. п.) ведущим направлением является повышение приспособленности к факторам доместикиции, т. е. нормальный рост и развитие в новых экономических условиях, которые резко отличаются от естественной среды.

Тема 2. НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У РЫБ

2.1. Наследование чешуйного покрова карпа.

2.2. Особенности наследования различных типов окраски карпа.

2.3. Наследование качественных признаков у других рыб, разводимых в прудах.

2.1. Наследование чешуйного покрова карпа

Эффективность селекционной работы в рыбоводстве неразрывно связана с процессом направленного генетического совершенствования породного состава рыб различных видов. Для дальнейшего роста производства продуктов рыбоводства необходимо использование всех резервов селекционной работы, теоретической основой которой является генетика.

На первом этапе изучения селекции рыб необходимо знание наследования основных качественных признаков рыб. Большинство внешних качественных признаков альтернативного характера у всех видов рыб наследуются в большей степени в соответствии с законами Менделя. Некоторые гены, отвечающие за альтернативный признак, обладают плеiotропным действием и нередко связаны с проявлением хозяйственно полезных признаков. Незнание этих фактов нередко приводит к снижению жизнеспособности потомства и продуктивных качеств рыб.

Большое значение при разведении особо ценных видов рыб в настоящее время уделяют изучению характера наследования биохимических различий, которое осуществляется в двух направлениях – иммуногенетика рыб и биохимический полиморфизм белков и ферментов. Важность этих исследований заключается в том, что определенно

четко стало известно о взаимосвязи между составом белков крови или мышечной ткани и продуктивными показателями (скорость роста, воспроизводительные качества и др.). Выявлена положительная и отрицательная корреляционная зависимость между этими признаками.

Под качественными признаками понимают альтернативные контрастирующие особенности. Изменчивость по таким признакам выражена в ограниченном числе четко различающихся дискретных типов.

Закономерности наследования генов, расположенных в аутосомах и в половых хромосомах всех диплоидных двуполовых организмов, полностью проявляются у рыб. Наследственная изменчивость у рыб так же многообразна, как и у других животных, и успех любой селекции основан на умении комбинировать ее проявление. Изучение качественных признаков у различных видов рыб имеет огромное теоретическое и практическое значение в селекции, а значит, и в рыбобreedении в целом.

Среди промысловых рыб карп до недавнего времени был практически единственным объектом генетических исследований. Поэтому достаточно хорошо изучена изменчивость у карпа таких качественных признаков, как чешуйный покров и окраска тела.

По характеру чешуйного покрова культурные карпы делятся на четыре основных типа: чешуйчатые, разбросанные, линейные и голые. Фенотипические различия между указанными типами выражены, как правило, четко и хорошо различимы.

1. Чешуйчатые карпы по покрову чешуи подобны своим диким предкам – сазанам. Чешуя у них расположена правильными рядами, покрывая все тело (рис. 2.1).



Рис. 2.1. Чешуйчатый карп (SSnn, Ssnn)

2. У разбросанных карпов крупные («зеркальные») чешуи разбросаны по всему телу, иногда образуют более или менее правильные, прерывистые или непрерывные ряды (рис. 2.2).



Рис. 2.2. Разбросанный карп (ssnn)

3. Линейные карпы имеют крупные чешуи, которые образуют ровный, как правило, непрерывный ряд вдоль боковой линии; иногда могут проявляться дополнительные ряды чешуи (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Линейный карп (SSNn, SsNn)

4. Голые карпы имеют наиболее выраженную редукцию чешуйного покрова. Их тело практически лишено чешуи, немногочисленные чешуи могут находиться у основания плавников. Отсутствие у голых карпов чешуйного покрова компенсируется более плотным кожным покровом (рис. 2.4).



Рис. 2.4. Голый карп (ssNn)

Различия у карпа, кроме чешуйчатого, основаны на редукции чешуйного покрова. Разбросанных и линейных карпов иногда называют обобщенным термином «зеркальные».

Первые данные о скрещиваниях карпов с различным типом чешуйного покрова были опубликованы в 1928 году Е. Рудзинским. Он показал, что сплошной чешуйный покров у карпа доминирует над «зеркальным» типом чешуи. Детальные исследования закономерностей наследования признаков чешуйного покрова у карпа были проведены в 1930-е годы советскими генетиками В. С. Кирпичниковым, Е. И. Балкашиной и К. А. Головиной.

Установлено, что тип чешуйного покрова у карпа определяется двумя не сцепленными (расположенными в разных хромосомах) парами аутосомных генов, каждый из которых имеет два аллеля – S, s и N, n. Сочетание аллелей этих двух генов определяет следующие генотипы и фенотипы карпа по чешуйному покрову:

SSnn, Ssnn – чешуйчатые;

ssnn – разбросанные;

SSNn, SsNn – линейные;

ssNn – голые.

Доминантный аллель N в гомозиготном состоянии обладает летальным эффектом, поэтому карпы с генотипами SSNN, SsNN и ssNN нежизнеспособны; эмбрионы, получившие два гена N, погибают на стадии вылупления или вскоре после выхода личинки из оболочки. Скрещивание карпов – носителей гена N дает в потомстве 25 % нежизнеспособных гомозигот NN.

Разбросанные, линейные и голые карпы представляют собой мутационные формы, возникшие в ходе эволюции в результате мутаций генов: S→s и n→N.

Разбросанные, линейные и голые 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. Иденти-

фикация этих форм осуществляется по дополнительным морфологическим признакам. Особенно надежным признаком является число мягких ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках. У чешуйчатых и разбросанных карпов их всегда 5, а у линейных и голых – 4 и менее. 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.

Карпы с редуцированным чешуйным покровом были известны в Европе еще в XVII веке. Очевидно, гены N и s возникли у европейского сазана (*Cyprinus carpio carpio*) вскоре после его одомашнивания как две независимые мутации. Результатом мутации гена S в s было появление карпов с разбросанным типом чешуи, мутация p в N привела к возникновению линейных рыб. И разбросанные и линейные карпы характеризуются частичной редукцией количества чешуи и увеличением ее размеров. Позднее совмещение двух мутантных генов у одной особи дало голых карпов, почти совсем, а иногда и совсем, лишенных чешуи.

Разбросанные, линейные и голые особи найдены и в Японии среди карпов, принадлежащих к другому, давно изолированному от европейского подвиду – *Cyprinus carpio haematopterus*. Наследуются эти типы чешуи у европейских и японских карпов одинаково. Обнаружены разбросанные и линейные карпы и среди вьетнамских карпов *Cyprinus carpio viridiviolaceus*.

Таким образом, гомологичные гены чешуи появились среди карпов, относящихся к трем различным подвидам, которые не только имеют разные ареалы распространения, но и очень сильно морфологически и физиологически отличаются друг от друга. Мы видим здесь яркий пример проявления у рыб закона гомологичных рядов наследственной изменчивости, открытого Н. И. Вавиловым.

Гены чешуйного покрова обладают широким плейотропным действием. Особенно сильное действие оказывает ген N. Различия по жизнеспособности между карпами с генотипами Nn и nn очень высоки; гетерозиготные карпы отличаются сильно пониженной выживаемостью. Даже при сравнительно благоприятных условиях выращивания карпов наблюдается довольно существенное отклонение от ожидаемых отношений. Так, при скрещивании дикого сазана с голым карпом можно было ожидать появления чешуйчатых и линейных особей в равных отношениях:

$P \rightarrow \text{♀ сазан (SSnn)} \times \text{♂ голый карп (ssNn)}$
 $G \rightarrow \quad \quad \text{Sn} \quad \quad \quad \text{sn} \quad \quad \text{sN}$
 $F_{\text{в}} \rightarrow \quad \text{SsNn (линейные)} \quad \text{Ssnn (чешуйчатые)}$

Расщепление по генотипу 1 : 1

Расщепление по фенотипу 1 : 1.

На самом деле уже в возрасте 3–4 месяцев среди гибридных мальков обычно остается 60 % чешуйчатых особей и лишь около 40 % линейных.

Линейные и голые карпы отличаются замедленным темпом роста и пониженной жизнеспособностью. Различия в выживаемости между карпами, несущими ген N и лишенными этого гена, резко усиливаются при неблагоприятных условиях содержания рыб.

Плейотропное действие аллеля s гораздо слабее, хотя между чешуйчатыми и разбросанными карпами наблюдаются определенные различия по ряду признаков.

Разбросанные карпы вполне жизнеспособны, но в случае неблагоприятных условий содержания количество чешуйчатых особей повышается при возвратном скрещивании до 52–55 % за счет их более высокой жизнестойкости. Доминантность гена S является неполной. Гетерозиготные чешуйчатые карпы (Ssnn) растут несколько быстрее гомозиготных (SSnn); у гетерозиготных карпов чаще наблюдаются нарушения в расположении чешуи на теле.

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

Пониженная выживаемость карпов с геном N является следствием неблагоприятного действия этого гена на большое число признаков. Аллели S и s также обладают плейотропным эффектом, но он выражен значительно слабее. Многие органы карпа изменяются под влиянием генов чешуи, меняются при этом морфологические и физиологические особенности. Чешуйчатые карпы обычно имеют более высокую массу, чем разбросанные, в особенности если их не подкармливают. Линейные и голые карпы растут медленнее других – это отставание усиливается при недостатке корма. Несмотря на замедленный рост линейных и голых карпов, коэффициенты использования корма у них более высокие. Отличаются они и повышенным жировым обменом – летом у линейных и голых карпов жир накапливается быстрее, зимой расходуется в больших количествах, чем у чешуйчатых и разбросанных. С этой особенностью связана пониженная зимостойкость сеголетков, имеющих ген N.

Редукция жаберного аппарата и уменьшение числа глоточных зубов, возможно, являются главными факторами, обуславливающими замедленный рост линейных и голых карпов. Вместо обычных для сазана трехрядных зубов у карпов этих двух групп часто находят двурядные и однорядные зубы.

Очень характерное действие генов N и s на плавники карпа. У разбросанных карпов число мягких лучей в спинном плавнике оказывается несколько сниженным, если сравнить их с чешуйчатыми карпами. Уменьшено у них и число лучей в брюшном и грудном плавниках. При наличии гена N действие гена s проявляется сильнее, редукция всех плавников (спинного, анального, брюшных и грудных) у голых карпов (s, N) выражена в значительно большей степени, чем у линейных ($S_v N_v$). Редуцирующее влияние гена N оказывается, однако, во много раз большим. У чешуйчатых и разбросанных карпов плавники имеют нормальное строение. У линейных и голых карпов некоторые мягкие лучи в средней, а иногда и в задней части спинного плавника не развиваются совсем и общее число лучей заметно уменьшается. Сильная редукция захватывает обычно и анальный плавник, в меньшей степени затронуты брюшные и грудные плавники. Уменьшено и число жестких лучей в спинном и анальном плавниках.

На примере плавников карпа хорошо прослеживается основная закономерность взаимодействия генов N и s – нарушение слаженности развития (гомеостаза) под влиянием сильнодействующего гена N . На фоне гена N (у гетерозигот Nn) резко усиливается действие гена s , относительно слабо проявляющегося у гомозигот nn . Это усиление действия сказывается на многих признаках, в том числе и на количестве жаберных тычинок, содержании эритроцитов в крови, интенсивности жирового обмена.

Представляют большой интерес различия между двумя группами карпов (Nn и nn) по устойчивости к повышенной температуре и дефициту кислорода, по количеству в крови эритроцитов и гемоглобина и по способности плавников к регенерации. Линейные и голые карпы уступают по всем этим показателям чешуйчатым и разбросанным. Удивительно широкое поле действия гена N можно объяснить лишь тем, что он проявляется уже на очень ранних стадиях развития и затрагивает весьма существенные формообразовательные процессы. Предполагается, что действие гена N связано с дефектом в развитии мезенхимы. Ген N представляет собой, очевидно, крупную мутацию в виде хромосомной перестройки типа делеции, затрагивающую небольшой

участок хромосомы. У гомозигот NN, вероятно, полностью прекращен синтез одного или нескольких жизненно важных белков, и гомозиготы выжить не могут. Сильно нарушен белковый синтез и у гетерозигот Nn. О несходстве двух групп карпов по белковому составу говорят данные по эритроцитарным антигенам.

С рыбохозяйственной точки зрения наиболее важны различия четырех генетических групп карпа по показателям продуктивности – росту и выживаемости. При выращивании в прудовых условиях более продуктивными обычно оказываются чешуйчатые и разбросанные карпы; по скорости роста голые и линейные уступают им на 15–20 %. Отставание карпов с геном N по скорости роста и жизнеспособности усиливается при неблагоприятных условиях выращивания. Кроме того, при скрещивании этих форм между собой за счет выщепления гомозигот NN происходит потеря значительной части потомства. В связи с этим еще в 1940-е годы был поставлен вопрос об удалении линейных и голых карпов из маточных стад промышленных хозяйств.

2.2. Особенности наследования различных типов окраски карпа

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 отливом окраску тела, более темную со стороны спины и почти белую со стороны брюшка (рис. 2.5).



Рис. 2.5. Обычная окраска карпа

У форм с редуцированным чешуйным покровом (разбросанные, линейные и голые) окраска кожи зеленовато- или желтовато-коричневая (рис. 2.6).



Рис. 2.6. Окраска разбросанного и голого карпа

Наряду с такими «нормальными» рыбами встречаются карпы с измененной окраской – хромисты (рис. 2.7).

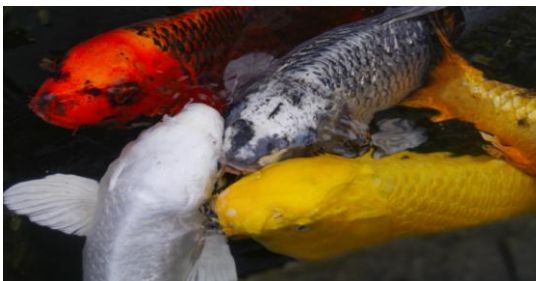


Рис. 2.7. Карпы-хромисты

Голубые карпы часто встречаются среди различных одомашненных породных групп. Наследуется голубая окраска, как простой рецессив. Скрещивание голубых карпов друг с другом дает в потомстве только голубых рыб. Таким образом, голубые карпы всегда гомозиготные по мутантному рецессивному гену окраски. Голубые карпы возникли в результате мутаций разных генов.

Рецессивный ген голубой окраски обозначают буквой *b*. Голубая окраска была обнаружена и изучена у немецких, польских и израильских карпов. В соответствии с указанной символикой генотипы этих

голубых карпов обозначены как $b_d b_d$ (немецкий), $b_p b_p$ (польский) и $b_j b_j$ (израильский).

Голубая окраска у немецкого карпа – это результат недоразвития кристаллов гуанина в коже рыб. Польские и израильские карпы представляют собой другую мутацию. Это также рецессивные гены, но главное их отличие состоит в том, что они обладают сильным плейотропным эффектом. Голубые карпы $b_p b_p$ на первом году жизни растут лучше обычных рыб, на втором, а в особенности на третьем и четвертом годах жизни рост голубых карпов резко замедляется.

Голубой израильский карп $b_i b_i$ также является рецессивной мутацией с замедленным темпом роста и пониженной жизнеспособностью гомозигот. Характеризуется замедленным темпом роста и пониженной выживаемостью.

Известны карпы с золотой и серой окраской. Оба эти типа, как и голубой, являются простыми рецессивными признаками. «Золотые» особи, точнее красные или оранжевые, с черными глазами встречаются во многих странах как среди культивируемых пород карпа, так и среди разновидностей дикого родича карпа – сазана. Четкое наследование по рецессивному типу характерно для израильских «золотых» карпов. 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, оранжевый, светлый и признак «рисунк». Возникновение голубой (первоначально обозначаемой как «стальная») 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. Наследуется ген r очень четко, на жизнеспособность карпов почти не влияет и используется для маркировки селекционных отводок.

Оранжевая окраска у японских карпов вызвана отсутствием пигментных клеток – меланофоров (последнее приводит к усиленному синтезу оранжевого пигмента в ксантофорах). Как показал генетический анализ, этот признак контролируется двумя рецессивными (дубликатными) генами: b_1 и b_2 . Таким образом, генотип оранжевых карпов

будет соответствовать $b_1b_1b_2b_2$. Скрещивание оранжевых рыб с обычными ($b_1b_1b_2b_2 \times B_1B_1B_2B_2$) дает потомков с обычной окраской – гетерозигот по обеим аллельным парам $B_1b_1B_2b_2$. Во втором поколении F_2 наблюдается расщепление на обычных и оранжевых особей в соотношении близком к 15:1. В анализируемом скрещивании ($B_1b_1B_2b_2 \times b_1b_1b_2b_2$) соотношение обычных и оранжевых особей близко к теоретически ожидаемому – 3:1. На личиночной стадии двойные гомозиготы прозрачны (в коже нет черных пигментных клеток – меланофоров), лишь глаза у них черные, оранжевая окраска появляется на более поздних стадиях развития. Оранжевые карпы в сравнении с обычными характеризуются замедленным темпом роста и пониженной выживаемостью.

Сочетание генов оранжевой и голубой окрасок ($b_1b_1b_2b_2rt$) приводит к появлению белых карпов, тело которых лишено и меланофоров, и ксантофоров. Белые особи характеризуются сильно пониженной выживаемостью и медленным ростом. Большая часть из них погибает до достижения половой зрелости.

Наряду с рецессивными генами у японских карпов обнаружены доминантные гены, под влиянием которых возникает светлая окраска и окраска «желтый рисунок».

Светлые карпы характеризуются устойчивой концентрацией меланина в центре меланофоров и в связи с этим похожи на обычных карпов, длительное время выдержанных на светлом фоне. 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 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. У сеголетков F_2 при благоприятных условиях выращивания соотношение светлых (Ll) и темных (ll) рыб бывает близко к теоретическому 2:1, но в большинстве случаев количество светлых рыб оказывается меньше ожидаемого (от 1,2:1 до 1,8:1 в разных скрещиваниях) при теоретически ожидаемом 1:2. Такое соотношение светлых и темных рыб свидетельствует о пониженной жизнеспособности у гетерозигот Ll. Ген L в гетерозиготном состоянии оказывает на карпов сильное плейотропное действие – удлиняются грудные плавники, укорачивается задняя камера плавающего пузыря, увеличиваются размеры головы. У светлых карпов удлинён кишечник, в сыворотке крови содержится меньше белка.

На первом году жизни они отличаются ускоренным (примерно на 20 %) ростом по сравнению с обыкновенными карпами. В последующие годы жизни эти различия снижаются. Светлые карпы несколько крупнее темных, они характеризуются более спокойным поведением и при содержании в бассейнах быстро привыкают к человеку.

Второй доминантной мутацией, обнаруженной у карпов-хромистов, является своеобразный светло-желтый рисунок (полоса на спине и орнамент на голове). Карпы с таким рисунком, как гомозиготные, так и гетерозиготные (DD и Dd), вполне жизнеспособны. Во втором поколении (после скрещивания гетерозигот) наблюдается расщепление по признаку рисунок – без рисунка в отношении 3:1. Ген D, как и ген L, плейотропен – у особей с рисунком голова уменьшена, удлинена задняя камера плавательного пузыря, увеличено число позвонков, экстерьер изменен в сторону сазаньего типа. По скорости роста карпы с геном D мало отличаются от обычных. Однако 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. Встречаются и другие вариации окраски как у карпов, так и у сазанов. Совсем не изучены зеленые карпы, нередко появляющиеся среди амурских сазанов и в породах, созданных с их участием. Не изучены и многие цветные разновидности карпов и сазанов в тропиках – желтые, фиолетовые, коричневые, настоящие альбиносы и др. Предполагается, что большинство из этих вариантов окраски определяется одним, иногда двумя или тремя генами, влияющими на развитие пигментных клеток.

Сцепления генов окраски друг с другом и с генами чешуйного покрова S и N до последнего времени обнаружено не было. Это предоставляет широкие возможности для использования многих из них в качестве маркеров селекционных отводок и породных групп карпа.

Таким образом, ученые располагают сведениями примерно о 15–20 генах у карпа. Среди них особый интерес представляют летальные гены N (редукция чешуи) и L (осветление окраски), убивающие в гомозиготном состоянии своих носителей. Оба гена обладают чрезвычайно широким плейотропным действием и были в свое время отобраны для разведения карповодами-селекционерами. Снижение плодовитости на 25 % вследствие выщепления гомозигот по летальному не представляет опасности для карпа, но нежелательно по причине снижения количества получаемых мальков в производственных условиях. Сохранение летальных мутаций в племенных отводках карпа легко может

быть объяснено наличием у гетерозигот по этим мутациям некоторых преимуществ. Голые карпы (Nn) пользовались успехом у европейских рыбоводов благодаря почти полному отсутствию у них чешуи. Светлые карпы (Ll) привлекали внимание селекционеров своим необычным внешним видом, в особенности при сочетании с другими рецессивными генами окраски.

2.3. Наследование качественных признаков у других рыб, разводимых в прудах

Данных о наследовании качественных признаков у других прудовых рыб очень немного. У радужной форели изучены три гена, действующих на пигментные клетки. Рecessивный ген а вызывает полный альбинизм, наследование гена а происходит согласно законам Менделя.

Доминантный ген G обуславливает появление золотой окраски, глаза в отличие от альбиносов остаются при этом пигментированными. Форели, получившие два гена G, обладают повышенной чувствительностью к свету, несколько меньшей активностью и меньшей скоростью роста. У гетерозигот наблюдается неполное доминирование, в результате чего у особей с генотипом Gg появляется темно-желтая окраска (паломино). У гетерозиготных рыб рост ускорен примерно на 20 % по сравнению с золотистыми особями. Ген G наследуется также аутосомно.

Окраска металлическая голубая (вначале светлая голубая пастель, потом рыбы темнеют) появляется у форелей в возрасте 200 дней и различима только при их содержании в бассейнах. Признак контролируется рецессивным геном. Рыбы с такой окраской менее активны и растут быстрее своих нормальных сверстников.

Значительные генетические исследования посвящены изучению различных особенностей окраски тела золотого караса или так называемой золотой рыбки (*Carassius auratus*). Породы золотых рыбок создавались на протяжении целого тысячелетия. Полное одомашнивание этого вида завершилось в Китае к середине XII века. В дальнейшем было найдено множество изменений в окраске и в строении тела, использованных селекционерами. Примерно в 1500 году золотую рыбку перевезли в Японию, где преимущественно в XVIII и XIX веках были созданы многие новые породы. В основе эволюции пород золотой рыбки лежал, очевидно, отбор отдельных крупных мутаций, радикально менявших окраску, строение плавников и глаз, структуру кожных покровов, форму тела и другие признаки. В последующем проявление

вновь отбираемых мутаций стабилизировалось за счет отбора генов-модификаторов, повышалась жизнеспособность мутантных форм. Большинство признаков оказалось зависящим от двух, трех и большего числа взаимодействующих генов.

Примером такой зависимости нескольких генов у золотой рыбки является альбинизм, который определяется взаимодействием двух рецессивных генов – *m* и *s*. Возможны следующие сочетания генов: *MS* и *Ms* – темные рыбы, *mS* – светлые рыбы, *ms* (генотип *mmss*) – альбиносы. Ген *M* в этом случае эпистатичен по отношению к гену *S*.

Проведены исследования по изучению двух других типов окраски у золотой рыбки – голубой и коричневой. Голубая окраска определяется простым рецессивом. Наследование коричневой окраски более сложно; как и для альбинизма, для ее появления необходимо сочетание нескольких взаимодействующих рецессивных генов.

Красная окраска золотой рыбки связана с наличием в геноме генов депигментации. У нормально окрашенных рыб большая часть эмбриональных и личиночных меланофоров (кожных и хориоидальных) в ходе развития распадается, остатки уничтожаются специальными клетками – меланофагами. Это уничтожение генетически запрограммировано и определяется наличием двух доминантных генов – *Dp₁* и *Dp₂*. Замена этих генов рецессивными аллелями *dp₁* и *dp₂* приводит к сохранению эмбриональных меланофоров на всю жизнь. Рыбы оказываются темными (почти черными) – порода золотых рыбок с такой окраской получила название «черные мавры».

Прозрачность кожных покровов (*transparensy*) зависит от сочетания двух пар генов, а именно: генотипы *ttNN* и *ttNn* соответствуют норме; генотип *ttnn* вызывает своеобразную «сетчатую» прозрачность; генотип *Tt* в сочетании с генами *N* и *n* обуславливает сплошную прозрачность; генотип *TT* также с любой комбинацией генов *N* и *n* обуславливает сплошную прозрачность. Таким образом, ген *T* эпистатичен по отношению к генам *N* и *n*. Ген *T* снижает количество пигментных клеток всех типов (меланофоров, ксантофоров и иридофоров) и проявляется после завершения эмбриогенеза. Ген *n* действует только на иридофоры, нарушая синтез гуанина на самых ранних стадиях дифференцировки пигментных клеток.

Типичная для многих пород золотых рыбок измененная форма плавников – вуалевидность – определяется сочетанием двух или трех пар генов. Телескопическая форма глаз связана с рецессивной мутацией одного гена. При скрещивании «телескопов» с золотыми рыбками,

имеющими нормальные глаза, наблюдаются обычные менделевские соотношения. Если скрестить их с диким карасем (предком золотой рыбки), почти все потомство (99,9 %) оказывается во втором поколении нормальным. Если, однако, помеси первого поколения снова скрестить с телескопической золотой рыбкой, половина потомства получает телескопические глаза. Появление у золотых рыбок глаз-телескопов зависит от наличия специального рецессивного гена *d* и модификаторов, стабилизирующих проявление гена *d*.

Данных по наследованию признаков, не связанных с чешуйным покровом и окраской, имеется очень немного.

Карликовый карп был найден в одном из прудовых хозяйств Польши. Морфологически карликовые карпы похожи на нормальных рыб, но имеют несколько меньший рот, очень часто у них наблюдаются уродства позвоночника (сращение тел позвонков и др.).

В Китае, Японии, Вьетнаме и Индонезии имеются карликовые разновидности и породы карпа, приспособленные для разведения в мелководных прудах и на рисовых полях. Среди диких сазанов также нередко попадаются очень мелкие формы. В Аральском море, в частности, был обнаружен карликовый камышовый сазан, созревающий при массе 200–300 г. В прудах сеголетки этого сазана росли в несколько раз медленнее сеголетков других форм сазана и карпа.

Остальные прудовые рыбы генетически еще совершенно не изучены. У отдельных видов были найдены мутантные формы – «зеркальные» экземпляры у красноперки, альбиносы у американского сомика, красноватоокрашенные особи у тилapia, экземпляры без анального или брюшных плавников среди индийских карпов и многие другие. Отсутствие сведений по генетике качественных морфологических признаков в отношении таких важных объектов разведения, как амур, толстолобик, тилapia, тормозит развертывание селекционной работы с этими видами, уже одомашненными человеком.

Тема 3. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ В ТОВАРНОМ РЫБОВОДСТВЕ

- 3.1. Значение рыбоводства. Понятие о продуктивности.
- 3.2. Факторы, влияющие на скорость роста рыб.
- 3.3. Долголетие рыб и лимиты в показателях их развития.
- 3.4. Оценка роста и развития рыб.
- 3.5. Экстерьерные признаки.
- 3.6. Интерьерные признаки.

- 3.7. Физиологические показатели.
- 3.8. Жизнеспособность и устойчивость рыб к заболеваниям.
- 3.9. Селекция рыб на эффективность использования корма.
- 3.10. Пищевая ценность рыб.

3.1. Значение рыбоводства. Понятие о продуктивности

В настоящее время концепция здорового питания предусматривает уменьшение потребления мяса наземных животных и увеличение потребления продукции из рыбы и беспозвоночных. Мясо рыбы является практически единственным и уникальным источником разнообразных полиненасыщенных жирных кислот, выполняющих ответственную роль в организме человека.

Установлено, что физиологическая норма потребления рыбы на душу населения составляет 18,5–20 кг в год, причем около 80 % – в свежем и охлажденном виде. В Беларуси в связи с перестройкой экономики этот показатель начиная с 1990 года постоянно снижался и в 1999 году составил 5,8 кг на человека в год, т. е. около 30 % от физиологической нормы.

В соответствии с Государственной программой обеспечения населения рыбой и морепродуктами, утвержденной постановлением Совета Министров Республики Беларусь «Об утверждении Государственной программы рыбохозяйственной деятельности на 2011–2015 годы» от 7 октября 2010 г. № 1453, приняты цели и поставлены задачи об обеспечении стабильного снабжения населения республики высококачественной рыбной продукцией; увеличении потребления деликатесной рыбы и продуктов ее переработки; поставке рыбы на экспорт; увеличении объемов производства рыбной продукции; импортозамещении; рациональном использовании рыбных ресурсов в рыболовных угодьях.

Только за последние 10 лет потребление рыбы в Республике Беларусь увеличилось более чем в двое. На одного жителя страны уже приходится по 18 кг в год. Этот показатель в будущем планируется довести до 20 кг. При этом значительный привес должна принести рыба, выращенная в Республике Беларусь. Из 160 тыс. т рыбы, съедаемой за год белорусами, только 1 из 10 кг приходится на рыбу из наших широт. Выполнять постановление Совета Министров Республики Беларусь и увеличивать объем рыболовной продукции можно за счет по-

вышения количества выращиваемой рыбы, а также за счет повышения ее продуктивности.

Получение высококачественной продукции в наиболее кратчайшие сроки и с наименьшими затратами является важнейшей задачей, стоящей перед специалистами, выращивающими рыбу.

Продуктивность – это основное хозяйственно полезное свойство животного. Продуктивность и продукция – это два похожих по звучанию и разных по значению термина. Некоторые животные способны давать одновременно несколько видов продукции (мясную, яичную, шерстную, рабочую, племенную и т. д.). У рыб продукция – в основном мясо и икра.

Под продуктивностью в рыбоводстве понимают суммарный прирост массы рыб, получаемый за определенный промежуток времени с единицы площади или объема (пруда, бассейна и т. д.).

Таким образом, продуктивность представляет собой интегральный признак, зависящий в своем выражении от двух основных показателей: скорости роста рыб и их жизнеспособности.

3.2. Факторы, влияющие на скорость роста рыб

Скорость роста является важным селекционным признаком. На рост и развитие животных влияют наследственные факторы и факторы окружающей среды.

Влияние наследственных признаков. Наследственность обуславливает деятельность желез внутренней секреции, нервной системы и закономерности онтогенеза, что определяет рост и развитие животных. Особо важная роль в формообразовательных процессах принадлежит ДНК, РНК и белкам.

К наследственным факторам (генотип) относятся: вид животного, порода, направление продуктивности, тип, гибридизация.

Влияние эндокринной системы. На ранних стадиях развития животного в его организме формируется эндокринная система, которая становится впоследствии внутренним регулятором процессов роста и развития. Важнейшую роль при этом выполняют гипофиз, щитовидная и половая железы, гормоны которых оказывают специфическое действие на организм.

Влияние внешних факторов на рост и развитие. Из многочисленных факторов внешней среды наиболее существенное влияние на показатели роста и развития оказывают такие факторы, как кормление

и условия содержания. Рост рыбы, как и других животных, зависит от совокупности внутренних и внешних факторов.

При организации селекционных мероприятий в рыбоводстве 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. У рыб при определенных благоприятных условиях возможна полная остановка роста в продукционном возрасте (чего обычно не наблюдается у теплокровных домашних животных).

Влияние окружающей среды на скорость роста 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 ($h^2 = 0,2$), 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 %.

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 угне-

тают рост более мелких; это приводит к усилению индивидуальных различий.

Влияние фактора взаимодействия особенно четко прослеживается при сравнении результатов раздельного 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.

3.3. Долголетие рыб и лимиты в показателях их развития

Рост и развитие любого организма неразрывно связаны с такими показателями, как скорость роста, продолжительность жизни, продолжительность хозяйственного использования, или хозяйственное долголетие, и ряд других факторов. Как и все сельскохозяйственные животные, рыбы имеют различную продолжительность хозяйственного использования и сроков их естественного долголетия. Это определяется их наследственностью и индивидуальными особенностями. Во многом долголетие зависит и от факторов окружающей среды.

Предельные размеры и продолжительность жизни рыб весьма разнообразны. Одни виды имеют малую продолжительность жизни и малые размеры, другие доживают до 25–30 лет и накапливают довольно большую массу тела.

Некоторые осетровые (белуга) могут достигать возраста 100 лет и массы тела 1 т и более. В ихтиофауне Беларуси наименьшие размеры имеют колюшка (5–6 см), верховка (6–8 см), снеток (до 15 см) и др. Самой крупной рыбой является сом (длина – до 2 м и масса – около 100 кг). Из промысловых видов к группе рыб с коротким жизненным циклом можно отнести лишь снетка (2–3 года) и ряпушку (до 5 лет); все прочие рыбы имеют среднюю продолжительность жизни.

Предельные размеры и продолжительность жизни специфичны для каждого вида. Большинство, например, лососевых гибнет после первого нереста, осетровые живут довольно долго. Из пресноводных рыб в ихтиофауне Беларуси наиболее долгоживущими являются сом, щука, стерлядь, налим, лещ, из малоценных – окунь, плотва и др. Следует отметить, что вопрос о продолжительности жизни рыб еще далеко не изучен. В настоящее время, в связи со все возрастающим рыбохозяйственным освоением пресноводных водоемов, предельные размеры рыб, приведенные в приложении, встречаются очень редко.

Рыб в товарном рыбоводстве не держат до глубокой старости, как и других сельскохозяйственных животных. Это экономически не выгодно. Племенных животных обычно держат дольше, чем товарных, так как снижение продуктивности происходит раньше, чем воспроизводительных способностей.

Более крупные рыбы живут значительно дольше, чем более мелкие (приложение). Указанные в приложении данные являются примерными, так как на жизнь рыб существенное влияние оказывают темп роста, условия выращивания и гидрохимический режим водоемов.

3.4. Оценка роста и развития рыб

Современная организация рыбного хозяйства немыслима без познания основных закономерностей роста рыб, особенно динамики увеличения массы тела и накопления общей ихтиомассы популяции, являющейся суммарным выражением взаимозависимости многих экологических факторов, индикатором биологического состояния популяции. По величине годового прироста можно судить о характере условий среды и направлении ее реконструкции, правильно рассчитать рациональное промысловое изъятие и соответствующую систему рыбохозяйственных мероприятий.

В селекции используют два похожих по звучанию, но разных по значению понятия: рост и развитие.

Рост – это увеличение живой массы, объема тела и линейных параметров, как отдельных органов, так и организма в целом, за счет накопления в нем активных белковых веществ. Рост – это количественные изменения, происходящие в организме в процессе индивидуального развития. В основе роста лежат три различных процесса: деление клеток, увеличение их массы и объема, увеличение межклеточных образований.

Развитие – это последовательные качественные изменения в организме, заключающиеся в усложнении структуры организма за счет специализации органов и тканей, возникновения новых функций, которые протекают в организме животного от его зачатия до естественной смерти. В основе развития лежат три процесса: специализация, интеграция и морфогенез.

Рост рыбы является видовым приспособлением к условиям среды. При равных условиях особи малых размеров какого-либо вида обеспечивают существование многочисленных популяций, но нередко они усиленно выедаются хищниками. Поэтому для них характерна повы-

шенная воспроизводительная способность или иные биологические приспособления, обеспечивающие поддержание численности на должном уровне (защитные приспособления, охрана икры и молоди, специфические особенности образа жизни и др.). Высокий темп роста и крупные размеры обеспечивают значительное ослабление опасности хищников, но для накопления численности им необходима большая и разнообразная по составу кормовая база, способная обеспечить питание различных возрастных групп.

К методам учета роста и развития относятся: массовый, линейный, объемистый.

В практике животноводства используют в основном массовый метод, который заключается в периодическом взвешивании животных от рождения до конца роста. Известно, что рыбы растут в течение всей жизни, однако далеко не равномерно. У большинства видов в первые годы наиболее интенсивно увеличиваются линейные размеры (длина и высота). С наступлением половозрелости возрастает интенсивность прироста массы. У старовозрастных групп темп роста замедляется и к предельному для вида возрасту становится незначительным. Линейный прирост в первые годы жизни достигает у отдельных видов 18–20 % от общего прироста к предельному возрасту. Ко времени наступления половозрелости линейные размеры рыб составляют 50–70 %. Затем, как правило, с возраста наступления половозрелости прирост начинает снижаться и в 7–8-летнем возрасте не превышает 6–10 %, имея общую тенденцию к дальнейшему снижению.

Линейный рост определяется при помощи периодических измерений животных.

На основании полученных данных о массе рыбы вычисляют три вида прироста: абсолютный (АП), среднесуточный (СП) и относительный (ОП).

1. Вычисление абсолютного прироста:

$$\text{АП} = m_2 - m_1, \quad (3.1)$$

где m_1 – масса животного в начале периода;

m_2 – масса животного в конце периода.

2. Вычисление среднесуточного прироста:

$$\text{СП} = \frac{m_2 - m_1}{t} = \frac{\text{АП}}{t}, \quad (3.2)$$

где t – время выращивания.

3. Вычисление относительного прироста:

$$\text{ОП} = \frac{m_2 - m_1}{m_1} = \frac{\text{АП}}{m_1}. \quad (3.3)$$

Увеличение массы в первый год не достигает 1 % даже у самых быстрорастущих рыб, во второй год прирост составляет 2–4 %, в третий – 6–10 %. Далее годовой прирост увеличивается до специфического для каждого вида возраста и лишь после этого начинает постепенно замедляться в связи с общим старением организма. К моменту наступления половозрелости масса рыб достигает лишь 15–20 % от массы, которой они достигают к 8-летнему возрасту. В последующие годы максимальный годовой прирост составляет у медленнорастущих рыб 24–26 %, у леща и судака – до 27 %, у язя – 30 %, у щуки – 35–42 %.

Максимальный прирост массы у видов с коротким жизненным циклом наступает раньше, чем у рыб со средней продолжительностью жизни, а у последних – раньше, чем у долгоживущих. Средний возраст наибольшего прироста ихтиомассы у рыб в водоемах Беларуси наступает примерно в 8–9-летнем возрасте. У язя – в 7–8 лет, щуки и карася – 6–7, плотвы – 7, красноперки – 6, окуня – 5, ряпушки – 3 года и т. д. Для хозяйственных целей наибольший интерес представляют именно эти возрастные группы, на которые необходимо ориентироваться при установлении минимальных промысловых размеров рыб.

Однако следует отметить, что относительная характеристика роста рыб, позволяющая определить возраст наибольшего прироста ихтиомассы, не отражает специфической для каждого вида абсолютной скорости роста, знание которой определяет степень хозяйственной ценности того или иного вида. Поэтому в практических целях большой интерес представляет сопоставление абсолютного роста рыб по годам. По темпу прироста массы рыбы Беларуси делятся на несколько групп, каждая из которых имеет свое хозяйственное значение: группа рыб с очень высоким темпом роста, группа рыб с высоким темпом роста, группа рыб со средним темпом роста, группа рыб с низким темпом роста.

В группу рыб с очень высоким темпом роста входят хищники: щука, судак, ручьевая форель, сом. Они достигают к 3-летнему возрасту массы более 500 г, а к 5-летнему – 1000–2500 г и более. Жерех достигает к 5-летнему возрасту массы 700–1000 г; из бентософагов уже в 3-летнем возрасте имеют высокую массу (более 500 г) карп, амурский сазан, чудской сиг при благоприятных условиях обитания. Максимальный годовой прирост у судака достигает 500–1000 г (река Припять) и даже 1250 г (озеро Укля), у щуки – 1450 г (река Днепр), у форели – 500 г (река Гайна), у жереха – 580 г (река Западная Двина), у карпа – 1350 г (рыбхоз «Изобелино») и т. д. В рыбохозяйственном от-

ношении это рыбы основного промыслового комплекса, но численность хищников подлежит регулированию в зависимости от состава ихтиофауны и направления хозяйственного использования данного водоема.

В группу рыб с высоким темпом роста входят представители бентософагов (стерлядь, лещ, язь, усач, хариус), достигающие к 6-летнему возрасту массы более 500 г и дающие высокий прирост ихтиомассы в последующие годы. Максимальный годовой прирост у леща достигает 500 г (река Неман, озеро Мясстро), у язя – 420 г (река Днепр), у усача – 275 г (самки, река Днепр). В рыбохозяйственном отношении это рыбы основного промыслового комплекса, они подлежат охране для накопления высокой численности.

В группу рыб со средним темпом роста входит большая группа бентософагов (голавль, сырть, белоглазка, линь, карась), планктонофагов (ряпушка, синец, чехонь), хищников (угорь, налим) и др. В отдельных водоемах в какой-то степени к этой группе можно отнести плотву и окуня. Средняя масса большинства этих рыб к 6-летнему возрасту достигает лишь 300–500 г, но прирост ихтиомассы у них в последующие годы остается еще довольно высоким. Максимальный годовой прирост не превышает 100–150 г и лишь у отдельных видов достигает 225 г (головань, река Неман, и др.). Значение этой группы в рыбохозяйственном отношении двоякое: одни в определенных условиях могут быть видами основного комплекса (ряпушка, голавль, линь, карась, сырть, угорь), другие – сопутствующими (синец, чехонь, подуст), третьи – нежелательными компонентами ихтиокомплекса, численность которых необходимо всемерно ограничивать. При ориентации хозяйства на ценных бентософагов, например, на леща, отдельные виды этой группы (белоглазка, плотва, окунь), вступающие с основным компонентом ихтиофауны в противоречия из-за пищи и мест обитания, становятся сорными и подлежат истреблению.

Группа рыб с низким темпом роста – самая многочисленная группа рыб наших водоемов, отдельные виды которой способны быстро накапливать высокую численность. В состав ее входят бентософаги (густера, плотва, окунь, ерш, елец, пескарь, быстрянка, колюшки, бычок-песчаник), планктонофаги (уклея, верховка) и ряд других. Большинство из них имеет небольшой прирост длины лишь в первые 2–3 года, а затем он резко падает. Больших размеров эти рыбы не достигают, и только отдельные экземпляры красноперки, густеры, окуня, плотвы могут иметь массу 700–1000 г, но лишь в возрасте 11–13 лет и

более. Максимальный годовой прирост их даже в старших возрастах не превышает 60–90 г, они лишь могут быть дополнением к основному комплексу, но при ограничении их численности. К этой группе относятся большое количество видов с коротким жизненным циклом, численность которых невелика, и серьезного влияния на состояние запасов промысловых рыб они не оказывают (личинки миног, снеток, голянь, верховка, горчак, голец, щиповка, подкаменщик и др.). Во многих случаях эти виды могут быть кормом для ценных видов (форели, судака, жереха, голавля и др.).

Большинство рыб в водоемах Беларуси обладает довольно стабильным ростом. У некоторых (щука, плотва, карась, окунь и др.), в зависимости от условий обитания и главным образом от обеспеченности пищей, рост подвержен большим индивидуальным колебаниям. Например, у щуки, даже в пределах одного и того же водоема, наблюдается большая изменчивость темпа роста, хотя во всех случаях он остается высоким. Карась в условиях высокой численности и бедности кормовой базы может давать самый минимальный прирост массы, вплоть до образования карликовых форм, в то время как в водоемах с хорошей кормовой базой он дает высокий прирост ихтиомассы. Значительные колебания темпа роста в зависимости от условий обитания наблюдаются у всех промысловых рыб, но у большинства они варьируются в пределах видовой специфики что очень важно учитывать при планировании рыбохозяйственных мероприятий. При определении хозяйственной ценности того или иного вида по приросту его ихтиомассы биологические свойства его надо обязательно сопоставлять с условиями водоемов, в особенности с кормовыми ресурсами и относительной численностью обитающих в нем рыб.

Для обоснования правильного ведения рыбного хозяйства наибольший интерес представляет динамика прироста ихтиомассы всей популяции промыслового вида, величина которой является функцией численности отдельных поколений, темпа роста, естественной и промысловой убыли стада.

Динамика роста и величина ихтиомассы популяции разных видов различны. При одинаковой исходной численности виды с более высоким темпом роста дают значительно больший прирост ихтиомассы. Например, от исходной численности 1000 шт. в 2-летнем возрасте ихтиомасса щуки к 6-летнему возрасту достигает в Днепре 1680 кг, в Припяти – 740 кг, в озере Лисно – 625 кг, в озере Червоное к 5-летнему возрасту – 880 кг; форели в реке Гайна к 4-летнему возрасту – 402 кг.

Максимальная ихтиомасса судака – 285 кг, жереха – 240 кг, леща – 222 кг, язя – 117 кг, в то время как ихтиомасса плотвы и только в озере Мядель, где темп ее роста очень высокий, достигает 53 кг. Очень низкая ихтиомасса у густеры, красноперки, ерша и других тугорослых и малопродуктивных видов. Поэтому хозяйство должно быть заинтересовано в том, чтобы промысловый ихтиокомплекс водоема составляли рыбы с высоким темпом роста, т. е. высокопродуктивные, способные обеспечить наибольший выход рыбопродукции.

Эффективность роста контролируется путем сравнения темпа роста рыбы за определенный период (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Контрольные нормы роста сеголетков карпа и растительноядных рыб

Месяц	Декада	Ориентировочный прирост молоди рыб, г	
		Карп	Растительноядные рыбы
Июнь	I	0,5	0,5
	II	1,0	0,5
	III	1,5	1,0
В среднем за месяц		3,0	2,0
Июль	I	2,0	2,0
	II	2,0	2,5
	III	2,0	3,0
В среднем за месяц		6,0	7,5
Август	I	5,0	3,0
	II	4,0	3,0
	III	3,0	2,0
В среднем за месяц		12,0	8,0
Сентябрь	I	2,0	2,0
	II	2,0	0,5
	III		–
В среднем за месяц		4,0	2,5
В среднем за сезон		25,0	20,0

Решающим фактором, определяющим величину и качественное состояние стад промысловых рыб, является обеспечение пищевых потребностей рыб. При хороших условиях питания происходит ускорение роста, более раннее половое созревание, увеличение плодовитости, упитанности, жирности и других качественных показателей, обеспечивающих более быстрый темп воспроизводства.

Показатели прироста двухлетков и трехлетков карпа представлены в табл. 3.2.

Таблица 3.2. Суточный прирост двухлетков и трехлетков карпа, г

Месяц	Декада	Двухлетки		Трехлетки	
		Суточный прирост, г	Средняя масса, г	Суточный прирост, г	Средняя масса, г
Май	II–III	1,0	55	3,0	180
Июнь	I	1,5	70	4,6	226
	II	2,1	91	5,4	280
	III	2,9	120	6,0	340
В среднем за месяц		2,1	120	5,3	340
Июль	I	2,9	149	6,2	402
	II	3,7	186	6,8	470
	III	4,9	235	8,0	550
В среднем за месяц		3,8	235	6,3	550
Август	I	3,7	272	6,1	611
	II	3,2	304	4,4	655
	III	2,6	330	2,5	680
В среднем за месяц		3,2	330	4,3	680
Сентябрь	I–II	0,5	340	1,0	700
В среднем за сезон		2,3	340	4,2	700

Общее ухудшение питания ведет к замедлению темпа роста, более позднему наступлению половозрелости, удлинению возрастного ряда впервые созревающих особей, уменьшению плодовитости, происходит значительное снижение продукционной способности рыб, увеличение естественной гибели, снижение темпа воспроизводства. Поэтому одной из важнейших задач является рациональное использование кормовых ресурсов.

В настоящее время, вследствие омоложения и сокращения численности стада ценных промысловых рыб, а также засорения водоемов малопродуктивными видами, кормовые ресурсы используются далеко не рационально.

Данные о средней массе рыб, подлежащих вылову, представлены в табл. 3.3.

Таблица 3.3. Средняя масса рыб, подлежащих вылову

Вид рыб	Среднештучная масса, г		
	Трехлетки	Четырехлетки	Пятилетки
Карп	700	1300	2000
Толстолобики	600	1100	2400
Белый амур	500	1000	1600
Серебряный карась	150	300	450

3.5. Экстерьерные признаки

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 рыб. Селекция на ускоренный темп роста у форели может привести к церроидному перерождению печени.

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

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

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

Для получения показателей, характеризующих телосложение рыб, определяют следующие параметры:

P – живая масса рыбы;

l – длина тела (от конца рыла до конца чешуйного покрова);

C – длина головы (от конца рыла до конца жаберной крышки);

H – наибольшая высота тела;

B – наибольшая ширина тела;

O – наибольший обхват тела.

На основании полученных данных рассчитывают соответствующие селекционные индексы и коэффициенты.

K_y – коэффициент упитанности:

$$K_y = \frac{P}{l^3} \cdot 100 \%. \quad (3.4)$$

ОДГ – индекс относительной длины головы:

$$\text{ОДГ} = \frac{C}{l} \cdot 100 \%. \quad (3.5)$$

ОВТ – индекс относительной высоты тела, индекс прогонистости:

$$\text{ОВТ} = \frac{l}{H}. \quad (3.6)$$

ОШТ – индекс относительной ширины тела:

$$\text{ОШТ} = \frac{B}{l} \cdot 100 \%. \quad (3.7)$$

ОО – индекс относительного обхвата:

$$\text{ОО} = \frac{O}{l} \cdot 100 \%. \quad (3.8)$$

В процессе одомашнивания и селекции рыб (особенно карпа) показатели телосложения сильно изменились. Культурным формам, отселекционированным по темпу роста, свойственны более высокоспинная, округлая форма тела, высокое значение индексов Ку, ОШТ, ОО при соответственно меньшем значении показателя ОВТ.

Наиболее высокие значения индекса относительного обхвата и ширины тела имеют сравнительно быстрорастущие виды (лещ, густера, сазан, вобла), в то время как медленнорастущие виды (форель, выюн, сельдь) имеют более прогонистую форму тела и у них выше показатель индекса относительной высоты тела.

Индивидуальному промеру подлежат все самки первого бонитировочного 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 тела (H), наибольшую толщину тела (B) и наибольший обхват (O).

Измерения длины, высоты и толщины тела рыб проводят на специальной мерной доске с помощью специального угольника (рис. 3.1). Для измерения обхвата используют мерную ленту (сантиметр).

Материалы подвергают статистической обработке с определением закономерностей.

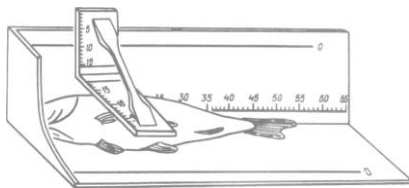


Рис. 3.1. Определение толщины тела рыбы с помощью двугранного мерного угольника (толщина тела рыбы, равная 10 см)

В ряде случаев у карпа выявлена корреляция между формой тела и признаками продуктивности: темпом роста, выживаемостью, плодовитостью. Двухлетки карпов, имевшие при посадке на выращивание более низкие значения ОВТ, т. е. относительно высокоспинные, обнаружили явное преимущество по скорости роста и продуктивности по сравнению с группой прогонистых карпов, у которых показатель ОВТ значительно выше. Вместе с тем в ряде других исследований достоверных связей между экстерьерными показателями и признаками продуктивности не выявлено. Однако положительная корреляция между высокоспинной формой тела и ростом у рыб сохраняется лишь до определенного предела. Чрезмерная высокоспинность может привести к анатомическому дефекту – искривлению позвоночника, что, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности и темпа роста. Примером может служить айшгрудский карп: усиленная селекция на высокоспинную (округлую) форму тела привела к ослаблению жизнеспособности и последующей утрате этой ценной породы.

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

С хозяйственной точки зрения более желательны рыбы с меньшим количеством чешуи на теле. В связи с этим особенно привлекательны голые карпы, но они обладают пониженной продуктивностью. Важное значение поэтому имеет выведение малочешуйных форм разбросанного карпа, характеризующихся почти полной редукцией чешуйного покрова. Таковы, например, современные немецкие карпы, есть отводки изобеленского карпа. 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 рыбы. 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 бассей-

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

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

Некоторые гены окраски могут представлять интерес в связи с положительным плейотропным действием на хозяйственно важные признаки. Так, ген I, 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.

Пример. Рассчитать индекс относительной высоты тела (индекс прогонистости) и коэффициент упитанности у производителей карпа, если известно, что живая масса находится на уровне 3,9 кг. Длина тела составляет 45 см, высота тела – 15,0 см. Обосновать полученные результаты, если у карпа, отселекционированного по скорости роста, $K_y = 3,2 \%$.

Решение.

1. Вычислим индекс относительной высоты тела (ОВТ):

$$\text{ОВТ} = \frac{l}{H} = \frac{55}{15,0} = 3,7.$$

2. Переведем массу карпа из килограммов в граммы: 3,9 кг = 3900 г.

3. Рассчитаем коэффициент упитанности:

$$K_y = \frac{P}{l^3} \cdot 100 \% = \frac{3900}{45^3} \cdot 100 \% = \frac{3900}{91125} \cdot 100 \% = 4,3 \%.$$

4. Сравним полученный коэффициент упитанности с требуемым показателем по селекционной программе: $K_y = 4,3 > K_{y_{\text{ст}}} = 3,2$.

Коэффициенты упитанности у изучаемой рыбы значительно выше стандартных значений. Это свидетельствует о направленной селекционной работе в данном хозяйстве.

3.6. Интерьерные признаки

К интерьерным признакам, характеризующим качество продукции, относятся такие показатели, как содержание жира и число межмышечных косточек. Для оценки селекционного материала используют и другие признаки: строение осевого скелета и количество позвонков, относительную длину кишечника, особенности морфологии плавательного пузыря. Сложность работы со всеми этими признаками (как и с другими интерьерными показателями) состоит в трудности их прижизненной оценки. Иногда для этой цели используют рентгеновские установки.

Индекс относительной длины кишечника (ОДК):

$$\text{ОДК} = \frac{i_k}{l} \cdot 100 \%. \quad (3.9)$$

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

Соотношение длин камер (передней и задней) плавательного пузыря использовано в селекционных работах с карпом как диагностический признак для оценки доли наследственности амурского сазана.

У амурского сазана задняя камера плавательного пузыря хорошо развита и несколько длиннее передней. У карпа, наоборот, задняя камера укорочена.

Редукция задней камеры очень сильно выражена у украинских карпов.

Пример. Рассчитать индекс относительной длины кишечника (ОДК), если известно, что длина тела составляет 75 см, длина кишечника – 45 см.

Решение.

Вычислим индекс относительной длины кишечника (ОДК):

$$\text{ОДК} = \frac{i_k}{l} \cdot 100 \% = \frac{45}{75} \cdot 100 \% = 60 \%.$$

3.7. Физиологические показатели

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

Установлено, что двухлетки карпа, отстающие в росте, характеризуются относительно невысоким содержанием гемоглобина в крови. 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. Особи с повышенным уровнем гемоглобина отличаются большей устойчивостью к кислородному голоданию. Специальными опытами установлено, что у карпа устойчивость к гипоксии тесно коррелирует с жизнеспособностью, а в некоторых случаях и со скоростью роста.

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.

3.8. Жизнеспособность и устойчивость рыб к заболеваниям

Жизнеспособность относится к количественным признакам. Однако по характеру индивидуального проявления этот селекционируемый признак является альтернативным (рыба или погибает, или выживает). Это затрудняет применение к данному признаку обычных методов отбора.

Для повышения интенсивности отбора по жизнеспособности проводят выращивание селекционируемого материала на так называемом провокационном сроке, усиливая действие фактора, по которому ве-

дется отбор. Менее устойчивые особи погибают, более приспособленные сохраняются.

Жизнеспособность находится под контролем естественного отбора и у отдельных видов рыб идет в противоположном направлении с естественным отбором. Так, дикий сазан имеет жизнеспособность намного выше, чем любая порода карпа, несмотря на постоянную селекцию по данному признаку. Селекция на жизнеспособность 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. Самая серьезная трудность возникает при селекции рыб на устойчивость к заболеванию. Это связано с чрезвычайно медленным темпом селекционного процесса в сравнении с темпом эволюции самого возбудителя, что обеспечивает высокую приспособляемость последнего. Ведется селекционная работа на устойчивость рыб к разным токсичным 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 токсичных веществ, что может быть опасным для человека.

Для определения жизнеспособности рыб вычисляют показатель сохранности, или выживаемости:

$$\text{выживаемость} = \frac{\text{количество рыбы при облове}}{\text{количество рыбы при посадке}} \cdot 100 \%. \quad (3.10)$$

3.9. Селекция рыб на эффективность использования корма

Селекция на эффективность использования корма рыбой 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; 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 рыб. 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.

3.10. 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.

Характерным показателем пищевой ценности рыбы является выход тушки, или убойный выход (УВ). Убойный выход – это отношение массы тушки к живой массе рыбы, выраженное в процентах. Масса тушки – это масса тела рыбы без головы, внутренних органов и чешуи.

$$\text{УВ} = \frac{M_{\text{т}}}{\text{Ж.м}} \cdot 100 \%. \quad (3.11)$$

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

вых качеств мяса. Снижение жирности мяса является одним из направлений селекции карпа в Венгрии. Однако методика прижизненного определения жирности еще не разработана, что затрудняет проведение селекции по этому признаку.

Число межмышечных косточек как селекционный признак представляет интерес в работах с карповыми рыбами. Большое количество мелких межмышечных косточек у карповых рыб снижает их пищевую ценность, потребительские качества, 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 варьируется от 53 до 134 (в среднем 80), у немецкого карпа – 70–134 (в среднем около 100). Высокая внутрипопуляционная изменчивость по числу межмышечных косточек (коэффициент вариации более 10 %) указывает на возможность эффективного отбора по этому признаку.

Путем использования рентгена отселекционированы породы карпа, практически не имеющие твердых межмышечных косточек. Однако селекция в этом направлении приводит к снижению жизнеспособности рыб.

Условно тело рыбы разделяют на съедобные и несъедобные части и органы. К съедобным частям относятся мышцы отдельно или с кожей, икра, молоки, печень и голова. К несъедобным частям – чешуя, кости, печень, плавники, кишечник, плавательный пузырь, желудок.

Выход съедобных частей более полно характеризует коэффициент мясности (K_m):

$$K_m = \frac{\text{мясо}}{\text{кости}}. \quad (3.12)$$

Тема 4. ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ РЫБ

- 4.1. Плодовитость.
- 4.2. Скорость полового созревания.
- 4.3. Сроки созревания производителей в нерестовый период.
- 4.4. Приспособленность рыб к заводскому воспроизводству.

4.1. Плодовитость

Размножение – это важнейший жизненный процесс, обеспечивающий воспроизводство популяции и сохранение вида. Этот процесс у

рыб имеет ряд специфических черт, так как данные животные живут в воде. Прежде всего, это наружное оплодотворение и большое количество икры, оставляемой одной особью после выметывания.

У большинства рыб оплодотворение и инкубация икры в воде влечет за собой большую гибель потомства на ранних стадиях онтогенеза, поэтому для сохранения вида в процессе эволюции у рыб выработалась или большая плодовитость, или забота о потомстве.

Плодовитость рыб намного больше, чем наземных позвоночных животных, и она сильно варьируется в зависимости от вида рыб. Наиболее плодовиты рыбы, откладывающие плавающую (пелагическую) икру. Меньшую плодовитость имеют рыбы, откладывающие икру на растениях. У рыб, охраняющих или прячущих свою икру, плодовитость самая низкая (трехиглая или девятииглая колюшка, теляпии, морской конек, змееголов, горчаки, судак, цикады и др.). В зависимости от места обитания и способа откладывания икры выделяют несколько основных и ряд промежуточных экологических групп рыб.

На рис. 4.1 представлена схема различных экологических групп рыб.



Рис. 4.1. Схема различных экологических групп рыб

Приведенная классификация охватывает не всех рыб, имеются промежуточные формы: рыбец может нереститься на растительности и на камнях, т. е. одновременно как фитофильная и литофильная рыба.

У одного и того же вида плодовитость может сильно изменяться в зависимости от размера и возраста рыб, а также от условий питания.

В рыбоводстве важны, прежде всего, показатели плодовитости самок. Различают три вида плодовитости (рис. 4.2).

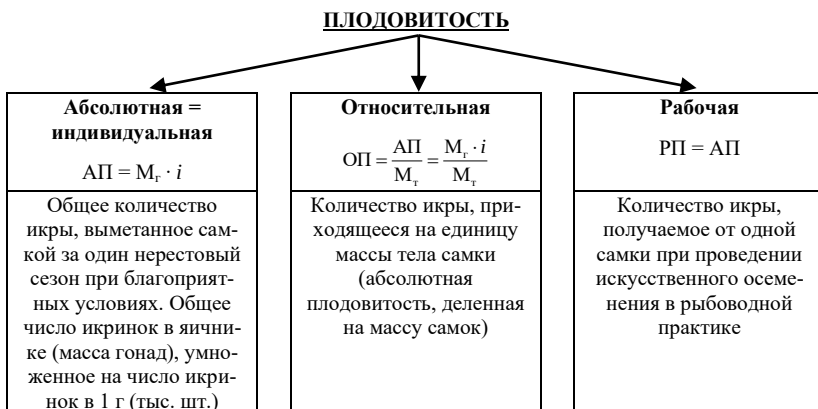


Рис. 4.2. Схема различных видов плодовитости

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

Важнейшей рыбоводной характеристикой при анализе плодовитости является число личинок, получаемых от одной самки. Этот показатель зависит от множества факторов:

- 1) качество используемых самцов;
- 2) условия получения потомства;
- 3) способ получения потомства и т. п.

Число личинок в целом тесно коррелирует с плодовитостью самок и может быть использовано 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 не высокую плодовитость. Отбор по плодовитости проводят и в работах с карпом.

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

У впервые нерестующих рыб изменчивость всех показателей плодовитости может быть сильно увеличена за счет неравномерного созревания разных особей. Коэффициент вариации у самок карпа по рабочей плодовитости в 5-летнем возрасте составляет 55 %, в 6-летнем возрасте он снижается до 31 % и в дальнейшем существенно не изменяется. Высокая вариабельность по плодовитости отмечена и у впервые нерестующих самок пеляди.

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. Следовательно, селекция по массе тела может привести и к увеличению плодовитости рыб. Интересные данные получены М. А. Андрияшевой на пеляди. Отбор более крупных рыб в годовалом возрасте привел к увеличению абсолютной 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. Тем не менее у многих видов обнаружена значительная генетическая изменчивость по плодовитости, о чем косвенно свидетельствует высокая повторяемость этого признака. В опытах

А. М. Зоновой 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. В опытах с пелядью за одно поколение отбора рабочая плодовитость возрастает на 30–45 %. Реализованная наследуемость по плодовитости составляет 0,52–0,57. Однако необходимо иметь в виду, что повышение плодовитости может быть связано с улучшением условий выращивания рыб, т. е. это не генотипическая, а модификационная изменчивость.

Важное значение для оценки воспроизводительной способности рыб 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 сигов 3 %, у других рыб (радужная форель, карповые, тиляпия) – 5–7 %.

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

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

4.2. Скорость полового созревания

Половая зрелость у разных видов рыб наступает в разном возрасте. Так, рыбы с коротким жизненным циклом созревают в годовалом возрасте (верховки, уклейки). Рыбы с продолжительным жизненным циклом (например, осетровые) становятся половозрелыми в возрасте 6–12 лет (осетр) и даже 18–20 лет (белуга и калуга). Половозрелость очень сильно зависит от температуры воды и наличия пищи. Достигнув половой зрелости, рыбы совершают нерестовые миграции, перемещаясь от места нагула или зимовки к местам нереста. Это объясня-

ется приспособлением к наиболее благоприятным условиям для эмбрионального и постэмбрионального развития молоди.

Скорость полового созревания, как и плодовитость, относится к числу важнейших характеристик воспроизводительной способности рыб. У рыб с медленным половым созреванием (осетровые, растительноядные рыбы и др.) селекция направлена на получение зрелых производителей в более раннем возрасте. Это 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.

Однако с хозяйственной точки зрения важно, чтобы половое созревание наступало только после достижения рыбами товарной массы, поскольку по мере приближения половой зрелости темп роста рыб существенно снижается. Замедление соматического роста у самок наблюдается при переходе гонад в III стадию зрелости. Поэтому в южных районах иногда возникает необходимость проводить селекцию на более позднее половое созревание. Так, в Туркмении самцы карпа созревают в возрасте одного года, а самки – одного-двух лет, что является одной из причин снижения рыбопродуктивности прудов. Этот вопрос особенно актуален при выращивании карпа в тепловодных хозяйствах, где самцы становятся текущими в возрасте нескольких месяцев.

Изменчивость по срокам наступления полового созревания отмечена у всех видов рыб. У карпа в южной зоне 60–70 % рыб созревают в возрасте 5 лет, а в северных – в возрасте 6 лет; однако при оптимальных условиях содержания отдельные самки могут давать потомство уже в 4-летнем возрасте. Для территории Республики Беларусь у карпа половое созревание наступает примерно к 5 годам. Внутрипопуляционная изменчивость по срокам наступления половой зрелости с колебаниями в 1–2 года отмечена также у белого и пестрого толстолобиков.

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 года, в то время как самцы европейского карпа – не ранее 7-го года жизни.

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

4.3. Сроки созревания производителей в нерестовый период

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 необходимо иметь поздненерестующие формы. Это дает возможность приурочить сроки получения личинок ко времени массового развития кормовых организмов в водоеме.

Изменчивость по времени полового созревания самок в нерестовом сезоне особенно высока у видов, находящихся на начальной стадии одомашнивания (растительноядные рыбы, пелядь и др.).

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

В маточном стаде пеляди, выращенной на Центральной электростанции «Ропша» (Ленинградская область), срок созревания в нерестовом сезоне одновозрастных производителей был растянут на 1,5–2 месяца, а кривая распределения самок по срокам созревания оказалась бимодальной. Коэффициент повторяемости признака в смежных нерестовых сезонах был, как и у толстолобика, очень высоким.

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

Высокая изменчивость (C_v) по срокам нереста рыб дает возможность вести эффективную селекцию. 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 единице.

Дифференцировка стада на различные сезонные формы и ее закрепление в ряду поколений может возникать и под влиянием экологических факторов, т. е. 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 модификационная гетерогенность производителей по срокам сезонного созревания, но не генотипическая.

Наличие существенных различий по срокам нереста у форели и целесообразность селекционных работ в этом направлении были отмечены Х. А. Девисом еще в 1930-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 месяца. В настоящее время проводятся работы по селекции на более раннее созревание стального лосося.

Изменчивость по срокам подготовленности к нересту существует и у карпа. Известно, что амурские сазаны, а также 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.

4.4. Приспособленность рыб к заводскому воспроизводству

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

Селекция на приспособленность рыб к заводскому способу воспроизводства ведется по следующим направлениям:

- 1) синхронность созревания производителей;
- 2) положительный ответ на стимуляцию гонадотропными и синтетическими гормонами;
- 3) повышение устойчивости к влиянию различных стрессовых факторов (травматизм, воздействие гормонов, изменение гидрохимического состава воды, изменение рациона и т. п.);
- 4) увеличение жизнеспособности икры;

5) улучшение жизнеспособности молоди, которая при заводской технологии существенно отличается от молоди, полученной в условиях естественного размножения.

Поскольку все перечисленные признаки поддаются непосредственному контролю, отбор по ним не представляет большой сложности.

Селекция на повышение стрессоустойчивости особенно актуальна в работе с белым толстолобиком. 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 в проведении соответствующих селекционных мероприятий.

Тема 5. ГЕНЕТИКА ПОЛА У РЫБ

- 5.1. Размножение живых организмов и детерминация пола.
- 5.2. Партеногенез как способ размножения живых организмов.
- 5.3. Гиногенез как особый вид размножения живых организмов.
- 5.4. Андрогенез как способ размножения живых организмов.
- 5.5. Хромосомный механизм определения пола.
- 5.6. Формирование половых желез и дифференцировка пола у рыб в онтогенезе.
- 5.7. Оогенез.
- 5.8. Сперматогенез.
- 5.9. Стадии зрелости половых желез.
- 5.10. Процесс оплодотворения у рыб.
- 5.11. Инверсии пола.
- 5.12. Регуляция пола.
- 5.13. Строение зрелых половых клеток.

5.1. Размножение живых организмов и детерминация пола

Размножение (репродукция) – одно из основных свойств живого, под которым понимают способность живых организмов воспроизводить себе подобных, обеспечивая непрерывность и преемственность жизни в ряду поколений. Основными **способами размножения** живых организмов является бесполое и половое размножение.

Бесполое размножение – это воспроизведение себе подобных, в котором участвует только одна родительская особь, из определенной части ее образуются дочерние организмы. К бесполому размножению относятся вегетативное (размножение частями растений), спорообразование (грибы, малярийный плазмодий – деление шизогонией), амитотическое деление (прямое деление клеток протист и бактерий), почкование (гидра, дрожжи, медузы), соматическое деление (деление соматических клеток митозом – непрямым делением), фрагментация (размножение особи фрагментами тела благодаря регенеративной способности организма – дождевой червь, гидра, молочная планария).

Половое размножение свойственно растениям и животным. Обусловлено оно формированием мужских и женских гаплоидных клеток – *гамет*, которые, соединяясь в процессе оплодотворения, дают начало диплоидным клеткам – *зиготам*. При скрещивании в результате процесса расщепления и комбинации генов в потомстве возможно выявление новых приспособительных сочетаний признаков. За счет полового размножения под контролем естественного отбора в наследственном фонде вида накапливаются сочетания генов, способствующие выживанию вида в данных условиях.

Не всегда скрещивание приводит к процессу размножения, и не все виды размножения относятся к истинно половому (рис. 5.1).

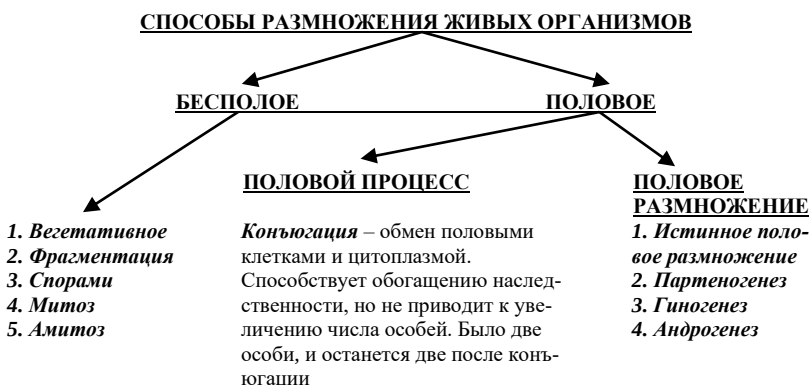


Рис. 5.1. Способы размножения живых организмов

Половое размножение – это прогрессивное в эволюционном отношении размножение живых организмов, подразумевающее размножение нового организма из оплодотворенной яйцеклетки, при котором

происходит объединение генетической информации от двух родителей в одном. Выделяют несколько основных видов полового размножения: истинное половое размножение, половой процесс, или конъюгация, андрогенез и гиогенез.

Истинное половое размножение – это размножение, которое приводит к увеличению численности организмов.

Конъюгация – это процесс, который не приводит к увеличению численности (участвуют в процессе две особи и после процесса остаются две, но уже обновленные).

Андрогенез – это развитие гаплоидного организма после оплодотворения яйцеклетки с элиминированным (уничтоженным) ядром.

Гиогенез – редкая форма полового размножения, при котором развитие зародыша осуществляется без участия отцовской наследственности (после разрушения ядра сперматозоид сохраняет подвижность и способность к оплодотворению).

Партеногенез – это развитие нового организма из неоплодотворенных яйцеклеток (тля, дафния, коловратки, самцы пчел).

У одноклеточных эукариот сразу было три вида копулятивного размножения (изогамия, анизогамия, оогамия). У многоклеточных эукариот в процессе эволюции формирование полового диморфизма шло в следующих направлениях:

- 1) образование женских и мужских гамет;
- 2) переход от изогамии к анизогамии и оогамии;
- 3) образование яйцеклеток с большим содержанием желтка, а затем в связи с внутриутробным развитием появление вторично-олигоцитальных яйцеклеток;
- 4) продуцирование большого количества спермы;
- 5) появление организмов, продуцирующих только сперму (самцов) и только яйцеклетки (самок).

Процесс эволюции различных полов шел длительно, поэтому имело место появление организмов-гермафродитов.

Половое размножение свойственно всем живым существам, кроме некоторых низших, утративших его в процессе эволюции. Половой процесс в последнее время удалось обнаружить даже у таких примитивных организмов, как бактерии. Значение половой дифференциации организмов и полового размножения определяется той ролью, которую играют в эволюции наследственные изменения, связанные с расщеплением, рекомбинацией генов. Они осуществляются благодаря половому размножению, когда любое наследственное изменение, возника-

ющее у одной особи, может распространиться на всю популяцию данного вида.

Половое размножение благодаря объединению генетического материала двух особей ускоряет процесс эволюции.

В хромосомном наборе животных и раздельнополых растений различают обычные хромосомы, или аутосомы, и половые, которые получили название X- и Y-хромосом. Происхождение термина «X-хромосома» связано с обнаруженным в 1891 году Генкингом в мейозе у некоторых насекомых непарного интенсивно окрашивающегося тельца, которое при делении отходило к одному полюсу, другой же полюс его не имел. Генкинг не знал назначения обнаруженного или неизвестного элемента и обозначил его буквой X. Для половых хромосом утвердились названия X- и Y-хромосомы.

Ч. Дарвин объяснил эволюционное значение возникновения половых различий и показал их преимущества в развитии, повышении плодовитости и жизнеспособности, которые дает соединение генетически различающихся половых клеток женского и мужского организмов.

При половом размножении в результате слияния раздельных наследственных факторов возникает защита от действия вредных мутаций. Половой процесс обусловлен разделением полов и наличием мужских и женских особей или образованием разных половых органов у одного и того же организма. Подавляющее большинство животных раздельнополые, а среди растений, наоборот, распространены главным образом обоеполые виды. У раздельнополых организмов яйцеклетки образуются у одних особей, а сперматозоиды или спермии – у других.

Точнее всего определить пол организма можно у взрослой особи после периода полового созревания. Однако определение пола может происходить и на более ранних стадиях оогенеза (рис. 5.2).

Пол организма зависит от взаимодействия двух основных факторов:

- 1) наследственная основа, полученная от родителей;
- 2) условия внешней среды, в которой происходит развитие организма.

Определение пола осуществляется у разных организмов на различных ступенях индивидуального развития.

У диплоидных организмов наследственно обусловлена способность к формированию признаков и свойств как женского, так и мужского пола, но одна из этих тенденций преобладает, в то время как другая подавляется и проявляется только при условиях, исключающих воз-

возможность проявления основной тенденции. Так, у старых самок жаб после отмирания женских половых желез начинается вторичное развитие зачаточных мужских половых желез, и самки приобретают способность функционировать в качестве самцов, но потомство, появляющееся от скрещивания их с нормальными самками, состоит только из самок.

В этом случае выявление подавленной мужской половой тенденции происходит после разрушения женских половых желез, сформировавшихся под влиянием основной половой тенденции.

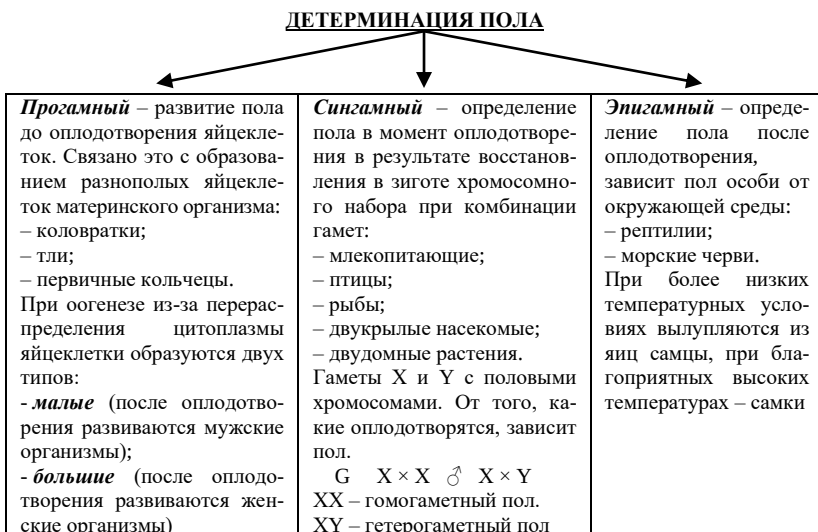


Рис. 5.2. Детерминация пола

Многочисленные результаты опытов на животных и растениях позволяют считать, что организмы обладают бисексуальностью, т. е. имеют способность в определенных условиях формировать женский или мужской пол. Наилучшим доказательством наследственной бисексуальности организмов является изменение пола в онтогенезе в естественных или искусственных условиях.

Один из замечательных примеров смены пола получен на аквариумных рыбках в исследовании Т. Ямамото в 1953 году. Для опыта были отобраны белые и красные медаки. Гетерогаметным полом у этих

рыбок является мужской. Доминантный ген красной окраски R находится в Y-хромосоме, а его рецессивный аллель r – в X-хромосоме.

Пример решения задачи.

Дано: $P_1 \text{ ♀ } X^rX^r \times \text{ ♂ } X^rY^R$
 X^r – белая окраска $G \quad X^r \times X^r; Y^R = 2$
 Y^R – красная окраска $F : \text{ ♀ } X^rX^r$ – белые самки – 50 %
 $\text{ ♂ } X^rY^R$ – красные самцы – 50 %

В этом случае самцы всегда будут красными, поскольку в Y-хромосоме находится доминантный ген R. При указанном типе наследования сыновья всегда будут нести признак отца.

Проклонувшиеся мальки, пока у них еще не дифференцировался половой зачаток, были разделены на две группы, которые содержались до 8 месяцев на двух различных диетах (табл. 5.1):

Таблица 5.1. Схема опыта

1-я диета	2-я диета
Нормальное кормление. X^r – белая окраска Y^R – красная окраска $P_1 \text{ ♀ } X^rX^r \times \text{ ♂ } X^rY^R$ $G \quad X^r \times X^r; Y^R = 2$ $F : \text{ ♀ } X^rX^r$ – белые самки – 50 % $\text{ ♂ } X^rY^R$ – красные самцы – 50 %	Кормление с добавлением женского полового гормона – <i>эстрогена</i>. X^r – белая окраска Y^R – красная окраска $\text{ ♂ } X^rY^R$ – нормальный самец под воздействием женского гормона превращается в самку-инверсанта с гетерозиготным генотипом, как у самца, – $\text{ ♀ } X^rY^R$ $P_2 \text{ ♀ } X^rY^R \times \text{ ♂ } X^rY^R$ Самка-инверсant $\times$ нормальный самец $G \quad X^r; Y^R \times X^r; Y^R = 4$ $F : \text{ ♀ } X^rX^r$ – белые самки – 25 % $\text{ ♂ } X^rY^R$ – красные самцы – 25 % $\text{ ♂ } X^rY^R$ – красные самцы – 25 % $\text{ ♂ } Y^RY^R$ – красные гомогаметные самцы – 25 % $P_2 \text{ ♀ } X^rX^r \times \text{ ♂ } Y^RY^R$ Белая самка $\times$ Красный нормальная $\times$ гомогаметный самец $G \quad X^r \times Y^R = 1$ $F : \text{ ♂ } X^rY^R$ – красные самцы – 100 %

В результате оказалось, что все красные рыбы во второй группе, гетерозиготные, определяемые как самцы X^rY^R , по фенотипу оказались самками с нормальными яичниками и с женскими вторичными половыми признаками.

Они были способны скрещиваться с нормальными красными самцами. В результате скрещивания получали 1 часть (или 25 % белых самок и 75 % красных самцов, из которых 25 % гомогаметных). Крас-

ные гомогаметные самцы могут быть плодовитыми, и при скрещивании с белыми самками в потомстве появляются все мужские мальки красного цвета – 100 %. У крупного рогатого скота иногда рождаются двойни. В случае разнополых близнецов бычки развиваются нормально, а телочки оказываются интерсексами (наружные гениталии женского типа, а внутренние органы – мужского). Таких животных называют фримартинами, они всегда бесплодны. Это обусловлено тем, что на ранних этапах эмбрионального развития между плодами устанавливаются своеобразные взаимоотношения.

Семенники мужского эмбриона раньше начинают выделять в кровь мужские гормоны, которые и вызывают изменение женского эмбриона. У кур функционирует только левый яичник. Если же он в силу возрастных изменений, приводящих к гормональной перестройке в организме, а также из-за болезни или в результате действия других неблагоприятных факторов резецируется, зачаток правой гонады превращается в семенник, в котором могут формироваться нормальные спермии. Половое поведение птицы и внешние признаки (развитие гребня и др.) становятся характерными для особей мужского пола. Генетически женская особь превращается в фенотипического петуха.

У ряда животных различных видов обнаружена патология по половым хромосомам, часто аналогичная таковой у человека. Основной причиной таких аномалий является нерасхождение половых хромосом в процессе митоза дробящей зиготы и нерасхождение половых хромосом в бластомеры на ранних этапах развития особи. Нерасхождение половых хромосом при мейозе и митозе сопровождается появлением в фенотипе особей с аномалиями, затрагивающими морфологические и физиологические системы. Существенно снижается или полностью утрачивается воспроизводительная функция, нарушается общее развитие, проявляется патология нервной и гормональной систем, меняется габитус тела. В результате дальнейших исследований было установлено, что пол определяют не только половые хромосомы, но и аутосомы. Американский генетик К. Бриджес в начале 1920-х годов обнаружил, что у дрозофилы развитие признаков пола сильно изменяется в зависимости от соотношения X-хромосом и аутосом. У этой мухи иногда случайно появляются самки, имеющие триплоидный набор хромосом 3X–3A. Некоторые триплоидные самки плодовиты, но в митозе у них нарушается нормальное расхождение хромосом. Среди нормальных самок и самцов были и такие особи, у которых признаки женского и мужского пола были гипертрофированы (сверхсамки и сверхсамцы).

К. Бриджес пришел к выводу, что у дрозофилы женский пол определяется не наличием двух хромосом, а развитие мужского пола зависит не от сочетаний X- и Y-хромосом. Женский и мужской пол определяются отношением числа X-хромосом к числу наборов аутосом, или половым индексом (X:A).

Это положение легло в основу балансовой теории определения пола, по которой при отношении X:A, равном 1, развиваются самки, а равном 0,5 – самцы; при значении полового индекса большие единицы образуются сверхсамки, меньше 0,5 – сверхсамцы.

5.2. Партеногенез как способ размножения живых организмов

Партеногенез (от греч. *parthenos* – девственница и *genesis* – развитие) представляет собой половое размножение, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Различают две формы партеногенеза (рис. 5.3).



Рис. 5.3. Формы партеногенеза

У некоторых видов после нескольких поколений, развивающихся партеногенетически, появляется поколение самок и самцов, развив-

шихся в результате нормального полового размножения. Например, у тли весеннее однополое поколение, состоящее из самок, сменяется осенним двуполым, состоящим из самок и самцов.

На рис. 5.4 (2) представлен механизм партеногенеза.

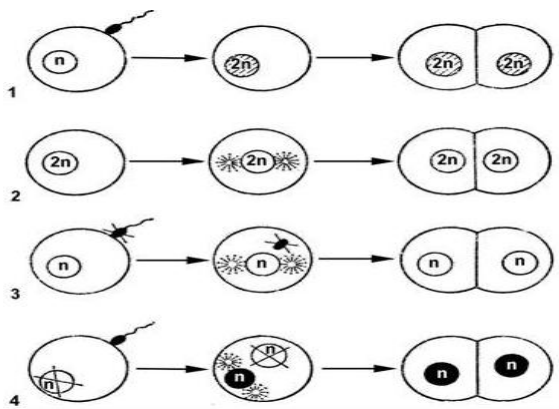


Рис. 5.4. Схемы размножения (1 – нормальное оплодотворение; 2 – партеногенез; 3 – гиногенез; 4 – андрогенез)

У растений чаще встречается диплоидная форма партеногенеза, называемая апомиксисом (от греч. *apo* – верх и лат. *mixtus* – смешанный).

В некоторых случаях апомиксис обуславливается псевдогамией, т. е. ложным оплодотворением яйца, когда один спермий разрушается, а другой лишь стимулирует развитие зародыша из яйцеклетки (сливается с ее центральным ядром и участвует в образовании ткани эндосперма). Такой зародыш наследует признаки материнского растения, а эндосперм – и материнского, и отцовского.

Партеногенез подразделяют на следующие виды:

- **естественный** – яйцо, претерпевшее или не претерпевшее созревания, под влиянием внутренних или внешних причин начинает дробиться и развивается в нормальный эмбрион без какого-либо участия сперматозоида (низшие ракообразные, коловратки, перепончатокрылые – осы, пчелы и др.);
- **искусственный** – экспериментально вызванная активация неоплодотворенных яиц. Честь этого открытия принадлежит русскому

зоологу А. А. Тихомирову, который впервые осуществил искусственный партеногенез в 1885 году на яйцах тутового шелкопряда.

Выделяют также следующие виды партеногенеза (рис. 5.5).



Рис. 5.5. Классификация партеногенеза

5.3. Гиногенез как особый вид размножения живых организмов

Гиногенез – это редкая форма полового размножения, при котором развитие зародыша осуществляется без участия отцовской наследственности (см. рис. 5.4 (3)).

Гиногенез подразделяют:

- на **естественный** (обнаружен у четырех семейств рыб, в том числе у карповых и у серебряного карася);
- **индуцированный** (искусственное получение гиногенетических потомков у видов рыб, размножающихся обычным половым путем – карп, белый амур, белый толстолобик, радужная форель, камбала и др.).

Гиногенетическое размножение можно отнести к типу партеногенетического размножения, т. е. развития зародыша происходит исключительно за счет женского ядра. В отличие от партеногенеза в этом случае необходимо участие сперматозоида для стимуляции развития яйцеклетки, но оплодотворения не происходит. Сперматозоид проникает в яйцеклетку, однако слияние его ядра с ядром яйцеклетки

не происходит. Сперматозоид лишь активирует яйцеклетку. Такое оплодотворение называется ложным, или псевдогамией. При гиногенезе потомство получает наследственную информацию только от матери и тождественно ей по полу и признакам.

Гиногенез обнаружен у гермафродитных круглых червей, живородящей рыбки *Mollienisia formosa* и у серебряного карася *Carassius auratus gibelio*. Гиногенез, как правило, обнаруживается у особей вида на границах его ареала как механизм, гарантирующий здесь сохранение вида.

Гиногенетическое развитие яиц можно вызвать искусственно, если перед оплодотворением сперму облучить рентгеновскими лучами, обработать химическими веществами или подвергнуть действию высокой температуры. При этом разрушается ядро сперматозоида, и оно теряет способность к кариогамии, но такой сперматозоид может активировать яйцо. Естественный и искусственный гиногенез встречается также и у растений и вызывается теми же факторами, что и у животных. В случае естественного гиногенеза развивающиеся особи содержат нормальное диплоидное число хромосом. Искусственный гиногенез часто связан с гаплоидией, поэтому такие зародыши мало жизнеспособны.

Этапы гиногенеза.

1-й этап. Облучение спермы в дозах 100–200 кР; облучение ультрафиолетом в дозе 300 Дж/м³. Воздействие других (высоких доз) мутагенных факторов для генетической инактивации спермиев, т. е. для разрушения хромосом. Облученный сперматозоид сохраняет возможность двигаться в данной среде, проникать в яйцеклетку, снимать блокировку и побуждать яйцеклетку к дальнейшему ее развитию.

2-й этап. Удвоение гаплоидного набора хромосом: *спонтанный* (очень редко) и *искусственный*. В результате шока (воздействие на неоплодотворенные яйца на стадии анафазы II высокой температуры, радиации, давления и других мутагенных факторов) в клетке не происходит расхождение хроматид к двум полюсам, а все хроматиды отходят только к одному полюсу.

Последствия гиногенеза у гиногенетических потомков – *инбредная депрессия*:

- снижение жизнеспособности (на 1-й и 2-й год жизни);
- появление уродств;
- повышение восприимчивости к заболеваниям;
- нарушение в развитии яичников.

Цели применения гиногенеза в селекции:

- 1) ускоренное получение высокоинбредных и высокогомозиготных семейств и линий;
- 2) получение эффекта гетерозиса;
- 3) изучение генов;
- 4) влияние инбредной депрессии;
- 5) получение однополых женских потомств, так как самки позднее созревают и лучше растут, дают икру.

5.4. Андрогенез как способ размножения живых организмов

Андрогенез (от греч. *aneg* – мужчина и *genesis* – развитие) – это развитие оплодотворенной яйцеклетки, у которой собственное ядро погибает еще до оплодотворения. Другими словами, *андрогенез* – это мужской партеногенез – развитие гаплоидного организма после оплодотворения, при котором ядро яйцеклетки по каким-либо причинам элиминировалось (разрушилось). Зародыш развивается за счет информации, поступающей из ядра мужской гаметы и из материнской цитоплазмы (см. рис. 5.4 (4)).

Андрогенез может идти по пути развития гиногенеза, с образованием гаплоидных и диплоидных потомков. Однако полноценным он может быть только тогда, когда в яйцеклетку проникнут одновременно несколько спермиев и если ядра двух гаплоидных спермиев сольются. Это создает условия для восстановления в клетке диплоидного набора хромосом. Потомство при этом размножении наследует признаки отцовского организма.

Андрогенез встречается редко, лишь у некоторых растений (табак, кукуруза) и животных (тутовый шелкопряд, паразитическая оса). Его можно вызвать экспериментально. Так, в 40-х годах прошлого века Б. Л. Астауров путем воздействия на яйцеклетку шелкопряда рентгеновским излучением разрушил ядро и таким образом стимулировал ее развитие по типу андрогенеза.

Развитие особей до взрослого состояния происходит лишь у тутового шелкопряда и паразитической осы. Эти особи оказываются сходными с отцовским организмом и всегда бывают только мужского пола в случае его гомогаметности.

Болгарский генетик Д. Котов в опытах с табаком получил растение с гаплоидным набором хромосом и целиком похожее на отцовскую форму, следовательно, ядро матери не принимало участия в оплодо-

творении и развитие растения началось из клетки, содержащей только ядро спермия.

5.5. Хромосомный механизм определения пола

Несмотря на различные типы определения пола, у живых существ можно наблюдать закономерности при распределении пола. Так, еще Грегор Мендель заметил, что в природе обычно на свет появляется одинаковое количество как мужских, так и женских организмов, т. е. 1:1, или 50 % тех и 50 % других. Такое будет возможно лишь при скрещивании особей, имеющих гетерозиготный (Aa) и рецессивный (aa) генотипы.

$$\begin{aligned} & Aa \times aa \\ & A \quad a \times a \\ & Aa : aa \\ & 50 \% : 50 \% \\ & 1 : 1 \end{aligned}$$

Позднее цитологи доказали эту закономерность при помощи хромосомной теории наследственности, согласно которой каждому организму, его клеткам свойствен свой набор хромосом – **кариотип**.

Типы хромосом:

- **аутосомы** – несут информацию о признаке и не отвечают за определение пола;

- **половые хромосомы** – отвечают за определение пола.

Половые хромосомы принято обозначать буквами латинского алфавита X, Y, Z, W.

X и Z – половые хромосомы, помимо определения пола могут отвечать за признак, Y- и W-хромосомы считаются нулевыми, так как гены в ней несут информацию, которую трудно проследить фенотипически. Эти хромосомы являются партнерами X- и Z-хромосом при мейозе, т. е. при образовании бивалентов.

Пол, у которого две половые хромосомы одинаковые, называют гомогаметным (XX, ZZ). Гомогаметный организм дает один тип гамет $G \rightarrow X$ и $G \rightarrow Z$. Пол, у которого пара половых хромосом представлена разными хромосомами, называется гетерогаметным (XY, XO, ZW). Такие организмы продуцируют различные типы гамет (GX и GY, GZ и GW).

При анализе скрещивания подтверждаем предположение Г. Менделя.

$P_1 \text{ ♀ XX} \times \text{♂ XY}$
 $G \quad X \quad Y$
 X
 $F \text{ ♂ XY} : \text{♀ XX}$
 $50 \% : 50 \%$
 $1 \text{ часть} : 1 \text{ часть}$

$P_2 \text{ ♀ ZW} \times \text{♂ ZZ}$
 $G \quad Z \quad W \quad Z$
 $F \text{ ♂ ZZ} : \text{♀ ZW}$
 $50 \% : 50 \%$
 $1 \text{ часть} : 1 \text{ часть}$

$P_3 \text{ ♀ XX} \times \text{♂ XO}$
 $G \quad X \quad X \quad O$
 $F \text{ ♀ XX} : \text{♂ XO}$
 $50 \% : 50 \%$
 $1 \text{ часть} : 1 \text{ часть}$

$P_4 \text{ ♀ XO} \times \text{♂ XX}$
 $G \quad X \quad O \quad X$
 $F \text{ ♂ XX} : \text{♀ XO}$
 $50 \% : 50 \%$
 $1 \text{ часть} : 1 \text{ часть}$

Хромосомная детерминация пола у живых организмов представлена в табл. 5.2.

Таблица 5.2. Хромосомная детерминация пола у живых организмов

Пол	Организмы	Соматические клетки		Гаметы		Гетерогаметность
		♀	♂	Сперматозоид	Яйцеклетка	
XY	Человек Млекопитающие Двудомные растения Двукрылые насекомые Рыбы	XX	XY	X Y	X	Мужская
ZW	Некоторые виды рыб Птицы Пресмыкающиеся	ZW	ZZ	Z	X W	Женская
XY	Птицы Бабочки	XY	XX	X	X Y	Женская
XO	Кузнечики	XX	XO	X O	X	Мужская
XO	Моль Тля	XO	XX	X	X O	Женская

Гонохористы – строго раздельнополые. Подразделяются на три типа.

1-й тип – дрозифильный тип: радужная форель, карп, белый амур, стальноголовый лосось (табл. 5.3).

Таблица 5.3. **Определение пола у дрозофильного типа**

Пол	Генотип	Половые хромосомы	Число гамет G
♀	Гомогаметный	XX	X
♂	Гетерогаметный	XY	X и Y

2-й тип – у рыб семейства карпозубых (табл. 5.4).

Таблица 5.4. **Определение пола у карпозубых**

Пол	Генотип	Половые хромосомы	Число гамет G
♀	Гетерогаметный	XY	X и Y
♂	Гомогаметный	XX	X

3-й тип – у некоторых видов тилапий разных тип определения пола (табл. 5.5).

Таблица 5.5. **Определение пола у тилапий**

Пол	Генотип	Половые хромосомы	Число гамет G
♀	Гетерогаметный	ZW	Z и W
♂	Гомогаметный	ZZ	Z
♀	Гомогаметный	XX	X
♂	Гетерогаметный	XY	X и YX

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 они выявлены прямым цитологическим анализом. Хромосомная детерминация пола может быть также установлена косвенными методами, например, с помощью гормональной инверсии пола или индуцированного гиногенеза.

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 гетеро-

гаметности пол будущего потомка определяется спермием, а при женской – яйцеклеткой.

Большинству исследованных видов рыб свойственна мужская гетерогаметность. Среди объектов товарного рыбоводства она обнаружена у карпа, белого амура, радужной форели, стальноголового лосося. Женская гетерогаметность широко распространена среди представителей семейства карпозубых (*Cyprinodontidae*). В некоторых случаях близкие виды имеют разный тип определения пола. Например, у тилипии известны виды с мужской и женской гетерогаметностью.

Наряду со строго раздельнополыми видами (так называемыми гонохористами) среди рыб встречаются гермафродиты.

Гермафродиты – это организмы, не имеющие строгого разделения по половой принадлежности. Гермафродиты имеют свою классификацию.

Ювенальный гермафродитизм – женские и мужские половые клетки присутствуют в организме только на ранних стадиях у неполовозрелых особей.

Истинный гермафродитизм – женские и мужские половые клетки остаются и после полового созревания в организме особи, что приводит к самооплодотворению (например, у каменного окуня (*Serranus Scriba*)) или последовательной смене пола в течение жизни, в зависимости от окружающей среды (то рыба самка, то самец семейства губанов).

При гермафродитизме решающая роль в детерминации пола принадлежит, очевидно, негенетическим факторам, а влияние половых хромосом (если они есть) отступает на второй план.

5.6. Формирование половых желез и дифференцировка пола у рыб в онтогенезе

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. В дальнейшем наступает период анатомической и цитологической дифференцировки пола.

Признаки анатомической дифференцировки пола у разных видов рыб различны (рис. 5.6). 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.

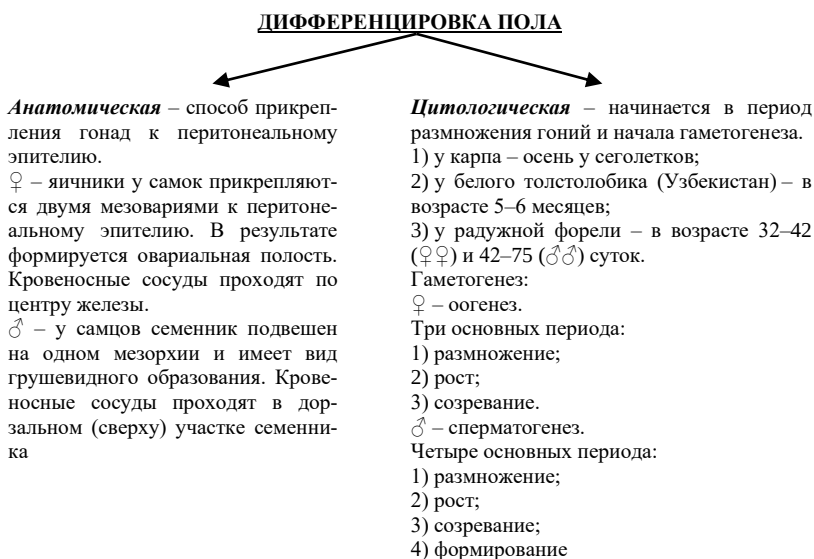


Рис. 5.6. Способы определения пола у рыб

У радужной форели и других представителей рода *Salmo* первыми признаками анатомической дифференцировки пола являются особенности расположения кровеносных сосудов: 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 месяца.

Цитологическая дифференцировка связана с началом гаметогенеза, т. е. превращением первоначально индифферентных гоний в оогонии или сперматогонии.

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.

5.7. Оогенез

Процесс образования мужских и женских половых клеток называется гаметогенезом (рис. 5.7).

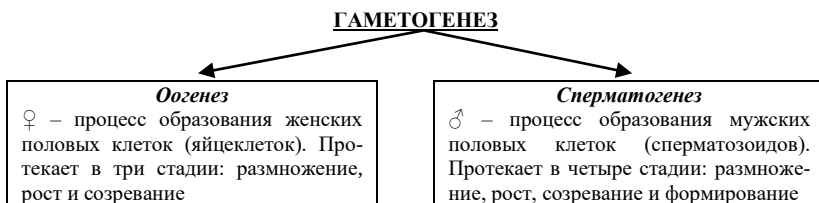


Рис. 5.7. Классификация гаметогенеза

Гаметогенез происходит в гонадах $2n$ (половых железах мужского и женского организма). Он продолжается с момента полового созревания и в течение репродуктивной жизни.

Гаметы – зрелые половые клетки, содержащие гаплоидный набор хромосом (n), по сравнению с соматическими клетками, которые содержат диплоидный набор хромосом ($2n$). Гаметы бывают двух видов: яйцеклетки – зрелые женские половые клетки и сперматозоиды – зрелые мужские половые клетки. Гаметы созревают в гонадах, которые тоже бывают двух видов: яичники – женские половые железы и семенники – мужские половые железы.

Гонии – это незрелые половые клетки, содержащие диплоидный набор хромосом ($2n$), как в обычной соматической клетке. Гонии закладываются еще в эмбриональном периоде в гонадах из зародышевых листков и клеток путем митоза.

В процессе развития женская половая клетка претерпевает существенные изменения, в результате чего она превращается в зрелую яйцеклетку (рис. 5.8, Б). 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.

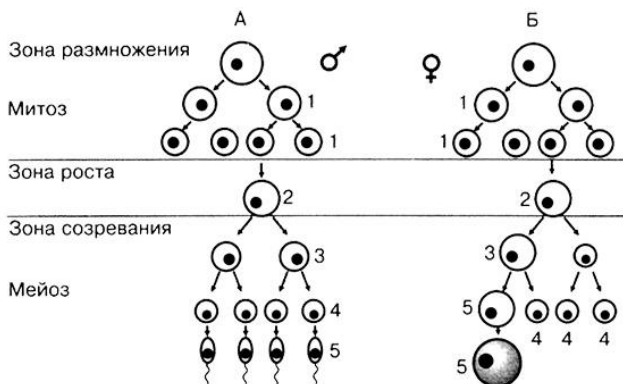


Рис. 5.8. Схема сперматогенеза (А) и овогенеза (Б)

1-я стадия: размножение – многократное деление митозом гоний (незрелых половых клеток) с образованием мелких клеток с диплоидным набором хромосом $2n$.

2-я стадия: рост – в эту стадию сперматогонии и овогонии начинают расти и, накапливая питательные вещества, сперматогонии превращаются в сперматоциты 1-го порядка, а овогонии – в ооциты 1-го порядка. Причем сперматоциты 1-го порядка намного мельче, чем ооциты 1-го порядка, у животных одного вида. В эту стадию делений нет.

3-я стадия: созревание – после увеличения размеров сперматоциты и ооциты 1-го порядка приступают к первому редуцированному мейотическому делению, при котором из одного сперматоцита 1-го порядка $2n$ образуются две равноценные клетки с гаплоидным набором хромосом (n). Эти клетки называются сперматоцитами 2-го порядка. При овогенезе из одного ооцита 1-го порядка ($2n$) благодаря M_1 образуются две неравнозначные (по размерам) клетки: ооциты 2-го порядка с гаплоидным (n) набором хромосом. Деление M_1 неравноценное, в овогенезе одна клетка большего размера (ооцит 2-го порядка) забирает у второй питательные вещества. Вторая клетка называется полярным, или направленным, тельцем. Оно также с гаплоидным набором хромосом, меньшего размера и не участвует в процессе оплодотворения. По-

сле первого мейотического деления сперматоциты 2-го порядка и ооциты 2-го порядка вступают во второе мейотическое деление – эквационное, в результате которого образуются еще по две равноценные клетки с гаплоидным набором хромосом, при сперматогенезе они называются сперматидами. При овогенезе ооцит 2-го порядка делится неравноценно на большую клетку оотид и маленькое полярное тельце. Первое полярное тельце также делится мейозом II и дает себе подобные два маленьких полярных тельца. В результате двух мейотических делений из сперматоцита 1-го порядка в стадии созревания образуется лишь одна полноценная клетка, которая в дальнейшем вступает в процесс оплодотворения, и три клетки, называемые направленными, или полярными, тельцами.

Из 40 сперматоцитов 1-го порядка в процессе оплодотворения примут участие 160 сперматозоидов, а из 40 ооцитов 1-го порядка в оплодотворении будут участвовать лишь 40 яйцеклеток, а 120 направленных телец отдадут свой запас питательных веществ яйцеклеткам и в процессе оплодотворения участвовать не будут.

Весь путь развития женской половой клетки – от ее начальной стадии до зрелого яйца – подразделяют на четыре периода: синаптенный путь, протоплазматический (малый) рост, трофоплазматический рост и период созревания.

Период синаптенного пути связан со вступлением оогония в мейоз. С этого момента женскую половую клетку называют ооцитом (до завершения первого деления мейоза – ооцитом 1-го 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, 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, началь-

ные 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. Последний переносится по кровеносному руслу к ооциту, 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.

В начале периода созревания наблюдается постепенное смещение ядра (зародышевого пузырька) в область анимального полюса яйцеклетки к микропиле. 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 первого направительного тельца и образованием ооцита 2-го порядка с гаплоидным числом хромосом. Вслед за этим сразу же начинается второе деление мейоза, которое протекает до стадии метафазы II. 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 яйчника (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 суб-

страта, присутствие самцов и т. д.). При искусственном воспроизводстве для стимуляции процессов созревания и овуляции применяют гормональные инъекции.

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 °С он завершается в течение 1–2 суток.

5.8. Сперматогенез

Началу сперматогенеза (как и оогенеза) предшествуют многочисленные митозы, ведущие к образованию большого числа сперматогониев (см. рис. 5.8, *А*). Собственно сперматогенез включает три стадии: рост, созревание и формирование сперматозоида (спермиогенез).

Цитологическую основу сперматогенеза (как и оогенеза) составляет мейоз. Мужская половая клетка в начале мейоза называется сперматочитом 1-го порядка. В сперматочите 1-го порядка быстро проходят преобразования профазы первого деления мейоза. У самцов некоторых видов рыб профазы 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 – сперматочитов 2-го порядка.

На стадии созревания проходит второе деление мейоза и образуются сперматиды.

В период спермиогенеза сперматиды претерпевают морфологические изменения (формируются головка спермия с заключенными в ней хромосомами, средняя часть и хвост) и превращаются в зрелый сперматозоид.

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

5.9. 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.

У самок и самцов в процессе полового созревания выделяют пять стадий зрелости половой железы (табл. 5.6).

Таблица 5.6. Основные признаки отдельных стадий зрелости яичника

Стадия зрелости (период оогенеза у ооцитов старшей генерации)	Внешние признаки гонады	Коэффициент зрелости = $\frac{\text{масса гонад}}{\text{масса тела}} \cdot 100 \%$
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
II Протоплазматический рост	Лентовидные, почти бесцветные образования, плотно прилегающие к перитонеальному эпителию. По центру проходит заметный кровеносный сосуд. Половые клетки не различимы. Пол не определяется визуально	Карп: 0,04–0,14 Белый амур: 0,55–0,65 Белый толстолобик: 0,3–0,90 Пестрый толстолобик: 0,16–0,56
III Начало трофоплазматического роста	Гонады светло-желтого цвета. Различимы отдельные ооциты. Пол определяется визуально	Карп: <0,9–1,7 Белый амур: 1,2–1,6 Белый толстолобик: 0,8–7,0 Пестрый толстолобик: 0,4–6,2
IV Трофоплазматический рост – завершение	Обе доли яичника заполняют большую часть полости тела. Половые клетки старшей генерации представлены ооцитами дефинитивного размера; зеленоватого (иногда серо-зеленого с желтым 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 текучей икры	—
VI Посленерестовое состояние	Лопнувшие фолликулы и ооциты последующих генераций	—

Ниже приводятся основные признаки отдельных стадий зрелости семенника (табл. 5.7).

Таблица 5.7. Стадии зрелости семенников

Стадия, гистологическая картина	Внешний вид гонады
I Размножение сперматогоний – до начала мейоза	Тонкие прозрачные тяжи, пол визуально не определяется
II Размножение сперматогоний – до начала мейоза	Некоторое увеличение размеров железы. Гонада становится мутной, серого или бледно-розового цвета. Пол визуально определяется
III Все стадии сперматогенеза: сперматогонии, сперматоциты 1-го и 2-го порядка, сперматиды, немногочисленные сперматозоиды	Резкое увеличение размера железы, цвет белый, желтовато-белый
IV Семенные канальца заполнены сперматозоидами; единичные сперматогонии	Полностью развитый семенник, цвет белый, при разрезе железы отделяются капли спермы
V Семенные канальца заполнены сперматозоидами	Полностью развитый семенник, цвет белый, при разрезе железы отделяются капли спермы
VI Посленерестовое состояние: семенные канальца с остаточными сперматозоидами; сперматогонии	Семенник розоватого цвета, незначительное уменьшение размера железы

Широко используемым в рыбоводстве показателем зрелости половой железы является коэффициент зрелости. У самцов, как и у самок, коэффициент зрелости в процессе полового созревания значительно возрастает: например, у самок 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. Заметное (в сравнении с нормой) снижение коэффициента зрелости связано обычно с нарушениями в развитии гонад, что позднее может привести к снижению плодовитости.

Определение половой принадлежности особи возможно уже на ранних стадиях по признакам анатомической и (или) цитологической дифференцировки пола. Визуально пол может быть определен начиная с II стадии зрелости по форме и цвету половой железы, присутствию (у самок) крупного кровеносного сосуда. Для проверки правильности визуального определения пола можно раздавить под стеклом кусочек гонады: в яичнике II стадии при просмотре под биноклем видны ооциты протоплазматического роста. В специальных исследованиях при необходимости получения точных данных проводят гистологический анализ.

Продолжительность отдельных стадий зрелости гонад и связанный с нею срок наступления половой зрелости зависят от внешних условий (в первую очередь температурных). Например, в Центральной зоне Российской Федерации карп достигает половой зрелости в возрасте 4–5 лет (самки) и 3 лет (самцы), а в Туркмении – в возрасте 1–2 лет (самки) и 1 года (самцы). У самок длительность полового созревания зависит прежде всего 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.

5.10. Процесс оплодотворения у рыб

Механизм оплодотворения – слияние мужских и женских половых клеток (гамет) с образованием зиготы с диплоидным набором хромосом (рис. 5.9).

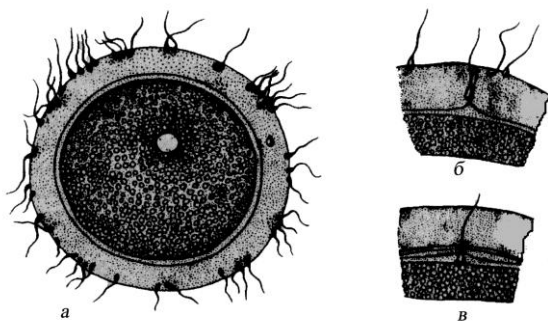


Рис. 5.9. Оплодотворение яйца морской звезды:

- а* – яйцо, окруженное сперматозоидами;
- б* – проникновение сперматозоида в студенистую оболочку яйца;
- в* – проникновение сперматозоида в протоплазму яйца

Общие закономерности процесса оплодотворения, его цитоморфологическая характеристика изучены у рыб достаточно подробно.

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 (рис. 5.10).



Рис. 5.10. Типы оплодотворения

Зрелая овулировавшая яйцеклетка, как отмечалось выше, находится на стадии метафазы II. После проникновения сперматозоида завершается второе деление мейоза и отделяется второе направительное тельце. У карпа отделение второго направительного тельца происходит примерно через 15 мин (при температуре 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.

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.

Наружное оплодотворение – случайный способ осеменения (примитивный). Происходит у большинства водных животных, земноводных. Гаметы выделяются в воду, где и происходит оплодотворение (рис. 5.11).



Рис. 5.11. Виды оплодотворения

У животных в спермальной жидкости находятся миллионы сперматозоидов, каждый из которых активно движется по направлению к яйцеклетке.

Как только первый сперматозоид проникает сквозь мембрану яйцеклетки, тут же образуется оболочка оплодотворения, которая не допускает проникновения в яйцеклетку других сперматозоидов. Затем оба ядра (внутри яйцеклетки) движутся друг к другу и сливаются. Так образуется зигота ($2n$).

В ядре зиготы все хромосомы вновь становятся парными: в каждой паре гомологичных хромосом одна из них отцовская, другая – материнская. Диплоидный набор хромосом, характерный для соматических клеток каждого вида организмов, восстанавливается именно при оплодотворении.

Внутреннее оплодотворение – это осеменение с помощью копулятивных мужских органов в половых путях самки. Особи с наружными половыми органами служат для переноса спермальной жидкости из тела самца в тело самки, где (внутри) происходит оплодотворение (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие).

5.11. Инверсии пола

Открытие и изучение хромосомного механизма определения пола выдвинули задачу искусственного изменения численного соотношения полов и получения у животных желаемого количества особей женского или мужского пола.

У многих сельскохозяйственных животных овладения этим процессом представляет большой практический интерес. Прежде всего это касается птицеводства, где при выращивании яйценосных кур целесообразно получать при инкубации больше курочек, а в хозяйствах мясного направления – больше петушков.

В молочном скотоводстве важно иметь в приплоде как можно больше телочек, в мясном для повышения эффективности откорма выгоднее получать больше быков.

Коконы самцов тутового шелкопряда дают на $1/3$ – $1/4$ больше шелка, чем коконы, из которых развиваются самки. Поэтому использование самцов дает большой хозяйственный и экономический эффект. Современный и в то же время простой метод разделения грен у шелкопряда по полу разработан В. А. Струнниковым и А. М. Гулановой. В одной из аутомосом у шелкопряда имеется доминантный ген черной окраски грен. Под действием рентгеновских лучей небольшой кусочек хромосомы с этим геном был перенесен (транслоцирован) на Y-хромосому, благодаря чему она приобрела метку и ее можно легко

обнаруживать в яйцах на самку (ХУ). При скрещивании самок, обладающих доминантным геном темной окраски, с самцами, имеющими благодаря двум рецессивным генам белую окраску грены, в F₁ образуется грена двух типов: черноокрашенная – на самку и светлоокрашенная – на самца. Рассортировка такой меченой грены производится машинным способом с использованием фотоэлементов. Из отобранной светлоокрашенной грены образуются гусеницы и коконы исключительно мужского пола. Такое раннее выделение самцов позволяет экономить корм и значительно повышает выход шелка.

Регуляция пола может быть использована для решения разных селекционных и хозяйственных задач. В рыбоводстве иногда нужно выращивать особей одного пола. Так, при разведении лососевых, осетровых и карповых рыб более выгодным является выращивание самок, из-за того что они лучше растут и позднее созревают. К тому же самки лососевых и осетровых рыб являются продуцентами деликатесного продукта – красной и черной икры. В других случаях, например при разведении тилляпии, более выгодным является разведение самцов, которые растут значительно быстрее самок. Выращивание однополого потомства предотвращает бесконтрольный нерест и тем самым обеспечивает возможность регуляции численности рыб в водоеме. Последнее очень важно при выращивании быстросозревающих рыб на труднооблавливаемых водоемах.

Для регуляции пола у рыб применяют различные методы. Одним из перспективных способов получения однополого потомства является гормональное воздействие. У рыб дифференцировка половой железы находится под контролем генотипа и осуществляется через эндокринную систему. У самок вырабатываются женские гормоны – эстрогены, у самцов – андрогены.

Введение в определенных дозах мужского гормона (метилтестерона) или женского (эстрадиола) при кормлении молоди на ранних стадиях онтогенеза, соответствующих началу дифференцировки половой железы, приводит к развитию яичников у генетических самцов по женскому типу. Скрещивание самцов-инверсантов с обычными самками позволяет получить однополое женское потомство.

В некоторых случаях получение однополого потомства возможно с помощью скрещивания разных (близких) видов рыб. При скрещивании, например, некоторых видов тилляпий в потомстве появляются только самцы.

1-й вид: ♀ XX – самки тилапий 1-го вида (гомогамет);

♂ XY – самцы тилапий 1-го вида (гетерогамет).

2-й вид: ♀ ZW – самки тилапий 2-го вида (гетерогамет);

♂ ZZ – самцы тилапий 2-го вида (гомогамет).

Пример задачи. Скрестим самок 1-го вида с самцами 2-го вида:

P ♀ XX × ♂ ZZ

G X Z

F₁ XZ – 100 % самцы гетерогаметные.

Как выяснили генетики из Института биологии моря ДВО РАН (Владивосток) и московского Института общей генетики РАН, в популяциях горбуши часто встречается инверсия пола – фактические половые признаки не соответствуют генетической программе. Ученые считают, что это весьма эффективный способ поддерживать численность популяций.

Чтобы выяснить, насколько распространена инверсия пола у горбуши, они исследовали ДНК из сердечной ткани. Рыб ловили в реках, когда те шли на нерест. У лососевых мужские и женские хромосомы отличаются лишь по структуре ДНК, поэтому, чтобы обнаружить мужскую Y-хромосому, приходится делать сложный химический анализ.

У людей врожденная инверсия пола – это дефект, а в популяциях горбуши за счет этого процесса поддерживается соотношение полов. Оказалось, что доля «трансовеститов» среди рыб составляет примерно 15 %, причем чаще всего встречаются генетические самки, родившиеся самцами. Скрещивание настоящей самки с таким самцом дает потомство, состоящее только из самок, а значит, в следующем поколении возможна вспышка численности, например, в ответ на селективное истребление самок при браконьерской заготовке красной икры. Напротив, скрещивание самцов и самок, несущих Y-хромосому, дает 2/3 потомства мужского пола, что ведет к снижению поголовья рыб. Так произошло с некоторыми популяциями чавычи из Северной Америки. Их активно добывали в океане, и вполне естественно, что в сети попадали самые крупные особи, т. е. самцы. Следующее поколение компенсировало потери за счет превращения самцов в самок. Скрещивание нормальных самцов с самками, получившимися в результате инверсии пола, дает потомство, на 3/4 состоящее из генетических самцов, треть из которых имеет две Y-хромосомы. В результате в популяции становится слишком мало самок и численность падает. Интересно, что среди изученных популяций та, которая нерестится в четные годы, богаче самцами с женским генотипом.

5.12. Регуляция пола

Существенный сдвиг соотношения организмов в сторону одного из полов имеет как теоретическое, так и практическое значение, так как один из полов обычно более продуктивен. Методы регуляции пола, сведенные к четырем основным направлениям, применяются в зависимости от типа определения пола и биологических и хозяйственных особенностей вида.

Нередко, получая новый вид рыбы из-за рубежа с крупной разводящей фирмы, аквариумист, вырастив мальков, обнаруживает, что все они самки. Или наоборот. Это значит, что фирмы, пытаясь предотвратить конкуренцию, подвергали мальков обработке половыми гормонами. Необходимость получить мальков того или иного пола очень часто возникает и перед аквариумистом-селекционером, и перед промышленным разводчиком.

Прежде всего надо знать, что механизм определения пола у рыб различен. Следовательно, цели, эффективность и способы применения гормонов также разнятся. Как уже указывалось ранее, у некоторых видов механизм определения пола отсутствует вовсе, поэтому гормональная обработка здесь не имеет смысла. У большинства рыб, включая и тех, у которых изредка появляются гермафродиты, имеются четкие генетические механизмы определения пола, которые различаются по степени их развития. Именно гермафродитизмом можно объяснить случаи, когда у виргинной (неоплодотворенной) самки гуппи вдруг появляется потомство, состоящее из одних самок. Опыты по регуляции пола у рыб проводятся давно. С помощью гормонов получены положительные результаты по изменению пола у тиляпии, карпа, карася, медаки, форели, симы, лосося, расборы и других рыб. Эти методы используются уже давно при разведении и селекции, в частности для выявления генетически запрограммированной «мужской окраски» у самок гуппи.

Характерно, что пол «превращенных» рыб, приобретенный в процессе индивидуального развития, потомкам по наследству не передается, а снова определяется половыми хромосомами – гормоны не влияют на генотип. Это подтверждают опыты Т. И. Ямомото. Он давал только что выклюнувшимся из икры малькам медаки эстрон (женский половой гормон), добавляя его в корм из расчета 1250 МЕ на 1 г корма, а также его синтетический аналог – стильбэстрон (5000 МЕ на 1 г корма). Все потомство оказалось женского пола, но при этом превратив-

шиеся в самок самцы сохранили мужской набор хромосом. Личинки медаки под воздействием синтетического аналога мужского полового гормона метилтестостерона (25–50 мкг гормона на 1 г пищи) из самок превращались в самцов, сохраняя женский набор хромосом.

Возможность переопределения пола объясняется тем, что введенные искусственно в организм гормоны опережают деятельность индукторов (гормонов и гонадотропных веществ), контролируемых определяющими пол генами.

Раствор метилтестостерона готовят так: 0,1 г метилтестостерона растворяют в 100 см³ 70%-ного этилового или метилового спирта, после чего в раствор вливают 900 см³ дистиллированной воды. Метилтестостерон можно заменить этинилтестостероном. Можно использовать метиландростендиол. Его добавляют прямо в воду из расчета 0,25–0,50 мг/л. Полученный раствор вносят в аквариум из расчета одна капля на литр воды. Опыты по содержанию гуппи в таком растворе показали, что для проявления большинства пятен в окраске достаточно 3–4 недель. Молодые виргинные самки окрашиваются быстрее, чем взрослые или оплодотворенные. Содержание 2–4-месячных самок в растворе может привести к бесплодию, взрослые самки не теряют плодовитости даже после месяца содержания в растворе. Кроме проявления окраски, у самок увеличиваются хвостовой и спинной плавники, анальный плавник заостряется. Перед подсаживанием самок к самцам их в течение 1–1,5 месяца выдерживают в чистой воде, без гормонов. При введении в организм рыб эстрадиола или этинилэстрадиола (20–50 мг/кг) можно в потомстве получить 100 % самок.

Оплодотворенные самки, содержащиеся в растворе метилтестостерона, способны выметать мальков, причем мальки могут оказаться окрашенными. Если же выращивать мальков в растворе гормона, то можно получить потомство из одних самцов. Генотипические самки способны к размножению, но их потомство состоит из одних генотипических самок. То есть когда при разведении рыб какого-либо вида получается только однополое потомство, а достать особей другого пола негде, имеет смысл с помощью гормонов попытаться изменить пол потомства. Очевидно, что приобретенные под действием гормонов признаки потомству не передаются, поэтому не следует использовать их для выведения новых пород быстрорастущих или крупных рыб.

У костистых рыб предпочтительное разведение особей одного определенного пола, обладающего большей скоростью роста, ценно с хозяйственной точки зрения. У карпа (*Cyprinus carpio*) преимущество в

росте принадлежит женским особям и составляет примерно 10–30 %. Такая же картина наблюдается и у лососевых рыб (*Salmonidae*), а у тропических видов тилапий (*Oreochromis*) и африканских сомов (*Clarias*), наоборот, мужские особи обладают большей скоростью роста, чем женские. Для большинства рыб показано, что на ранних стадиях развития в течение определенного времени существует возможность при помощи больших доз половых стероидных гормонов изменить соотношение полов в популяции рыб в сторону преобладания женского или мужского пола. Таким образом, может быть осуществлена прямая инверсия пола.

Если задачей разведения является получение женской популяции рыб, то применяют эстрогены, если мужской – андрогены. Действенность применяемых гормонов определяет множество факторов: вид рыб, тип соединения и доза гормона, начало, продолжительность и метод гормонального воздействия, температура воды и некоторые другие. Обработка рыб может проводиться различными методами: при помощи скармливания гормонизированного корма, купания в растворе, инъектирования, вшивания капсул с гормоном в полость тела. Высокие концентрации стероидных гормонов, необходимые для переопределения пола рыб, при применении их на ранних стадиях онтогенеза могут вызывать различные нарушения развития, возникновение уродств, снижение темпов роста и даже массовую гибель молоди, поэтому очень важен правильный подбор дозы гормона и выбор метода воздействий.

Большое преимущество перед непосредственными методами воздействия гормонами имеет так называемое не прямое переопределение пола, когда гормональное воздействие осуществляется на родительскую популяцию, а поступающая в торговлю рыбопродукция не подвергалась непосредственной обработке гормоном. Если гормональное воздействие андрогенами проводилось на ранних этапах онтогенеза, то может произойти фенотипическая инверсия пола и, как следствие, развитие семенников. У такого самца будут формироваться зрелые сперматозоиды, способные оплодотворять икру. Однако при этом генотип особей сохраняется, а значит, все половые клетки инвертированных самцов будут содержать только X-половые хромосомы. При скрещивании таких самцов с обычными, не обработанными гормоном самками в первом поколении будет получена однополая популяция самок.

Была предпринята попытка с помощью трех различных методов достичь переопределения пола у данио (*Brachidanio rerio*), являющейся модельным объектом, и сравнить последствия воздействий.

Для получения фенотипической половой инверсии у аквариумной рыбки данио использовали два традиционных метода гормональной обработки: содержание рыб в воде с добавлением спиртового раствора гормона и кормление гормонализированным кормом.

Кроме того, фенотипическая инверсия пола у генотипических самок данио была достигнута путем воздействия метаболитами мужского полового гормона тестостеронфенилпропионата. После гормональной обработки метаболитами смешанной популяции молоди данио все подрощенные особи в опытных группах оказались нормально развитыми фенотипическими самцами. С помощью анализирующих скрещиваний выявлен самец-инверсант, в потомстве которого присутствовали только самки. Макроскопическое и гистологическое исследование гонад подтвердило, что все обработанные гормоном особи являлись самцами. Индивидуальные скрещивания опытных самцов с нормальными самками данио подтвердили функциональную полноценность обработанных гормоном особей.

В результате скормливания гормонализированного корма также была получена однополая мужская популяция данио.

Купание молоди данио в растворе гормона привело к гибели большинства опытных рыб. Пол многих оставшихся особей определить не удалось.

В контрольных группах всех трех опытов разделение полов было нормальным, т. е. 1:1.

Сравнение выживаемости особей, подвергнутых трем видам гормональной обработки, показало, что наибольшая смертность наблюдалась среди особей, обработанных в воде спиртовым раствором гормона. Наиболее щадящим было воздействие метаболитами гормона. Таким образом, успешно были применены два метода гормонального воздействия: скормливание молоди гормонализированного корма и воздействие метаболитами. Данные методы могут быть использованы для создания однополых женских популяций рыб при наличии небольшого числа инвертированных самцов. Выявление самцов-инверсантов значительно упростится с применением индуцированного гиногенеза, что с успехом используется в отношении многих объектов рыбоводства.

Проведенные опыты показывают необходимость дальнейшей разработки и оптимизации метода непрямого гормонального переопределения пола с тем, чтобы использовать его для хозяйственных объектов рыбоводства.

5.13. Строение зрелых половых клеток

Сперматозоиды – зрелые мужские половые клетки, состоящие из головки, шейки и хвостика, ядра, цитоплазмы. Подвижные мужские клетки называются сперматозоидами, неподвижные – спермиями. На кончике головки расположен аппарат Гольджи, преобразованный в кольцевое тельце – акросому (рис. 5.12). В ней образуются ферменты, растворяющие мембрану яйцеклетки при оплодотворении. В цитоплазме шейки сосредоточены митохондрии, одна или несколько центриолей.

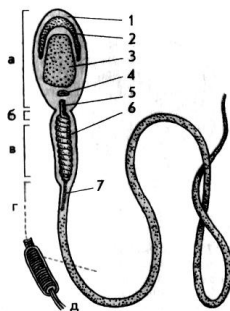


Рис. 5.12. Строение сперматозоида млекопитающих: *а* – головка; *б* – шейка; *в* – средняя часть; *г* – хвостик; *д* – нить; 1 – акросома; 2 – головной чехлик; 3 – ядро; 4, 5 – центриоли; 6 – митохондрия; 7 – нить

Яйцеклетка – зрелая женская половая клетка (рис. 5.13).

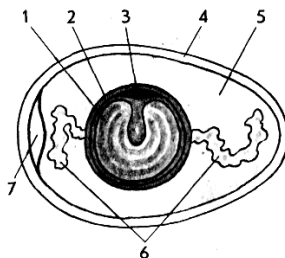


Рис. 5.13. Строение яйца курицы: 1 – желток; 2 – желточная оболочка; 3 – зародышевый диск; 4 – скорлупа; 5 – белок; 6 – канатики, удерживающие яйцеклетку в центре яйца; 7 – воздушная камера

Яйцеклетки у многоклеточных животных в зависимости от количества желтка имеют разную величину: 0,085 мм – у морского ежа; 0,2 мм – у человека; 22 см – у сельдевой акулы. Ядро яйцеклетки содержит гаплоидный набор хромосом (n). В цитоплазме функционируют митохондрии, рибосомы, аппарат Гольджи, слабо развита эндоплазматическая сеть (ЭПС), накапливается значительное количество нуклеотидов, аминокислот, белков и других веществ, необходимых для развития зародыша. Яйцеклетка имеет одну или несколько сложных по строению оболочек.

Тема 6. ИММУНОГЕНЕТИКА, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ

6.1. Иммуногенетика как раздел генетики, изучающий полиморфизм специфических антигенов.

6.2. Генетические системы групп крови. Особенности генетики эритроцитарных антигенов.

6.3. Системы групп крови у животных. Система АВО человека.

6.4. Генетический полиморфизм белков.

6.5. Использование иммуногенетических исследований для практической деятельности.

6.6. Иммуногенетика белых клеток крови и проблема совместимости.

6.7. Использование данных о наследовании качественных признаков в селекции рыб.

6.8. Эволюция кариотипов.

6.9. Составление хромосомных карт.

6.1. Иммуногенетика как раздел генетики, изучающий полиморфизм специфических антигенов

В 1990 году К. Ландштайнером были открыты специфические реакции эритроцитов крови, происходящие при переливании крови человека. Было показано, что существует определенная система эритроцитарных групп, которые были названы группами крови.

Новое направление в биологии, изучающее генетику групп крови, получило название «иммуногенетика».

Иммуногенетика изучает наследственную обусловленность взаимоотношений антиген – антитело для выявления у животных различ-

ных систем групп крови в зависимости от антигенного состава эритроцитов, лейкоцитов и наличия белков антигенов в плазме крови. Под генетической системой групп крови понимают совокупность групп крови, которые обусловлены антигенами, контролируемые аллелями одного локуса.

Предметом изучения иммуногенетики являются также тканевая несовместимость, связанная с антигенами клеток.

Иммуногенетический анализ позволяет решать конкретные задачи в биологических, медицинских, зоотехнических и ветеринарных работах. Это такие проблемы, как:

1) иммунологическая совместимость крови между донором и пациентом при пересадке тканей, органов и зигот;

2) иммунная совместимость гамет при оплодотворении;

3) установление причин изменения иммунитета в процессе онтогенеза:

– проблема толерантности – отсутствие иммунной реакции на чужой антиген;

– патологическое образование антител против своих же антигенов;

4) использование иммуногенетического анализа для контроля за правильностью происхождения потомства и определения истинного отцовства.

В организме рыбы присутствует огромное количество антигенов, каждый из которых имеет генетическую обусловленность и связан с действием определенного гена. Антигенный состав крови и других веществ указывает на широкое распространение генетического полиморфизма антигенов, источником которого является множественный аллелизм, вызываемый многократным мутированием гена. Антигены образуются на эритроцитах в эмбриональный период развития рыбы и не изменяются в течение всей ее жизни, поэтому они могут служить пожизненным показателем генетической структуры организма по тому или иному локусу.

В последние годы иммуногенетика стал развиваться более интенсивно. Этому способствуют методы иммуногенетики, которые позволяют изучать наследственные различия между организмами, их общность и специфичность.

Направления иммуногенетики представлены на рис. 6.1.

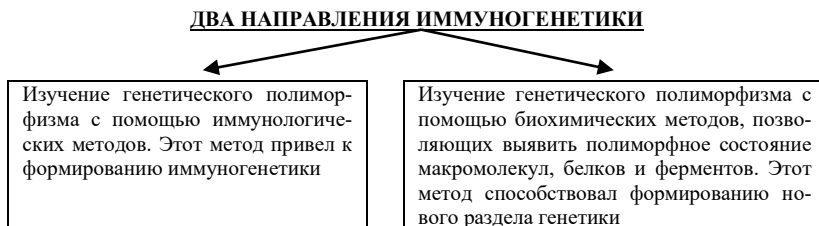


Рис. 6.1. Направления иммуногенетики

Термин «полиморфизм» введен в 1945 году Е. Фардом применительно к различным признакам, обусловленным наследственностью.

Наследование антигенов происходит по принципу кодоминирования, доминирования или сверхдоминирования.

Иммуногенетика изучает специфические антигены, на основе которых формируются определенные системы группы крови (рис. 6.2).



Рис. 6.2. Направления иммуногенетики

Каждое животное обладает характерным только для него набором антигенов, по определенному соотношению которых можно судить о группе крови, которая является также сугубо индивидуальным пожизненным генетическим паспортом животного.

6.2. Генетические системы групп крови. Особенности генетики эритроцитарных антигенов

Для выявления и изучения индивидуальных антигенных составов эритроцитов животного в иммуногенетике применяются различные методы серологических реакций:

- агглютинация – склеивание эритроцитов;
- гемолиз – лизис эритроцитов;
- фагоцитоз эритроцитов;
- преципитации и др.

Эритроцитарные антигены представляют собой сложные биополимерные макромолекулы, которые накапливаются на оболочке (строме) эритроцитов, соединяются с молекулами веществ оболочки.

Антигены могут наследоваться как независимо друг от друга, так сцепленно, объединяясь в систему, группу антигенов. Эти группы передаются от родителей потомкам совместно и наследуются как единое целое, аналогично наследованию одного антигена. Отдельные антигены или их сочетания, передающиеся родителями потомкам, образуют группы крови.

Системы антигенных локусов, группы и антигены с 1928 года принято обозначать буквами латинского алфавита (заглавными или строчными, с под- и надстрочными индексами). При этом следует помнить, что антигены A, A_I и A^I – совершенно разные антигены и не связаны между собой ни генетически, ни иммунологически.

Феногруппы – некоторые системы антигенов, которые образованы определенной комбинацией входящих антигенов.

Каждая группа крови наследуется как определенная генетическая единица. В состав конкретной группы крови может входить один или несколько антигенов.

Контроль каждой группы крови обусловлен действием генов одного локуса и его аллелями. Совокупность одного локуса образует *систему крови*.

6.3. Системы групп крови у животных. Система АВО человека

У сельскохозяйственных животных обнаружен ряд систем групп крови (рис. 6.3).



Рис. 6.3. Системы групп крови

У КРС систем групп крови насчитывается 12; у лошадей – 9; у свиней – 17; у овец – 16; у кур – 14; у кроликов – 12; у собак – 7; у коз – 5.

Для сравнения, у человека – 14 систем групп крови.

Если локус имеет два аллельных состояния, то это вызывает формирование двух или трех генотипов и соответствие количества фенотипов.

Например, система крови КРС L имеет два аллеля L_1 и L_2 , при этом образуются генотипы: 1) L_1L_1 ; 2) L_1L_2 ; 3) L_2L_2 .

Некоторые локусы могут иметь и большее количество аллелей.

Большое число аллелей служит источником образования сотен групп крови в системе, повышая тем самым генетическую изменчивость у отдельных особей популяции. Так, в 12 системах групп крови КРС выявлено 100 антигенов, в которых учтено более 500 аллелей, и они могут образовать более 15 000 групп крови.

Совокупность групп крови всех генетических систем данного вида (популяции) называется *кровеносным типом*.

Генотип потомка записывают в виде дроби, в числителе которой антигены (аллели) от одного родителя, а в знаменателе – от другого.

Например, у коровы в системе В выявлены антигены BGK у отца $BO_1Y_2D^+$, генотип потомка:

$$P \text{ } \varnothing \text{ } B^{BGK} \times \text{ } \sigma \text{ } B^{BO_1Y_2D^+}$$

$$F = \frac{BGK}{BO_1Y_2D^+}.$$

В генетических особенностях антигенов и аллелей имеется ряд общих свойств и закономерностей. Так, антиген R овец и человека имеет много общего, он также сходен с антигеном L КРС. У лошадей система Р аналогична системе АВО человека.

Группы крови в каждой системе наследуются как простые менделевские признаки независимо от других систем. Группы крови системы АВО у человека наследуются по типу кодоминирования, т. е. когда в генотипе фенотипически проявляются оба гена (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Система АВО человека

Фенотип		Генотип		Антигены		Антитела	
				A	B	α	β
1	O	OO	I^{oI^o} (ii)	–	–	+	+
2	A	AA (AO)	I^AI^A ; I^AI^o (I^Ai)	+	–	–	+
3	B	BB (BO)	I^BI^B ; I^BI^o (I^Bi)	–	+	+	–
4	AB	AB	I^AI^B	+	+	–	–

Из 14 систем групп крови человека более подробно изучена система АВО крови человека, так как именно в этой системе наблюдается негативное явление при переливании крови, называемое агглютинацией (склеивание частиц крови), приводящее к закупориванию кровеносных сосудов и к летальному исходу.

Агглютинация (свертывание крови) – это ответная реакция иммунной системы, приводящая к выработке в организме специфических белков (антител) на проникновение в него чужеродного белка (антигенов). Антитело вступает в соединение с антигеном для его нейтрализации, образуется сгусток, который опасен для узких кровеносных проходов, происходит свертывание крови, закупорка сосудов и смерть.

Антигены обозначаются заглавными буквами латинского алфавита (А, В, С, Д). Каждому антигену соответствует свое антитело.

В крови не должны встречаться антигены А и антитела α , антиген В и антитело β .

В системе АВО человека обнаружена серия аллелей I – антигены, которые и определяют полиморфизм по группам крови.

Знание о входящих в конкретную группу крови агглютинидах (антитела) совершенно необходимо при перемешивании крови, так как антитела, белки способны вызвать склеивание – агглютинацию эритроцитов. Если рецептору перелить кровь доноров с группой В, произойдет агглютинация эритроцитов донора, которая может вызвать летальный исход.

I – аллель, несущий специальный белок ($I^A I^B$);

i – аллель, не несущий специальный белок (антигена).

Группы крови наследуются простым менделеевским способом по принципу доминирования и кодоминирования.

Кодоминирование – проявление в генотипе потомков генов от обоих родителей. При доминировании рецессивный аллель не проявляется в гетерозиготном состоянии.

У рыб встречается, кроме кодоминантного, доминантное наследование антигенов ($A > B$), тогда количество групп крови сократится до трех, АВ из четвертой станет второй и останется первая (ОО), вторая (АА, АО, АВ) и третья (ВВ, ВО).

У рыб, как и у других животных, на поверхности эритроцитов имеются антигены – высокомолекулярные вещества полисахаридной или белковой природы, способные при введении в чужеродный организм вызывать иммунную реакцию, выражающуюся в образовании белковых антител. Изменчивость по эритроцитарным антигенам обу-

словливает различия между особями по иммунологическим признакам (группам крови).

Широко применяемым сейчас методом изучения групп крови рыб является получение иммунных сывороток. Подопытным животным (как правило, кроликам) вводятся эритроциты рыб, и в крови этих животных вырабатываются антитела к эритроцитарным антигенам доноров. Сыворотки иммунизированных животных называются иммунными антисыворотками. Смешение антисыворотки с эритроцитами исследуемых рыб приводит к агглютинации при наличии в эритроцитах антигенов, присутствующих у рыб-доноров.

Антигенная изменчивость эритроцитов рыб определяется наличием генетических локусов с двумя или большим числом аллелей, из которых каждый отвечает за образование специфического антигена. Группы крови, зависящие от аллелей одного гена, составляют одну систему; таких систем у каждого вида рыб может быть несколько.

Нередко серии аллельных генов напоминают по характеру наследования и взаимодействия своих продуктов систему АВО человека. В такую систему входят три аллеля, из которых один называется нулевым. Нулевой аллель не дает никакого «продукта» белкового или другого типа (антигена); у гетерозиготы по нулевому аллелю образуется только один эритроцитарный антиген, кодируемый действующим аллелем, у гомозиготы – ни одного антигена данной системы. Рыбы с генотипами aa и $a0$ имеют поэтому один антиген А, рыбы с генотипами bb и $b0$ – антиген В, гетерозиготы ab – два антигена (А и В), гомозиготы по нулевому аллелю 00 лишены антигенов А и В. Специфические иммунные антисыворотки с антителами против А- или В-антигенов позволяют различить генотипы. Сыворотка анти-А будет агглютинировать эритроциты рыб с генотипами aa , $a0$ и ab , анти-В – эритроциты рыб с генотипами bb , $b0$ и ab ; при генотипе 00 гемагглютинация не будет наблюдаться ни с той, ни с другой антисывороткой. Генотипы aa и $a0$ можно иногда различить количественно, по минимальным титрам (степени разведения) сывороток, необходимым для агглютинации; то же относится и к генотипам bb и $b0$. Все же чаще удастся разделить рыб только на четыре фенотипических класса по наличию антигенов – АВ, А, В и 0:

генотипы (аллели) – aa , $a0$ bb , $b0$, ab 00 ;

фенотипы (антигены) – А В АВ 0.

По количеству аллелей, задействованных в одной системе, у рыб встречаются: двух-, трех-, четырехаллельные или с большим количе-

ством аллелей системы. По характеру взаимодействия между аллелями возможны два типа наследования антигенов – кодоминантное и доминантное. Система групп крови ABO – трехаллельная кодоминантная.

В простейшей двухаллельной доминантной системе групп крови, благодаря доминированию аллеля *a* над аллелем *b*, количество аллелей остается таким же, а количество фенотипов (количество групп крови в этой системе) сокращается до двух:

генотипы – *aa*, *ab* *bb*;

фенотипы – *A* *B*.

В двухаллельной кодоминантной системе генотипы и фенотипы полностью соответствуют друг другу:

генотипы – *aa* *ab* *bb*;

фенотипы – *A* *AB* *B*.

Такое же соответствие (при кодоминантности и отсутствии нулевых аллелей) наблюдается и в системах с множественными аллелями, например, при наличии четырех аллельных генов:

генотипы – *aa bb cc dd* *ab ac ad be bd cd*;

фенотипы – *A B C D AB AC AD BC BD CD*.

Все 10 групп могут быть различимы при подборе соответствующих сывороток или других реагентов. Число кодоминантных аллелей в некоторых системах групп крови достигает 10–12.

Исследования групп крови у рыб позволяют сделать ряд обобщений. Изменчивость по группам крови так же широко распространена у рыб, как и у других позвоночных животных. Наследственной основой антигенных различий являются аллельные (часто множественные) системы генов, кодоминантных, иногда доминантных по отношению друг к другу. Во многие системы входят нулевые аллели – гены, продукты которых не удастся обнаружить. Подбор антисывороток, вызывающих реакцию агглютинации эритроцитов у рыб определенного генотипа и не дающих такой реакции у рыб других генотипов, является основным методом выявления групп крови.

В 1940 году была открыта и изучена группа крови, получившая название «резус-фактор». Люди, обладающие этим фактором (*Rh*), называются резус-положительными; те, у кого его нет, – резус-отрицательными (*rh*). Антител на резус-фактор в естественных условиях нет, они могут вырабатываться при определенных условиях (рис. 6.4).

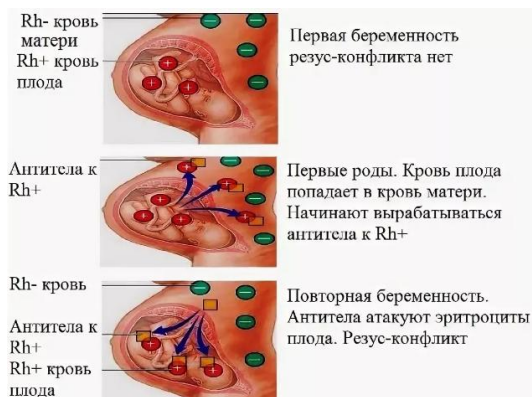


Рис. 6.4. Взаимоотношение матери и эмбриона при несовместимости их по резус-фактору

6.4. Генетический полиморфизм белков

Полиморфизм белков – явление всеобщее. Он обнаружен в организме всех животных, от простейших до высших позвоночных. Полиморфны белки яиц, крови, молока, мышц, жидкости спермы, иммуноглобулины, ферменты и т. д.

Аналогично антигенам групп крови в основе разнообразия полиморфных белков лежит множественный аллелизм генов.

Существуют различные способы анализа генетического полиморфизма белков:

1) зональный электрофорез в крахмальном или полиакриламидном геле (разделение на фракции белков и ферментов по действием электрического тока);

2) иммунофорез – реакция преципитации, т. е. выявление белков соответствующими сыворотками в агаровом геле.

Согласно А. Аллисону, изучение полиморфизма белков дает информацию о биохимической индивидуальности особи и позволяет понять, каким образом в популяции системой скрещивания поддерживается генетический полиморфизм. Анализ полиморфных систем дает возможность также выяснить происхождение и возможную перспективу эволюции популяции или стада.

Объектом изучения полиморфизма белков служат белки:

– трансферрины (Tf) – у КРС в сыворотке крови обнаружено 12 аллелей локуса трансферрина;

- гемоглобин (Hb) – 10 аллелей данного локуса;
- бета-казин (βCп) – в молоке – 8 аллелей.

Наиболее изменчивы по составу аллелей у большинства сельскохозяйственных животных локусы трансферрина и гемоглобина. Большая изменчивость аллельного состава локусов обеспечивает повышенное разнообразие синтезируемых белков, что расширяет биологическую приспособленность животных к условиям среды. Огромное значение в обмене веществ организма играют полиморфные системы ферментов. Например: *каталаза* катализирует функции клеточного и тканевого дыхания; *церулоплазмин* регулирует медный баланс и ряд других элементов обмена веществ.

С полиморфизмом белков неразрывно связано и качество получаемых продуктов питания от сельскохозяйственных животных (молока, мяса, яиц, жиров и т. д.).

Выявлена также связь между локусами, генотипами и аллелями полиморфных систем белков и ферментов с продуктивностью, воспроизводительной функцией, резистентностью и другими хозяйственно ценными селекционируемыми признаками.

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

Генетическая обусловленность биохимических показателей крови и мышечных тканей изучается по их связи с уровнем продуктивности, плодовитостью, жизнестойкостью, а также с болезнями рыб. Особый интерес представляют белки крови. Структура каждого белка кодируется одним или несколькими генами. Для целого ряда хорошо изученных белков характерны разные наследственно обусловленные фракции (формы), так называемые полиморфные системы. Генетически обусловленные полиморфные системы могут быть выявлены серологическими (группы крови) или биохимическими методами (типы мышечных белков и белков крови). Группы крови и системы полиморфных белков специфичны, индивидуальны для каждого животного и не изменяются в течение жизни, не зависят от условий среды. Это позволяет использовать полиморфные системы белков для маркирования линий и отводков по электрофоретическим типам белков.

Определяют полиморфные системы белков и их типы методом электрофореза в крахмальном геле, разработанным в 1955 году Смитом и модернизированным другими исследователями. Скорость и дальность миграции каждой фракции зависят от величины ее электрического заряда и от размера макромолекулы белка. В электрическом поле молекулы одних фракций белков оказываются более подвижными (быстрыми), а другие – менее подвижными (медленными). По скорости движения в электрическом поле в крахмальном геле зафиксированные и окрашенные фракции одной серии характеризуют фенотип исследуемого белка, специфичного для данного животного.

Каждая из систем полиморфных белков наследуется по менделевским закономерностям, кодоминантно. При таком типе наследования ни одна из аллелей той или иной полиморфной системы белка не доминирует над другой и у гетерозигот на фореграмме проявляются оба аллеля, а фенотип белка соответствует его генотипу, который имеет такое же буквенное обозначение.

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: экстрагирование исследуемого белка из ткани, «разгонку» пробы белка в электрическом поле в среде-носителе (крахмальном или полиакриламидном геле) и выявление белка с помощью специфического гистохимического окрашивания 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 в электрическом поле, определяемая по взаимному расположению отдельных фракций на фореграмме. 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: А, В, С, D и т. д., а кодирующие их аллельные гены – в виде сокращенного названия белка (на англий-

ском 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 A1b-2^a, A1b-2^b, Alb-2^c, A1b-2^d.

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 активности белка.

Среди объектов товарного рыбоводства биохимический полиморфизм белков наиболее полно изучен у карпа – из 43 исследованных белковых локусов полиморфным оказался 21 (48 %). Исключительно высокий полиморфизм обнаружен по трансферрину. Трансферрин – белок сыворотки крови, входящий в состав β-глобулинов, который осуществляет перенос железа, необходимого для построения гемоглобина. Это 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. Описано восемь аллозимов трансферрина у карпа, синтезируемых под контролем восьми разных аллелей. Спектр трансферрина амурского сазана еще шире и представлен 23 фракциями, однако генетика некоторых из них изучена недостаточно.

Наиболее частыми у карпа являются трансферрины A, B, C. Более редок медленный трансферрин D, который встречается обычно у карпов, имеющих примесь наследственности амурского сазана. Сверхбыстрые фракции (Y, Z, F и др.) обнаружены у потомков японских карпов. Указанные типы трансферринов проявляют четкое кодоминантное наследование (рис. 6.5).

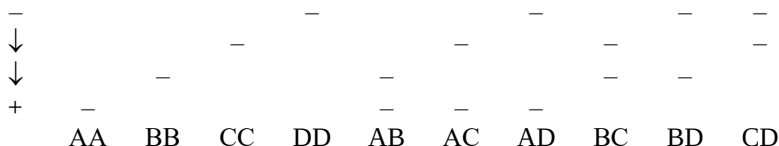


Рис. 6.5. Форегаммы некоторых типов трансферрина у карпа

У карпа также достаточно хорошо изучен полиморфизм следующих белков: эстеразы мышц и сыворотки крови, ферментов фосфоглюкомутазы (ФГМ) и лактатдегидрогеназы (ЛДГ), белков скелетных мышц миогенов.

Исследования по биохимической генетике растительоядных рыб начаты сравнительно недавно. В результате проведенных исследований выявили полиморфизм по трансферрину у толстолобиков, однако точных сведений относительно числа аллелей локуса трансферрина не имеется. Оба вида толстолобика полиморфны по сывороточным эстеразам. На спектрах фореграмм выявляются два типа эстераз: Р (быстрая фракция) и S (медленная фракция), наследуемые предположительно по кодоминантному типу. У белого толстолобика, кроме того, установлен полиморфизм по эстеразе мышц, лактатдегидрогеназе печени и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе (Г-6-ФДГ). Предполагается, что каждый фермент контролируется одним локусом с двумя аллелями. У белого и пестрого толстолобиков имеется ряд видоспецифичных мономорфных белков, в том числе миогены, сывороточные альбумины, щелочная фосфатаза, супероксиддисмутаза.

У белого амура полиморфизм обнаружен по Г-6-ФДГ эритроцитов и печени, супероксиддисмутазе и сывороточной эстеразе. Для каждого из трех указанных ферментов предполагается двухаллельная система с кодоминантным наследованием двух разных белков (А и В). При исследовании Г-6-ФДГ печени белого амура из популяции реки Амур найдена третья (редкая) сверхбыстрая фракция А. 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.

6.5. Использование иммуногенетических исследований для практической деятельности

Тестирование животных по группам крови и полиморфным системам белков приобретает определенное значение при популяционном анализе. Эти данные позволяют выяснить генетическую структуру и сравнить популяции по различным локусам генетических систем. Такое сопоставление выявляет:

- влияние искусственного отбора на частоту аллелей и генотипов в разных группах животных (линии, семейства, породы);
- действие инбридинга;
- кросс, линию;
- межпородное скрещивание;
- гомо- и гетерозиготность популяции;
- изменения генетической структуры популяции у диких форм животных под действием естественного отбора;
- генетическое сходство потомка с выдающимся родоначальником;
- связь продуктивности, воспроизводительной функции и резистентности животных с аллелями и локусами групп крови и биохимического полиморфизма.

Благодаря данным иммуногенетической экспертизы осуществляется маркирование линий (или выдающихся животных) аллелями и генотипами генетических систем и локусов, т. е. проводится паспортизация племенных животных по локусам групп крови и биохимическому полиморфизму.

6.6. Иммуногенетика белых клеток крови и проблема совместимости

Объектом исследований иммуногенетики, как уже отмечалось выше, является антигенный состав эритроцитов и лейкоцитов.

Генетическая система групповых антигенов лейкоцитов привлекает особое внимание в связи с реакцией несовместимости, отторжением трансплантатов, несовместимостью половых клеток самцов и самок при оплодотворении, а также организма матери и плода.

Комплекс чистосовместимости (Major Histocompatibility Complex – МНС) выявлен в виде антигенной системы лейкоцитов у различных видов позвоночных.

У КРС установлено два участка комплекса чистосовместимости.

1-й тип – антигены, определяемые серологическим методом (SD).

2-й тип – антигены, выявляемые в смешанной культуре лимфоцитов (BOLA).

Системы чистосовместимости у основных видов сельскохозяйственных животных свидетельствуют о широких возможностях генетической изменчивости. Влияние чистосовместимости приобретает важное значение в связи с развитием биотехнологических приемов трансплантации эмбрионов в целях повышения интенсивности воспроизводства наиболее ценных племенных животных.

6.7. Использование данных о наследовании качественных признаков в селекции рыб

Данные о качественных менделирующих признаках у рыб находят большое применение в 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 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 разбросанных карпов повышает рыбопродуктивность прудов. В индустриальных условиях выгодным может быть выращивание светлых карпов, которые характеризуются хорошим ростом и спокойным поведением. Ген голубой металлической окраски может быть использован в селекционных программах, предусматривающих улучшение роста радужной форели.

Большое число исследований посвящено поиску связи между генами белков и хозяйственно ценными признаками. Имеются данные относительно разной зимостойкости карпов с разными трансферринами. Отмечена повышенная устойчивость к дефициту кислорода у карпов – гетерозигот по гену сывороточных эстераз и у карпов с трансферрином А. У кижуча обнаружена достоверная связь между типами трансферрина и устойчивостью к бактериальному почечному заболеванию (преимущество гомозигот СС). У краснодарского карпа выявлена корреляция между определенными типами трансферрина и эстераз и степенью устойчивости к краснухе.

Анализ белкового полиморфизма имеет большое значение для контроля за генетической структурой естественных популяций и селекционируемых стад. В селекционных работах анализ по полиморфным генам позволяет определить степень генетических различий между разными племенными группами, поддерживать необходимый уровень гетерозиготности и предупреждать инбридинг.

Различия по качественным признакам широко применяют для генетического маркирования. Например, в работах с карпом в качестве метки используют тип чешуйного покрова, разные типы окраски, био-

химические маркеры. При организации двухлинейного разведения одна линия часто бывает представлена гомозиготными чешуйчатыми карпами, а вторая – разбросанными карпами. При селекции среднерусского карпа в качестве метки использовали «рисунок» (ген D). Созданы линии голубых, серых и золотых карпов. Их разводят «в себе», а для получения коммерческой продукции проводят межлинейные скрещивания; получаемые в таких скрещиваниях промышленные гибриды имеют хорошие продуктивные качества. Генетическое маркирование предполагает постановку определенных скрещиваний, ведущих к фиксации отводки (линии) по избранному аллелю полиморфного гена. Для распознавания межвидовых гибридов (например, гибридов двух видов толстолобика) используют мономорфные видоспецифичные белки, миогены, сывороточные альбумины и др.

Различия по типам миогена позволяют контролировать чистоту племенных стад карпа. Так, наличие миогена *a* в карповых стадах указывает на примесь наследственности амурского сазана. Тестирование рыб по множеству белковых систем позволяет проводить генетическую паспортизацию отдельных производителей и идентификацию потомств при совместном выращивании.

6.8. Эволюция кариотипов

В процессе эволюции кариотипы отдельных видов животных подвержены изменению. Этим изменениям могут подвергаться как отдельные хромосомы, так и целые наборы хромосом. Особенно это касается животных, стоящих в эволюционной лестнице не на самых высоких ступеньках развития. Изучение хромосомных наборов разных видов показало их видовую специфичность, что свидетельствует о том, что историческое развитие организмов сопровождается изменением хромосомных аппаратов, или кариотипов.

Представлялось чрезвычайно важным решить вопрос, носит ли кариотипическая эволюция закономерный характер. Первые серьезные исследования в этом направлении предприняли Г. А. Левитский, его сотрудники и ученики. Они доказали, что кариотипическая эволюция у филогенетически близких групп имеет закономерный, нередко направленный характер.

Исследованиями Г. А. Левитского и Н. Е. Кузьминой (1927) рода *Festuca*, М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1930, 1932) рода *Aegilops*, Н. П. Авдулова (1931) и В. П. Чехова (1937) семейств Gramineae и

Leguminosae, Е. К. Эмме (1938) овсов секции *Euavena* было установлено, что эволюционные изменения кариотипов по числу хромосом у филогенетически близких форм могут быть весьма разнообразны. Так, у близких видов часто широко распространены изменения полиплоидного типа, в более крупных таксонах, например семействах, наблюдаются закономерные изменения основных чисел хромосом.

Исследования кариотипической эволюции по морфологическим признакам хромосом были начаты Делоне (1915) в роде *Muscari*. Ученый пришел к заключению, что у филогенетически близких видов наблюдается процесс постепенной редукции длины хромосом, что было подтверждено дальнейшими исследованиями ряда родов лилейных (1922, 1926 и др.). Далее М. С. Навашин (1925), изучая род *Crepis*, обнаружил постепенность изменения длины гомологичных хромосом в ряду родственных видов.

Г. А. Левитский (1931), анализируя эволюцию кариотипов в подсемействе *Hellebogaee* (семейство *Ranunculaceae*), пришел к заключению о том, что преобладание в кариотипе двуплечных хромосом свидетельствует о более примитивном состоянии их носителей, тогда как для эволюционно молодых групп характерны кариотипы с большим числом головчатых (т. е. акроцентрических) хромосом. К сходным выводам пришли М. В. Сенянинова-Корчагина (1930, 1932) и другие исследователи (Н. Т. Кахидзе, М. Н. Прозина, Л. Г. Арутюнова).

Перестройки хромосомного комплекса могут происходить благодаря центрическим делениям и слияниям.

Робертсоновская транслокация, или центрическое слияние, – это хромосомная перестройка, при которой происходит слияние двух акроцентрических хромосом с образованием одной метацентрической или субметацентрической хромосомы. Слияние акроцентриков происходит в околосентромерных районах, т. е. в этой перестройке происходит транслокация целого плеча (рис. 6.6).



Рис. 6.6. Робертсоновские транслокации

Робертсоновские транслокации относятся к межхромосомным перестройкам. Робертсоновские транслокации играют важную роль в видообразовании, являются частым механизмом эволюции кариотипа. Носительство робертсоновских транслокаций может приводить к нарушению фертильности.

Данный тип хромосомных мутаций назван по имени американского генетика насекомых Уильяма Робертсона (*W. Robertson*, 1881–1941), который в 1916 году при сравнении кариотипов близких видов саранчовых впервые предположил существование такого типа хромосомных перестроек.

В медицинской генетике согласно Международной системе по цитогенетической номенклатуре человека (*The International System for Human Cytogenetic Nomenclature – ISCN*) для робертсоновских транслокаций используется сокращение *der* или *rob*, например, *der (13;14)(q10;q10)* или *rob (13;14)(q10;q1)*.

Пример. В результате эволюции кариотип сельди изменился с 48 до 52 (фундаментальное число при этом остается неизменным (NF)).

1. Как называются абберрации, в результате которых произошло увеличение числа хромосом?

2. Опишите процесс увеличения хромосомного комплекса.

3. Какое количество хромосом не участвовало в мутагенезе?

4. Какое количество хромосом участвовало в мутагенезе?

Решение.

$2n = 52$ – современный кариотип.

Ответ 1: абберрации, приводящие к увеличению числа хромосом, называются робертсоновскими центрическими делениями.

Ответ 2: $52 - 48 = 4$ (на 4 хромосомы увеличился кариотип).

Ответ 3: $48 - 4 = 44$ (в мутагенезе не участвовало 44 хромосомы).

Ответ 4: 4 метацентрические хромосомы поделились в районе первичной перетяжки и образовали 8 телоцентрических хромосом. ($4M = 8T$).

Проверка. 44 хромосомы, которые не участвовали в мутагенезе + 8 новых хромосом, образовавшихся благодаря центрическим делениям = 52 (современный кариотип).

6.9. Составление хромосомных карт

Современные знания по строению хромосом помогают составлять хромосомные карты кариотипов животных (рис. 6.7). Учитывая раз-

личные комбинации, можно схематично восстанавливать и записывать кариотипы различных животных.

Пример. Используя схематическое обозначение, составьте хромосомную карту кариотипа, если известно, что $2n = 10$, $NF = 17$; 3 метацентрические и 3 субметацентрические хромосомы в данном кариотипе.

Зная количество хромосом в кариотипе ($2n$) и фундаментальное число (NF), можно схематично изобразить хромосомную карту данного биологического объекта.

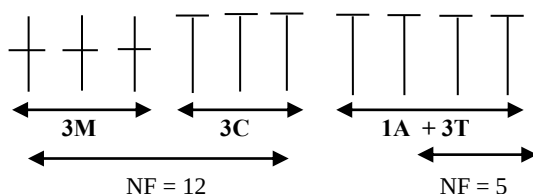


Рис. 6.7. Хромосомная карта кариотипа

Проверка. По условию дано 6 хромосом ($3M = 3C$). На них приходится по 2 плеча ($NF = 6 \cdot 2 = 12$). По условию фундаментальное число кариотипа $NF = 17$. На оставшиеся 4 хромосомы ($10 - 6 = 4$) приходится 5 NF ($17 - 12 = 5$). Исходя из возможных комбинаций можно предположить, что в кариотипе данного организма имеется 1 акроцентрическая хромосома и 3 телоцентрические.

Тема 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАК ОБЪЕКТОВ СЕЛЕКЦИИ

- 7.1. Особенности онтогенеза рыб.
- 7.2. Эмбриональный период развития рыб.
- 7.3. Постэмбриональное развитие рыб.
- 7.4. Биологические особенности рыб, способствующие проведению селекционной работы.
- 7.5. Биологические особенности рыб, затрудняющие селекцию.

7.1. Особенности онтогенеза рыб

История изучения онтогенеза животных начинается с работ греческих ученых Гиппократ и Аристотеля. С конца XVIII века и на протяжении XIX и XX веков основное внимание уделялось изучению за-

родышевого периода. В создании самостоятельной науки о зародышевом развитии животных – эмбриологии – большую роль сыграли исследования отечественных биологов К. Ф. Вольфа, Х. И. Пандера, К. М. Бэра, И. И. Мечникова, А. О. Ковалевского, П. П. Иванова, А. Н. Северцова, Д. П. Филатова, немецких зоологов О. Гертвша, Р. Гертвша, Э. Геккеля и английского эмбриолога Ф. Бальфура, а также и других ученых.

Онтогенез – это развитие организма начиная с оплодотворения яйцеклетки и образования зиготы.

Оплодотворенная икринка – это уже развивающийся зародыш, это начало нового онтогенеза. Индивидуальное развитие заключается в постепенной реализации наследственной информации, полученной от родителей. Индивидуальное развитие происходит в ряд этапов. На этапе оплодотворения, после проникновения сперматозоида в икринку, наблюдаются сложные преобразования и перемещения ее содержимого. Через 2–15 мин после осеменения икринки некоторых видов рыб (осетровые, карповые и др.) становятся клейкими и приклеиваются к субстрату. Оболочки икринок набухают в воде, становятся прозрачными и прочными. Икринки значительно увеличиваются в объеме.

7.2. Эмбриональный период развития рыб

Эмбриональный период – это развитие от момента оплодотворения икринки до начала перехода на внешнее питание. Эмбрион питается за счет желтка – запаса пищи полученного от материнского организма. В эмбриональный период процессы синтеза (А – ассимиляция) в организме эмбриона преобладают над процессами распада сложных органических веществ (Д – диссимиляции). Эмбриональный период обычно довольно четко ограничен от послезародышевого. У рыб он характеризуется выходом зародыша из лицевых и зародышевых оболочек. Зародышевый период состоит из трех этапов: дробление яйца, обособление зародышевых листков и формирование отдельных органов – органогенеза.

Эмбриональный период можно подразделить на два подпериода (рис. 7.1). Во время эмбриогенеза зародыш изменяет форму тела, обособляет хвостовой отдел, формирует отделы головного мозга, закладывает органы чувств и железы внутренней секреции.

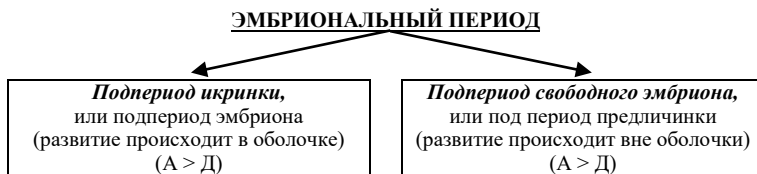


Рис. 7.1. Схема эмбрионального периода

Многие виды рыб являются объектами товарного рыбоводства, а еще большее количество – это излюбленные объекты аквариумистики. Декоративное рыбоводство широко используется для решения многих вопросов в селекции, ихтиологии, промышленном рыборазведении, в области физиологии, кормления и лечения рыб.

Так, например, во второй половине прошлого века увеличилось количество разводимых в аквариумах видов рыб для изучения применения методов гормональной стимуляции созревания половых продуктов. Разработке этих методов в странах постсоветского пространства было уделено огромное внимание. Благодаря этим исследованиям создавалась и совершенствовалась технология промышленного разведения осетровых и растительноядных рыб (Гербильский, Исаев, Кожин и др., 1963; Макеева, Веригин, 1971).

Особенности эмбриогенеза у рыб были хорошо изучены на трех видах рыб: нотобранхиус, гуппи и макропод.

Из всего многообразия аквариумных рыб они представляют различные экологические группы (Крыжановский, 1948) и демонстрируют поразительное разнообразие дыхательных адаптаций в раннем развитии (Соин, 1968). У некоторых видов рыб (*Macropodus opercularis*) эмбрионы за счет огромной жировой капли (Ж. К.) в желточном мешке обладают положительной плавучестью в стоячей воде (рис. 7.2).

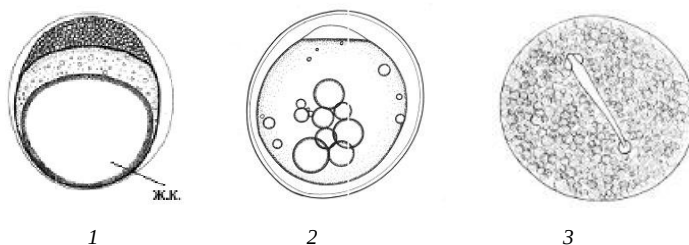


Рис. 7.2. Развитие зиготы у отдельных видов рыб:

- 1 – поздняя морула макропода (*Macropodus opercularis*); Ж.К. – жировая капля;
- 2 – начало образования бластодиска нотобранхиуса (*Nothobranchius guntheri*);
- 3 – начало кровообращения в зародыше гуппи (*Poecilia reticulata*)

Степень развития эмбриональных органов дыхания и дыхательных механизмов находится в зависимости от кислородных условий среды и в значительной степени различается у рыб, представляющих различные экологические группы.

Вылупившийся зародыш, или так называемая предличинка (рис. 7.3 и 7.4), первое время ведет пассивный образ жизни. Она питается за счет питательных веществ, содержащихся в желточном мешке, представляющем собой временный орган. Желточный мешок является также провизорным органом дыхания предличинки. По мере роста предличинки желточный мешок постепенно уменьшается. Незадолго до окончательной его резорбции заканчивается эмбриональный и начинается личиночный период развития.

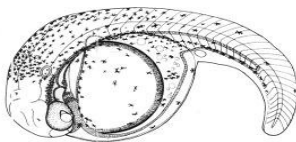


Рис. 7.3. Эмбрион макропода на стадии вылупления

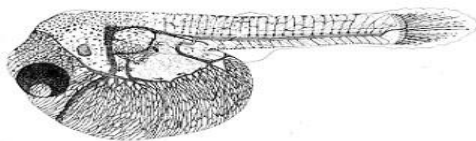


Рис. 7.4. Предличинка гулли (*Poecilia reticulata*)

Если рассматривать раннее развитие до перехода на смешанное питание, то с энергетической точки зрения это практически замкнутая система эмбрион – желток. Согласно закону сохранения энергии, дополнительные безвозвратные потери питательных веществ желточного мешка идут на формирование эмбриональных органов дыхания и механизмов кровообращения.

Зародыш, пройдя ряд этапов развития, уже имеет функционирующее сердце и кровообращение, а также нервную систему и отвечает на внешние раздражения. В это время прочность икринок ослабляется под воздействием ферментов вылупления и зародыши освобождаются от них.

Изучение особенностей эмбрионального развития рыб способствует не только развитию фундаментального знания, но также имеет большое практическое значение, так как позволяет осознанно подбирать условия развития (кислородные, температурные и др.), успешно преодолевать критические стадии развития, успешно проводить выклев и, что может быть еще более важно, повышать выживаемость при переходе на экзогенное питание, что в конечном счете улучшает экономические показатели работы рыбоводных хозяйств.

7.3. Постэмбриональное развитие рыб

В постэмбриональном периоде осуществляются формообразовательные процессы, определяемые прежде всего генотипом организма, а также факторами внешней среды.

Личиночный период – это первый этап развития рыбы в период постэмбрионального развития. Желточный мешок у предличинки вскоре полностью рассасывается, и личинка переходит на внешнее питание. Внешний вид и внутреннее строение личинки еще не принимают облика взрослой особи ($A > D$) (рис. 7.5).

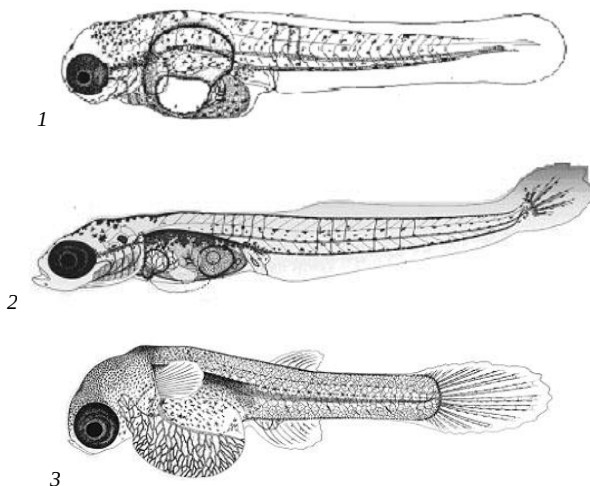


Рис. 7.5. Личинки отдельных видов рыб:

- 1 – переход на смешанное питание макропода (*Macropodus opercularis*);
- 2 – переход на смешанное питание нотобранхиуса (*Nothobranchius guntheri*);
- 3 – личиночное развитие гуппи (*Poecilia reticulata*), грудные и непарные плавники сформированы

Велика роль аквариумистики в процессе познания особенностей развития, роста, поведения рыб. Разработанные и усовершенствованные методы содержания и разведения рыб позволили получить бесценный материал, например, для изучения личиночного развития различных экологических групп рыб и особенно различного уровня дыхательных приспособлений у эмбрионов и личинок.

Длительность личиночного периода развития, как и эмбрионального, у разных видов рыб неодинакова – от нескольких суток до месяца. У каждого вида рыб она увеличивается или уменьшается в зависимости от температуры воды и других абиотических и биотических факторов среды. Зная особенности онтогенеза рыб, можно изучить пути и функциональные механизмы преобразования популяций проходных, полупроходных и пресноводных рыб в современных условиях комплексного использования водных ресурсов на основе выявления максимальных адаптивных возможностей рыб к происходящим изменениям в среде их обитания.

Мальковый период – внешний вид малька близок к облику взрослого организма. Половые органы недоразвиты, вторичные половые признаки обычно отсутствуют ($A > D$).

Период полувзрослого (неполовозрелого) организма (ювенальный период) – начинается быстрое развитие половых желез и вторичных половых признаков, но организм еще не способен к размножению ($A > D$).

Период взрослого (половозрелого) организма – состояние, при котором в определенное время года организм способен воспроизводить себе подобных; вторичные половые признаки, если они свойственны данному виду, имеются ($A = D$).

Период старости – половая функция затухает, рост в длину прекращается или замедляется ($A < D$).

Смерть – естественная гибель организма.

7.4. Биологические особенности рыб, способствующие проведению селекционной работы

Как объекты селекции рыбы обладают рядом ценных свойств, которые тесно связаны с процессом онтогенеза.

Свойства, позволяющие эффективно вести селекцию на рыбах.

1. **Огромная плодовитость.** Напряженность отбора на рыбах в десятки раз превышает максимально возможную напряженность отбора при селекции на других домашних животных.

Например, у лососевых рыб число потомков, оставляемых самкой за один нерестовый сезон, достигает несколько тысяч. Плодовитость карповых рыб исчисляется сотнями тысяч; от отдельных самок удастся получать более 1 млн. личинок.

2. *Наружное оплодотворение.* Возможность непосредственного экспериментального воздействия на мужские и женские половые клетки, а также на развивающийся эмбрион существенно расширяет арсенал методов селекции и позволяет использовать такие приемы селекционной работы, которые в работах с другими домашними животными недоступны.

3. *Высокая племенная ценность производителей.* Производители рыб обладают высокой племенной ценностью, при этом не в ущерб потребительской ценности. Известно, что производители других сельскохозяйственных животных, обладая племенной ценностью, имеют и значительную потребительскую ценность, так как на их выращивание были затрачены значительные средства. У рыб 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. Например, у крупного рогатого скота повышение продуктивности составит в расчете на одну самку не более 1 ц данной продукции.

4. *Низкие затраты на выращивание производителей.* Небольшая стоимость выращивания производителей рыб позволяет в одном хозяйстве вырастить многочисленное маточное стадо. В сочетании с высокой плодовитостью рыб в ограниченном числе хозяйств создаются благоприятные предпосылки для концентрации селекционной работы.

7.5. Биологические особенности рыб, затрудняющие селекцию

Есть ряд особенностей у рыб как объектов селекции, создающих серьезные трудности при проведении селекционной работы.

1. *Позднее половое созревание.* Например, у карпа смена поколений в обычных прудовых условиях происходит (в зависимости от климатических условий) через 4–6 лет. Таким образом, для получения 5–7 селекционных поколений карпа (необходимых для формирования породы) требуется не менее 25–30 лет.

2. *Большая зависимость признаков у рыб от факторов внешней среды.* Большая паратипическая изменчивость затрудняет выявление генетических различий у отселекционированных рыб. Для оценки от-

дельных производителей или племенных групп рыб требуется постановка сложных опытов с большим числом повторностей.

3. *Обитание рыб в водной среде.* В процессе выращивания рыбы не могут быть подвергнуты прямому визуальному контролю. В связи с этим селекция по некоторым важным признакам (активность потребления корма) практически невозможна.

4. *Невозможность контроля за условиями среды.* При прудовом выращивании невозможно обеспечить стандартные условия, необходимые для оценки селекционируемого материала.

5. *Сложность ведения индивидуального учета рыб.* Некоторые способы мечения рыб применяются только на взрослых особях.

6. *Трудность сохранения селекционируемого материала в чистоте.* Массовость материала, мелкие размеры, наружное оплодотворение, разведение в открытых водоемах, большая подвижность, сложность лечения и другие причины не позволяют вести строгий контроль и сохранять селекционный материал в чистоте.

Тема 8. МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ РЫБ

- 8.1. Классификация методов разведения.
- 8.2. Внутрипородное разведение. Чистопородное разведение.
- 8.3. Создание изобелинского карпа.
- 8.4. Внутрипородное разведение. Линейное разведение.
- 8.5. Внутрипородное разведение. Близкая гибридизация.
- 8.6. Классификация инбридинга.
- 8.7. Генетическая сущность инбридинга. Способы вычисления степени инбридинга и коэффициента нарастания гомозиготности.
- 8.8. Межпородное скрещивание.
- 8.9. Биологические особенности межпородного скрещивания.
- 8.10. Условия, влияющие на эффективность межпородного скрещивания.
- 8.11. Характеристика различных видов племенного или преобразовательного скрещивания.
- 8.12. Воспроизводительное скрещивание.
- 8.13. Вводное скрещивание.
- 8.14. Характеристика пользовательного скрещивания.
- 8.15. Системы разведения, направленные на использование гетерозиса.
- 8.16. Наследование при отдаленной гибридизации.

8.1. Классификация методов разведения

Методы разведения – это система подбора сельскохозяйственных животных с учетом их породной, видовой и линейной принадлежности для решения определенных зоотехнических задач.

В селекции различают четыре метода разведения:

- 1) чистопородное разведение;
- 2) разведение по линиям;
- 3) скрещивание;
- 4) гибридизация.

Основных методов разведения два – чистопородное скрещивание и различные формы скрещивания. Разведение классифицируется как по цели и форме, так и по результатам его применения на следующие виды и методы (рис. 8.1).

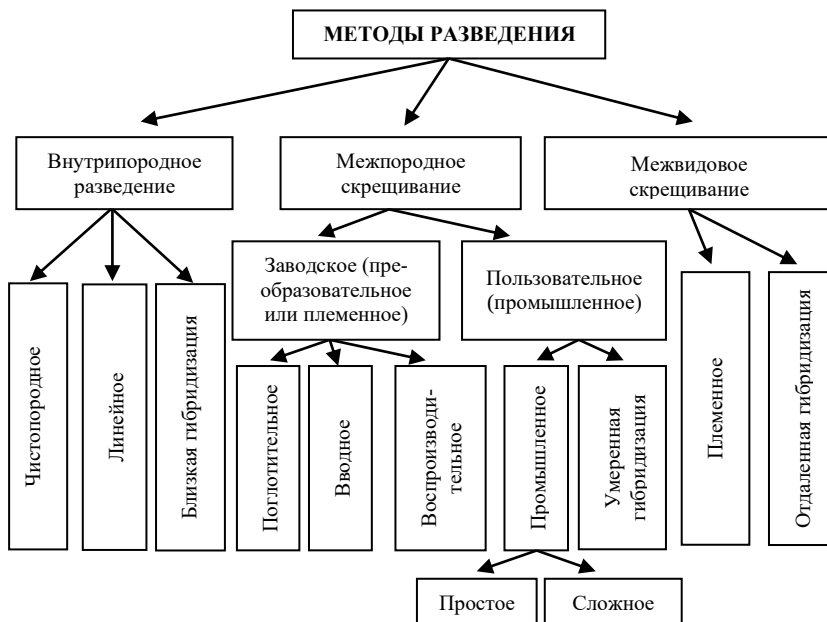


Рис. 8.1. Схема основных методов разведения

В. И. Караба (2005) сформулировал и дал более точную классификацию методов разведения.

Методы разведения – это научно обоснованная система подбора животных с учетом их видовой, породной, линейной (генеалогической) принадлежности для получения племенных или товарных животных с желательными хозяйственно полезными признаками.

Биологическая сущность методов различна. При чистопородном разведении получают потомков с одинаковой наследственностью, которые по типу и продуктивным качествам сходны со своими родителями. Помесным животным присущи повышенная изменчивость и высокий уровень обмена веществ, нередко «пышное» развитие, что обусловлено гетерозисом.

Племенные животные используются для воспроизводства и ремонта основного стада, а также для получения племенной продукции. Товарные животные предназначаются для получения различных видов животноводческой продукции и для дальнейшего разведения не используются.

8.2. Внутрипородное разведение. Чистопородное разведение

Внутрипородное разведение без учета генеалогической принадлежности подбираемых особей называется **чистопородным**. Если у подбираемых особей известна генеалогическая принадлежность и она учитывается для получения определенных результатов (внутрилинейных животных, кроссов, гибридов и др.), то такое разведение называется линейным, или близкой гибридизацией.

Принадлежность животного к породе в настоящее время принято устанавливать по племенным записям. В рыбоводстве генеалогические записи не ведутся. Генеалогическую принадлежность у ценных видов рыб и отдельных производителей определяют по гематологическим показателям и биохимическому полиморфизму белков (генэкспертиза). Чистопородными считаются животные, у которых чистопородны и отец и мать, а также животные, полученные от поглотительного скрещивания, но не ниже четвертого и пятого поколений по улучшающей породе.

Метод чистопородного разведения и его научное понятие возникли в конце средних веков для изоляции одной породы от другой, так как требования к сельскохозяйственным животным разных пород настолько разнообразны, что совместить все хозяйственно полезные и биологические признаки, которые необходимы человеку, невозможно.

Породы сыграли в эволюции одомашненных животных большую роль, однако люди, работая с каждой из них, сузили, ограничили тре-

бования к животным сравнительно немногими признаками, в результате чего и достигли в развитии этих признаков очень больших успехов. Там, где животные, принадлежащие к той или иной породе, не ограждаются от стихийных скрещиваний с животными других пород, особенно, которыми славятся эти породы, неизбежно теряются.

В рыбоводстве чистопородным разведением называют систему скрещивания рыб, принадлежащих к одной породе. Потомство, полученное при таком разведении, называют чистопородным. Главная задача чистопородного разведения – это сохранение и совершенствование породных качеств рыб. Каждая порода – это ценный материал, большая народнохозяйственная ценность, которую необходимо сохранять в «чистоте», но непременно вести работу по совершенствованию каждой породы. Если прекратить работу по улучшению продуктивных помесей той или иной породы рыб, то это может привести к вырождению и в конечном счете к исчезновению данной породы рыб.

Наряду с установлением общих закономерностей в эволюции одомашненных пород рыб затрагиваются и организационные формы ведения селекционной работы с породами.

В период с 1900 по 1960 год в селекции все больше применялся комплексный отбор и подбор с учетом многих признаков. Изменялись методы разведения, отбора и подбора в конце XX столетия, когда широкое распространение получили методы скрещивания. Ч. Дарвин считал, что предотвращение стихийного скрещивания – краеугольный камень в разведении животных. Чтобы удержать в породе достоинства, уже накопленные в ней работой многих поколений животноводов, требуется принимать меры для сохранения чистопородности.

Важнейшей биологической особенностью чистопородных животных является стойкая передача по наследству породных качеств, закрепленных отбором и длительным однородным подбором. Они отличаются незначительной изменчивостью признаков отбора, желательным типом экстерьера и форм телосложения, характерной продуктивностью.

Чистопородное разведение, как мероприятие плановое, позволяет вести работу с большим поголовьем относительно однородных животных. При этом легче сохранить достоинства породы, так как у чистопородных животных каждой из пород велико не только фенотипическое, но и генотипическое сходство. Большая стойкость наследственной передачи признаков чистопородными животными способствует лучшему предвидению результатов подбора, повышает вероятность

получения потомства желательного качества. Отбор и подбор по индивидуальным качествам чистопородных животных бывает более эффективным, чем среди помесей. Большая наследственная стойкость чистопородных животных имеет значение не только для чистопородного разведения, но и для скрещивания. Чистопородные животные значительно лучше передают свои качества, чем помесные.

Основной целью чистопородного разведения является сохранение и совершенствование продуктивных и племенных качеств породы в избранном направлении. Длительное применение чистопородного разведения по определенной селекционно-генетической программе дает возможность повысить продуктивность основных пород всех видов сельскохозяйственных животных.

Использование чистопородного разведения позволяет селекционерам создавать выдающихся животных и целые стада высокой племенной ценности.

К важнейшим условиям, обеспечивающим успешное решение задач чистопородного разведения относятся:

- *направленное выращивание ремонтной молоди и создание для рыб максимально благоприятных условий кормления и гидрохимического режима в водоемах;*
- *правильная оценка племенной ценности маточного поголовья;*
- *целенаправленный методический отбор и подбор;*
- *существование в породе разнокачественных структурных элементов (отводок, семейств и др.);*
- *достаточно большое поголовье разводимых рыб и максимально широкий ареал рыборазведения данной породы;*
- *высокий уровень культуры ведения селекционной работы.*

Чистопородное разведение является основным методом разведения сельскохозяйственных животных, на котором базируется межпородное разведение, т. е. без чистопородного разведения кроссы пород и товарная гибридизация существовать не могут. Для всех видов межпородного скрещивания необходимы хорошо отселекционированные заводские породы.

8.3. Создание изобелинского карпа

Рассмотрим этапы селекции на примере создания изобеленского карпа.

Изобелинский карп берет начало от карпов из маточных стад рыбхозов БССР. Исходным материалом для селекции служили мест-

ные карпы, полученные от европейских пород. В процессе длительного выращивания они адаптировались к специфическим условиям Полесской низменности. Начало работ по селекции было положено в 1947 году Дмитрием Петровичем Полиksenовым.

Исходное маточное стадо формировалось из лучших производителей, отобранных в четырех рыбхозах Белоруссии: «Слепянка», «Волма», «Ворняны» и «Красная зорька». Наличие в исходном маточном стаде карпов из различных белорусских рыбхозов обеспечивало большее разнообразие наследственности и меньшую опасность родственного скрещивания. Кроме того, этот материал представляет большую ценность для дальнейшей селекции, поскольку он разводился длительное время в пределах республики и приспособлен к местным условиям. Таким образом, на первом этапе формирования исходного маточного стада основной задачей являлось создание гетерогенного стада производителей с целью получения разнокачественного потомства, обладающего повышенной продуктивностью и жизнеспособностью.

Улучшение местного карпа велось без сближения с сазаном с целью совершенствования культурных форм карпа. В начале исследований племенная работа осуществлялась методами, вытекающими из признания влияния среды на наследственную скорость роста и жизнестойкость карпа, в связи с чем в стаде выращивалось две группы потомства, различающиеся по плотности посадки и потреблению кормов: «откормочники» и «естественники». При создании исходного маточного стада изобелинского карпа пара являлась основной формой скрещивания. Лишь при скрещивании зеркальных карпов в отдельных прудах рыбхоза «Ворняны» в 1947 году и рыбхоза «Слепянка» в 1949 году был проведен групповой естественный нерест (несколько самок и самцов в одном пруду). Подбор для нереста проводили по признаку «лучшее с лучшим».

Первый этап (1947–1953 годы). Исходным материалом служили карпы рыбхозов «Слепянка», «Ворняны», «Волма». В условиях естественного нереста проводились парные и групповые скрещивания местных производителей данных хозяйств, а также получены помеси зеркального карпа рыбхозов «Красная зорька» и «Волма»; «Ворняны» и «Волма»; «Слепянка», «Волма» и «Красная зорька».

Чешуйчатые карпы получены от парного скрещивания в рыбхозах «Волма» и «Слепянка». Было создано гетерогенное исходное маточное стадо трех генераций 1947, 1948 и 1949 годов рождения, которое послужило материалом для получения первого селекционного поколения.

В период 1950–1953 годов осуществлялось только выращивание исходного стада в хозяйствах «Слепянка», «Солы», «Ворняны».

В 1954 году весь племенной материал из этих хозяйств был переведен в рыбхоз «Изобелино», куда в 1956 году завезли карпов-улучшателей из рыбхоза «Столин» Брестской области.

Второй этап (1954–1959 годы). Выполнялся на базе племхоза «Изобелино». В этот период создана синтетическая популяция первого селекционного поколения изобелинского карпа. Получено максимально возможное количество сочетаний производителей исходного маточного стада и карпов-улучшателей, способствующих получению жизнестойкого материала. Были улучшены весовые и экстерьерные показатели у племенного ремонта первого поколения по сравнению с исходным маточным стадом.

Третий этап (1959–1968 годы). Был осуществлен поиск оптимального материала для создания белорусской породы карпа. Всего было получено около 40 групп и семей в этот период. Потомство одной из групп, выделявшееся хорошим массонакоплением и полученное от группового скрещивания всех структурных единиц, явилось родоначальником высокопродуктивной отводки 3', которая заложена в 1960 году (F₂). В 1968 году сформированы две смешанные отводки: смесь зеркальная и смесь чешуйчатая (F₃) с целью сохранения генофонда и увеличения изменчивости материала, а также инбредная отводка столин (F₂), несущая 75 % крови карпов рыбхоза «Столин», цель создания которой – добиться хорошей выживаемости и продуктивности, характерных для столинских карпов.

Селекция проводилась на фоне вспыхнувшего в 1961 году среди всех возрастных групп карпа впервые зарегистрированного во многих хозяйствах СССР заболевания воспалением плавательного пузыря (ВПП), поэтому одной из задач ставилось снижение восприимчивости к этому заболеванию. В дальнейшем было выбраковано несколько групп ремонта и производителей, наиболее подверженных заболеванию (генерации F1 1954, 1958 годов и потомства от них). На хозяйство «Изобелино» в 1963 году был наложен карантин, а в 1967 году племхоз выведен в летование и племенная рыба вывезена в соседний рыбхоз «Вилейка», где содержалась в довольно скученном состоянии, что отрицательно сказывалось на приросте рыб.

Четвертый этап (1969–1989 годы). В 1969 году в племхозе «Изобелино» была завершена реконструкция, и четвертое поколение селекции получали методом искусственного (заводского) воспроизводства,

что позволяло воспроизводить относительно здоровое по ВПП потомство.

На протяжении четвертого этапа происходило селекционирование отводок четвертого – шестого поколений. Каждая отводка воспроизводилась «в себе» при групповом скрещивании на основе массового отбора по массонакоплению, экстерьерным показателям, продуктивности и устойчивости к заболеванию ВПП.

В этот период получены первые материалы по рыбохозяйственной оценке потомства от скрещивания изобелинского карпа с карпами других пород. Установлен положительный гетерозисный эффект по темпу роста и выживаемости у двухлетков изобелинско-ропшинского карпа и гибридов карпа с амурским сазаном.

Установлен также гетерозисный эффект у внутривидовых помесей при скрещивании отводок зеркального и чешуйчатого карпа. Наиболее продуктивными оказались при этом скрещивания отводок смесь чешуйчатая и смесь зеркальная и реципрокные скрещивания $3' \times$ столин 18 и столин $18 \times 3'$. Отводка $3'$ обладает высокой общей комбинационной способностью, а отводка смесь зеркальная – специфической. В этот период селекционный материал (ремонт и производители четвертого-пятого поколения) передавался в промышленные рыбхозы, в том числе в рыбхоз «Тремля», откуда был вывезен в рыбхоз «Краснозерское» Новосибирской области и являлся одной из исходных форм при выведении сарбоянского карпа.

Пятый этап (1991–1996 годы). Формировалось ремонтно-маточное стадо шестого – седьмого селекционного поколения. Шла селекция на повышение плодовитости и улучшение реакции на гипофизарные инъекции. Напряженность отбора снизилась до 10–18 %. Проведено маркирование отводок по трансферриновому локусу. Осуществлены промышленные скрещивания обоих отводок чешуйчатого карпа и отводки смесь зеркальная с югославским карпом, а отводки $3'$ с немецким. Получен гетерозисный эффект по массонакоплению и выживаемости.

Шестой этап (1997–2003 годы). Окончено формирование седьмого (отводка столин 18) – восьмого (отводки $3'$, смесь зеркальная и смесь чешуйчатая) поколений на основе индивидуального отбора (семейной селекции) путем подбора производителей определенного генотипа с учетом их рыбохозяйственных показателей. Произведена оценка производителей по потомству. Выявлены семьи с лучшими рыбохозяйственными признаками, семьи, не подвергавшиеся заболеванию ВПП.

Заболеваемость ВПП за три поколения селекции существенно снизилась. В седьмом-восьмом поколениях практически не отмечается

проявление острой формы заболевания с внешне выраженными признаками, некротическая форма ВПП обнаруживается только среди сеголетков. Выделены семьи, в которых заболевание отсутствует или проявляется с незначительной экстенсивностью. Двухлетки и ремонт старших возрастов практически не болеют, в то время как родительские формы подвергались (третье – пятое поколения) этому заболеванию даже в репродуктивном возрасте.

В результате проведенной работы устойчивость к заболеванию ВПП повысилась, заболеваемость в настоящее время проявляется главным образом у 4–7 % сеголетков в хронической форме.

Ремонтный молодняк седьмого – восьмого поколений селекции развивается в соответствии с прогнозным стандартом. Основным селекционным методом при выведении избелинского карпа был массовый отбор по темпу роста и выживаемости на 1–2-м году жизни. Наиболее напряженный отбор был проведен в первых пяти поколениях селекции. Общая напряженность его составляла от доли процента до 3–5 %. При селекции четвертого – пятого поколений, когда заболеваемость ВПП была наиболее высокой и особи с острой формой заболевания определялись по внешним признакам, проводилась выбраковка рыб, подверженных заболеванию ВПП. Напряженность отбора по ВПП составляла 20–40 %. С переходом заболевания в хроническую форму отбор по ВПП не проводился. При селекции шестого – седьмого поколений был изменен принцип массового отбора. На племя отбирались не крайние лучшие особи карпа, а особи модального класса, как несущие среднее оптимальное значение признака, т. е. применялся стабилизирующий отбор по массе с учетом экстерьера и по отсутствию внешне выраженных признаков заболевания на фоне выращивания с плотностями, приближающимися к производственным. Напряженность отбора по массе была снижена, и общая напряженность отбора составляла 5 %.

Напряженность внутрисемейного отбора среди годовиков и двухгодовиков в общей сложности колебалась от 45,0 до 22,0 % в зависимости от количества выращенного материала. В среднем напряженность отбора в этом возрасте составила 28,2 %.

Для снижения инбридинга в пределах каждого поколения получали 2 или 3 генерации каждой отводки, проводили разновозрастной отбор и подбор самок и самцов при закладке очередной генерации. Коэффициент инбридинга за весь период селекции $F = 0,1248...0,2318$. Избелинский карп прошел семь (отводка столин 18, чешуйчатая) – восемь

(отводки смесь чешуйчатая, смесь зеркальная, 3' – зеркальная) поколений селекции.

Как свидетельствуют собранные данные по созданию и совершенствованию изобеленского карпа, работы в данном направлении ведутся уже более 60 лет и не завершились еще и по сей день.

8.4. Внутрипородное разведение. Линейное разведение

При чистопородном разведении используют кроссы, отводки и семейства.

Скрещивание между собой отселекционированных на высокую продуктивность и сочетаемость инбредных линий называют **кроссом**. При кроссе получают из гомозиготных популяций рыб гетерозиготные.

Линия – это группа биологических объектов, происходящих от выдающегося предка-самца.

Семейство – это группа биологических объектов, происходящих от выдающейся производительницы-самки.

Термин «кросс» указывает на использование потомства при сочетании различных линий. В рыбоводстве такой элемент генеалогической структуры породы, как кросс, широко не используется, однако в птицеводстве является основным методом разведения.

Кроссы линий – это подбор между собой животных, принадлежащих к разным линиям (семействам или отводкам), т. е. производится разнородный, неродственный подбор самцов одной линии к самкам, происходящим из другой линии. Целью межлинейного подбора является получение животных, сочетающих выдающиеся признаки обеих линий. При межлинейных кроссах расширяется наследственная основа, увеличивается изменчивость, открываются возможности для поисков наилучших сочетаний, появляется возможность создания животных желательного типа и выявления родоначальников новых линий. Кроссы линий должны широко использоваться в товарных хозяйствах, так как они открывают возможность использования внутрипородного гетерозиса при чистопородном разведении.

Таким образом, в кроссах ценные качества одной линии, дополняя качества другой, обогащают в своем сочетании наследственность потомства. В этом отношении кроссы линий являются синтезом того, что накоплено в каждой линии или семействе.

Иногда при работе с отдельной отводкой представители ее стано-

ваться в такой степени инбредированными, что дальнейшее размножение линий с применением родственного подбора может угрожать инбредной депрессией. Чтобы этого избежать, инбредных маток вынуждены подбирать с неродственными им производителями из другой линии. Такой метод носит название «обновление генотипа».

Подбор инбредных производителей с неродственными им (аутбредными) матками из другой линии носит название **«топкроссинг»**. Подбор инбредных самцов одной линии с инбредными самками другой линии называется **инкроссингом**. Подбор аутбредных самцов одной линии с инбредными самками другой линии называется **боткроссингом** (рис. 8.2, 8.3, 8.4).

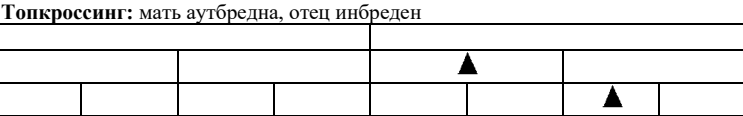


Рис. 8.2. Схема топкроссинга

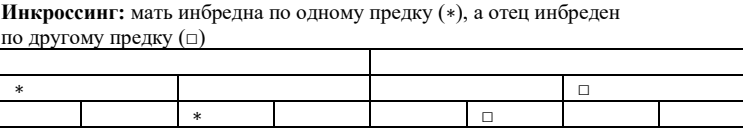


Рис. 8.3. Схема инкроссинга

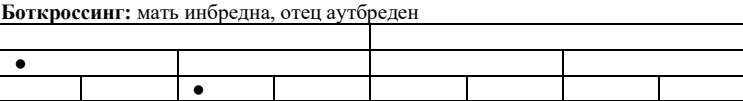


Рис. 8.4. Схема боткроссинга

Инцухт – инбредирование в растениеводстве.
Инбредный минимум – это такое состояние инбредных линий, при котором изучаемые показатели уже не ухудшаются. Это указывает на гомозиготное состояние по большинству генов в таких линиях. Линии, достигшие инбредного минимума, называют **чистыми линиями**.

8.5. Внутрипородное разведение. Близкая гибридизация

Внутрипородной близкой гибридизацией называется подбор узкоспециализированных отцовских и материнских линий одной породы на основе дифференцированной селекции животных в племенных хозяйствах по определенным признакам, проверенных на сочетаемость и дающих комплексный гетерозисный эффект. Иными словами, *гибридизация есть кросс с прогнозируемым эффектом гетерозиса*. Внутрипородная гибридизация может быть основана и на подборе сочетающихся внутрипородных типов.

В птицеводстве с переводом на промышленную технологию основным методом стало разведение по линиям и на его основе – создание **синтетических гибридов (кроссов)**. Преобразование индивидуальных качеств производителя в групповые, свойственные линии особенности наиболее существенно в работе по разведению птицы по линиям. Птица определенных линий характеризуется большей однородностью и продуктивностью по сравнению со средней по породе. В этих целях выводятся инбредные линии с применением родственного спаривания при очень большой браковке поголовья. При скрещивании таких линий проявляется эффект гетерозиса.

В птицеводстве все реже используется традиционное выведение только инбредных линий внутри породы, вместо этого применяется новый метод создания **синтетических линий**, формируемых в результате скрещивания отселекционированных по отдельным признакам линий. Потомство получаемой гибридной птицы происходит от скрещивания сочетающихся линий одной или нескольких пород. Так, используя биологический эффект гетерозиса, получают высокопродуктивную двух-, трех- и четырехлинейную гибридную птицу.

8.6. Классификация инбридинга

При чистопородном разведении для создания высокоинбредных линий, кроссов или семейств используют иногда близкородственное скрещивание, или инбридинг.

Инбридинг – это скрещивание животных, находящихся в родстве. Родственное спаривание на одного общего предка называется *простым инбридингом*. Инбридинг называется *комплексным*, если при получении потомства в системе скрещивания использовалось несколько общих предков.

По цели использования инбридинг бывает двух видов (рис. 8.5).

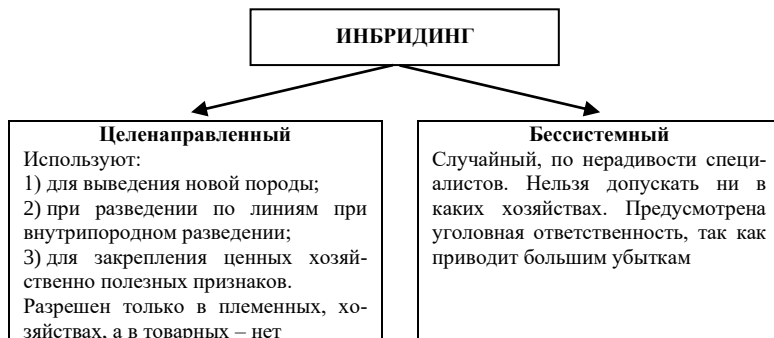


Рис. 8.5. Классификация инбридинга

Нередко инбридинг приводит к вредному действию, которое называется *инбредной депрессией*, или *дегенерацией*.

Признаки инбредной депрессии (дегенерации):

- снижение продуктивности;
- снижение воспроизводительной способности, вплоть до полной стерильности рыб;
- снижение адаптивной способности, низкий уровень выживаемости и приспособленности к факторам окружающей среды;
- увеличение количества аномалий, болезней и отклонений, остановка развития эмбрионов, смерть на ранних стадиях онтогенеза.

Меры борьбы с инбредной депрессией:

1. Не допускать инбридинг в товарных хозяйствах.
2. Вести целенаправленный инбридинг только в племенных хозяйствах с целью закрепления ценных хозяйственно полезных признаков выдающихся животных.
3. При использовании инбридинга проводить «жесткую браковку» – до 70 % новорожденных уничтожать.
4. Своевременно применять неродственное скрещивание – аутбридинг.

8.7. Генетическая сущность инбридинга. Способы вычисления степени инбридинга и коэффициента нарастания гомозиготности

При инбридинге генетическая структура популяции изменяется в сторону увеличения гомозиготности и снижения гетерозиготности (меньше $2Pg$ (Aa) и больше генотипов P^2AA и g^2aa).

Сущность инбридинга заключается в следующем.

1. Биологические процессы при инбридинге не проходят бесследно для наследственности, они ее изменяют.

2. Под влиянием инбридинга идет глубокая анатомо-физиологическая перестройка организма, которая может привести к снижению резистентности организма, снижению плодовитости и измельчению потомства.

3. При инбридинге происходит возрастание гомозиготности, как по доминантным, так и по рецессивным признакам.

4. Инбредную депрессию можно снизить путем аутбридинга и повышения гетерозиготности. Чем выше гетерозиготность популяции, тем меньше последствия инбредной дегенерации.

5. Чем выше гомозиготное состояние популяции, тем сильнее будет проявляться инбредная дегенерация.

6. Если организм побеждает условия, в которые его поставил инбридинг, то появляется что-то новое в наследственности. Новообразование признаков при инбридинге возможно только за счет мутаций.

7. Основная цель родственного разведения – сохранение конкретных наследственных особенностей того или другого выдающегося предка.

Степень инбридинга определяют несколькими способами:

1) способ А. Шапоружа (1909);

2) способ Саула Райта (1921), усовершенствованный Д. А. Кисловским;

3) способ В. Я. Катасонова и Н. Б. Черфаса (1986), используемый в рыбоводстве.

1-й способ. Данный способ предложен А. Шапоружем. Он дает качественную характеристику степени инбридинга. Для этого способа необходимо:

а) пронумеровать ряды по порядку:

0 – Пробанд – это биологический объект, на который строится родословная или собираются сведения о предках;

I – Его родители (Мать и Отец);

II – Дедушки и Бабушки;

III – Пробабушки и продедушки;

IV и т. д.;

б) отметить повторяющихся предков, как по материнской, так и по отцовской линии (рис. 8.6);

в) записать ряды предков, в которых встречаются одинаковые родственники сначала в левой (материнской) половине, а затем в отцовской.

В нашем примере II, IV – III.

Левая половина матерей.								Правая половина отцов.											
0				Пробанд				Вертихвостка											
I				M				O											
II				MM				OM*				MO				OO			
II		I		MMM		OMM		MOM		OOM		MMO		OMO		MOO		OOO*	
I		V		MMMM	OMMM*	MOMM	OOMM	MOMM	OMOM	MOOM	OOMM	MMMO	OMMO	MOMO	OOMO	MMOO	OMOO	MOOO	OOOO

Рис. 8.6. Схема решетчатой родословной

Используя степень родства по А. Шапоружу, с помощью таблицы, разработанной Пушем, устанавливают степень родства (табл. 8.1).

Таблица 8.1. Степени родства по А. Шапоружу – Пушу

Степень родства	Родственное скрещивание	Запись родства по А Шапоружу
I. Тесное (кровосмешение)	Мать – Сын Дочь – Отец Брат – Сестра	I – II II – I
II. Близкое	Бабушка – Внук Дедушка – Внучка Дядя – Племянница Тетя – Племянник Сводные братья × Сводные сестры (полусибсы) Двоюродные братья × Двоюродные сестры	I – III; III – I II – II; III – III II – III; III – II
III. Умеренное родство	Троюродные. Дальние родственники	IV – IV; III – IV IV – III; V – V I – V; V – I
IV. Дальнее родство	Дальше пятого поколения	V – VI; VI – V; VI – VI

Исходя из нашего примера, для получения Вертихвостки был использован близкий инбридинг (II – III).

2-й способ. Этот способ характеризует степень возрастания гомозиготности с помощью количественного показателя – коэффициента инбридинга, или коэффициента возрастания гомозиготности.

Коэффициент инбридинга служит показателем степени инбридинга, под которым понимают вероятность уменьшения числа гетерозиготных локусов (Aa) по сравнению с исходным состоянием и увеличение числа гомозигот (AA и aa). Его принято обозначать заглавной буквой латинского алфавита F.

Саул Райт в 1921 году предложил формулу для расчета коэффициента инбридинга, которую усовершенствовал Д. А. Кисловский.

$$F = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^{n+n_1-1} \times (1 + f_a) \right], \quad (8.1)$$

где $\frac{1}{2}$ – это доля наследственности, получаемая потомком от каждого

родителя;

$\sum$ – знак суммирующего действия (используется для комплиментарного инбридинга);

n – ряды поколений до общего предка (определяется по методу А. Шапоружа по материнской линии);

n_1 – ряды поколений до общего предка (определяется по методу А. Шапоружа по отцовской линии);

$1 + f_a$ – коэффициент возрастающей гомозиготности, если сам общий предок инбредирован.

Для нашего примера рассчитаем коэффициент возрастания гомозиготности для Вертихвостки (II; IV – III). Для вычисления коэффициента возрастания гомозиготности необходимо учесть все попарные сочетания этого предка в родословной (II – III; IV – III).

$$F = \left(\frac{1}{2}^{2+3-1} + \frac{1}{2}^{4+3-1} \right) \times 100\% = \left(\frac{1}{2}^4 + \frac{1}{2}^6 \right) \times 100\% = (0,0625 + 0,015625) \times 100\% = 0,078125 \times 100\% = 7,8125\%$$

Полученный результат указывает, что для выведения пробанда Вертихвостки был использован умеренный инбридинг.

Значения коэффициента инбридинга по Д. А. Кисловскому:

при $F = 25\%$ и больше инбридинг тесный (кровосмешение);

при F от 12,5 до 25 % инбридинг близкий;

при F от 1,55 до 12,5 % и больше инбридинг умеренный;

при $F \leq 1,55\%$ отдаленное родство.

3-й способ. Используют в работах с рыбами. Коэффициент инбридинга (F) определяют по числу производителей, используемых для

получения потомства. При соотношении самок и самцов примерно 1:1 величину коэффициента инбридинга за одно поколение F_x вычисляют по формуле

$$F_x = \frac{1}{2N}, \quad (8.2)$$

где N – общее число предков, используемых для воспроизводства производителей.

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

$$F_x = 1 - (1 - F_x)^t, \quad (8.3)$$

где t – число поколений.

Пример. При использовании пяти пар производителей ($N = 10$) коэффициент инбридинга за одно поколение составит:

$$F = \frac{2}{2 \cdot 10} = \frac{1}{20} = 0,05.$$

За пять поколений коэффициент инбридинга будет примерно равен:

$$F_t = 1 - (1 - F_x)^5 = 1 - (1 - 0,05)^5 = 0,23, \text{ или } 23 \, \%.$$

Разные степени $\frac{1}{2}$ для вычисления коэффициента возрастания гомозиготности:

$$\begin{array}{lll} \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0,25; & \left(\frac{1}{2}\right)^5 = 0,03125; & \left(\frac{1}{2}\right)^8 = 0,00390625; \\ \left(\frac{1}{2}\right)^3 = 0,125; & \left(\frac{1}{2}\right)^6 = 0,015625; & \left(\frac{1}{2}\right)^9 = 0,0015625; \\ \left(\frac{1}{2}\right)^4 = 0,0625; & \left(\frac{1}{2}\right)^7 = 0,0078125; & \left(\frac{1}{2}\right)^{10} = 0,00078125. \end{array}$$

Инбридинг как метод разведения широко используют в селекции многих сельскохозяйственных животных. Родственное разведение необходимо, в частности, для сохранения в селекционном 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.

Пример. В исходной популяции 80 % всех локусов находятся в гетерозиготном состоянии (Aa). Допустили целенаправленный тесный инбридинг (коэффициенте инбридинга – 0,3). Исходя из условия задачи, в исходной популяции было 20 % гомозигот (AA + aa). Как изменится соотношение генотипов после тесного инбридинга ($F = 30 \%$)?

1. При инбридинге количество гетерозигот уменьшается. Для вычисления составим пропорцию:

$$\begin{aligned} 80 &- 100; \\ x &- 30; \\ x &= (80 \cdot 30) : 100 = 24 \%. \end{aligned}$$

2. Определим количество гетерозигот в популяции после инбридинга:

$$80 - 24 = 56 \%.$$

3. Рассчитаем количество гомозигот в новой популяции:

$$20 \% + 24 \% = 44 \%.$$

Следовательно, количество гетерозиготных особей в новой популяции будет находиться на уровне 56 %, в то время как число гомозиготных локусов повысится до 44 %. Однако следует иметь в виду, что это лишь расчетные, вероятностные величины. Повышению степени гомозиготности в значительной степени могут препятствовать (особенно при умеренном инбридинге) естественный и искусственный отборы, которые поддерживают в популяции сбалансированные полиморфные системы.

8.8. Межпородное скрещивание

Межпородное разведение (скрещивание) – это такое разведение, при котором потомство получают от родительских форм, принадлежащих к разным породам. Животных, полученных в результате межпородного скрещивания, называют помесями или межпородными гибридами, в зависимости от целей и результатов использования метода. Разведение помесных животных отцовской формы с помесями материнской формы называется **разведением «в себе»**.

Е. Я. Борисенко (1967) отмечал, что скрещивание как стихийное

смешивание животных из разных мест известно с глубокой древности, но как сознательный прием улучшения животных одних пород с помощью других стало применяться в средние века. Наши предки – древнерусские славяне, завязав торговые связи с народами Востока, приобретали у них легких лошадей верхового типа, которых и скрещивали с местными, аборигенными породами. Сближение народов Западной Европы с народами Востока во время крестовых походов способствовало проникновению восточных лошадей в Западную Европу и скрещиванию их с европейскими. Несколько раньше скрещивание начало применяться в Испании для улучшения грубошерстных овец мериносами. Древние переселения народов и племен, войны и развивающиеся торговые связи были теми историческими предпосылками, которые способствовали заимствованию животных одними народами у других и скрещиванию этих животных с местными. Но в целом феодализм с его полунатуральным изолированным хозяйством тормозил применение скрещивания. Развитие капитализма, вызвавшее создание значительного числа заводских пород животных, наоборот, расширило возможности использования скрещивания.

Обоснованию скрещивания и его практическому использованию способствовала теория, выдвинутая французским ученым Бюффоном. Опираясь на опыт использования восточных лошадей в Западной Европе, он считал, что для поддержания ценных свойств животных, попавших в иные условия, необходим систематический завоз производителей с их родины. Для улучшения местного скота путем скрещивания его с завозным и во избежание его вырождения Бюффон также рекомендовал прибегать к завозу производителей и их повторному скрещиванию время от времени с местным скотом, улучшенным путем предшествующего скрещивания.

Тот факт, что помеси часто не удерживают своих ценных свойств и однотипности при дальнейшем разведении «в себе», породил и противоположные взгляды, согласно которым скрещивание ничего положительного в племенном животноводстве не может дать вследствие неверной передачи помесями своих свойств потомкам. По замечанию Дарвина, почти все осторожные заводчики были убеждены, что попытки установить новую расу, промежуточную между двумя очень различными, безнадежны: «...они с цепким суеверием держались за теорию чистой крови, считая ее ковчегом, в котором только и можно чувствовать себя в безопасности». Однако история животноводства свидетельствует о том, что, несмотря на известные трудности, встре-

чающиеся при скрещивании, значительная часть современных заводских пород сельскохозяйственных животных создавалась с применением в большей или меньшей степени межпородного скрещивания.

Для характеристики происхождения помесей наиболее удобна методика вычисления долей генотипа.

Под **долями генотипа** понимают вероятную долю наследственности тех пород, которые использовались при скрещивании. Вычисление долей генотипа совпадает с упрощенной методикой вычисления генетического сходства потомка с предком (без учета инбридинга). Вычисление долей генотипа потомка ведется путем сложения долей генотипа у отца и матери и деления полученной суммы пополам. Если, например, бык имеет 3/4 генотипа по голштинской породе, а корова – генотип 1/2 по этой же породе, то расчет будет следующий:

$$1) \frac{1+1}{2} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}; \quad 2) \frac{\frac{1}{2}+1}{2} = \frac{3}{4} + \frac{1}{2}; \quad 3) \left(\frac{3}{4} + \frac{1}{2}\right) : 2 = \frac{3+2}{4 \cdot 2} = \frac{5}{8}.$$

Чистопородных животных улучшающей и улучшаемой пород обозначают единицей (1).

Как величина статистическая, доля генотипа верна лишь для достаточно больших групп животных, полученных от одного и того же типа скрещивания. А для каждого же отдельно взятого индивидуума, полученного в этом скрещивании, ее фактическая наследственная доля генотипа колеблется весьма значительно.

8.9. Биологические особенности межпородного скрещивания

Впервые научное обобщение биологической сущности и практического значения межпородного скрещивания дано Ч. Дарвином, который показал, что скрещивание по своим биологическим последствиям является методом, диаметрально противоположным родственному подбору и чистопородному разведению. Поэтому от скрещивания следует ожидать результатов, противоположных тем, какие наблюдаются при разведении животных, находящихся в родстве. Если родственный (особенно тесный) инбридинг ведет к снижению жизнеспособности потомства, к обеднению и сужению его наследственных возможностей, то при скрещивании, наоборот, получают животные повышенной жизнеспособности (особенно у гибридов F_1) с *обогащенной расширенной* вследствие высокой гетерозиготности *наследственной осно-*

вой и с большими адаптивными способностями к колеблющимся условиям среды по сравнению с чистопородными и линейными животными, особенно полученными в результате инбридинга. Скрещивание сопровождается увеличением гетерозиготности и получением помесных животных с лучшим развитием, большей конституциональной крепостью, стойкостью и лучшей плодовитостью.

Скрещивание ведет не только к соединению особенностей скрещиваемых форм, но и к различным новообразованиям, которые служат материалом для отбора и выведения новых пород. Сопровождаемое строгим отбором в нескольких поколениях скрещивание представляет собой средство изменения старых пород и образования новых.

Помеси ввиду их повышенной наследственной неоднородности, наследственной неустойчивости и высокой гетерозиготности при дальнейшем разведении «в себе» дают вследствие расщепления более разнообразное потомство и обнаруживают большую изменчивость и разнотипность, чем животные чистопородные.

Скрещивание может служить хорошим средством:

- 1) объединения в помесях признаков исходных форм (пород);
- 2) обогащения наследственных возможностей животных;
- 3) повышения их жизнеспособности и продуктивности (использование явления гетерозиса);
- 4) увеличения пластичности животных и их податливости на различные внешние воздействия.

У помесей ослаблена «избирательность» к условиям внешней среды, ликвидирован «консерватизм» наследственности; такие организмы могут легче приспосабливаться к новым для них условиям и, следовательно, легче изменяться в соответствии с ними. Поэтому при практическом использовании скрещивания важно создать для помесей такие условия, при которых их развитие шло бы в направлении формирования нужных для человека типов животных.

При скрещивании происходит также вытеснение наследственности одной из исходных пород наследственностью другой породы. Это может иметь как положительное, так и отрицательное значение.

Помеси первого поколения, происшедшие от отца и матери, взятых от разных пород, намного однороднее помесей, которые получены от разведения «в себе» (Н. А. Кравченко, 1973). Помеси от помесей теряют гетерозис. У них происходит расщепление признаков, наблюдается появление нежелательных качеств (атавизм) и ломка сложившихся в исходных породах корреляций, иногда приводящая к образованию

«мозаичности», при которой одну особенность строения тела помеси наследуют преимущественно от одной породы, другую – от второй (например, асимметрия рогов у крупного рогатого скота). В результате этого скрещивание для получения пользовательных животных в большинстве случаев заканчивают на первом же поколении, не допуская их к размножению. Однако для получения новых комбинаций генов при скрещиваниях, нацеленных на племенное улучшение, спаривание помесей с помесями часто бывает полезным и даже необходимым.

Однородность помесей первого поколения относительно велика, но меньше по сравнению с чистопородными животными. Это не является исключением из правила Г. Менделя, так как большинство хозяйственно полезных признаков, по которым отбирают сельскохозяйственных животных, имеют полигенный (обусловленный не одним, а многими генами) характер наследования.

Гетерозис при скрещивании полезен самому животному, но не всякая продуктивность повышается от гетерозиса. Например, гетерозис не повышает качество смушка или расцветки пушнины у серебристо-черных лисиц и норок, качество жиропота у овец и др.

8.10. Условия, влияющие на эффективность межпородного скрещивания

Межпородное скрещивание не даст положительных результатов, если помесным животным не будут созданы условия, способствующие развитию тех свойств и качеств, которые хотят иметь у улучшаемой или выводимой породы. В первую очередь необходимо обеспечить *условия кормления и содержания*, соответствующие развитию новых свойств и признаков у помесей.

При выборе пород для скрещивания следует учитывать цель подбора. К скрещиванию прибегают лишь тогда, когда есть вероятность того, что помеси окажутся лучше животных материнских пород. Для этого отцовская порода должна быть значительно лучше. В улучшаемой породе следует также отбирать возможно лучший, хорошо приспособленный к местным условиям, хорошо развитый маточный состав, чтобы помесный, рождающийся от таких маток приплод был хорошо развит, отличался высокой жизнеспособностью и хорошей приспособленностью. Кроме того, скрещивание проводят в тех случаях, когда отцовская порода не лучше материнской, но от скрещивания получают помеси, имеющие преимущества над материнской поро-

дой благодаря особой сочетаемости или явлению гетерозиса.

Возраст скрещиваемых индивидуумов влияет на устойчивость наследственности. Зрелое животное более стойко передает свои признаки потомству.

Влияние материнского организма при скрещивании играет большую роль. Скрещивание, для которого самца и самку берут попеременно из двух пород – сначала самку из первой породы, самца из второй, а затем самку из второй, а самца из первой, называется **реципрокным скрещиванием**. Так, если при прямом скрещивании получается неудовлетворительный результат, то следует прибегнуть к реципрокному скрещиванию, чтобы исключить негативное влияние материнского организма.

Скрещивание приводит к объединению наследственных задатков генетически разных особей. Получаемое потомство обладает обогащенной наследственностью. Это открывает широкие возможности для селекции (рис. 8.7). Скрещивание является одним из важнейших приемов, используемых для улучшения существующих и выведения новых пород (преобразующее скрещивание).

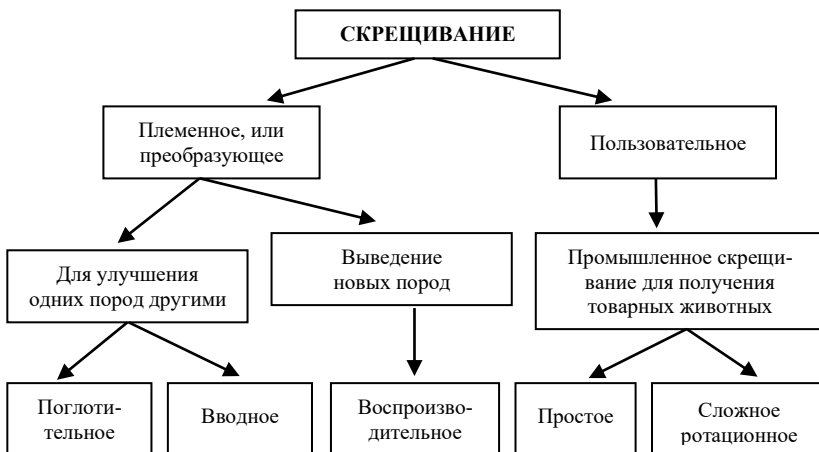


Рис. 8.7. Различные виды скрещивания

8.11. Характеристика различных видов племенного, или преобразовательного, скрещивания

Поглотительным называют такое скрещивание, при котором в течение нескольких поколений происходит преобразование местной малопродуктивной породы в высокопродуктивную путем скрещивания маточного поголовья улучшаемой породы с чистопородными производителями высокопродуктивной породы. В результате этого улучшающая порода как бы поглощает улучшаемую.

Цель поглотительного скрещивания заключается в коренном преобразовании породы, которая не соответствует социально-экономическим потребностям и эколого-биологическим требованиям и не может быть сразу полностью заменена другой, более совершенной породой. Этот метод разведения отличается простотой и дешевизной и считается наиболее быстрым и эффективным методом улучшения массового пользовательного животноводства.

Улучшение поглотительным скрещиванием одной породы с помощью другой схематически сводится к получению помесей двух пород и к последующему подбору их в ряду поколений с производителями улучшающей породы. В результате систематического скрещивания помесей с животными улучшающей породы местная порода все более приобретает качества улучшающей породы, а также и новые качества. Животных, полученных в результате скрещивания двух пород, обычно обозначают долями генотипа по улучшающей породе: генотип помесей первого поколения – $1/2$, второго – $3/4$, третьего – $7/8$ и т. д. Если условно обозначить улучшающую породу через Б, ее наследственность – через 1, улучшаемую породу – через А и ее наследственность по улучшающей породе – также через 1, то помеси первого поколения будут иметь следующий генотип:

$$\frac{1A + 1B}{2} = \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}B.$$

При скрещивании $\frac{1}{2}A$ с животными улучшающей породы 1Б во втором поколении получим:

$$\frac{\frac{1}{2}A + 1B}{2} = \frac{1}{4}A + \frac{3}{4}B.$$

Продолжая далее скрещивание помесных животных с чистопородными улучшающей породы в третьем поколении получим:

$$\frac{\frac{3}{4}B + \frac{1}{4} + 1B}{2} = \frac{1}{8}A + \frac{7}{8}B; \text{ и т. д.}$$

Обозначение помесей долями генотипа служит краткой формулой, указывающей, каким путем получены данные помеси, какова доля участия скрещенных пород в получении тех или иных помесей.

Для группы помесных животных доли генотипа отображают генетические процессы, происходящие при их получении. Выражение степени поглотительного скрещивания (степени поглощения) долями генотипа носит, конечно, условный, относительный характер. Ведь при скрещиваниях происходят весьма сложные процессы расщепления и взаимодействия наследственных факторов новообразования, в результате чего среди помесей того же поколения встречаются особи с весьма различными генотипами и разным соотношением наследственности используемых для скрещивания пород. Может, например, оказаться, что помесь, обозначаемая как 3/4, будет по своим наследственным свойствам стоять ближе к улучшающей породе, чем помесь, обозначаемая как 7/8. Доли генотипа указывают лишь на среднестатистические шансы получения помесей с той или иной долей наследственности животных скрещенных пород; совершенно игнорируется при этом то наследственно новое, что возникает в ряду поколений при поглотительном скрещивании как результат взаимодействия наследственности скрещиваемых животных, направленного воспитания помесного молодняка и целеустремленного отбора и подбора.

Следует отметить, *что полное поглощение наследственности одной породы другой не происходит*. Помеси третьего и четвертого поколений должны обязательно сохранять ценные качества улучшаемой породы. Как правило, поглощение идет до четвертого-пятого поколения (рис. 8.8).

Затем при достаточно высокой степени выраженности желательного типа проводится разведение «в себе».

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

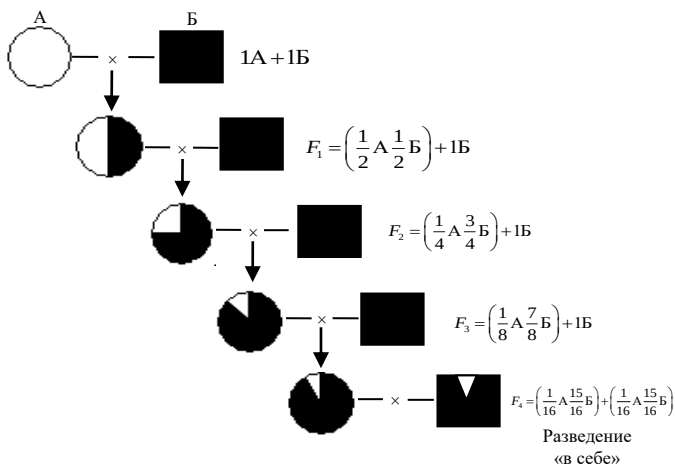


Рис. 8.8. Схема межпородного поглотительного скрещивания:
 А – самки улучшаемой пород; В – производители улучшающей породы

Для перевода популяции рыб улучшаемой породы в чистопородное стадо улучшающей породы требуется 18–22 года. В рыбоводстве данный метод не представляет особого интереса: вместо него целесообразна прямая замена местного материала, что благодаря высокой плодовитости рыб достигается сравнительно быстро.

Быстрота преобразования стад улучшаемой породы в улучшающую зависит от многих причин. Важнейшие из них: наследственная стойкость нежелательных признаков улучшаемой породы; степень сходства и родство между улучшаемой и улучшающей породами; качество скрещиваемых животных (особенно производителей); степень соответствия условий выращивания и эксплуатации помесей развитию у них желательных признаков; строгость отбора помесей; быстрота смены поколений. Разные признаки улучшаемых пород требуют различного числа поколений, чтобы они были полностью заменены соответствующими признаками улучшающих пород.

Известно, что метод широко начал использоваться в средневековье для улучшения примитивных и переходных пород. Он был доминирующим в первой половине XX века в Белоруссии и России для массового улучшения местных низкопродуктивных животных: свиней, крупного рогатого скота, овец, птицы и др. В связи с созданием заводских

пород и повышением общего уровня культуры животноводства этот метод потерял свое значение.

Для наибольшего успеха и максимальной эффективности поглотительного скрещивания необходимо:

1) обоснованное, исходящее из социально-экономических интересов породное районирование пород животных;

2) правильный выбор улучшающих пород, хорошо акклиматизирующихся в месте их использования. Чем больше сходность исходных пород, тем быстрее идет поглощение (преобразование);

3) плановое выращивание и завоз в районы, где проводится такое скрещивание, высокоценных племенных производителей улучшающей породы;

4) организация и ведение точного зоотехнического учета;

5) рациональное использование чистопородных и помесных производителей с широким применением искусственного осеменения;

6) планомерная и систематическая работа по отбору племенных животных и умелому их подбору и спариванию;

7) создание для помесных животных наиболее благоприятных условий кормления и содержания, что играет решающую роль.

Следует обратить внимание на то, что поглотительное скрещивание может дать эффект лишь тогда, когда животные улучшающей породы легко акклиматизируются, а благоприятные условия выращивания помесного молодняка содействуют развитию ценных свойств улучшающей породы.

8.12. Воспроизводительное скрещивание

Воспроизводительным (заводским) скрещиванием называется такое скрещивание, в котором используются две или несколько исходных пород для получения новой породы, сочетающей в себе наиболее ценные качества исходных пород. Оно является основным методом ускоренного создания новых пород. Б. П. Завертяев, В. И. Волгин называют воспроизводительное скрещивание комбинационным, при котором наследственные задатки исходных пород комбинируются во вновь созданной породе.

Цель и значение воспроизводительного скрещивания – выведение новой породы, т. е. животных с новыми ценными комбинациями признаков исходных пород и другими желательными качествами. Метод отличается большой сложностью, трудоемкостью и является более

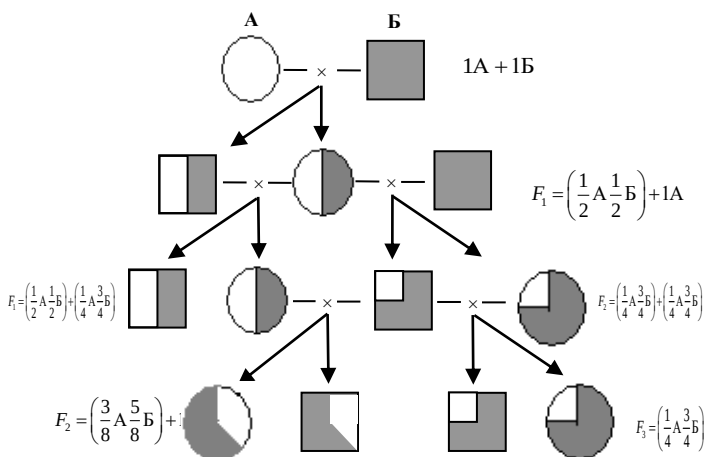
рискованным относительно прогноза результативности по сравнению с другими методами скрещивания. При разнородных скрещиваниях происходят сложные расщепления и перекомбинации наследственных задатков, поэтому шансы получения помесных животных с желаемым генотипом, объединяющим сложные генетические комбинации, невелики. Здесь требуется высокий уровень селекционной работы и большое искусство селекционера. *Например, при выведении породы санта-гертруда в результате длительных испытаний многочисленных помесей был отобран всего один бык Моки, сыновей которого впоследствии использовали очень интенсивно. Этот бык считается основателем данной породы.* Поэтому прибегают к воспроизводительному скрещиванию, как правило, лишь в тех случаях, когда обойтись без этого нельзя. Такая необходимость чаще всего возникает из-за несоответствия существующих пород новым требованиям (экономическим, социальным, требованиям внешней среды, условий существования) и невозможности их улучшить иными методами. Метод разрабатывается и осуществляется только под руководством научных учреждений, ученых высших учебных заведений в племенных хозяйствах и селекционно-гибридных центрах. В зависимости от числа участвующих пород различают *простое* (две породы) и *сложное* (три и более породы) воспроизводительное скрещивание.

Методом воспроизводительного скрещивания создано большинство ценных пород стран СНГ, в основном комбинированного направления продуктивности животных разных видов (крупный рогатый скот, птица, лошади, свиньи, овцы). В последние годы в Республике Беларусь выведены белорусская черно-пестрая, белорусская мясная породы свиней, белорусская упряжная порода лошадей. В настоящее время завершена работа по выведению белорусской черно-пестрой породы крупного рогатого скота молочного направления продуктивности с использованием голштинской породы по типу простого воспроизводительного скрещивания под руководством БелНИИЖа. Схема скрещивания представлена на рис. 8.9.

Воспроизводительное скрещивание условно можно разделить на пять этапов.

1-й этап – селекционный поиск и создание животных желательного типа начинается с разработки модели новой породы. Определяется тип телосложения и основные биологические, племенные и хозяйственно полезные качества будущей породы. Обращается внимание на акклиматизационные способности будущей породы. Следова-

тельно, селекционер на основании творческого мышления (подобно архитектору), эколого-экономического обоснования и социального запроса создает представление о том, какой должен быть новый биологический объект.



Разведение «в себе» лучших животных

Рис. 8.9. Схема воспроизводительного скрещивания: А – порода; Б – порода

2-й этап заключается в том, что в дальнейшем **разрабатывается схема скрещивания и подбираются исходные породы и индивидуумы**. Схемы и породы в ходе работы могут корректироваться путем скрещивания (целенаправленного подбора) двух или нескольких пород.

3-й этап – получают помесей первого, второго, а при необходимости третьего и четвертого поколений с обогащенной и расширенной наследственностью, с новообразованными признаками, отсутствующими у животных исходных пород.

На рис. 8.10 показана одна из наиболее простых схем трехпородного воспроизводительного скрещивания.

Путем направленного выращивания помесного племенного молодняка и создания необходимых условий формируются животные с желательным типом. Проводится их генотипическая и фенотипическая оценка и отбор. Повторные и возвратные (реципрокные) скрещивания проводятся до тех пор, пока не будут получены помесные животные,

отвечающие стандарту новой породы. Для получения животных желательного типа могут быть использованы мутации, вызванные различными методами.

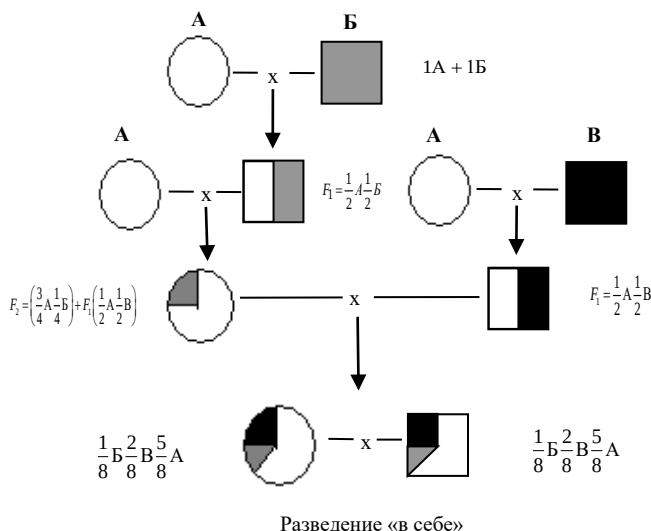


Рис. 8.10. Схема трехпородного воспроизводительного скрещивания:
А, Б, В – исходные породы

Учитывая, что фенотипически ценные помеси характеризуются большой гетерозиготностью и может происходить расщепление при разведении «в себе», проводится **4-й этап**, в задачу которого входит **закрепление (консолидация) обогащенной наследственности помесей желательного типа**. Для этого используют гомогенный подбор и инбридинг различных степеней. Может проводиться жесткая браковка помесей с нежелательными качествами или их поглощение через спаривание таких самок с самцами желательного типа. Это приводит к увеличению концентрации желательных генов, ограничению изменчивости и получению устойчивых генетических комбинаций.

На **5-м этапе работы переходят к размножению полученных ценных генетических комбинаций, созданию массива скота и формированию структурных элементов породы (внутрипородные типы, родственные группы, линии, кроссы и др.) и утверждению породы.**

Примером сложного воспроизводительного скрещивания может служить создание знаменитой орловской рысистой породы лошадей (В. Ф. Красота и др., 1990). Формирование породы продолжалось на заводе А. Г. Орлова в течение 50 лет (1780–1830). В тот период в России не было хороших упряжных лошадей, хотя нужда в них была большая. А. Г. Орлов, начиная работу по созданию орловского рысака, собрал на своем Хреновском конном заводе Воронежской губернии до 3 тыс. лошадей лучших зарубежных верховых и упряжных пород. В 1775 году он привез из Турции в Россию 30 арабских жеребцов и несколько кобыл, лучшими производителями оказались бурый Султан и серый Сметанка. В качестве исходных пород использовали арабскую, датскую и голландскую.

Успех А. Г. Орлова в выведении замечательной породы объясняется не только удачным скрещиванием умело выбранных исходных пород, но и правильной системой подбора пар, тренинга и испытаний лошадей, воспитания ремонтного молодняка. На Хреновском заводе при создании породы применяли множественный умеренный инбридинг, гетерогенный и гомогенный подбор пар, разведение по линиям.

Условия применения воспроизводительного скрещивания существенным образом влияют на результативность работы. Необходимо учитывать, что часть помесей оказывается более требовательной к условиям жизни по сравнению с животными местных пород.

В условиях скудного кормления доминируют у помесей признаки низкопродуктивных местных пород (П. Н. Прохоренко, Ж. Г. Логинов, 1986). Поэтому создание необходимых условий кормления и содержания животных нового типа является главным условием получения запланированного или ожидаемого результата. Выведение породы может начинаться в одном хозяйстве, однако эффективность работы будет выше, если одновременно использовать несколько хозяйств с вовлечением в работу достаточно большого числа особей (4–5-й этапы) с использованием методов крупномасштабной селекции. Качество животных исходных пород и строгость отбора, наряду с использованием индивидуальных особенностей отдельных животных, является решающим фактором, причем следует обращать внимание в одинаковой мере на породу как отцовской, так и материнской формы. Например, М. Ф. Иванов при создании украинской степной белой породы свиней для проведения воспроизводительного скрещивания в окружающих селах долго и тщательно разыскивал нужных ему животных. Он отбирал не просто местных свиней, а очень ценных для задуманной работы животных.

Например, у местной матки № 80 обхват груди был больше, чем даже у хряка крупной белой породы. Еще тщательней ученый вел поиски производителей. Отбирая хряков крупной белой породы, он объехал много племенных хозяйств в СССР и Англии, а для отбора баранов породы рамбулье даже ездил в Америку.

8.13. Вводное скрещивание

Вводным скрещиванием называют однократное скрещивание местной породы или беспородной группы с породой-улучшателем. Затем полученных гибридов в течение нескольких поколений скрещивают с исходной местной формой.

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.

Вводное скрещивание – однократное скрещивание производителей разного происхождения. 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. Он получил 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. Особый интерес представляет синтетическая селекция с использованием отдаленной гибридизации (например, при скрещивании разных видов осетровых, толстолобиков, некоторых лососевых рыб, тиляпий), позволяющая создавать новые формы, отсутствующие в природе.

Скрещивание имеет 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.

Полученное от скрещивания потомство называется помесями соответствующего поколения (первого, второго и т. д.), а в результате гибридизации – гибридами. Скрещивание помесных животных отцовской формы с помесями материнской формы называется разведением «в себе».

При подборе животных для скрещивания и определения породности (генотипа) по той или иной породе следует учитывать их происхождение (чистопородные животные или помесные).

Под породностью животных, которая выражается дробями $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$, $\frac{7}{8}$, $\frac{5}{8}$, $\frac{1}{4}$ и т. д. или процентами 12,5, 25, 75 и т. д., следует понимать относительную долю генотипа отдельных пород использовавшихся в скрещивании при получении данного помесного потомства.

При расчете генотипа помесных животных генотип улучшающей породы считают за 1 и улучшаемой – за –1. Например, при скрещивании двух пород А и Б схема будет выглядеть так:

$$\frac{A+B}{2}, \text{ т.е. } \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}B \text{ (50 \% по породе А и 50 \% по породе Б).}$$

При скрещивании чистопородного животного А (1) с помесным животным Б, генотип которого $\left(\frac{1}{2}A \frac{1}{2}B\right)$, схема будет выглядеть так:

$$\frac{A+B}{2} = \frac{1A + \left(\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}B\right)}{2} = \frac{1}{2}A + \frac{1}{4}A + \frac{1}{4}B = \frac{3}{4}(75 \%)A + \frac{1}{4}(25 \%)B.$$

Расчет линейного генотипа кроссов или гибридов осуществляется аналогично.

8.14. Характеристика пользовательного скрещивания

В селекции на получение высококачественной животноводческой продукции особое место занимает промышленное скрещивание, которое имеет две формы: простое и сложное (ротационное).

Простым промышленным скрещиванием называют скрещивание двух или нескольких пород для получения помесей первого поколения (двухпородное) и второго поколения (трех- и четырехпородное) пользовательных животных (товарных гибридов) и исключения их из дальнейшего разведения.

Сложное промышленное (ротационное) скрещивание – это метод разведения, при котором попеременно чистопородных самок исходных пород, а затем и помесных спаривают с производителями исходных пород. В данном случае только для получения помесей первого поколения необходимы чистопородные самки одной из используемых в скрещиваниях с чистопородными производителями исходных пород.

Основная цель межпородного промышленного скрещивания заключается в получении помесного гетерозисного потомства. Если скрещивание животных разных пород проводится с учетом заранее отселекционированных и проверенных на взаимную сочетаемость определенных признаков, то такое разведение называется *межпородной гибридизацией*. При промышленном скрещивании, в отличие от гибридизации, используют животных разных пород независимо от принадлежности к определенному стаду и из разных вариантов скрещивания выбирают лучших. При гибридизации, формально, скрещивание идет по той же схеме, но породы или внутрипородные типы и линии предварительно селекционируют по тому или иному признаку методом преимущественной специальной селекции, затем проверяют их на взаимную сочетаемость и только по результатам оценки этой сочетаемости переходят на получение товарных гибридов (рис. 8.11, 8.12, 8.13).

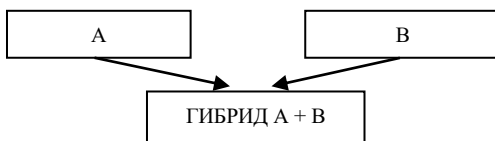


Рис. 8.11. Схема скрещивания отселекционированных линий двух пород или неродственных линий одной породы

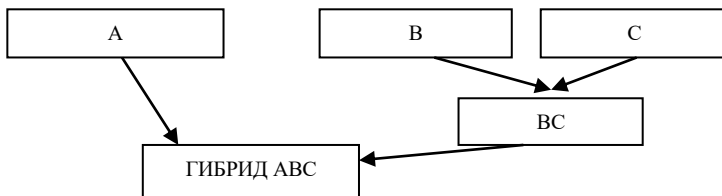


Рис. 8.12. Схема скрещивания отселекционированных линий трех пород или неродственных линий одной породы

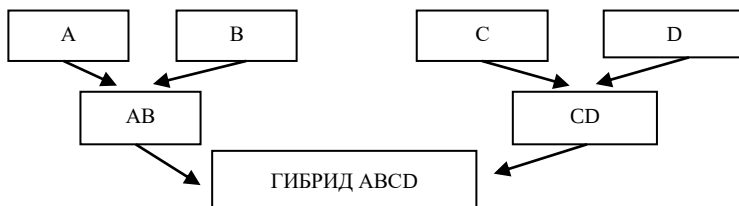


Рис. 8.13. Схема скрещивания отселекционированных линий четырех пород или четырех неродственных линий одной породы

При межпородных скрещиваниях и умеренной гибридизации сочетаемость пород, типов или линий обеспечивает получение потомства, лучшего по количественным и качественным показателям продуктивности.

8.15. Системы разведения, направленные на использование гетерозиса

Гетерозис – это явление, обладающее противоположными инбридингу биологическими и генетическими свойствами. При гетерозисе наблюдается проявление гибридной силы, приводящей к увеличению мощности, жизнеспособности, продуктивности у гибридов первого поколения (F_1) по сравнению с родительскими формами. Гетерозис впервые был обнаружен в 1772 году И. Кельрейтером при скрещивании двух видов табака. Впервые ввел понятие «гетерозис» американский генетик В. Шеллом в 1914 году.

Гетерозис в природе возник вместе с проявлением диплоидности и полового процесса. Он свойствен всем организмам, способным размножаться при помощи половых гамет и процесса оплодотворения.

Генетическая сущность гетерозиса. Гетерозис является результатом взаимодействия многих генов. Множество действий генов приводит к гетерозисному эффекту (Добжанский, 1952). В 1954 году Лернер и Н. В. Турбин (1961–1968) предположили, что при скрещивании происходит объединение оптимальных геномов обоих родителей и у потомков первого поколения возникает наиболее благоприятная ситуация в комбинации генов.

Гетерозиготность – это сбалансированное взаимодействие генов в геноме.

Геном – основной гаплоидный набор хромосом (n), совокупность качественно различных хромосом, содержащих полный одинарный набор генов.

Основные показатели гетерозиса:

- 1) повышение эмбриональной и постэмбриональной жизнеспособности;
- 2) снижение затрат корма на единицу продукции;
- 3) повышение скороспелости;
- 4) повышение плодовитости;
- 5) повышение продуктивности;
- 6) повышение адаптивной способности;
- 7) повышение стрессоустойчивости и резистентности организма рыб.

Виды гетерозиса представлены на рис. 8.14.



Рис. 8.14. Виды гетерозиса

Для определения эффекта гетерозиса, как в абсолютных, так и в относительных показателях, предложен ряд формул. Наиболее простым и в то же время удобным является расчет индекса гетерозиса (ИГ):

$$\text{ИГ} = \frac{X_{\text{п}}}{X_{\text{р}}} \cdot 100 \%, \quad (8.4)$$

где $X_{\text{п}}$ – показатель потомка;

$X_{\text{р}}$ – показатель одной из родительских форм.

При сравнении показателей потомка с родительской средней для расчета эффекта гетерозиса лучше использовать следующую формулу:

$$\text{ИГ} = \frac{2X_{\text{п}}}{X_{\text{о}} + X_{\text{м}}} \cdot 100 \%, \quad (8.5)$$

где $X_{\text{о}}$ и $X_{\text{м}}$ – показатели признака у отцовской и материнской формы родителей.

Если $\text{ИГ} > 100 \%$, то наблюдается эффект гетерозиса.

В генетических и селекционных работах для более точной характеристики гетерозиса вычисляют различные типы гетерозиса.

Гипотетический гетерозис всегда выше истинного гетерозиса (рис. 8.15).

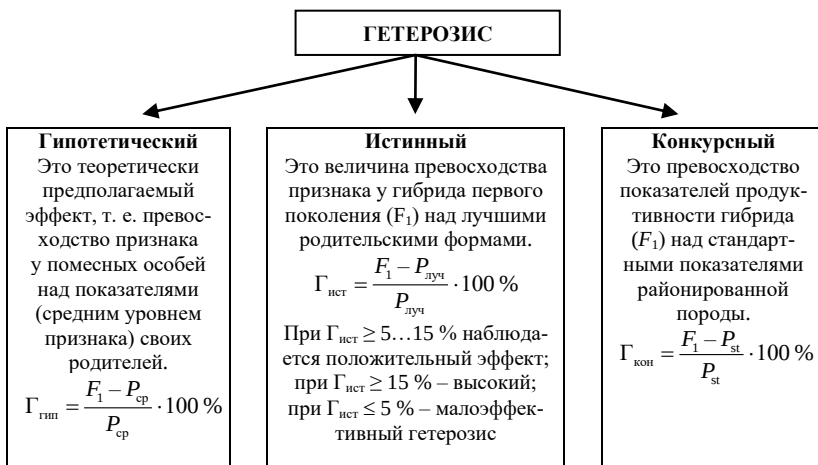


Рис. 8.15. Типы гетерозиса

В рыбоводстве различают еще два типа гетерозиса: **эугетерозис** (истинный, настоящий гетерозис) и **гигантизм** (избыточный гетерозис). При эугетерозисе гибриды F_1 обладают комплексом свойств, имеющих приспособительное значение: они характеризуются повышенной общей жизнеспособностью и устойчивостью к неблагоприят-

ным факторам среды, имеют часто более высокие темпы роста и плодовитость. Обычно эугетерозис проявляется при скрещивании более или менее заинбридированных стад рыб.

При избыточном же 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 рыб.

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

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, внутриво-

родных и т. п.) ведущая роль в возникновении гетерозиса принадлежит эффекту сверхдоминирования, при отдаленных – эффекту доминирования.

Гетерозисный эффект при неродственном скрещивании обнаружен у многих видов рыб.

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

Использование гетерозиса – важный источник повышения продуктивности рыб. 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 испытываемую племенную группу скрещивают с генетически гетерогенной группой (тестером).

При оценке специфической комбинационной способности каждую племенную группу скрещивают отдельно с разными испытываемыми 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 рыбоводстве обычно сначала проводят оценку общей комбинационной способности, а затем выявленные лучшие группы испытывают на специфическую комбинационную способность.

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

8.16. Наследование при отдаленной гибридизации

Гибридизация – скрещивание организмов, различающихся наследственностью, т. е. одной или большим числом пар аллелей (состояний генов), а следовательно, одной или большим числом пар признаков и

свойств. Скрещивание особей, принадлежащих к разным видам либо еще менее родственным таксономическим категориям, называют *отдаленной гибридизацией*. Гибридизация также подразделяется на естественную и искусственную. Сама гибридизация включает в себе слияние при оплодотворении генотипически различных половых клеток и развитие из зиготы нового организма, который сочетает в себе наследственные задатки родителей. При первом поколении гибридов характерен гетерозис, он выражается в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности особей.

Основные проблемы данного скрещивания связаны с генетическими факторами: различная структура хромосом, а в результате зигота не жизнеспособна. Сперматозоид не может проникнуть в чужеродную яйцеклетку: организм как бы защищается от проникновения другого вида, иммунные силы организма борются с чужим белком. Даже если в результате оплодотворения яйцеклетки образуется зигота с гибридным набором хромосом, плод нередко рассасывается или гибнет. Гибриды частично или полностью бесплодны. Из-за различия генотипа родителей (разное число хромосом, их структурные различия) у гибридов нарушается процесс образования половых клеток. Наблюдаются также нарушения в процессе митоза (деления клеток).

В настоящее время для преодоления нескрещиваемости применяют переливание крови, смешивание спермы особей различных видов, гормональные препараты.

Отмечено, что более способны к гибридизации и рождению плодovитого потомства особи, полученные такими методами, и чаще всего – самки. Межвидовая гибридизация животных – явление не столь частое, а потому довольно интересное. Межвидовые гибриды животных обычно неспособны производить потомство, так как нарушен процесс формирования половых клеток. Но сами они, помимо необычной внешности, иногда проявляют качества, превосходящие родительские виды (более крупные, более выносливые и т. д.).

Мул – гибрид осла и лошади. Этому гибриду уже несколько тысяч лет, его издавна используют в сельском хозяйстве в Средней Азии. Основная масть мула определяется мастью кобыл. По работоспособности различают два типа мулов – вьючный и упряжной. Мулы могут быть легкие, средней тяжести или даже, когда для скрещивания использовали кобылу ломовой лошади, умеренно тяжелые. Мулы более терпеливы, устойчивы, выносливы и живут дольше, чем лошади, и менее упрямы, более быстры и умны, чем осла. Кроме того, мулы

меньше восприимчивы к заболеваниям и нетребовательны к корму и уходу. Единственный их недостаток – стерильность, т. е. неспособность производить потомство (хотя для самок это неабсолютно).

Зебруид – гибрид зебры и любой другой лошади. Обычно для получения таких гибридов используются самцы зебры и самки других лошадей (лошадь, ослица, пони). Первые подобные гибриды появились еще в XIX веке. Окраска гибрида обычно повторяет окраску матери, а на шее и ногах проявляются «отцовские» полосы, хотя и не всегда. Большинство гибридов рождаются слабыми и недоразвитыми, живут лишь несколько дней. В случаях, когда животное достигает взрослого возраста, считают, что на гибриде удобнее ездить верхом, но характер его непредсказуем, дрессировке он поддается с трудом. Поэтому подобное скрещивание нецелесообразно.

Базл – гибрид барана и козы. В 2000 году в Ботсване случайно были скрещены баран и коза. Животных просто держали вместе. Новое животное получило название "Toast of Botswana". У барана и козы разное количество хромосом – 54 и 60. Поэтому их потомство обычно бывает мертворожденным. А вот выживший гибрид смог унаследовать признаки сразу обоим своим родителям. У него длинная шерсть, как у овцы, и козьи ноги. Внешние волосы грубые, а внутренняя часть шерсти мягкая. У животного оказалось тяжелое баранье тело. В 5 лет оно весило 93 кг. Животное имело 57 хромосом, что оказалось средним между числом хромосом его родителей. Гибрид получился очень активным, с повышенным либидо, хотя и бесплодным. Именно поэтому в 10 месяцев его кастрировали. Случаи получения такого гибрида отмечались в Новой Зеландии и России.

Нар – гибрид одногорбого (дромедара) и двугорбого (бактриана) верблюда. Имеет на спине два невысоких и слитых воедино горба. Это хорошо приручаемое, выносливое и сильное животное, соединяющее в себе достоинства родителей. Нар может иметь потомство, но во втором поколении могут быть малоценные особи. От скрещивания нара с бактрианом рождается коспак, с дромедаром – кохерт.

Зубробизон – гибрид зубра и американского бизона. Порода была создана для объединения характеристик обоих животных и с целью увеличения производства говядины. Зубробизоны дают плодотворное потомство как при скрещивании между собой, так и с представителями исходных видов. Создание зубробизонов оказалось серьезной проблемой для сохранения популяции диких американских бизонов. Большинство современных бизонов генетически является уже зубробизонами, так как появились в результате скрещивания двух видов.

Волкособака – гибрид дикого волка и собаки. Довольно распространенный гибрид. Обычно волка скрещивают с собакой сходного внешнего вида – немецкая овчарка, хаски, маламут. Однако физические и поведенческие характеристики гибридов не всегда соответствуют ожиданиям.

Саванна – гибрид дикого сервала и домашней кошки. Сервакот получился красивым и сильным животным. Необычный вид стал популярен среди заводчиков в конце XX века, а в 2001 году Международная ассоциация кошек зафиксировала его как новую зарегистрированную породу. Саванны гораздо более общительные, чем обычные домашние кошки, и их часто сравнивают с собаками благодаря их преданности хозяину. Их можно обучить ходить на поводке и даже приносить брошенные хозяином предметы. Согласно стандартам сервакот должен иметь черные или коричневые пятна, серебристый или черный цвет. Обычно эти животные имеют высокие стоячие уши, длинную тонкую шею и голову, короткий хвост. Глаза у сервакота голубые в детстве и зеленые во взрослой жизни. Веса такие коты от 6 до 14 кг.

Лигр – гибрид льва и тигрицы, **тигролев** – гибрид тигра и львицы. Лигры очень крупные, умеют и любят плавать, общительные. Самцы их стерильны, а вот самки могут приносить потомство. Тигрольвы меньше по размерам.

Гролар (полярный гризли) – гибрид медведя гризли и полярного медведя. Встречается в неволе и в дикой природе. Отличается толстым кремово-белым мехом. У него длинные когти, горбатая спина, темные пятна около глаз и носа.

Косаткодельфин – гибрид дельфина-афалины и малой черной косатки. Довольно редкий гибрид, в настоящее время только два экземпляра живут в морском парке развлечений на Гавайях. Размеры гибрида – средние между косаткой и дельфином. Интересно отличие по количеству зубов: у дельфина – 88, у косатки – 44, а у гибрида – 66.

Рыба красный попугай. В Азии обожают аквариумных рыбок, постоянно создавая новые виды. Этот вид вывели на Тайване в 1986 году. То, как была получена такая мутация, до сих пор держится в секрете. Ведь это позволяет местным селекционерам продолжать хранить монополию на этих рыбок. Есть информация, что был скрещен цихлид мидас с рыжим цихлидом. Мальки их серо-черные, но к 5 месяцам они становятся ярко-оранжевыми или розовыми. У нас эту рыбку узнали в 1990-х годах, везут ее сюда из Сингапура и других стран Юго-Восточной Азии. Если красного попугая поместить в аквариум, то

рыбка может вырасти там до 10–15 см. Окрас может сильно варьироваться, помимо оранжевого цвета возможен также и желтый. В какой-то период своей жизни попугаи могут быть малинового, лилового и ярко-красного цвета. Однако со временем все они приобретают оранжевый окрас. Специалисты советуют кормить эту рыбку специальными кормами с каротином, это поможет усилить яркий красный цвет их тела. Получившийся гибрид имеет также некоторые выраженные анатомические деформации. Например, рот выглядит, как узкая вертикальная щель. Из-за этого таких рыб очень трудно кормить, многие из них именно поэтому и умирают преждевременно.

Бестер – гибрид белуги и стерляди, рыб семейства Осетровые. Впервые получен в СССР в 1952 году. Гибрид сочетает быстрый рост белуги с ранним созреванием стерляди. Длина – до 2 м, масса – до 30 кг. Гибрид плодовит. В аквакультуре гибриды первого поколения за 2 года вырастают до массы 1 кг и более.

В настоящее время среди млекопитающих получено более 60 межпородных гибридов и примерно 275 межвидовых.

Скрещивания бывают: *внутривидовые, отдаленные.*

Внутривидовые скрещивания делятся: на *межпородные, межлинейные и внутripородные.*

Отдаленные скрещивания делятся: на *межвидовые, подвидовые и межродовые.*

Установлено, что закономерности наследования и наследственной изменчивости являются общими как при внутривидовой, так и при отдаленной гибридизации, т. е. в том и другом случаях предполагаются соединения в зиготе гамет двух разных генотипов.

Отдаленная гибридизация, как и внутривидовая, может быть осуществлена на разных уровнях:

- 1) организменном – получение многоклеточного организма;
- 2) клеточном – получение гибридной клетки в случае одноклеточных организмов и соматических клеток в культуре ткани;
- 3) молекулярном – в случае гибридизации молекул ДНК.

Однако отдаленная гибридизация имеет и ряд своих особенностей: более затруднительное получение гибридов, низкая их оплодотворяемость (фертильность) или даже полное бесплодие, а также своеобразный характер наследования признаков в потомстве.

А. С. Серебровский в опубликованной работе «Гибридизация животных» систематизировал причины, препятствующие гибридизации.

На основе схемы А. С. Серебровского классификация этих причин может быть представлена следующим образом.

1. Препятствия к встрече двух видов:

- а) из-за разобщения ареалов распространения видов;
- б) из-за приуроченности жизни видов к разным биоценозам, т. е. к разным условиям существования.

2. Препятствия к спариванию и осеменению животных и опылению у растений:

- а) из-за несовпадения циклов размножения (разные годовые и суточные ритмы половой активности);
- б) из-за неспособности одного вида животных вызвать половой рефлекс у другого вида;
- в) из-за отличий в строении половых органов, затрудняющих акт спаривания;
- г) из-за гибели сперматозоидов в половых путях самки другого вида.

3. Препятствия к оплодотворению:

- а) из-за генетической несовместимости пронуклеусов, несущих разные геномы;
- б) из-за физиологической несовместимости ядра и цитоплазмы, вызванной биохимическими и физиологическими различиями разных видов, что ведет к нарушению деления.

4. Нарушения в развитии плода, приводящие к появлению нежизнеспособных уродов и т. д.

5. Нежизнеспособность или малая жизнеспособность гибридной зиготы в силу аномальных митозов и другие причины.

Однако в результате разработки методов искусственного осеменения животных и использования их при гибридизации все эти препятствия получения отдаленных гибридов устранены.

Для повышения скрещиваемости видов используют следующие способы:

- 1) смешивание спермы особей разных видов, что стимулирует прохождение спермы в половых путях самки и повышает оплодотворяющую способность;
- 2) применение гормональных препаратов в качестве стимуляторов, БАС – супермутагенов;
- 3) пересадка гонад в случаях очень ценных отдаленных гибридов.

Как известно, для каждого вида характерен свой кариотип, генотип и фенотип.

И поэтому чем дальше стоят друг от друга скрещиваемые виды, тем сильнее выражена стерильность их гибридов.

Причины бесплодия отдаленных гибридов.

1. Действие генов, препятствующих развитию гонад и эндокринных желез у животных.

2. Генетические факторы, препятствующие конъюгации хромосом в мейозе и образованию бивалентов, следствием чего является образование гамет с несбалансированным набором хромосом.

3. Нарушение мейоза в гаметогенезе, которое может быть вызвано рядом генетических причин:

а) различие в геномах ведет к нарушению равного распределения хромосом в анафазе;

б) при общем сходстве геномов и равенстве числа хромосом у скрещиваемых видов имеются различия в определенных аллелях, что препятствует нормальной конъюгации хромосом.

Нарушение мейоза может быть вызвано не только генетическими причинами, но и неблагоприятными факторами внешней и внутренней среды. У животных особое значение приобретают гормональные факторы.

Способы преодоления бесплодия.

1. Беккроссы – возвратные, насыщающее скрещивания (поглощающее скрещивание у животных).

2. Полиплоидия – у растений.

Среди отдаленных гибридов различают две группы:

1) конгруэнтные скрещивания, при которых родительские формы имеют соответствующие наборы хромосом и образуются гибриды с хорошей плодовитостью;

2) инконгруэнтные, при которых родительские формы имеют несоответствующие наборы хромосом или разное их число, и тогда гибриды оказываются бесплодными или с пониженной плодовитостью.

При отдаленной гибридизации в случае выявления плодовых гибридов создается мощный резерв комбинативной изменчивости для естественного и искусственного отбора, поскольку в генотипе гибрида сочетается более разнообразный набор генов, чем при внутривидовом скрещивании.

Отдаленная гибридизация открывает для селекции возможность сочетать в гибриде ряд ценных свойств диких сородичей, а в потомстве получать наиболее продуктивные формы.

Изучение наследования различных признаков при скрещивании разных видов и родов позволяет понять многие важные закономерности эволюции животных и растений того или иного вида.

Основная задача этого очень трудного метода скрещивания – вовлечение в материальную культуру человека новых ценных диких и полудиких форм животных.

Следует отметить, что дикая фауна неразумно, а порой и хищнически истребляется. За последнее время уничтожено большое количество видов животных (зебры, тарпаны, тур, кваги, страусы моа и т. д.).

Для предотвращения вымирания или истребления диких животных сейчас применяются специальные меры по охране природы. В 1948 году создан Международный союз охраны природы. Созданы крупные заповедники и целые научные центры: Аскания Нова, Астраханский, Беловежская пушта, Кавказский, Иссык-Кульский и др., в которых проводится огромная работа по гибридизации животных и сохранению ценных видов дикой фауны.

Тема 9. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА В РЫБОВОДСТВЕ

9.1. Учение об отборе.

9.1.1. Отбор на доминантный ген.

9.1.2. Отбор против доминантного гена.

9.1.3. Отбор по рецессивному гену.

9.1.4. Отбор против рецессивных гомозигот.

9.1.5. Отбор в пользу гетерозигот.

9.1.6. Отбор против гетерозигот.

9.1.7. Отбор по генам с эффектом сверхдоминирования.

9.2. Подбор в рыбоводстве.

9.3. Оценка животных по комплексу признаков.

9.4. Основные методы отбора.

9.5. Интенсивность отбора.

9.6. Эффективность отбора в рыбоводстве.

9.7. Схема комбинированного отбора.

9.8. Организация мероприятий по выращиванию и отбору рыб при селекции.

9.1. Учение об отборе

Отбор – это полное или частичное устранение какой-то группы особей от размножения.

Учение об отборе основал и разработал его основные положения Ч. Дарвин, который установил, что образование новых форм живых

организмов, изменение и совершенствование существующих идут благодаря естественному и искусственному отбору (рис. 9.1).



Рис. 9.1. Основные формы отбора

Отбор – это не простая сортировка животных, а влияние и действие комплекса таких факторов, как изменчивость, наследственность и выживаемость. Сущность отбора заключается в систематическом сохранении для воспроизводства части популяции. В природных популяциях этот процесс протекает стихийно: выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи, т. е. работает естественный отбор.

В каком направлении идет отбор, в том же направлении происходит и изменение признаков живых организмов. В условиях культурного и интенсивного рыбоводства основную творческую роль играет искусственный отбор. На всех этапах совершенствования и создания новых пород рыб действие естественного отбора неизбежно. Под влиянием естественного отбора закрепляются и усиливаются такие ценные качества у рыб, как приспособленность к определенным условиям, выживаемость и устойчивость к опасным заболеваниям. Давление естественного отбора может быть различно и зависит от условий, в которых ведется селекция рыб на том или ином этапе развития технологии рыбоводства.

Н. П. Чирвинский считал искусственный отбор процессом, при котором право на существование и размножение отнимается у одного животного и даруется другому. При этом на племя оставляются не те животные, которые обладают выгодными для них самих особенностями, а особи, отвечающие вкусам и требованиям человека. Занимаясь искусственным отбором, человек направляет развитие любой популяции в желательную сторону, меняя ее генетическую структуру.

Популяция (по Иогансену) – это группа особей, генетически идентичных и однородных. Главным фактором существования свободно размножающейся популяции является свободное скрещивание, жизнеспособность полученного потомства и естественный отбор, при котором индивидуальные отклонения не наследуются.

Без преувеличения можно утверждать, что нет ни одной ценной породы животных или сорта растений, которые были бы созданы без систематического отбора.

Эффективность искусственного отбора зависит от многих факторов: условий внешней среды, интенсивности отбора, интервала между поколениями, числа селекционируемых признаков, частоты генов в популяции, их сцепления и числа генов, детерминирующих образования признака и т. д.

Н. Н. Завадовский откорректировал высказывание знаменитого заводчика М. М. Щепкина: «Без знания кровей – нет племенного дела» и утверждал, что: «Без знания внешних условий – нет заводчика». Ч. Дарвин утверждал, что отбор совершался людьми еще в самые древние времена, но целью их было не создание новых пород, а создание более полезного и ценного животного, от которого старались получить больше потомков для дальнейшего разведения. Такой отбор называют бессистемным или бессознательным. Однако из поколения в поколение стадо любых животных под действием такого отбора совершенствовалось и улучшалось. Эффективность такого отбора может проявиться только по истечении значительного времени. Для интенсивного развития рыбоводческой отрасли бессистемный отбор является не эффективным.

Процесс совершенствования существующих пород рыб и образования новых в условиях интенсивного рыбоводства должен совершаться под действием методического отбора.

Методический отбор – это целеустремленность в получении заранее намеченных результатов; систематическая оценка определенных признаков и свойств рыб; отбор из общего поголовья особей для дальнейшего воспроизводства.

9.1.1. Отбор на доминантный ген

При полной пенетрантности и экспрессивности гена признак фенотипически проявляется в гомозиготном и гетерозиготном состоянии. Поэтому особи с такими генами могут быть легко отобраны.

Например, у японских карпов-хромистов доминантный ген в гомозиготном и гетерозиготном состоянии (DD; Dd) вызывает своеобразный светло-желтый рисунок (полоса на спине и орнамент на голове). Трудность заключается в дифференцировке гомозиготных и гетерозиготных особей. Но решить эту проблему можно при использовании анализирующего скрещивания (рис. 9.2).

Пример. Допустим, что доминантный ген D вызывает проявление у карпа желтого орнамента на голове и спине; рецессивный ген d – отсутствие орнамента.

Решение.

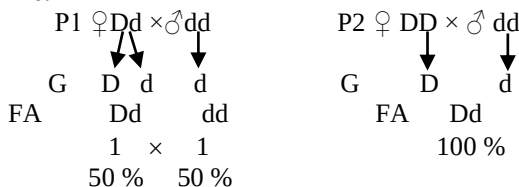


Рис. 9.2. Схема скрещивания № 1

При анализе гибридов первого поколения анализируемого скрещивания получили особей, дающих расщепление в потомстве в соотношении 1:1 (1 часть рыб с орнаментом и 1 часть обыкновенных карпов). Это свидетельствует о гетерозиготности особей, и при необходимости их можно легко отобрать. Во втором случае у потомков FA расщепления не наблюдалось – это указывает на гомозиготность по данному признаку.

9.1.2. Отбор против доминантного гена

При полной пенетрантности доминантного гена от него можно избавиться практически за одно поколение (выбраковывают AA и Aa). Этот отбор идет как против гомозигот, так и против гетерозигот. Все лимитируется числом рыб и желательным генотипом (aa), имеющийся в популяции. При неполной пенетрантности и экспрессивности гена отбор признаков доминантных генов менее эффективен. Для повыше-

ния эффективности отбора следует учитывать фенотип предков, потомства и боковых родственников. Хотя в рыбоводстве это весьма проблематично.

У польских голубых карпов ген v_p вызывает голубую окраску. Эта мутация алампия вызывает недоразвитие кристаллов гуанина (редукция гуанофоров) в коже карпов.

Данный ген v' обладает сильным плейотропным действием. На первом году жизни голубые карпы растут быстрее своих нормальных сверстников. Средняя масса сеголетков на 10–20 % выше, чем у обычных сверстников. При выведении польских карпов нередко ставится задача избавиться в популяции от обычно окрашенных карпов в пользу голубых.

Пример. Дано:

BB и Bv' – обычная окраска;

$v'v'$ – голубая окраска (рис. 9.3).

Решение.

$P_1 \text{ ♀ } BB \times \text{ ♂ } Bv'$	$P_2 \text{ ♀ } Bv' \times \text{ ♂ } Bv'$	$P_3 \text{ ♀ } Bv' \times \text{ ♂ } v'v'$
$G \quad B \quad B \quad v'$	$G \quad B \quad v' \quad B \quad v'$	$G \quad B \quad v' \quad v'$
$F_v \quad BB \quad Bv'$	$F_2 \quad BB \quad 2 \quad Bv' \quad v'v'$	$F_A \quad Bv' \quad v'v'$
1×1	$1 \times 2 \times 1$	1×1

Рис. 9.3. Схема скрещивания № 2

При отборе рыб по одному признаку следует помнить о сохранении генофонда, так как действие отдельных генов может оказаться не всегда полезным. Во всех отношениях узкий отбор может привести к необратимым процессам в популяции. Так, у голубых польских карпов уже на 3–4-м годах жизни рост резко замедляется и по сравнению с обычными карпами их масса ниже на 30 %.

9.1.3. Отбор по рецессивному гену

Отбор по рецессивному гену ведется при условии достаточного числа особей с рецессивным признаком. Отбор в таком случае будет эффективным, так как при скрещивании рецессивных гомозиготных особей не наблюдается расщепления.

Пример. При скрещивании карпа с разбросанным типом чешуи (ssnn) расщепления не наблюдается, все потомство будет иметь разбросанный тип чешуи (рис. 9.4).

Дано: ssnn – разбросанный тип чешуи у карпа.

Решение.

$$\begin{array}{rcccl}
 P & \text{♀} & \text{ssnn} & \times & \text{♂} & \text{ssnn} \\
 G & & \text{sn} & & & \text{sn} \\
 F & & & & & \text{ssnn} \\
 & & & & & 100 \% \text{ разбросанный тип чешуи.}
 \end{array}$$

Рис. 9.4. Схема скрещивания № 3

Этот отбор действует только на гомозиготы и не действует на гетерозиготы.

9.1.4. Отбор против рецессивных гомозигот

Отбор против рецессивного гена требует, как правило, много поколений. Рецессивные гены находятся в скрытом состоянии, и избавиться от них практически невозможно.

Например, отсутствие брюшных плавников у карпа наследуется как рецессивный признак. Многолетняя борьба с данной аномалией полностью не лимитировала этот рецессивный аллель.

Отбор против рецессивных вредных генов должен проводиться во всех породах. Эта форма отбора для практики селекции одна из самых важных. Элиминация рецессивных аллелей даже при 100%-ной выбраковке рецессивных гомозигот проходит довольно медленно (табл. 9.1).

Таблица 9.1. Эффективность селекции против рецессивного признака

Поколение	Частота гена (g)	%		
		рецессивных гомозигот g ²	гетерозигот 2Pg	доминантных гомозигот P ²
I	0,500	25,00	50,00	25,00
II	0,333	11,11	44,44	44,44
III	0,250	6,25	37,50	56,25
IV	0,200	4,00	32,00	64,00
V	0,167	2,78	27,78	69,44
IX	0,100	1,00	18,00	81,00
X	0,091	0,83	16,53	82,64
XXX	0,032	0,10	6,24	93,65
L	0,020	0,04	3,84	96,12
LL	0,010	0,01	1,96	98,03

При исходной частоте рецессивного гена 0,5 и выбраковке всех рецессивных форм в каждом поколении частота этого гена в девятом поколении составит 0,1, при этом гетерозиготных носителей будет в 18 раз больше.

Даже через 100 поколений селекции против рецессивного гена частота гетерозиготных особей с рецессивным геном в скрытом состоянии будет равна 1,96 %.

Это еще раз свидетельствует о трудности избавления от рецессивного вредного гена в результате селекции, особенно в тех случаях, когда его частота мала.

9.1.5. Отбор в пользу гетерозигот

Отбор в пользу гетерозигот проводят в том случае, если гетерозиготы по развитию признака превосходят гомозиготные формы (сверхдоминирование или гетерозис). Наличие сверхдоминирования при естественном отборе приводит к возникновению устойчивого полиморфного равновесия. Частота аллелей тогда определяется коэффициентом отбора против гомозиготных форм. В результате искусственного отбора нельзя повысить частоту гетерозигот более 50 %, так как при скрещивании гетерозиготных организмов ($Aa \times Aa$) в следующем поколении вновь появятся 50 % гомозигот (AA и aa).

9.1.6. Отбор против гетерозигот

Отбор против гетерозигот проводят в том случае, если у гетерозигот развитие признака хуже, чем у гомозигот. Примером могут служить транслокации, носители которых имеют более низкую плодовитость.

Отбор против рецессивных гомозигот и против доминантных аллелей приводит к уменьшению частоты вредных аллелей. Однако присутствие этих аллелей в популяциях поддерживается мутациями. Частота доминантного летального аллеля равна частоте возникновения мутаций, так как особи с такими аллелями погибают.

9.1.7. Отбор по генам с эффектом сверхдоминирования

Тип взаимодействия аллельных генов, при котором гетерозиготы фенотипически превосходят гомозигот, называется сверхдоминированием. Сверхдоминирование не может быть закреплено селекцией, по-

скольку гетерозиготы (Aa) всегда дают расщепление. Гетерозиготность, а значит, и гетерозис нельзя сохранить, но можно получить при скрещивании разных гомозиготных родительских форм. В рыбоводстве для этого проводят скрещивание разных пород и популяций.

9.2. Подбор в рыбоводстве

Суть подбора заключается в преднамеренном составлении родительских пар для получения потомства с желательными качествами.

Подбор как бы завершает всю предыдущую работу по выращиванию, выявлению продуктивной и племенной ценности, отбору лучших производителей для их размножения. Подбор – это синтез, в результате которого селекционер пытается наиболее целесообразно соединить в потомстве основные признаки животных, отобранных для воспроизводства.

Спаривание самцов и самок, различающихся между собой по степени выраженности признака, называется *разнородным (гетерогенным) подбором*.

Однородный (гомогенный) подбор состоит в том, что самцы и самки, подбираемые друг к другу, сходны между собой по степени выраженности данного признака (рис. 9.5).

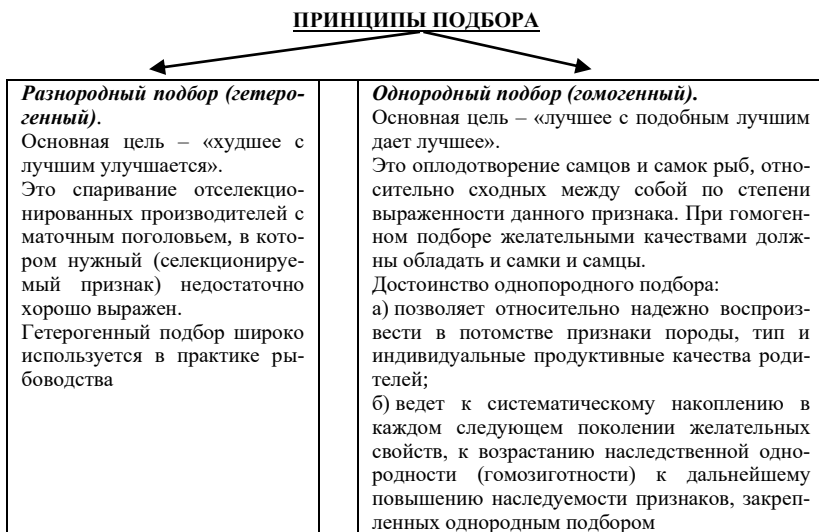


Рис. 9.5. Принципы подбора

Путем отбора и подбора селекционер способен изменить генетическую структуру популяции рыб или целой породы. Еще Ч. Дарвин писал, что предупреждение свободного скрещивания и систематическое спаривание отдельных животных составляет краеугольный камень селекционного искусства. В результате отбора и подбора не возникают новые гены, а увеличивается частота желательных аллелей и уменьшается частота нежелательных.

Задача соединения в потомстве ценных родительских качеств была бы легче разрешима, если бы характер сочетания отцовских и материнских признаков при передаче их потомству при каждом конкретном оплодотворении можно было бы предвидеть. Такая возможность существует, когда мы имеем дело с доминантным признаком (AA и Aa).

Такой характер взаимодействия, к сожалению, не свойствен большинству хозяйственно полезных признаков (скорости роста, жизнеспособности, массонакоплению и т. д.). Это так называемые количественные признаки. Они имеют в большинстве случаев промежуточный тип наследования, так как зависят от аддитивного действия генов. Сочетание родительских признаков при оплодотворении возможно в огромном разнообразии комбинаций, что и служит одним из главных поставщиков изменчивости в мире живой природы.

9.3. Оценка животных по комплексу признаков

Для осуществления любого вида отбора необходимо сначала оценить животное по комплексу признаков. Оценка животных может проходить в три этапа. И только достоверное изучение всех этапов позволяет дать наиболее полную характеристику продуктивных качеств животного.

1-й этап. Предварительная оценка. Оценка животных по их происхождению (генеалогии). Эта оценка может проходить еще до рождения животного. Оценивается продуктивность ближайших родственников. Такая оценка называется *оценкой по генотипу*. В селекции рыб такая форма оценки и отбора неприменима, так как оценка рыб по родословной не ведется.

2-й этап. Прижизненная оценка фенотипа животного. Животных оценивают по конституции, экстерьеру, фактическим продуктивным качествам и по технологическим признакам. В рыбоводстве такая форма отбора носит название *семейной селекции*. При такой оценке изучают видимые фенотипические различия между семьями, которые

коррелируют с их генотипическими различиями. Считается, что более «хорошие» семьи с лучшими показателями имеют и «лучшие» генотипы. Чем многочисленнее семья, тем достовернее может быть данная оценка. Получение достоверных данных при проведении семейной селекции зависит еще и от количества повторностей по каждой семье, так как на процесс выращивания рыб огромное влияние оказывают факторы окружающей среды. Семейный отбор из-за перечисленных сложностей имеет ограниченное применение в рыбоводстве. Семейная селекция включает и оценку фенотипа самих отбираемых рыб: из лучших семей выбирают лучших особей. Если производители являются ценными и оценка их экстерьерных и интерьерных показателей нецелесообразна, допустимо оценивать по качеству их братьев и сестер (сисбсов). Такая оценка называется *сисбселекцией*. Семейный отбор применяли за рубежом в работах с лососевыми рыбами. В советские времена этот метод использовали в работах по созданию украинской, белорусской и ропшинской породы карпа.

3-й этап. *Отбор и оценка животных по качеству потомства.*

Это заключительный этап, который может проходить уже после жизни животного. Данный тип отбора наиболее эффективен и широко используется в животноводстве. В рыбоводстве для этого каждого производителя скрещивают с несколькими производителями другого пола. По продуктивности полученного потомства судят о ценности производителей. В данном направлении работал Д. П. Поликсенов при формировании исходного ядра белорусского карпа. Несколько серий опытов по оценке производителей по качеству потомства провел В. С. Кирпичников при селекции ропшинского карпа. Данный тип оценки широко распространен за рубежом в работах с рыбами.

9.4. Основные методы отбора

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

Массовый отбор является основным методом селекции рыб. При массовом отборе оценку и отбор особей проводят по их фенотипу. На племя оставляют особей, наиболее полно удовлетворяющих желательному типу, а остальных выбраковывают.

Индивидуальный отбор – это отбор, основанный на оценке фенотипа ближайших родственников, так как непосредственная оценка генотипа невозможна.

Результаты опытов по оценке производителей зависит от физиологического состояния рыб (более крупные, хорошо развитые производители дают лучшее потомство). Отмечено, что родительские наследственно обусловленные различия особенно сильно проявляются у потомков на ранних стадиях развития. У карпа влияние самцов проявляется в основном до достижения потомством возраста 1–2 месяца, а влияние самок – до конца 1-го года выращивания. Однако наиболее достоверную оценку производителей по качеству потомства можно провести при оценке сеголетков и двухлетков.

Для обеспечения надежной оценки проверяемых особей целесообразно использовать в качестве анализаторов несколько производителей. В рыбоводстве, при использовании искусственного осеменения, это не представляет сложности.

Получение достоверных результатов возможно лишь при раздельном выращивании потомства в сходных условиях и при многочисленных повторностях.

9.5. Интенсивность отбора

В процессе совершенствования стада рыб каждый селекционер стремится устранить из разведения (выбраковать) неудовлетворяющих его требованиям особей в большом количестве и для замены их отобрать самых лучших. Интенсивность отбора – это процент ежегодной выбраковки маточного поголовья или процент ввода в стадо пополнения из числа лучших рыб. В племенных рыбхозах процент выбраковки, как правило, выше, чем в обычных товарных рыбоводческих хозяйствах. Чем ценнее и продуктивнее популяция рыб, тем интенсивнее должен быть отбор. Если к животным селекционер предъявляет новые требования, интенсивность отбора еще больше увеличивается.

Выбраковка рыб происходит не только в связи с низкими продуктивными и племенными качествами, но выбраковываются также и больные, не приспособленные к определенной технологии особи. Желание укомплектовать стадо лучшими рыбами быстро осуществить невозможно, даже несмотря на большую плодовитость рыб. Для определения эффективности селекционной работы необходимо охарактеризовать результаты статистическим методом.

9.6. Эффективность отбора в рыбоводстве

Эффективность отбора зависит и от типа действия генов, т. е. в основе всех форм отбора лежит использование генетической изменчивости.

Критериями проведения массового отбора служат наследуемость и повторяемость отбираемого признака. Чем выше коэффициент наследуемости и повторяемости, тем эффективнее массовый отбор по фенотипу. Отбирая лучших по фенотипу рыб для воспроизводства, селекционер автоматически получает более ценное потомство по сравнению со средними показателями стада. При низких показателях наследуемости признака совершенствование продуктивных качеств затягивается на многие поколения и для более эффективного отбора необходимо использовать не массовый отбор как метод селекции, а применять определенные элементы индивидуального отбора.

Эффективность отбора по полигенным признакам определяется двумя основными показателями: наследуемостью признака (h^2), по которому ведется отбор, и селекционным дифференциалом (S_d). Селекционный дифференциал – это разница в средней величине до и после отбора:

$$S_d = \bar{X}_o - \bar{X}. \quad (9.1)$$

Эффективность отбора в литературных источниках может называться «эффект селекции» и по-разному обозначаться ($\Delta S = \Delta C = R$). Эффект селекции вычисляется по следующим формулам:

$$R_i = S_d h^2; \quad (9.2)$$

$$R_i = i \sigma h^2. \quad (9.3)$$

Величину селекционного дифференциала можно выразить через произведение интенсивности отбора (i) и среднего квадратического отклонения (σ):

$$S_d = i \sigma. \quad (9.4)$$

Среднее квадратическое отклонение можно вычислить по формуле

$$\sigma = \frac{C_v \bar{X}}{100}. \quad (9.5)$$

Соответственно, интенсивность отбора – это величина селекционного дифференциала, выраженная числом стандартных отклонений.

Данный показатель тесно связан с коэффициентом напряженности отбора (V), под которым понимают количество отобранных особей, выраженное в процентах от общего количества. В работах с рыбами напряженность отбора колеблется в пределах от 0,1 до 50 % и вычисляется по формуле

$$V = \frac{n}{N} \cdot 100 \%. \quad (9.6)$$

Для нормального распределения характерны определенные значения интенсивности отбора в зависимости от предела напряженности отбора (табл. 9.2).

Таблица 9.2. Значения интенсивности отбора при разных значениях напряженности отбора

$V, \%$	50	40	30	25	20	15	10	5	1	0,5	0,1
i	0,8	0,97	1,16	1,27	1,4	1,55	1,76	2,06	2,66	2,89	3,37

С учетом планируемой напряженности отбора и значений коэффициента наследуемости можно рассчитать эффективность селекции как за одно, так и за несколько поколений. Коэффициент наследуемости признака (h^2) или рассчитывается и уточняется статистическим методом для каждого конкретного случая или используют табличные данные, полученные при изучении наследуемости признаков у разных видов рыб (табл. 9.3).

Таблица 9.3. Наследуемость некоторых селекционных и морфологических признаков у разных видов рыб

Признак	Виды рыб				
	Радужная форель	Карп	Канальный сомик	Тиляпия	Пелядь
Масса тела у молоди	0,12	0,21	0,42	0,04	—
Масса тела у взрослых рыб	0,17	0,32	0,49	0,1	—
Длина тела у молоди	0,24	0,21	0,12	0,06	0,14
Длина тела у взрослых рыб	0,17	0,3	0,61	0,12	—
Жизнеспособность	0,14	0,13	—	—	0,2
Относительная плодовитость	0,2	—	—	—	0,2
Общее число позвонков	0,66	0,65	0,71	0,68	0,9

Пример. Из 5000 двухлетков форели со средней массой 265 г отобрали для воспроизводства 500 рыб. Коэффициент изменчивости по изучаемому признаку $C_v = 17 \%$. Необходимо рассчитать эффект селекции за четыре поколения массового отбора.

Решение.

1. Рассчитаем напряженность отбора:

$$V = \frac{n}{N} \cdot 100 \% = \frac{500}{5000} \cdot 100 \% = 10 \%$$

2. Находим из табл. 9.2 значение $i = 1,76$.

3. Вычисляем значение среднего квадратического отклонения:

$$\sigma = \frac{C_v \bar{X}}{100} = \frac{17 \cdot 265}{100} = 45,05.$$

4. Определим из табл. 9.3 значение коэффициента наследуемости $h^2 = 0,12$.

5. Рассчитаем селекционный эффект за одно поколение:

$$R_i = i \sigma h^2 = 1,76 \cdot 45,05 \cdot 0,12 = 9,5 \text{ г.}$$

6. Ожидаемый селекционный эффект за четыре поколения составит:

$$R_t = R_4 = 9,5 \cdot 4 = 38 \text{ г.}$$

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

Пример. Необходимо рассчитать число поколений селекции, необходимое для увеличения средней массы двухлетков карпа на 100 г при условии, что среднее квадратическое отклонение составляет 45 г, коэффициент наследуемости признака по массе тела равен 0,3, а селекционной программой предусмотрен отбор на племя не более 5 % от числа выращенных двухлетков. Средняя масса рыб до отбора находится на уровне 350 г. Необходимо при расчетах учитывать тот факт, что наследуемость в каждом поколении снижается на 10 %.

Решение.

1. Устанавливаем значение интенсивности отбора из табл. 9.2. При $V = 5 \%$, $i = 2,06$.

2. Рассчитываем селекционный эффект за одно поколение:

$$R_i = i \sigma h^2 = 2,06 \cdot 45 \cdot 0,3 = 27,81 = 28 \text{ г.}$$

3. Определяем суммарный эффект селекции, складывая постепенно все эффекты за предыдущие поколения:

$$R_{\Sigma} = 28 + 25 = 53 + 22 = 75 + 20 = 95 + 19 = 114 \text{ г.}$$

Выводы. Как показывают данные табл. 9.4, увеличение средней массы карпа на 100 г и более можно будет ожидать только к пятому поколению при таком значении интенсивности отбора. Примерно через 25 лет такой селекции средняя масса двухлетков карпа будет находиться на уровне $350 + 114 = 464$ г, что на 32,6 % выше, чем было изначально.

Таблица 9.4. Расчет суммарного селекционного эффекта

Показатель	Поколение				
	1	2	3	4	5
h^2	0,3	0,27	0,24	0,22	0,2
σ	45	45	45	45	45
i	2,06	2,06	2,06	2,06	2,06
R_i	28	25	22	20	19
R_{Σ} – суммарный селекционный эффект	28	53	75	95	114
Масса рыбы, г	378	403	425	445	464

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

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 выращивания надежность оценки генотипа отбираемой особи по фенотипу ее родственников и величина h^2 приближаются к 1, что и определяет соответствующую эффективность индивидуального отбора.

При массовом отборе численность оцениваемых особей бывает обычно гораздо больше, чем при индивидуальном. Это позволяет проводить отбор с высокой напряженностью, что 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. Обычно оценивают не более 20 семей прудовых рыб. 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 $i = 1,27$. При массовом отборе напряженность отбора может быть доведена до 0,1 %, значение $i = 3,37$ будет почти в 3 раза выше, чем при индивидуальном отборе. Таким образом, даже при сравнительно невысокой наследуемости признака ($h^2 = 0,1 \dots 0,2$) 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. Оценка и отбор животных с применением массового и индивидуального отбора носит название *комбинированного отбора*. При комбинированном отборе можно достигнуть наибольшего эффекта селекции.

9.7. Схема комбинированного отбора

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

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

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

4. Воспроизводство и массовый отбор в потомстве. Проводят групповое скрещивание 8–10 лучших самок с 8–10 лучшими (проверенны-

ми по потомству) самцами. В полученном потомстве осуществляют интенсивный отбор рыб по массе тела в товарном возрасте.

Далее весь цикл повторяется.

9.8. Организация мероприятий по выращиванию и отбору 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 системы 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. 9.5). Обозначение групп: Нашице и Дор – европейские карпы; ВВ – китайские белобрюхие карпы.

Таблица 9.5. Рост разных групп карпа при различной плотности посадки

Плотность посадки, шт/га ³	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

Из табл. 9.5 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 превосходят группу Нашице почти на 40 %, в то время как при разреженной плотности посадки, 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 менее полноценным кормом – зерном.

Сравнительная оценка роста двухлетков карпа и карпокарасевых гибридов при разной плотности посадки также дала различные результаты. 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 превосходили 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.

Приведенные 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 рыбоводов) 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 ры-

боводству, 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 2-летнего возраста). В дальнейшем основной задачей становится выращивание физиологически полноценных производителей, что достигается за счет оптимизации условий (разреженной посадки, кормления высококачественными кормами и т. п.). Выращенные в таких условиях производители могут в полной мере проявить свои наследственные различия по репродуктивным свойствам (скорость полового созревания, плодовитость 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.

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

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. 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.

Основной отбор рыб по росту следует проводить в товарном возрасте: при 2-летнем обороте – среди двухлетков, при 3-летнем – 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.

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

Тема 10. ОРГАНИЗАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ В РЫБОВОДСТВЕ

- 10.1. Племенная работа в рыбоводстве.
- 10.2. Система организации селекционно-племенной работы.
- 10.3. Основные принципы формирования маточных стад.
- 10.4. Определение численности ремонтно-маточного стада.
- 10.5. Мечение племенных рыб.
- 10.6. Бонитировка производителей.

10.1. Племенная работа в рыбоводстве

Под племенной работой понимают комплекс организационных и зоотехнических мероприятий, направленных на повышение продуктивных качеств разводимых рыб и обеспечение ими рыбоводных хозяйств. В основе методов разведения лежит подбор пар. Разведение в пределах породы считают чистопородным, а спаривание разных пород и помесей между собой либо с животными как исходных, так и других групп называют скрещиванием.

Чистопородное разведение. Важнейшая биологическая особенность чистопородных животных – надежная передача породных свойств, закрепленных отбором и длительным однородным подбором. Главная цель чистопородного разведения – сохранение и улучшение ценных качеств породы. При этом возможны два варианта спаривания производителей в зависимости от степени их родства. Спаривание между собой животных, находящихся в кровном родстве, – это инбридинг, не находящихся в родстве – аутбридинг. Инбридинг может быть близким (близкородственное спаривание), умеренным и отдаленным.

Скрещивание. Этот метод широко используют в племенных хозяйствах для совершенствования племенных и продуктивных качеств существующих пород и для выведения новых. В рыбоводстве применяют воспроизводительное, поглотительное, вводное, переменное и промышленное скрещивания. Воспроизводительное скрещивание приме-

няют для выведения новой породы из двух или нескольких существующих. В зависимости от числа используемых пород различают воспроизводительное скрещивание простое и сложное. Вводное скрещивание – это краткосрочное и временное отступление от чистопородного. При этом усиливается один или несколько признаков. Поглощающее скрещивание широко применяют в животноводстве. Это такой тип скрещивания, при котором большинство признаков животных одной генетической группы замещается признаками животных другой генетической группы. Промышленное скрещивание является наиболее реальным путем повышения продуктивности животных. Важнейшая конечная цель скрещивания – использование явления гетерозиса.

Гибридизация в рыбоводстве. Биологические особенности рыб открывают большие возможности для проведения гибридизации – скрещивания разных видов и более отдаленных систематических групп.

Селекция. Успех селекции зависит от правильности оценки рыб при отборе для воспроизводства. При отборе по происхождению учитывают продуктивность родственников. При семейной селекции потомство от разных пар или небольших групп производителей выращивают при максимально идентичных условиях.

Отбор по потомству – наиболее эффективный метод индивидуального отбора. В данном случае каждого из оцениваемых производителей (самку или самца) спаривают с несколькими производителями другого пола и по продуктивности потомства судят о племенной ценности производителя.

Методы подбора. Цель подбора заключается в составлении родительских пар для получения потомства с желательными качествами. Подбор завершает всю предшествующую работу по выращиванию, выявлению хозяйственной и племенной ценности, отбору лучших особей для их размножения. Спаривание самцов и самок, различающихся между собой по степени выраженности признака, называется разнородным (гетерогенным) подбором. Однородный (гомогенный) подбор состоит в том, что самцы и самки, подбираемые друг к другу, сходны между собой по степени выраженности данного признака. Групповой подбор наряду с индивидуальным все шире используется в животноводстве, в том числе и в рыбоводстве. В племенных хозяйствах основным методом совершенствования животных становится работа с линиями и семействами, другими родственными группами. Цель разведения по линиям – развитие и закрепление в потомстве ценных особенностей лучших особей для получения следующего поколения с устойчивой наследственностью.

Созданное селекционное достижение должно удовлетворять ряду требований. Численность породы должна обеспечивать ее генетическую стабильность при воспроизводстве и должна включать не менее двух структурных единиц. Существующие породы карпа и других видов рыб должны иметь признак отличимости. Как правило, породы рыб не имеют четких качественных отличий, таких как, например, различия по окраске многих пород домашних животных.

Однородность и стабильность являются критериями консолидации селекционного достижения. Под однородностью понимают сходство всех представителей породы по характерным для них морфологическим, биологическим и хозяйственным признакам. Однородность и стабильность признаков достигаются в результате отбора в ряду поколений. Скорость этого процесса зависит от ряда факторов, в том числе генетической природы признака, исходного генетического разнообразия, интенсивности отбора.

Важнейшим показателем хозяйственной ценности пород является продуктивность (скорость роста рыб, выживаемость, зимостойкость, оплата корма, выход мяса и его качество).

В рыбоводстве в последние годы создано несколько пород рыб. Порода – группа животных (рыб), которая независимо от охраноспособности обладает генетически обусловленными биологическими и морфологическими свойствами и признаками, причем некоторые из них специфичны для данной группы и отличают ее от других групп животных.

Для организации племенной работы в хозяйствах необходимо проводить полную инвентаризацию маточного поголовья и оценку производителей родительского поколения. При проведении инвентаризации используют следующее оборудование: измерительную ленту; весы детские; измерительную доску размером 100×30×20 см; носилки брезентовые; бланки карточек бонитировки или тетрадь. Производителей взвешивают на детских весах с точностью до 10 г, ремонтную молодь – с точностью до 5 г. Линейные промеры берут с помощью измерительной доски и ленты с точностью до 0,5 см. Результаты первой и последующих бонитировок заносят в карточку индивидуальной бонитировки, которую ведет зоотехник-рыбовод. Она является основным племенным документом (паспортом) каждой особи. Производителей, оставшихся без оценки, выбраковывают.

Особую сложность для племенных хозяйств представляет содержание ремонтной молодежи разных возрастов, исключая смешивание потомства разных групп производителей. Практика показала, что мо-

лодь 3-летнего возраста можно оценить по шкале, присвоить индивидуальный номер и в дальнейшем содержать совместно. Однако для выращивания и содержания ремонтной молоди хозяйство должно выделить определенные категории прудов. Выращивание 3-летней ремонтной молоди можно проводить в нагульных или выростных прудах. Когда в хозяйстве нет возможности выращивать ремонтную молодь по описанной схеме, то в этом случае можно проводить не групповой, а классный подбор, т. е. отбирать потомство производителей, отнесенных к одному и тому же классу и подобранных по возрасту и массе. Такая схема дает возможность выращивать рыбу без дополнительных площадей. Ведется массовый отбор при разгрузке зимовальных прудов. В выростных прудах содержатся элитные сеголетки, на зимовку их сажают вместе без учета их происхождения, а весной, после разгрузки зимовальных прудов, двухлетки выращиваются в нагульных водоемах. Осенью их сажают на зимовку вместе с маточным стадом, а весной трехлетки получают свой номер и выращиваются до половозрелого состояния.

10.2. Система организации селекционно-племенной работы

Использование в рыбоводстве большого количества объектов разведения, различающихся по своим биологическим особенностям и хозяйственно полезным качествам (карп, растительноядные рыбы, осетровые, лососевые и др.), определяет разнообразие направлений селекции и их значимость. Выбор направления селекции определяется и уровнем интенсификации производства, а также требованиями рынка к товарным качествам рыбы.

В условиях промышленного рыбоводства возрастают требования к продуктивным качествам рыб, их жизнеспособности, воспроизводительным качествам и устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Ведущим направлением селекции является улучшение продуктивных качеств рыб.

При различных технологиях выращивания рыбы возможны разные пути решения этой задачи. Так, при прудовом выращивании рыб основное внимание уделяют ускорению темпа роста за счет более полного использования естественной пищи и искусственного корма, устойчивости к заболеваниям и приспособленности к климатическим условиям.

При выращивании рыб в садках, бассейнах, рыбоводных цехах с замкнутым циклом водоснабжения на первое место выдвигаются

устойчивость рыб к специфическим условиям содержания, высокая оплата корма в результате хорошего переваривания и усвоения, сокращение периода выращивания до товарной массы.

При любой технологии выращивания важное место должна занимать селекция по признакам, характеризующим качество рыбной продукции: убойный выход, качество мяса, костистость и др.

Повышение продуктивности и в первую очередь ускорение темпа роста являются в настоящее время ведущим направлением селекции в работах с большинством видов рыб. Быстрорастущие рыбы, как правило, дают более высокий выход продукции при меньших затратах кормов на ее производство. При проведении селекции необходимо учитывать особенности роста рыб. Скорость роста зависит в значительной мере от условий среды. На него существенное влияние оказывают температура воды, гидрохимический режим водоема, обеспеченность пищей, качество корма и др. Влияние любого из этих факторов приводит к различиям средней массы у особей одного и того же возраста и происхождения. У рыб отмечается и определенная возрастная динамика изменчивости массы тела. Например, у личинок карпа коэффициент вариации массы составляет 2–3 %, у мальков – 40–50 %, у сеголетков – 20–30 % и далее с возрастом постепенно уменьшается. Сильная изменчивость скорости роста под влиянием факторов внешней среды снижает эффективность массового отбора по этому признаку. Характеристикой скорости роста является прирост массы и длины тела за определенный промежуток времени.

При создании новых высокопродуктивных пород большое внимание уделяют специфической устойчивости к таким неблагоприятным факторам, как пониженное содержание кислорода, высокие и низкие температуры воды, токсичные вещества, инфекционные и паразитарные заболевания и др.

При селекции на повышение жизнеспособности рыб применение обычных методов отбора невозможно, и поэтому важное значение приобретают косвенные методы с использованием различных морфологических и физиологических признаков, коррелятивно связанных с общей устойчивостью. При выращивании сеголетков для племенных целей используют выростные пруды площадью до 10 га. В выростных прудах увеличивают естественную кормовую базу и проводят кормление рыбы искусственными кормами.

Рыбоводно-мелиоративные станции должны вести массовый отбор, направленный на формирование высокопродуктивного поголовья про-

изводителей, которые обеспечивают высокую рыбопродуктивность и получение доброкачественной продукции.

К основным признакам, характеризующим продуктивность вида, породы или гибридной формы, относят: быстрый рост, возможность хорошо использовать естественную кормовую базу в прудах; способность хорошо переносить зимовку; возможность эффективно использовать искусственные корма для прироста массы тела в условиях уплотненных посадок, когда количество естественных кормов в рационе резко снижается; иммунитет вида, породы или гибридной формы рыб против эпизоотических заболеваний при разведении в прудовых хозяйствах.

Племенная работа с растительноядными рыбами требует более серьезного отношения к отбору рыб для выращивания племенных производителей. Среди них трижды проводят массовый отбор: первый – среди годовиков (оставляют 50 %), второй – среди двухлетков (оставляют 10 %) и третий – среди производителей, которые достигли половой зрелости (оставляют 25 %).

Массовый отбор, проводимый в пределах одного и того же стада, со временем становится малоэффективным, так как происходит постоянный отбор гетерозиготных особей. Чтобы увеличить темп роста и повысить жизнестойкость, целесообразно ввести в стадо новых, генетически отдаленных рыб.

10.3. Основные принципы формирования маточных стад

Репродукторами называют специализированные хозяйства (или специализированные цехи рыбоводников и полносистемных хозяйств), занимающиеся массовым размножением племенного материала. 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 неподрощенных личинок, мальков и т. п.).

Создание достаточной сети специализированных репродукторов потребует, вероятно, длительного времени, в течение которого выращиванием и эксплуатацией производителей придется заниматься и обычным промышленным рыбхозам. Организация и методы ведения племенной работы в этих хозяйствах не отличаются от таковых в репродукторах. Основные принципы формирования маточных стад в репродукторах и промышленных хозяйствах состоят в следующем.

Структура маточных стад должна обеспечивать возможность проведения неродственного промышленного скрещивания. С этой целью в хозяйстве содержат две группы рыб, условно называемые линиями (разные породы, породные группы, отводки одной породы и т. п.). Каждую из этих групп воспроизводят «в чистоте», в то время как для товарного выращивания используют гибридов первого поколения (рис. 10.1).

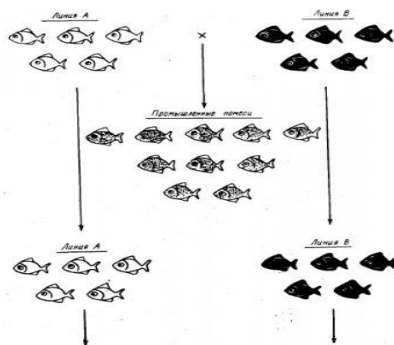


Рис. 10.1. Схема двухлинейного разведения и промышленного скрещивания в товарном рыбоводстве

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 реки Амур. При двухлинейном разведении целесообразно, чтобы две выращиваемые группы различались между собой по какому-либо наследственно закрепленному признаку, например, по чешуйному покрову, окраске, биохимическим маркерам. Такой признак служит меткой, предотвращающей случайное смешение рыб разных групп. В работах с карпом в качестве маркера чаще всего используют тип чешуйного покрова: выращивают чешуйчатых и разбросанных рыб.

Промышленная гибридизация является важным и еще далеко не использованным резервом увеличения производства рыбной продукции. 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. Многие породы и породные группы имеют заходящие ареалы. Это позволяет использовать их для промышленной гибридизации друг с другом. Серьезное внимание должно быть уделено сохранению аборигенных стад, приспособленных к местным условиям и относительно резистентных к заболеваниям. Так, сохранившийся в некоторых рыбхозах Беларуси 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, 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.

10.4. Определение численности ремонтно-маточного стада

В карповодстве численность маточного стада определяют количеством гнезд производителей. 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. 10.1).

Таблица 10.1. **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, г	350	370	400	430	460	500
Общая масса двухлетков, т	10,1	12,6	15,2	18,5	22,1	24,0

В табл. 10.1 приведены данные о продуктивности беспородного карпа. У отселекционированных пород и породных групп она может быть значительно выше. Так, например, продуктивность самок парско-го карпа по товарной рыбе составляет 30–40 т.

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 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. 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) приведено в табл. 10.2.

**Таблица 10.2. Численность рыб в ремонтных группах карпа (до отбора)
при ежегодном выращивании 100 пар производителей**

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

Примерно такая же численность ремонта должна быть и при выращивании растительноядных рыб (белого и пестрого толстолобиков, белого амура).

10.5. Мечение племенных рыб

Неотъемлемой частью племенной работы с рыбами является их мечение. Различают серийное и индивидуальное 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 метят обычно весной, при бонитировке, реже во время осеннего учета.

Требования, предъявляемые к системе мечения рыб:

- метки должны быть хорошо различимыми;
- метки должны сохраняться длительное время и не травмировать рыб;
- техника мечения должна быть достаточно проста и не слишком трудоемка;
- при мечении нельзя допускать длительного пребывания рыбы вне воды.

Мечение рыбы преследует разные цели. Основными из них являются следующие:

- определение путей миграции;
- определение величины поголовья;
- определение качественных параметров единичных особей.

Выбор того или иного метода мечения зависит главным образом:

- от желаемого способа мечения (индивидуальное или групповое мечение);
- от вида рыбы, подвергаемой мечению, и как можно более щадящего вылова, содержания, обратной высадки, для достижения высокого и постоянного процента выживания;
- от вида рыбы, подвергаемой мечению, и ее устойчивости к определенным методам мечения (например, сокращение стресса при вылове, во время мечения и высадке при помощи наркоза);
- от ожидаемого процента повторного вылова и его долгосрочного обеспечения (совместная работа институтов, быстрое реагирование на сообщения о вылове, открытая работа, промышленная кооперация, материальное поощрение) и зависимость от этого количества маркируемой рыбы, а также от достижения статистически обеспеченного конечного результата;
- от стоимости меток;
- от затрат на считывание (необходимость аппаратных, оптических вспомогательных средств);
- от законодательно допустимых методов мечения (аспекты защиты животных);
- от обучения определенному методу мечения перед началом работы с ним.

Важнейшим критерием при определении метода является выбор между мечением отдельных особей (единичное мечение) и групповым мечением.

Единичное мечение.

Каждая рыба получает индивидуальную метку. В настоящее время применяются следующие метки:

- микроскопически считываемые проволочные имплантаты с цифровым кодом;
- проволочные мини-имплантаты с цифровым кодом, считываемые без специального оборудования;
- макроскопические, хорошо считываемые отдельные метки (кнопки, петли, рыболовные крючки);
- пассивные имплантаты-транспондеры;
- активные передатчики.

Групповое мечение.

Общая группа индивидов одного вида получает один тип меток, которые могут представлять собой:

- отдельные, видимые эластичные люминесцентные имплантаты (подкожное впрыскивание);

- отдельные, видимые пищевые красители, фиксируемые при погружении;

- биологически активные вещества (например, Oxytetracycline), встраиваемые в структуру тела;

- различаемые наружно или внутри длительные изменения структуры тела при помощи:

- а) теплового шока (видимые в ультрафиолете изменения горизонтальной кольцевой структуры отолигов у мальков рыб);

- б) оперативного удаления частей тела (хорошо распознаваемые из-за несимметричной регенерации или отсутствия, например, жировые плавники или плавниковые лучи).

Чаще на практике используют следующие **способы мечения рыб**:

- подрезание плавников;

- мечение красителями;

- криоклеймение;

- мягкое или жесткое термальное клеймение;

- выжигание меток раствором азотнокислого серебра (AgNO_3);

- вылушивание плавников и жучек (у осетровых);

- прикрепление навесных меток.

Подрезание плавников.

Подрезание плавников (грудных, брюшных, хвостового) – наиболее простой способ серийного мечения. Этот способ относится к механическому воздействию на организм рыб. 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.

Плавники подрезают ножницами примерно на 2/3 их длины. Срез должен быть ровным, под прямым углом к плавниковым лучам.

Подрезанием парных плавников метят обычно группы, различающиеся по происхождению или возрасту. Для маркировки групп, различающихся по полу, обычно подрезают хвостовой плавник; самкам подрезают верхнюю часть хвостового плавника, самцам – нижнюю часть хвостового плавника.

Целесообразнее подрезать брюшные плавники, поскольку подрезание грудных плавников препятствует нормальному движению рыб, особенно в раннем возрасте.

Мечение раствором красителей.

Различают несколько основных способов мечения производителей и молоди рыб красителем.

1. Введение раствора красителя в области щеки, жаберной крышки или боковой части тела. Используется для маркирования групп, различающихся по происхождению.

2. Введение раствора красного красителя у основания спинного плавника. Используется для маркирования групп, различающихся по племенным качествам (1-й класс).

3. Введение раствора красного красителя в область затылка. Используется для маркирования групп, различающихся по полу: метку наносят только самцам.

4. Введение растворов красителей в области брюшка. Используют для маркирования групп, различающихся по возрасту: метки наносят по трафаретной системе.

Мечение раствором красителей является эффективным способом при мечении рыб с крупной чешуей (чешуйчатые карпы, белые амуры и др.). Для мечения применяют стойкие холодно-водорастворимые красители, используемые в текстильной промышленности (чаще всего 3–4%-ные водные растворы активных красителей марки «Х»).

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. 10.2, А). Цвет красителя соответствует определенному разряду цифры (синий – единицы, красный – десятки, оранжевый – сотни), а место введения – значению цифры (от 1 до 9).

Красители применяют также при серийном мечении рыб разных возрастных групп. В этом случае метки наносят оранжевым красителем в области спины, присваивая каждой рыбе серийный номер от 0 до 9, в зависимости от последней цифры года рождения (рис. 10.2, Б). Метки, нанесенные растворами красителей, хорошо различимы в течение нескольких лет.

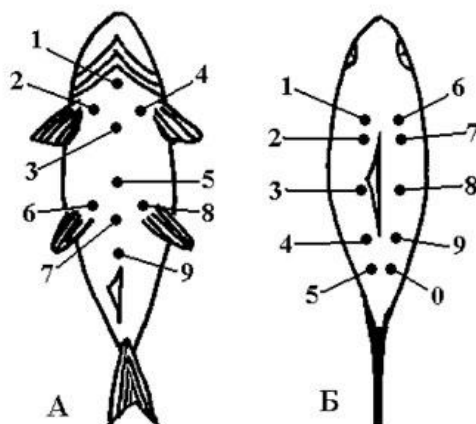


Рис. 10.2. Места нанесения меток при индивидуальном (А) и серийном (Б) мечении рыб

В 1998–2000 годах на АЭРЗ при бонитировке производителей осетра из естественной популяции применяли органические красители (фиолетовый К, метиленовая синь), обладающие длительностью сохранения при окраске, а также очень малой токсичностью. Метки, выполненные красителем, представляли собой подкожные цветные пятна на теле рыбы, просвечивающие сквозь эпидермальный слой. В дальнейшем от этого способа мечения отказались из-за воспаления окрашиваемых участков и недолговечности действия красителя.

Параллельно с методом введения красителей использовали способ удаления одной из боковых жучек. Этот метод достаточно эффективен и надежен при работе с крупными производителями осетра, хотя от него пришлось отказаться из-за большой трудоемкости и опасности повреждения кровеносных сосудов, лежащих близко к кожным покровам рыбы.

Сеголетков осетровых пробовали метить с помощью подрезания спинного или анального плавников на $1/3$ их длины, перпендикулярно лучам. Этот способ использовали только при кратковременных исследованиях из-за быстрого отрастания плавников, так как через 4–5 месяцев участки мягкой ткани регенерировали и маркированную молодь невозможно было отличить от немеченой.

Мечение флуоресцентными красителями.

Начиная с 2001 года мечение части сеголетков для определения выживаемости молоди в прудах и ремонтного стада осетровых выполняли с помощью введения эластичных флуоресцентных красителей производства США (Northwest Marine Technology, INC).

Для инъекций флуоресцентных видимых маркеров в подкожную ткань рыбы использовали цветные красители в виде различных комбинаций. Молодь осетровых массой более 3 г метили в основание грудных плавников, а также в область верхней губы и в хрящевую ткань основания усиков. Мечение проводили при температуре не более +18 °С с последующим выдерживанием рыб в условиях сравнительно невысоких температур до закрепления вещества и выведения его излишков из организма. Вся операция у одного малька длилась не более 2–5 с. Гибели молоди или задержки в росте после мечения не отмечено.

Удобство этого метода заключается в том, что он относительно не дорог и экономичен (1 мл эластомера / 100 мальков). Метка может удерживаться под кожей в течение нескольких лет, так как краситель быстро твердеет и превращается в эластичную резину, видимую как невооруженным глазом, так в инфракрасных лучах. К недостаткам можно отнести использование ручного труда при крупномасштабном массовом мечении и температурные ограничения, так как при повышении температуры окружающей среды краска в шприцах быстро затвердевает.

С помощью данного метода были проставлены индивидуальные метки всем особям из ремонтно-маточного стада, формирующегося в условиях Тюменского рыбопитомника.

Для изучения влияния флуоресцентной краски на рыб было проведено несколько дополнительных экспериментов. Особи каждой генерации из племенного стада осетра были помечены разными цветовыми комбинациями. Кроме того, после проведения ультразвуковой диагностики все осетровые в возрасте 2–3 лет дифференцировались с помощью красителей по половому признаку. Индивидуальное мечение позволило проводить наблюдения за темпом роста каждой рыбы.

При проведении экспериментов по влиянию мечения на темпы роста и выживаемость стерляди из ремонтно-маточного стада было промаркировано 150 экз. трехлетков, такое же количество не маркировано в качестве контроля. Эксперимент продолжался в течение последующих 370 дней. Никаких существенных различий в массе и выживаемо-

сти стерляди не отмечено среди рыб контрольной и промаркированной групп на 150, 240 и 370-е сутки ($P < 0,05$). Позже (370-е сутки) 2–3 медленно растущие особи из обеих групп были подвергнуты выбраковке. Замедленный рост их, очевидно, не был связан с их мечением.

При инъектировании эластомера в хрящевую ткань рыбы все метки сохранились, в то время как мечение межлучевого пространства грудных плавников не было таким успешным: 8 % рыб потеряли свои метки на 150-е сутки наблюдений.

Следует отметить, что после введения флуоресцентной краски ни разу не отмечены следы воспаления подкожной ткани.

Эксперимент по использованию метода мечения с помощью флуоресцентных красителей показал его эффективность для идентификации как выращиваемой молодежи осетровых, так и рыб из маточного стада. Применение данного типа маркировок не влияет на выживаемость и темп роста сеголетков, выпущенных в естественную среду обитания. Введение метки в хрящевую ткань рыла или основания усиков обеспечивает ее сохранность в течение нескольких лет.

Криоклеймение.

Для рыб с мелкой чешуей удобным способом мечения является криоклеймение.

Криоклеймение осуществляют тавром, охлажденным до низких температур с помощью, например, жидкого азота или твердой углекислоты.

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, белых амуров и других рыб с крупной чешуей метки сохраняются не более 2 месяцев.

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 (рис. 10.3).

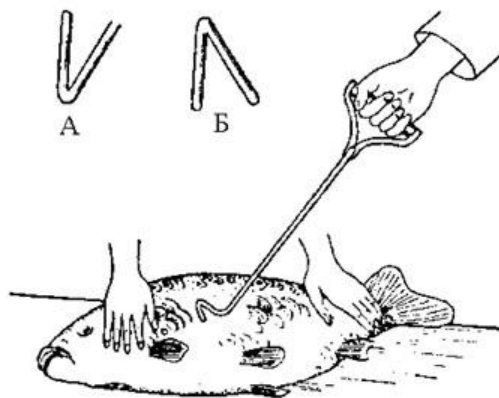


Рис. 10.3. Мечение рыбы выжиганием клейма:
А – знак самки; Б – знак самца

Высокотемпературное клеймение.

Существует метод высокотемпературного клеймения, при котором рыб клеймят тавром, нагретым до высоких температур. Метки при таком способе мечения заметны очень долго, но процедура клеймения плохо переносится рыбами. Тавро представляет собой отрезок стальной проволоки диаметром 4–6 мм с характерным V-образным изгибом на одном конце и рукояткой – на другом (рис. 10.4).

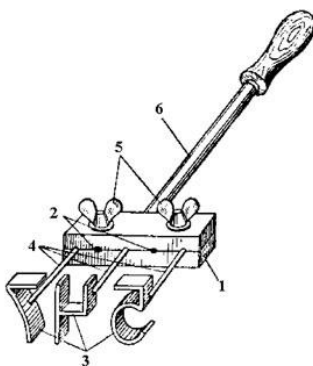


Рис. 10.4. Приспособление для таврирования рыбы:
1 – резная державка; 2 – отверстия для матриц;
3 – матрицы; 4 – винты с барашками; 5 – рукоятка

Матрицы такого клейма изготавливают из полосовой стали толщиной 2 мм. Они быстро нагреваются, хорошо держат тепло, не деформируются и оставляют ясный след, не вызывая большого ожога и выпадения смежных с ожогом чешуи. Все приспособление весит 500–600 г. Матрицы, вставленные в державку, нагревают в пламени паяльной лампы до темно-красного цвета.

Для распознавания пола рыбы на левом ее боку делают отличный знак самки или самца. Знак имеет вид двух соединенных под углом линий. Самок обозначают символом, острие которого обращено вниз, напоминая две первые черты печатной буквы И, что означает «икрянка», самка. Самцов обозначают таким же символом, но его острие обращено вверх, подобно первым двум чертам буквы М, что означает «молочник», самец. Этот метод термического таврирования рыб имеет ряд недостатков: по истечении времени тавро плохо читается, производители после клеймления долго болеют и даже гибнут. Сам процесс высокотемпературного клеймления требует значительной затраты времени.

При таврировании следует соблюдать несколько правил:

- 1) клеймо ставят производителям вскоре после нереста;
- 2) предварительно рыбу тщательно обтирают от слизи;
- 3) прижигание делают быстро, сильным нажимом, после чего рыбу немедленно выпускают в пруд.

Вылуцивание плавников и жучек (у осетровых).

Обрезанные плавники часто, например, у осетровой молоди более чем в 90 % случаев, сравнительно быстро отрастают и помеченных рыб впоследствии очень трудно отличить от немеченых.

Вылуцивание плавников трудоемко и тяжело переносится молодью. Часто после такой операции она погибает.

Сравнительно удовлетворительной такая метка оказывается для молоди лососевых. Это объясняется тем, что молодь лососевых обычно метят в подростном состоянии, в возрасте 1–2, а иногда и 3 лет, масса которой составляет не менее 12–20 г.

В это время молодь лососевых достаточно устойчива.

Прикрепление навесных меток.

Из навесных меток широко применяются четыре типа меток, сконструированных лабораторией рыбоводства ВНИРО.

- 1) грушевидная (из полиэтиленовой трубки);
- 2) круглая (из прозрачной целлулоидной пластинки);
- 3) прямоугольная (из полиэтиленовой трубки);
- 4) ампулообразная (из полиэтиленовой трубки).

Каждая из этих меток состоит из пакетика, куда вкладывается этикетка с надписью, и ограничителя – диска.

Этикетка представляет собой маленький фотоотпечаток, на одной стороне которого надпись: «Вернуть... Сообщить дату, длину, массу, место поимки рыбы. Премия». Эта сторона покрывается водоустойчивым цветным прозрачным лаком. На оборотной стороне этикетки наносится тушью номер метки.

Первые два типа меток применяют при мечении преимущественно сазана, леща, кутума, азовской тарани, судака и других полупроходных рыб.

Третьим и четвертым типами меток метят в основном молодь осетровых и лососевых.

Метки прикрепляют в таких местах, чтобы они были заметны на рыбе и держались возможно дольше.

В последнее время для изучения миграций и поведения крупных рыб (например, производителей осетровых) разрабатываются специальные метки, работающие на полупроводниках. Эти метки (при помощи имеющихся на них датчиков и соответствующих приборов у наблюдателя) обеспечивают возможность постоянного наблюдения за рыбой без вылова ее из воды.

10.6. Бонитировка производителей

Бонитировка – это комплексная оценка племенных животных для определения порядка их дальнейшего использования. Бонитировочные мероприятия проводят во всех отраслях производства какой-либо продукции. Основная цель бонитировки производителей рыб – это отбор наиболее подходящих, по представленным критериям в хозяйстве, самок и самцов для воспроизводства стад, получения качественной продукции и молоди. Именно благодаря бонитировке в рыбных хозяйствах получают самую качественную продукцию. Она также важна и при селекционных работах по выведению новых пород рыб и улучшению хозяйственно полезных признаков.

Бонитировке подвергают перезимовавших производителей. Облов зимовальных прудов, в которых содержали производителей и рыб ремонтной группы, проводят весной при прогреве воды до 10–12 °С. При такой температуре появляются зрелые (текучие) самцы и можно различать рыб по полу.

Основная цель бонитировки промышленного стада – это распределение рыб на группы по готовности к нересту и потенциальной плодовитости. Порядок проведения бонитировки, набор учитываемых признаков и методы их оценки в основном однотипны и не зависят от породной и даже видовой принадлежности рыб. Бонитировочный инвентарь включает сачки для вылова рыб, корзины, носилки, площадочные весы, бонитировочную доску с мерным угольником, мерную доску и мерную ленту. При организации бонитировки подготавливают также необходимые средства для проведения мечения рыб, а также их профилактической и лечебной обработки.

При бонитировке оценивается общее физиологическое состояние производителей после зимовки. У извлеченных из воды рыб жаберы должны быть красного цвета без признаков некроза, кожные покровы – без нарушения целостности, равномерно покрытые слизью. Тех рыб, у которых будут обнаружены подобные признаки, следует выбраковывать.

В промышленных хозяйствах самок и самцов рыб часто высаживают на зимовку совместно. Возможно также случайное попадание отдельных самок к самцам или наоборот. В связи с этим весной при бонитировке необходимо разделение производителей по полу. В созревающих ремонтных группах также проводят разделение рыб по полу.

Разделение рыб по полу является важной и ответственной операцией. Присутствие среди самок хотя бы одного самца может вызвать неконтролируемый нерест самок в преднерестовых прудах. Нежелательно также попадание самок к самцам. Определить пол у карпа трудно, а у молодых и неполовозрелых особей по внешнему виду невозможно. Только с наступлением нерестового сезона можно точно установить пол. Для определения пола в другое время года рыб нужно метить.

У самок в преднерестовый период половое отверстие больше, несколько припухлое, красноватое, брюшная полость увеличена.

Самок сортируют по группам, стремясь объединить физиологически однородных рыб. Число групп, в зависимости от конкретных условий, может быть различным. Обычно самок сортируют на три группы.

В основную, **первую группу** включают наиболее крупных и плодовитых особей, по телосложению класса элита. Брюшко у самок первой группы хорошо развито, мягкое на ощупь, с ярко выраженным продольным желобком, индекс обхвата тела близко к 1. В нерестовой кампании их целесообразно использовать в первую очередь, так как они плохо переносят резервирование.

Во **вторую группу** отсортировывают самок по телосложению относящихся к первому классу, имеющих развитое брюшко, но тугое на ощупь; продольный желобок выражен слабо, индекс обхвата тела близок к 0,8.

В **третью группу** входят самки по телосложению относящиеся к первому классу. Брюшко развито слабо, на ощупь тугое, продольный желобок не выражен, индекс обхвата тела близок к 0,7. Эта группа объединяет разнокачественных рыб: «недозревших» вследствие позднего завершения резорбции остаточной икры в предыдущем сезоне, молодых самок, созревших впервые, а также особей, нагул которых протекал в неблагоприятных условиях (по внешнему виду эти самки похожи на самцов).

Для получения потомства используют самок, отнесенных к первой и второй группам. При дефиците производителей карпа используют самок третьей группы и, кроме того, формируют отдельную группу, в которую включают самок с отечностью и сильным белым налетом (сфероспорозом) на жаберных лепестках, свежими травмами и потерями. Производителей с анемией, выраженным некрозом жабр, значительными травмами, покрытыми сапролегнией, повсеместно нарушенным слизистым покровом («сухие» на ощупь) бракуют. Эти производители подлежат замене.

Впервые нерестующие самки чаще всего дают икру невысокого качества. Их икра имеет низкий процент оплодотворения и повышенную смертность во время инкубации. Молодь, полученная из такой икры, имеет пониженную жизнеспособность. Поэтому при достаточном количестве взрослых маток, впервые нерестующих самок высаживают в пруды на естественный нерест.

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: наличие брачного наряда (у самцов), форму брюшка, строение генитального отверстия. У самцов половое отверстие представляет собой узкую бледно окрашенную щель. На голове и жаберных крышках появляются жесткие бородавки – своеобразный брачный наряд.

С учетом морфофизиологического состояния самцов, их разделяют на две группы. **Первая группа** самцов – класс элита по телосложению, молоки которых текут при повороте рыбы головой вверх или при очень слабом массаже брюшка. Ко **второй группе** относят самцов

имеющих такое же телосложение, как у особей первой группы, но у которых молоки текут только при массаже брюшка.

После учета и бонитировки производителей их рассаживают в преднерестовые пруды, причем самок отдельно от самцов.

Осенняя бонитировка.

Осенняя бонитировка маточного стада проводится при снижении температуры воды ниже 12 °С, при этом рыбу обычно прекращают кормить, что соответствует концу октября – началу ноября. Вместе с бонитировкой маточного стада проводится бонитировка старшего ремонта с целью отбора впервые созревающих рыб.

При осенней бонитировке отбирают самок с гонадами на IV, а для некоторых видов и гибридов III стадиях зрелости. Самцы ко времени первого созревания самок обычно уже отобраны и могут использоваться, за исключением белуги, ежегодно, так что специального отбора самцов при осенней бонитировке не требуется. Не следует резервировать для следующей нерестовой кампании самцов белуги, участвовавших в нересте в текущем году.

При осенней бонитировке желательно отделить от основной группы или пометить впервые созревающих самок, рыб с яичниками на III и III–IV стадиях зрелости и очень зрелых или слабо упитанных самок. Очень зрелые и слабо упитанные рыбы будут готовы к нересту раньше остальных, а впервые созревающие самки обычно дают икру невысокого качества.

Для отбора самок при осенней бонитировке оптимально использовать метод определения стадий зрелости гонад при помощи УЗИ. При отсутствии собственного УЗИ-сканера для осенней бонитировки следует или пригласить специалиста с соответствующим оборудованием, или провести отбор рыб на основании результатов биопсийного, оперативного или эндоскопического изучения гонад, что требует значительно большего времени, менее эффективно и наносит рыбе дополнительные травмы.

Тем не менее биопсийный, оперативный или эндоскопический методы изучения гонад следует рассмотреть подробно:

Биопсия гонад осуществляется путем введения через брюшную стенку или через боковые мышцы специального щупа, который извлекает частицу гонады. Следует отметить, что в гонадах рыб в период нагула или очень упитанных рыб жировой ткани значительно больше, чем генеративной, и попасть щупом именно в генеративную часть гонад не всегда удастся. Поэтому этот способ применим при тестирова-

нии только зрелых самцов и самок, начиная с II–III и III стадий зрелости гонад.

Близок к биопсийному **оперативный метод**, при использовании которого в брюшной стенке тестируемой особи делается небольшой надрез (около 2 см), через который извлекается частица гонады. При этом возможно визуально контролировать тип анализируемой ткани (Parauka, 1993; Van Eenenaam, Doroshov, 1998). Ограничения использования данного метода аналогичны ограничениям использования метода биопсии.

Одной из модификаций оперативного метода является **прямая пальпация** гонад через операционное отверстие. Точность данного метода несколько выше, чем биопсийного, однако он более травматичен, требует наложения операционных швов и более продолжителен по времени (Chebanov, Billard, 2001; Williot, 2002), что, на наш взгляд, ограничивает его применение, хотя в США его широко применяют в товарных осетровых хозяйствах.

Значительно более совершенным методом изучения гонад осетровых рыб является **эндоскопия**. Эндоскопия позволяет изучать гонады визуально при помощи медицинского исследовательского цистосуретроскопа, применяемого в медицине для диагностики заболеваний мочеиспускательной системы. Зонд цистосуретроскопа вводится в полость тела через прокол в брюшной стенке рыб, как при биопсии, или через половое отверстие. Изучение гонад осуществляется через оптиковолоконную систему аппарата. Разрешающая способность метода очень высока, поскольку через оптическую систему прибора хорошо видны мельчайшие детали строения и окраска тканей.

Недостатком всех анатомических методов является их травматичность. При этом проникновение в полость тела не только может отрицательно сказаться на физиологическом состоянии рыбы, но и является сильным стрессовым фактором.

Кроме того, операционный метод предполагает отслеживание дальнейшего состояния рыбы и заживления операционных швов, т. е. продолжительное содержание рыбы в условиях, когда она легко доступна, а также частые манипуляции, инъекции антибиотиков и витаминов. Продолжительность обследования одной рыбы составляет от 1 до 5–10 мин.

Весенняя бонитировка.

Весенняя бонитировка должна быть завершена до наступления нерестовых температур. При весенней бонитировке проводится отбор

как самок, так и самцов. В процессе бонитировки отбирают только производителей, гонады которых достигли IV стадии зрелости.

Отбор самцов наиболее эффективен методом УЗИ-диагностики. Самцов отбирают также по морфологическим признакам, так как в искусственно выращенных маточных стадах у большинства видов созревшие самцы имеют выраженный брачный наряд. В случае если самцы отобраны в соответствии с требованиями осенней бонитировки, специального отбора самцов не требуется, но рекомендуется сохранять их резерв (5–10 %).

Отбор самок. При весенней бонитировке самок для извлечения ооцитов и оценки степени их поляризации необходимо применять метод биопсии гонад.

Во время бонитировки самок, не достигших за период зимовки IV стадии зрелости гонад и с резорбцией ооцитов, отбраковывают и отсаживают на нагул.

Ооциты, изъятые при биопсии самок с гонадами на IV стадии зрелости, подвергают исследованию. Для этого несколько извлеченных от каждой самки ооцитов фиксируют путем кипячения в физиологическом растворе в течение 2 мин. Более удобно фиксировать ооциты путем их обработки паром в бытовой пароварке в «сухом» состоянии в течение 3 мин.

Фиксированные пробы должны все время находиться в физиологическом растворе в отдельных для каждой пробы сосудах.

Для исследования фиксированные ооциты разрезают в меридиональном направлении (посередине) и изучают под биноклем, оснащенным окуляр-микрометром.

Наличие пигмента в желтке ооцита свидетельствует о начале резорбции. Основным показателем, который исследуется на разрезах ооцитов, является коэффициент их поляризации. Для его вычисления на разрезе измеряют наибольшее расстояние от анимального до вегетативного полюса (L) и расстояние от анимального полюса до верхнего края зародышевого пузырька (l). Оболочки при этом не учитываются.

Коэффициент поляризации (K_p) равен отношению расстояния от анимального полюса до верхнего края зародышевого пузырька (l) к наибольшему расстоянию от анимального до вегетативного полюса (L):

$$K_p = \frac{l}{L}. \quad (10.1)$$

По результатам определения коэффициента поляризации рыб делят на группы (табл. 10.2).

Таблица 10.2. Группы самок по показателю коэффициента поляризации K_p и рекомендации по их использованию

№ п. п.	Значение K_p	Категория	Рекомендации по использованию
1	$K_p \leq 0,05$	Перезрелые	Отправляются в нагул
2	$0,05 \leq K_p \leq 0,10$	Зрелые 1	При достижении нерестовых температур инъецируются любым гормональным препаратом
3	$0,10 \leq K_p \leq 0,12$	Зрелые 2	При достижении нерестовых температур инъецируются Сурфагоном
4	$0,12 \leq K_p \leq 0,15$	Ближкие к созреванию	Инъекции проводятся после выдерживания при нерестовых температурах 7–14 суток
5	$0,15 \leq K_p \leq 0,18$	Способные к созреванию	Выдерживаются при нерестовых температурах 20–40 суток перед инъекцией
6	$0,18 \leq K_p$	Незрелые	Отсаживаются на нагул

После разделения производителей на группы производится планирование дальнейших рыбоводных работ.

Самки из 2-й и 3-й групп могут в дальнейшем использоваться без повторной биопсии. Коэффициент поляризации ооцитов самок из 4–5-й групп исследуют повторно, в зависимости от расчетного времени их готовности, при этом учитываются представленные в табл. 10.2 группировочные принципы.

Рыбы 5-й группы, у которых показатель поляризации ооцитов не изменился, после выдерживания при нерестовых температурах в течение 14–21 суток относятся к категории незрелых.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Дубинин, Н. П. Горизонты генетики / Н. П. Дубинин. – Москва : Просвещение, 1970. – 560 с.
2. Состояние работ по селекции среднерусского карпа / В. Я. Катасонов [и др.]. – Москва : ВНИИПРХ, 1980. – С. 3–23.
3. Катасонов, В. Я. Селекция рыб с основами генетики / В. Я. Катасонов, Б. И. Гомельский. – Москва : Агропромиздат, 1991. – 208 с.
4. Катасонов, В. Я. Селекция и племенное дело в рыбоводстве / В. Я. Катасонов, Н. Б. Черфас. – Москва : Агропромиздат, 1986. – 183 с.
5. Кирпичников, В. С. Биохимический полиморфизм и процессы микроэволюции у рыб / В. С. Кирпичников // Биохимическая генетика рыб : сб. науч. ст. – Ленинград, 1973. – 210 с.
6. Кирпичников, В. С. Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. – Ленинград : Наука, 1987. – 519 с.
7. Кирпичников, В. С. Теория селекции рыб / В. С. Кирпичников // Генетика, селекция и гибридизация рыб : сб. науч. ст. – Москва : Наука, 1975. – С. 44.
8. Кирпичников, В. С. Селекционно-генетические исследования и состояние племенного дела в прудовом рыбоводстве / В. С. Кирпичников, В. Я. Катасонов // Генетика и селекция рыб : сб. науч. ст. – Москва : ВНИИПРХ, 1978. – С. 3–50.
9. Кожин, Н. И. Задачи генетики и селекции рыб / Н. И. Кожин // Генетика и селекция рыб : сб. науч. ст. – Москва : Наука, 1975. – С. 65.
10. Макеева, А. П. Анализ гиногенетического потомства белого толстолобика по морфологии и биохимическим маркерам / А. П. Макеева, Н. Д. Корешкова // Генетика и селекция прудовых рыб : сб. науч. ст. – Москва : ВНИИПРХ, 1982. – С. 185–211.
11. Меркурьева, Е. К. Генетика с основами биометрии / Е. К. Меркурьева, Г. Н. Шангин-Березовский. – Москва : Колос, 1983. – 400 с.
12. Распределение типов трансферрина и картина эстераз у карпа / Л. И. Московкин [и др.] // Биохимическая генетика рыб : сб. науч. тр. – Ленинград : ВНИИПРХ, 1973. – С. 120–128.
13. Пак, И. В. Предварительная оценка генетической структуры восточно-казахстанского стада карпов по некоторым белковым системам сыворотки крови и белых скелетных мышц / И. В. Пак // Генетика и селекция прудовых рыб : сб. науч. тр. – Москва : ВНИИПРХ, 1982. – С. 91.
14. Бочкова, И. П. Перспективы медицинской генетики / И. П. Бочкова. – Москва : Медицина, 1982. – 400 с.
15. Попов, О. М. Применение гематологического анализа для характеристики племенных групп карпа / О. М. Попов // Генетика и селекция прудовых рыб : сб. науч. тр. – Москва : ВНИИПРХ, 1978. – С. 188.
16. Симаков, Ю. Г. Генетика рыб : учеб. пособие / Ю. Г. Симаков. – Москва : ВЗИПП, 1984. – 89 с.
17. Смишек, Я. Генетические исследования карпа в ЧССР / Я. Смишек // Генетика и селекция рыб : сб. науч. тр. – Москва : ВНИИПРХ, 1978. – С. 140.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Предельные размеры и возраст некоторых промысловых рыб

Вид рыбы	Предельные размеры		Предельный возраст, лет	Рекорды европейских стран, масса, г
	длина, см	масса, г		
Стерлядь	125	16000	22	
Форель ручьевая	70	12000	12	15600, Австрия
Ряпушка	25	400	5	
Сиг чудской	60	3500	9	
Пелядь	50	5000	9	
Снеток	15	20	3	
Щука	150	35000	20	283000, Германия 15000, Беларусь
Плотва	45	2100	19	2900, Германия
Елец	30	500	8	
Голавль	30	8000	10	6300, Голландия
Язь	70	8000	10	5100, Польша
Амур черный	100	35000	—	
Амур белый	120	32000	—	21300, Польша
Красноперка	36	2000	12	2100, Германия
Жерех	80	12000	17	
Линь	70	7500	13	4400, Германия
Подуст	51	2500	9	1700, Польша
Пескарь	22	300	—	
Усач	85	10000	15	6500, Польша
Уклея	20	60	7	
Густера	35	1200	10	
Лещ	75	6000	20	6400, Австрия
Белоглазка	33	800	—	
Синец	45	800	17	
Сырть	50	3000	—	1700, Польша
Чехонь	60	1000	10	
Карась обыкновенный	50	5000	12	2400, Беларусь
Сазан амурский	100	32000	16	
Толстолобик обыкновенный	100	16000	—	
Толстолобик пестрый	100	35000	—	
Буффало большеротый	120	45000	—	
Сом	500	200000	34	94000, Беларусь
Сом канальный	150	40000	—	73000, Германия
Налим	112	12000	22	3700, Польша 12000, Беларусь
Угорь европейский	150	6000	25	4100, Польша
Судак	130	20000	15	8300, Австрия 26000, Беларусь
Окунь	60	2750	17	3000, Германия
Ерш обыкновенный	30	600	12	
Осетр черноморский	236	115000	—	
Осетр каспийский	215	65000	—	

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Тема 1. СЕЛЕКЦИЯ КАК НАУКА.....	4
1.1. Селекция как наука. Основные задачи селекции.....	4
1.2. Исходный материал.....	7
1.3. Методы селекции.....	9
1.4. Генетические основы селекции.....	9
1.5. Общие принципы селекции в рыбоводстве.....	11
1.6. Направления селекции в товарном рыбоводстве.....	12
Тема 2. НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У РЫБ.....	14
2.1. Наследование чешуйного покрова карпа.....	14
2.2. Особенности наследования различных типов окраски карпа.....	21
2.3. Наследование качественных признаков у других рыб, разводимых в прудах.....	26
Тема 3. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПРИЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТИ В ТОВАРНОМ РЫБОВОДСТВЕ.....	28
3.1. Значение рыбоводства. Понятие о продуктивности.....	29
3.2. Факторы, влияющие на скорость роста рыб.....	30
3.3. Долголетие рыб и лимиты в показателях их развития.....	32
3.4. Оценка роста и развития рыб.....	33
3.5. Экстерьерные признаки.....	40
3.6. Интерьерные признаки.....	44
3.7. Физиологические показатели.....	45
3.8. Жизнеспособность и устойчивость рыб к заболеваниям.....	45
3.9. Селекция рыб на эффективность использования корма.....	46
3.10. Пищевая ценность рыб.....	47
Тема 4. ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ РЫБ.....	48
4.1. Плодовитость.....	48
4.2. Скорость полового созревания.....	52
4.3. Сроки созревания производителей в нерестовый период.....	54
4.4. Приспособленность рыб к заводскому воспроизводству.....	55
Тема 5. ГЕНЕТИКА ПОЛА У РЫБ.....	56
5.1. Размножение живых организмов и детерминация пола.....	56
5.2. Партеногенез как способ размножения живых организмов.....	63
5.3. Гиногенез как особый вид размножения живых организмов.....	65
5.4. Андрогенез как способ размножения живых организмов.....	67
5.5. Хромосомный механизм определения пола.....	68
5.6. Формирование половых желез и дифференцировка пола у рыб в онтогенезе.....	71
5.7. Оогенез.....	73
5.8. Сперматогенез.....	77
5.9. Стадии зрелости половых желез.....	77
5.10. Процесс оплодотворения у рыб.....	80
5.11. Инверсии пола.....	82
5.12. Регуляция пола.....	85
5.13. Строение зрелых половых клеток.....	89
Тема 6. ИММУНОГЕНЕТИКА, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ И ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ.....	90
6.1. Иммуногенетика как раздел генетики, изучающий полиморфизм специфических антигенов.....	90

6.2. Генетические системы групп крови. Особенности генетики эритроцитарных антигенов.....	92
6.3. Системы групп крови у животных. Система АВО человека.....	93
6.4. Генетический полиморфизм белков.....	98
6.5. Использование иммуногенетических исследований для практической деятельности.....	102
6.6. Иммуногенетика белых клеток крови и проблема совместимости.....	103
6.7. Использование данных о наследовании качественных признаков в селекции рыб.....	104
6.8. Эволюция кариотипов.....	105
6.9. Составление хромосомных карт.....	107
Тема 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЫБ КАК ОБЪЕКТОВ СЕЛЕКЦИИ	108
7.1. Особенности онтогенеза рыб.....	108
7.2. Эмбриональный период развития рыб.....	109
7.3. Постэмбриональное развитие рыб.....	112
7.4. Биологические особенности рыб, способствующие проведению селекционной работы.....	113
7.5. Биологические особенности рыб, затрудняющие селекцию.....	114
Тема 8. МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ РЫБ	115
8.1. Классификация методов разведения.....	116
8.2. Внутрипородное разведение. Чистопородное разведение.....	117
8.3. Создание изобелинского карпа.....	119
8.4. Внутрипородное разведение. Линейное разведение.....	124
8.5. Внутрипородное разведение. Близкая гибридизация.....	126
8.6. Классификация инбридинга.....	126
8.7. Генетическая сущность инбридинга. Способы вычисления степени инбридинга и коэффициента нарастания гомозиготности.....	127
8.8. Межпородное скрещивание.....	132
8.9. Биологические особенности межпородного скрещивания.....	134
8.10. Условия, влияющие на эффективность межпородного скрещивания.....	136
8.11. Характеристика различных видов племенного, или преобразовательного, скрещивания.....	138
8.12. Воспроизводительное скрещивание.....	141
8.13. Вводное скрещивание.....	146
8.14. Характеристика пользовательного скрещивания.....	148
8.15. Системы разведения, направленные на использование гетерозиса.....	149
8.16. Наследование при отдаленной гибридизации.....	153
Тема 9. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА В РЫБОВОДСТВЕ	160
9.1. Учение об отборе.....	160
9.1.1. Отбор на доминантный ген.....	163
9.1.2. Отбор против доминантного гена.....	163
9.1.3. Отбор по рецессивному гену.....	164
9.1.4. Отбор против рецессивных гомозигот.....	165
9.1.5. Отбор в пользу гетерозигот.....	166
9.1.6. Отбор против гетерозигот.....	166
9.1.7. Отбор по генам с эффектом сверхдоминирования.....	166
9.2. Подбор в рыбоводстве.....	167
9.3. Оценка животных по комплексу признаков.....	168
9.4. Основные методы отбора.....	169

9.5. Интенсивность отбора.....	170
9.6. Эффективность отбора в рыбоводстве.....	171
9.7. Схема комбинированного отбора.....	175
9.8. Организация мероприятий по выращиванию и отбору рыб при селекции.....	176
Тема 10. ОРГАНИЗАЦИЯ СЕЛЕКЦИОННО-ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЫ	
В РЫБОВОДСТВЕ.....	179
10.1. Племенная работа в рыбоводстве.....	179
10.2. Система организации селекционно-племенной работы.....	182
10.3. Основные принципы формирования маточных стад.....	184
10.4. Определение численности ремонтно-маточного стада.....	186
10.5. Мечение племенных рыб.....	188
10.6. Бонитировка производителей.....	197
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	204
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	205