

Министерство сельского хозяйства  
Федеральное агентство по рыболовству  
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
«Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии»  
Филиал по пресноводному рыбному хозяйству  
ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ»)

*на правах рукописи*



Виноградов Евгений Владимирович

**СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТЬ КАРПА (*CYPRINUS CARPIO*, L.)  
В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ  
НА РЫБОВОДНО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ**

03.02.06 - ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук  
Симонов Владимир Михайлович

Москва - 2021

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1 Стресс у рыб. Общие понятия.....	9
Биохимические механизмы стрессовой реакции.....	10
Основные стресс-факторы, которые оказывают влияние на рыб при выращивании в аквакультуре.....	15
Генетические предпосылки повышения устойчивости организмов к действию факторов среды.....	20
Способы и методы повышения стрессоустойчивости у рыб.....	23
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	33
2.1 Объекты исследований.....	35
2.2 Получение половых продуктов.....	36
2.3 Оплодотворение и инкубация семейных групп карпа.....	36
2.4 Определение устойчивости семейных групп к действию обезвоживания.....	37
2.5 Определение активности питания семейных групп.....	38
2.6 Определение устойчивости семейных групп к гипоксии.....	38
2.7 Определение биохимических показателей крови и слизи.....	39
2.8 Морфометрические исследования.....	41
2.9 Проведение рыбоводных опытов.....	44
ГЛАВА 3 ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ.....	46
Загорский карп.....	46
Карп ЗУ-НК.....	56
ГЛАВА 4 РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА ПРИ ПРУДОВОМ ВЫРАЩИВАНИИ.....	66
Загорский карп.....	66
Карп ЗУ-НК.....	71
Морфометрические исследования. Загорский карп.....	76

Морфометрические исследования. Карп ЗУ-НК.....	84
ГЛАВА 5 ВЫЖИВАЕМОСТЬ СЕГОЛЕТОК СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА ПРИ ДЕФИЦИТЕ КИСЛОРОДА.....	91
ГЛАВА 6 ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ И СЛИЗИ ГОДОВИКОВ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА ПОД ДЕЙСТВИЕМ СТРЕССА.....	100
Исследование годовиков карпа ЗУ-НК.....	101
Исследование годовиков загорского карпа.....	105
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	111
ВЫВОДЫ.....	117
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	118

## ВВЕДЕНИЕ

Стресс у рыб одна из наиболее острых проблем современной аквакультуры. Интенсификация процессов выращивания повлекла за собой новые проблемы, связанные с резким изменением условий содержания рыб и совершенно непривычными для них стрессовыми факторами (Привезенцев, Власов, 2007). Это связано с выращиванием рыб в течение длительного времени в индустриальных условиях, в садках и бассейнах, в установках с замкнутым циклом водоснабжения (УЗВ), в прудовых условиях с повышенными плотностями посадки и др.

Эффективность разведения рыб в прудовых рыбных хозяйствах остается еще невысокой, что связано с особенностями формирования абиотических условий водного режима, которые определяют условия обитания рыб. Так в процессе выращивания ухудшаются гидрохимические показатели, наблюдаются резкие колебания температуры и содержания кислорода. Абиотические и биотические воздействия, а также различные биотехнические приемы, (облов, пересадка, бонитировка) заставляют рыбу приспосабливаться с большим напряжением физиологических систем. Иногда эти воздействия превышают адаптивные возможности организма, что может привести к шоку или даже гибели (Головин, 1987; Harper, Wolf, 2009).

Для снижения отрицательных воздействий стресса необходим новый подход к разведению и выращиванию рыб – адаптивный, предусматривающий новую стратегию и тактику выращивания объектов аквакультуры и обеспечивающей не только реализацию генетически продуктивных возможностей организма, но и повышение его адаптивных способностей и в целом жизнеспособности (Илясов, Симонов, 1997).

Жизнеспособность рыб относится к количественным признакам с полигенной наследственностью (Мазер, Джинкс, 1985). Созданные высокопродуктивные породы рыб, как правило, имеют невысокую устойчивость к неблагоприятным факторам водной среды при сравнении с исходными формами, что связано как с применяемыми методами селекции и оптимизации условий выращивания, так и с условиями воспроизводства и получения новых поколений

из-за снижения численности используемых производителей, генного дрейфа, снижения гетерозиготности и др.

Породы, прошедшие длительную селекцию и показывающие высокие рыбохозяйственные результаты в условиях одной рыбоводной технологии, могут показать очень низкие рыбоводные показатели при смене технологии выращивания (Катасонов, Гомельский, 1991).

Одной из возможностей решения проблемы стресса у рыб является создание стрессоустойчивых групп, отводок, пород, обладающих повышенными адаптационными характеристиками в условиях воздействия различных неблагоприятных факторов.

Возможны два пути решения проблемы стресса в аквакультуре. Один из них создание форм, обладающих наследственно обусловленными повышенными адаптационными характеристиками в условиях воздействия различных неблагоприятных факторов. Второй подход заключается в выборе на ранних стадиях онтогенеза особей или групп с повышенной стрессоустойчивостью, и использовании их при товарном выращивании (Гмыря, 1986; Гмыря, Мустаев, 1989; Илясов, Симонов, 1997; Симонов, 1999).

Настоящая работа посвящена изучению отбора по стрессоустойчивости у карпа. Ее актуальность для рыбного хозяйства определяется тем, что селекционная работа должна быть направлена как на повышение адаптивных, так продукционных характеристик рыб. Отбор семейных групп карпа позволит уже на ранних этапах онтогенеза выбрать лучшие из них, которые будут обеспечивать быстрый рост и выживаемость на первом и втором году жизни.

Отбор семейных групп, пород, отводок карповых рыб и других объектов селекции с повышенной устойчивостью к стрессу на ранних стадиях развития, направленный на повышение рыбоводных показателей, таких как быстрый рост рыб и выживаемость при неблагоприятном средовом воздействии, является перспективным направлением устойчивого развития прудовой, пастбищной и рекреационной пресноводной аквакультуры. Интерес в получении устойчивого и жизнестойкого посадочного материала рыбной продукции со стороны рыбоводов

и фермеров в последние годы постоянно растет. Многолетняя разработка методов и отбора ценных видов рыб на повышение продуктивных характеристик и их устойчивого развития в условиях биотехнологического разведения позволяет рассматривать разработанные приемы оценки как новый способ селекции карповых рыб.

Проведение отбора устойчивых к стрессу семейных групп рыб будет способствовать формированию компенсационных комплексов благоприятных генов в ходе проведения селекции. Выделенные группы карпа имеют существенные различия по гематологическим показателям, которые определяют снижение реактивности рыб на действие стрессового фактора. Знания способов защиты организмов рыб на действие неблагоприятных факторов среды может служить дальнейшему развитию стратегии адаптации водных объектов аквакультуры.

**Цель и задачи исследования.** Цель настоящей работы заключалась в изучении биологических и рыбохозяйственных характеристик семей карпа, проявивших на ранних стадиях онтогенеза повышенную устойчивость к стрессовому воздействию.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить устойчивость личинок карпа из разных семей к влиянию стрессового фактора.
- 2) изучить активность питания личинок и ее связь с уровнем стрессоустойчивости семьи.
- 3) изучить рыбохозяйственные свойства стрессоустойчивых семей карпа, после выращивания их в прудах до двухлетнего возраста.
- 4) изучить морфометрические характеристики сеголеток и двухлеток из семей, проявивших повышенную устойчивость к стрессовому воздействию в личиночном периоде развития.
- 5) изучить выживаемость в условиях дефицита кислорода у сеголетков карпа из семейных групп, отобранных по устойчивости к стрессу во время раннего онтогенеза.

б) изучить изменения биохимических показателей крови и слизи под действием стресса у годовиков из семейных групп, отобранных по выживаемости во время личиночного периода развития.

#### **Научная новизна.**

Впервые в селекции рыб предложен подход для осуществления семейного отбора, основанный на выявлении устойчивых к стрессу семей на личиночных стадиях развития. Впервые изучены рыбоводные и биологические свойства таких семей. В частности, показано, что семьи карпа, обладающие в раннем возрасте высокой устойчивостью к стрессовому воздействию, проявляют повышенные продуктивные свойства (скорость роста и выживаемость) при выращивании их в прудах на первом и втором году жизни. Впервые были получены материалы по изменчивости некоторых биохимических параметров крови и слизи годовиков карпа, которые позволяют определить механизмы формирования у рыб устойчивости к стрессу.

**Практическая значимость.** Результаты работы открывают новые пути повышения эффективности рыбного хозяйства. В условиях аквакультуры, получены результаты, которые способствуют совершенствованию способов отбора, направленных на повышение адаптивных способностей и как следствие продуктивности и выживаемости карповых рыб. Отработаны физиолого-биохимические параметры, которые могут служить критериями оценки стрессоустойчивости объектов выращивания.

Материалы, полученные при подготовке диссертационной работы, легли в основу разработки нового способа селекции рыб – «Способ селекции карповых рыб» (Патент на изобретение RU 2494617 С1, 10.10.2013. Заявка №2012120067/13 от 16.05.2012).

**Личное участие автора в получении результатов.** Автором были поставлены цель и задачи исследования, проведены эксперименты, выполнена статистическая обработка собранных данных, проанализированы полученные результаты, сделаны выводы. Весь материал по изучению стрессоустойчивости

карпа в раннем онтогенезе и ее влияние на рыбоводно-биологические характеристики был собран в период с сентября 2011 г. по декабрь 2019 г. и обработан автором самостоятельно.

**Апробация работы.** Результаты работы были доложены: на 3-й Международной конференции молодых ученых НАСЭЕ. Санкт-Петербург, 12-13 сентября 2011 г.; на 2-й Международной научной конференции «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб». Санкт-Петербург, ФГБНУ «ГосНИОРХ», 16-18 апреля 2013 г.; на Всероссийской научно-практической конференции «Аквакультура сегодня». Москва, 4 февраля 2015 г.; на Международной конференции Aquaculture Europe, 2019. Berlin, Germany, October 7-10, 2019; на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Новейшие генетические технологии для аквакультуры». Москва, 29-31 января 2020 года; на IV Международной научной конференции «Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы» (к 55-летию основания Института генетики и цитологии НАН Беларуси). Минск, 3-4 ноября 2020 года.

**Публикации.** По результатам исследований опубликовано 15 печатных работ. 4 из них в журналах, рекомендованных ВАК.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю канд. биол. наук Владимиру Михайловичу Симонову за ценные советы и помощь в работе. Автор благодарит коллективы сотрудников ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ») из лаборатории генетики и селекции рыб, лаборатории ихтиопатологии, а также сотрудников ОСПХ «Якоть» за помощь в выполнении рыбоводных работ.



## ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### *Стресс у рыб. Общие понятия*

Понятие стресса введено Гансом Селье. Стресс представляет собой совокупность стереотипных физиологических реакций организма, которые возникают под действием неблагоприятных факторов. Эти реакции сопровождаются перестройкой защитных сил организма и характерны для всех живых существ (Selye, 1950). Необходимо различать два типа стрессовой реакции: физиологический стресс (эустресс) – реакция организма, возникающая на воздействие, которое по своей силе не превышает адаптационные возможности организма, и патологический стресс (дистресс) – реакция на воздействие, способное привести организм к гибели. Каким бы ни было стрессовое воздействие на организм ответная реакция на него имеет общие черты (Селье, 1979).

Стресс приводит к развитию в организме общего адаптационного синдрома (Ведемейер и др., 1981). Синдром состоит из трех стадий, для каждой из которых характерны нервные и нейроэндокринные реакции. Первая стадия – это стадия тревоги. Происходит первый контакт со стрессором. Сопrotивляемость снижается. Если стрессор мощный, то организм погибает. Вторая стадия – стадия устойчивости. Она наступает, если сила действия стрессора сопоставима с возможностью адаптации. Тревожность исчезает, сопротивляемость становится выше нормы. Третья стадия – стадия истощения. При долговременном воздействии стрессора адаптационная энергия исчерпывается, вновь появляются признаки тревоги, но изменения необратимы и организм погибает (Гуляева, 1989; Зеличенко, Порядин, 2009).

Независимо от вида стресс-фактора общий адаптационный синдром у рыб характеризуется первичными и вторичными эффектами (Mazeud et al., 1977). Первичные эффекты – это эндокринные изменения, которые у рыб выражены в увеличении адренкортикотропного гормона, поступающего из гипофиза, и циркулирующих в крови катехоламинов (в основном адреналина) и кортикостероидов (главным образом кортизола) (Peters, 1978; Strange et al., 1977).

Вторичными эффектами являются биохимические и количественные изменения среди клеток крови под действием гормонов: это увеличение содержания молочной кислоты, глюкозы, а также лейкопения, которая характеризуется лимфопенией, эозинопенией и нейтрофилией (Головин, 1987; Головина и др., 2003; Хамидов и др., 1973; Устинов, 1976; Albrecht, 1970, 1977; Grigo, 1975; Perrier et al., 1978, 1979; Ellis, 1981).

Скорость развития стрессовой реакции зависит от силы действия стрессора и уровня метаболизма. При высоком уровне метаболизма выше эффективность адаптации, но быстрее развитие повреждения. При низкой интенсивности обмена веществ повреждения развиваются медленнее, но и медленнее осуществляются адаптационные реакции. Таким образом, результат воздействия экстремального фактора зависит не только от состояния организма, но и от интенсивности действия самого фактора (Мелехов, 1983).

Сила стрессовой реакции зависит от таксономической принадлежности. У карповых рыб (каarp, плотва, голавль) наблюдается более высокое и более продолжительное увеличение уровней кортизола и глюкозы в плазме крови, чем у лососевых (радужная форель, кумжа, арктический голец), а концентрации лактата и аминокислот в плазме оказались менее нарушены в результате стресса по сравнению с лососевыми (Pottinger, 2010).

Острый стресс (15-минутное преследование) вызывал одинаковое повышение уровней кортизола и глюкозы у рыб различной ploидности. Обнаружена значимая связь между ploидностью и пост-стрессовым промежутком времени для концентрации гемоглобина в крови: диплоиды демонстрировали повышенное содержание гемоглобина на протяжении 6 часов после стресса. В то же время, у триплоидов отмечено повышение осмолярности плазмы и концентрации лактата и ионов хлора (Beuea et al., 2005).

#### *Биохимические механизмы стрессовой реакции*

Эндокринная система играет важнейшую роль в существовании организма. Она также занимает важное место в ходе реализации наследственной программы в ходе индивидуального развития организма (Мицкевич, 1978). Эта же система

отвечает за воспроизводство, (Баранникова, 1981; Бурлаков, 2002) и ответ организма на стрессирующее воздействие (Романова, 2005).

В зависимости от силы и продолжительности действия стрессора эндокринная система организма вырабатывает различные вещества, которые в свою очередь делятся на гормоны, гормоноподобные вещества и гормональные факторы (Лениджер, 1985).

При кратковременном стрессе хромоаффинная ткань (аналог мозгового слоя надпочечников) выделяет катехоламины – адреналин и норадреналин, которые являются медиаторами нервных окончаний симпатической нервной системы. Адреналин усиливает сокращение сердечной мышцы, вызывает сужение кровеносных сосудов внутренних органов, кожи и слизистых, усиливает кровоток в жабрах, повышает артериальное давление, стимулирует распад гликогена и тормозит его синтез, тем самым увеличивая содержание сахара в крови. Все эти явления способствуют мобилизации организма и компенсаторным реакциям при стрессе (Яржомбек, 2007).

Действие адреналина на организм компенсируется инсулином. Он выделяется бета-клетками островка Лангерганса поджелудочной железы. Скорость секреции инсулина зависит в первую очередь от концентрации глюкозы в крови – она тем выше, чем выше концентрация глюкозы. Повышение концентрации инсулина ускоряет поступление глюкозы из крови в печень и мышцы, где она в основном превращается в гликоген. При этом концентрация глюкозы в крови падает до нормального уровня, что в свою очередь приводит к замедлению секреции инсулина, скорость которой снижается до нормы. Таким образом, между скоростью секреции инсулина и концентрацией глюкозы в крови существует хорошо отлаженная обратная связь (Лениджер, 1985).

Длительное действие стрессового фактора вызывает выделение гипофизом адренокортикотропного гормона (АКТГ), который регулирует функцию коры надпочечников и стимулирует выработку глюкокортикоидов.

Интерреналовые железы (аналог корковой ткани надпочечников у рыб) образует кортикостероиды, то есть вещества стероидной природы, характерные

для коркового слоя надпочечников. Кортикостероиды делятся по физиологическому действию на глюкокортикоиды – гормоны, оказывающие преимущественное действие на обмен углеводов и минералокортикоиды – гормоны, влияющие на водно-солевой обмен.

У круглоротых рыб синтезируется кортизол и кортикостерон, у хрящевых рыб – гидрокортизон и кортикостерон, у костистых рыб – гидрокортизон, кортизон, кортикостерон и 11-дезоксикортизон (Аминева, Яржомбек, 1984).

Стрессовыми кортикоидными гормонами являются – кортизол, гидрокортизон и кортикостерон. В отличие от катехоламинов хромаффинной ткани, быстро покидающих организм, кортикоиды действуют более длительно, поддерживая в организме состояние мобилизации. Они стимулируют образование глюкозы в организме и, как следствие, понижают содержание гликогена в печени и мышцах, усиливают распад белка в тканях и выделение азотистых продуктов метаболизма, ослабляют реакцию на боль, аллергены, воспаления (Яржомбек, 2007).

Избыточная продукция кортизола при затяжном воздействии стрессора приводит к нежелательным последствиям, т.е. переводит стадию резистентности в стадию истощения. В этих условиях лейкоциты и лимфоидная система в целом атрофируются, так как белки, составляющие белые клетки крови и лимфоидные структуры, используются в процессе глюконеогенеза. Результатом является резкое понижение защитных реакций организма и развитие вторичных патологий с инфекционным началом к обычно мало- или непатогенным организмам (Поддубная, 1980; Ведемейер и др., 1981; Иванов, 2003).

Гормональная реакция стресса не ограничивается только катехоламинами и АКТГ, стрессовые факторы стимулируют в гипоталамусе секрецию не только кортиколиберина, но и соматолиберина, в результате чего в крови появляется гормон роста – один из наиболее мощных стимуляторов анаболизма. Этот гормон является ростовым только на определенных стадиях онтогенеза. Во взрослом организме он не влияет на рост костной ткани, но стимулирует общий белковый обмен, активизирует иммунную систему, вызывает образование факторов роста

нервов и эпидермиса. Действуя на печень, гормон роста стимулирует образование рРНК, белковых компонентов эндоплазматического ретикулума, увеличивает число рибосом, которые ускоряют общий белковый синтез. Отметим, что глюкокортикоиды оказывают на печень противоположное воздействие – индуцируют только образование ферментов глюконеогенеза, а общий белковый синтез подавляют.

Под действием гормона роста в печени образуются соматомедины – белковые гормоны, которые подобно инсулину стимулируют поступление глюкозы в мышечные и жировые клетки, однако в отличие от инсулина не подавляют, а активируют глюконеогенез в печени и повышают выход глюкозы в кровь (Ткачук, 1983).

Инсулиноподобный фактор роста (ИФР) или соматомедин С обеспечивает обратную связь с гипоталамусом и гипофизом по соматотропной оси: от его уровня зависит секреция соматотропин-рилизинг-гормона и соматотропного гормона. При низком уровне ИФР в крови секреция соматотропин-рилизинг-гормона и соматотропина возрастает, при высоком – снижается. Также соматомедин С регулирует секрецию соматостатина: высокий уровень приводит к возрастанию секреции соматостатина, низкий – к ее снижению. Этот механизм является одним из способов регуляции уровня соматотропного гормона в крови.

Уровень ИФР в крови зависит от действия на печень не только соматотропина, но и половых стероидов, тиреоидных гормонов, глюкокортикоидов и инсулина. При этом инсулин, андрогены и эстрогены повышают секрецию ИФР печенью, а глюкокортикоиды ее снижают. Это является одной из причин синергизма инсулина, соматотропина, половых и тиреоидных гормонов в отношении процесса роста и развития организма, роста и дифференцировки тканей, и одной из причин характерного тормозящего действия глюкокортикоидов на процессы линейного роста и полового созревания (Геннадиник, Нелаева, 2010).

Участие в реакциях стресса помимо адреналина, кортикоидов и инсулина еще двух гормонов – соматотропина и образующихся под его влиянием соматомединов – существенно усложняет регуляторные механизмы, обеспечивая

одновременное протекание как катаболических, так и анаболических процессов. Благодаря этому при стрессе не только повышается работоспособность животного, но мобилизуются едва ли не все защитные силы организма (Ткачук, 1983).

Синтез тиреоидных гормонов протекает в щитовидной железе, у костистых рыб фолликулы железы разбросаны в соединительной ткани в области глотки, брюшной аорты, жаберных артерий, у карпа даже в кишечнике, селезенке головной почке и мозге.

Гормоны щитовидной железы влияют на другие эндокринные железы: они стимулируют работу надпочечников, влияют на половые железы. Работа щитовидной железы регулируется тиреотропным гормоном гипофиза (ТТГ). Выделение ТТГ находится под влиянием ТТГ-релизинг-фактора, образующегося в гипоталамусе (Аминева, Яржомбек, 1984).

Главный результат действия тиреоидных гормонов состоит в увеличении скорости основного обмена животного (Лениджер, 1985).

Простагландины представляют собой семейство жирорастворимых органических кислот, содержащих пятиугольные кольца; они образуются из незаменимых жирных кислот через арахидоновую кислоту. Эти соединения служат регуляторами действия гормонов (Лениджер, 1985).

Простагландины иногда называют гормоноподобными веществами, так как они оказывают местное действие – влияют на соседние клетки и не переносятся током крови к другим органам.

Количество ненасыщенных связей в молекуле простагландина обозначают цифрой. Также их подразделяют на группы: А-ненасыщенные кетоны, Е-оксикетоны, F-1,3-диоли.

Между физиологическими эффектами разных простагландинов наблюдается антагонизм. Так, например, простагландины группы Е часто вызывают расслабление, а F – сокращение гладких мышц. Простагландины группы F индуцируют аллергические реакции, а Е – подавляют их. Во многих тканях кортизол тормозит освобождение арахидоновой кислоты, тем самым подавляя

образование простагландинов. Именно этим объясняется противовоспалительное действие глюкокортикоидов (Ткачук, 1983).

Также известно, что простагландин E подавляет действие катехоламинов (Иванов, 2003).

Под действием стресса все клеточные организмы продуцируют белки теплового шока (БТШ) или шапероны, которые являются высоконсервативными белками с массой (16 – 100 кДа). Они играют фундаментальную роль в регуляции нормального белкового синтеза в клетке. БТШ участвуют в функционировании иммунной системы, влияют на апоптоз и воспалительные процессы. У рыб они также играют роль в здоровье в связи с реакциями на загрязнение водной среды и на пищевые токсины. Участвуют в специфических и неспецифических иммунных реакциях (Roberts, et al., 2010).

Действие БТШ 70 при воздействии гипоксического стресса приводит к активации белкового фактора HIF-1 (hypoxia-inducible factor), состоящего из двух субъединиц –  $\alpha$  и  $\beta$ . HIF-1 $\alpha$  экспрессируется постоянно, но в условиях нормоксии благодаря гидроксированию определенных сайтов белка происходит его деградация. При гипоксии гидроксирование заблокировано, HIF 1 $\alpha$  формирует димеры с HIF-1 $\beta$  и выступает как транскрипционный фактор для генов продукты которых обеспечивают различные клеточные процессы необходимые для поддержания жизнедеятельности клетки (Тихонова и др., 2008).

У рыб данный клеточный фактор был идентифицирован в крови радужной форели (Soitamo et al., 2001).

*Основные стресс-факторы, которые оказывают влияние на рыб при  
выращивании в аквакультуре*

Условно, все стрессоры в рыбоводстве можно разделить на три группы: абиотические, биотические и антропогенные.

*Абиотические факторы.*

Гипоксия является наиболее значимым абиотическим стресс-фактором определяющих у рыбообразных и рыб изменение гематологических, физиологических и биохимических параметров (Muusze et al., 1996; Forster et al.,

1992; Airaksinen et al., 1998). Гипоксия как стресс-фактор важна для изучения биохимических и поведенческих реакций организма, поскольку требует быстрого ответа со стороны системы обмена веществ и нервной системы (Gracey et al., 2001).

Снижение содержания кислорода в воде повышает гематокрит и концентрацию гемоглобина (Muusze et al., 1996), а также число эритроцитов в крови рыб (Claireaux et al., 1988; Soldatov, 1996; Van Raaij et al., 1996). Также у некоторых рыб в условиях гипоксии наблюдается повышение гематокрита без изменений концентрации гемоглобина и числа эритроцитов, что обусловлено повреждением первичной клеточной стенки клеток красной крови вследствие гидратации цитоплазмы (свеллинг) (Парфенова, Солдатов, 2011).

У костистых рыб в условиях гипоксии в кровь выделяются катехоламины, которые инициируют ряд физиологических изменений, направленных на повышение транспорта кислорода кровью и диффузии кислорода в жабры из окружающей среды (Montpetit, Perry, 1998). Гибель рыбы в условиях гипоксии обусловлена воздействием лактата на головной мозг (Johnston, Bernard, 1983).

Кратковременная и долговременная гипоксия повышает концентрацию жировой пероксидазы, увеличивает активность супероксиддисмутазы, каталазы, глутатион-S-трансферазы, снижает активность глутатионпероксидазы, что свидетельствует о разрушении эритроцитов и снижении энергетического статуса клеток (Žikić et al, 2002).

Хотя некоторые объекты аквакультуры, за счет особенностей своего метаболизма, (van den Thillart et al., 1976; van den Thillart et al., 1980) могут переносить низкие уровни кислорода, по крайней мере, в течение ограниченного отрезка времени, почти любое снижение содержания кислорода от полного насыщения отрицательно влияет на рост, воспроизводство, активность и другие физиологические функции (Фурдуй, 1986; Wang et al, 2008).

Также, в условиях недостатка кислорода происходит снижение активности иммунной системы, что делает организм восприимчивым к заболеваниям и может привести к гибели (Burnett, Stickle, 2001).



Абиотическим фактором окружающей среды, негативно влияющим на организм рыб, являются резкие скачки температуры превышающие границы зоны оптимума вида.

Способность рыб жить в определенном интервале температур представляет собой эволюционно сформировавшуюся адаптацию к среде обитания той или иной группы рыб. В естественных условиях и стенотермные и эвритермные рыбы постоянно сталкиваются с изменениями термических условий существования. Если эти изменения носят замедленный характер, то стенотермные рыбы успевают избежать воздействия крайних температур, а эвритермные – изменить интенсивность обмена веществ и привести его в соответствие с новыми температурными условиями (Котляр, Мамонтова, 2007).

Однако, быстрое изменение температуры приводит организм рыбы в состояние стресса. Резкое снижение тормозит производство антител, что может привести к несвоевременному ответу на внедрение антигена. Очень низкая температура приводит к снижению количества эритроцитов, незначительному увеличению глюкозы крови, а также ослаблению неспецифического иммунитета, то есть к снижению активности клеток-киллеров у карпа (Kurata et al, 1995; Романова, 2005).

Помимо этого, гипотермия приводит к индукции гипоксией индуцированного фактора 1 (hypoxia-inducible factor, HIF-1) (Heise et al., 2006) это говорит о том, что в организме происходит развитие тканевой гипоксии, проявляющейся в увеличении числа гипоксических зон в мышечной ткани (Солдатов, Парфенова, 2009).

В настоящее время известно, что холодоустойчивость карпа является количественным признаком и контролируется малыми мультигенами (quantitative trait loci, QTL) (Chang Yu-mei et al, 2003).

Гипертермия, особенно длительная ведет к увеличению концентрации тиреоидных гормонов, увеличению уровня гемоглобина и глюкозы (Buckman et al, 2007).

Тридцатиминутная гипертермия приводит к увеличению числа эритроцитов при одновременном снижении их среднего размера и увеличению гематокрита у карпа (Dzafic et al, 2018).

В экспериментах с гепатоцитами белого амура выращенных *in vitro* было показано, что острая гипертермия (32 °С) снижает общую выживаемость клеток. В клетках происходит повышение уровня лактадегидрогеназы, увеличивается синтез супероксиддисмутазы, повышается уровень жировой пероксидазы. Также увеличивается экспрессия генов ответственных за синтез белков теплового шока, таких как БТШ 60, 70 и 90.

При хронической гипертермии происходит снижение общей антиоксидантной способности клеток, появление малонового диальдегида и повышение активности БТШ, что свидетельствует о перекисном окислении липидов и развитии оксидативного стресса (Cui et al, 2013; Cui et al, 2014).

#### *Биотические факторы.*

Основным биотическим стрессовым фактором в современном рыбоводстве можно считать превышение плотности посадки, несоблюдение этого биотехнического норматива ведет к усилению внутривидовой конкуренции.

Плотность посадки в рыбоводных хозяйствах зависит от видовой принадлежности объекта выращивания, черт его социального поведения, возраста, качества воды, наличия корма. На примере дорадо и мозамбикской тилапии было показано, что даже кратковременное увеличение плотности посадки приводит к повышению уровня кортизола и глюкозы (Ortuno, et al, 2001; Vijan et al, 1997).

#### *Антропогенные факторы.*

Возбуждение рыб, вызываемое любыми манипуляциями с ними (поймка, пересаживание, транспортировка), хорошо известно. Эта реакция сопровождается резкими изменениями ряда физиологических показателей: ионного состава крови, содержания в ней лактата и кортикостероидов. Одновременно с этим резко возрастает уровень потребления кислорода. Резкие изменения физиологических показателей при манипуляциях с рыбами, в том числе и временное увеличение

интенсивности обмена, обозначают термином «хендлинг» («handling stress» — биотический стресс, вызванный рыбоводными операциями) (Ведемейер и др., 1981).

Антропогенными процессами, запускающими стрессовую реакцию у рыб, являются отлов, сортировка, вакцинирование и др. (Burgess, Coss, 1982). Дополнительно стрессорами при антропогенном воздействии являются повышенная плотность посадки, гипоксия, физические травмы, воздействие анестезирующих веществ. Известно, что транспортировка и хендлинг повышают уровень кортизола и глюкозы в крови (Acerete, et al, 2004; Barton, 2002; Hosoya et al, 2007).

Помимо непосредственного воздействия во время манипуляций при проведении рыбоводных работ (обловы, перевозка, сортировка и пр.) рыбные популяции испытывают сильное негативное влияние со стороны промышленного загрязнения окружающей среды. К этим воздействиям относится загрязнение рыбохозяйственных водоемов различными химическими веществами. Так, например, Помазовская (Помазовская, 1973) указывает на повышение или снижение интенсивности дыхания плотвы и семги под воздействием полихлорпинена, гексохлорана, пентахлорфенола, и нафтената меди, отмечая при этом, что интенсивность дыхания гидробионтов в растворах различных препаратов определяется видовой и возрастной принадлежностью и зависит от химической структуры препарата.

Аммонийный азот и нитраты приводят к недостаточному накоплению запасных питательных веществ (липидов и гликогена) в печени сеголеток карпа, что не может не сказаться на результатах зимовки. С возрастанием уровня загрязнения водоемов азотистыми соединениями увеличивается индекс селезенки. По-видимому, селезенка отвечает на дефицит кислорода активацией процессов эритропоэза и при этом возрастает ее масса (Потрохов и др., 2005).

Помимо пестицидов и азотистых соединений крайне негативное влияние на гидробионтов оказывают ионы свинца, которые попадают в водоем из воздуха, загрязненного продуктами сгорания нефтепродуктов. Мусаев отмечает, что при

хроническом воздействии ацетата свинца происходит увеличение количества эритроцитов с низкой кислотной резистентностью, а также происходит повреждение мембран эритроцитов, что ведет к ухудшению их реологических свойств (Мусаев и др., 2009).

*Генетические предпосылки повышения устойчивости организмов к действию факторов среды*

По выражению Мазер и Джинкс (Мазер, Джинкс, 1985) за фасадом фенотипического однообразия на самом деле может скрываться огромное генетическое разнообразие. Полигенные системы обеспечивают «тонкую» изменчивость и придают грубому генетическому «скелету» ту форму, которая соответствует действию естественного отбора. Они обуславливают пластичность вида и играют существенную роль в процессах видообразования. Кроме всего прочего, именно с полигенными системами чаще всего имеет дело селекционер в своей работе по созданию новых форм растений и животных.

Фенотип есть совместный продукт генотипа и среды. Отсюда следует, что изменчивость признака может быть результатом изменений, как генотипа, так и среды.

Если между фенотипом как целым и соответствующим генотипом, действующим как целостная система, существует определенная связь, то это ни в коей мере не означает, что между отдельными компонентами фенотипа и отдельными компонентами генотипа существует взаимно однозначное соответствие. Гены связаны между собой в своих эффектах, а признаки между собой - в своем развитии (Мазер, Джинкс, 1985).

Представления о фенотипе как единой системе, выступающей в качестве единицы отбора, о генотипической и фенетической ассоциации признаков позволяют провести изучение устойчивости отдельных организмов и популяций к воздействиям средовых факторов. Хорошо известно, что индивидуальное развитие особей осуществляется по строгой программе, отработанной эволюцией. Но сама эта программа определена генетическими особенностями не только вида в целом, но и отдельной популяции, линии (Макеева, 1987).

Показано, что неблагоприятный популяционно-генетический процесс приводит к деконсервации адаптивной нормы, смещению индивидуальных биометрических характеристик в сторону крайних фенотипов, изменению смены поколений и к снижению общей воспроизводительной способности популяции, падению численности и тотальной биомассы (Москалейчук, 2005).

По степени генетической изменчивости между и внутри популяции новозеландской чавычи (*O. tshawytscha*) показан генетический контроль жизнеспособности у тихоокеанского лосося (*Oncorhynchus spp.*). На уровне семьи существует генетическая изменчивость определяющая жизнеспособность, которая максимизируют у популяции выживаемость в ответ на локальное ухудшение условий обитания (Unwin et al., 2003).

В 1966 году впервые было описано наличие полиморфизма трансферрина в сыворотке крови карпа (Creysse, et al, 1966), что положило начало новому этапу исследований микроэволюции рыб (Кирпичников, 1973), а также работам, посвященным связи типов трансферрина с продуктивными характеристиками объектов рыбоводства.

При изучении методом электрофореза белков сыворотки крови рыб были получены свидетельства о наличии корреляции между количественными особенностями электрофореграмм (генотипом трансферринов, наличием или отсутствием субфракций  $\beta$ -глобулина) и метаболизмом рыб. Генотип, выявляемый на примере картины электрофоретического разделения белков сыворотки, обуславливает индивидуальную продуктивность (Kirsipuu et al., 1972). Предлагается трансферрины использовать в селекционной работе с карпом (Kalal et al., 1975).

При выращивании, карпа в климатических условиях Урала, и в садках на теплых водах местных ГРЭС Сапрыкиным было показано (Сапрыкин, 1976, 1977, 1979), что понижение жизнестойкости определяется у карпов геном *Tf A*. Этим обстоятельством можно объяснить довольно низкую частоту (0,3-0,5) данного аллеля в уральских популяциях карпа (Сапрыкин, 1977).

Доказано, что у ропшинского карпа во время зимовки идет естественный отбор по трансферриновому локусу в пользу *Tf C*. Карпы, гетерозиготные по трансферринам *AC*, обладают повышенной зимостойкостью в сравнении с другими фенотипами. Естественный отбор во время зимовки карпа увеличивает долю сеголеток, гетерозиготных по эстеразному локусу (Щербенок, 1980).

Отбор по трансферриновому локусу при недостатке кислорода идет против аллеля *Tf A1*, поскольку *Tf A1*-носители, видимо, менее устойчивы при кислородном голодании, чем остальные фенотипы. Интересно, что в исходной популяции (контрольная группа) нет генетического равновесия из-за избытка гетерозигот *AA1* и *AC*, который может возникнуть, с одной стороны, вследствие неслучайного подбора производителей при их использовании в небольшом количестве и, с другой стороны, в случае, когда естественный отбор в период развития до стадии личинки будет идти в пользу этих гетерозигот, нарушая тем самым генетическое равновесие. Отбор же в условиях недостатка кислорода действует против гетерозигот *AA1*, восстанавливая этим нарушенное генетическое равновесие (Щербенок, 1978).

Результаты проведенных исследований дают основание говорить о связи трансферринов с адаптивными признаками карпа. Так, особи с аллелями *Tf A* и *Tf B* отличаются пониженной устойчивостью к нагреву, переохлаждению и низкой зимостойкостью, но их выживаемость в гипоксической воде относительно выше. Противоположными свойствами обладают *Tf C*-носители (Скворцов, Сапрыкин, 1977; Щербенок, 1978, 1980; Сапрыкин, 1980; Сапрыкин, Рожнева, 1980а, б). Как показано в этой работе, *Tf C* коррелирует с относительно быстрым ростом сеголеток карпа в благоприятных условиях среды, однако при ухудшении условий рост этих рыб резко замедляется. Сходные результаты дало тестирование карпов-носителей редких (*R*) типов трансферрина. Последние относительно редки и в других популяциях европейского сазана и карпа, но среди амурских сазанов они, очевидно, численно преобладают (Сапрыкин, 1980).

Все эти факты свидетельствуют в пользу приспособительного характера полиморфизма вида *Cyprinus carpio* по системе трансферрина (Балахнин,

Соломатина, 1970; Балахнин, Галаган, 1975). Вероятно, эти корреляции являются отражением более общей связи генов локуса трансферрина с физиологическими особенностями карпа, а именно - с уровнем обмена. Причем *Tf A* и *Tf B* выступают маркерами пониженного, а *Tf C* и *Tf R* - повышенного энергетического обмена. Конкретные же механизмы этой связи требуют своего изучения (Сапрыкин и др., 1983).

Также можно считать доказанным, что аллель *Tf A* коррелирует с пониженной, а аллель *Tf C* - с повышенной холодоустойчивостью и зимостойкостью карпов. Роль аллеля *Tf B* в механизмах обеспечения экологической устойчивости популяций менее определена.

По-видимому, частота последнего в экстремальных температурных условиях определяется относительной приспособленностью (и численностью) гетерозигот *AB* и *BC*.

На фоне ухудшения продуктивных качеств особенно заметно снижение частоты аллеля *Tf A* (и, соответственно, повышение частоты аллеля *Tf C*) в местных маточных стадах (Сапрыкин, 1979). По-видимому, сходные генетические процессы идут и в некоторых стадах ропшинского карпа (Щербенок, 1973). В условиях рыбхоза «Сускан» наблюдается тенденция к снижению относительной численности носителей гена *Tf A* в группах ремонта и производителей карпа местных генераций. (Сапрыкин, Рожнева, 1980а).

Таким образом, на примере генетического полиморфизма трансферринов карпа показана связь между общей жизнеспособностью организма рыбы и типом ее белков. Этот пример показывает, что жизнеспособность и устойчивость организма к воздействию неблагоприятных факторов среды может быть скорректирована методами генетики и селекции.

#### *Способы и методы повышения стрессоустойчивости у рыб*

Фенотип особи определяется взаимодействием двух основных факторов - наследственной конституцией (генотипа) и среды (паратипа), в которой этот организм формируется и существует. Поэтому основные усилия по увеличению выживаемости выращиваемой рыбы направлены на ослабление антропогенного

влияния на водную среду, оптимизации технологических и рыбоводных мероприятий. Однако, в ряде случаев, когда приемлемое для разведения и содержания рыб качество водной среды достигнуть трудно (подкисление или подщелачивание водной среды, присутствие сублетального количества устойчивых токсических веществ, изменение солевого режима и т.п.) предпочтение следует отдать селекционно-генетическим методам. Выведению новых пород рыб, обладающих наследственно-повышенной резистентностью к неблагоприятным средовым факторам. Любое повышение наследственной устойчивости животных в результате соответствующей селекции очень выгодно для хозяйства, если будет доказано, что происходящее от него потомство оказывается в неблагоприятных условиях среды более продуктивным, чем животные из других хозяйств (Хатт, 1969).

Диапазон толерантности по отношению к таким экологическим факторам, как температура воды, содержания в ней загрязняющих веществ, растворенного кислорода и др. варьирует у многих видов рыб весьма значительно, что приобретает в отдельных случаях характер генетического полиморфизма. Это открывает возможность проведения специальных селекционных мероприятий, направленных на повышение резистентности к неблагоприятным факторам среды (Ролле, 1988, 1989). Понимание механизмов и закономерностей формирования толерантности у рыб к загрязняющим внутренним водоемы пестицидам, диктуется необходимостью совершенствования методов селекции. Выведение новых пород рыб, имеющих более высокую продуктивность и выживаемость в условиях деградации экологических систем, будет способствовать наибольшей вероятности успеха в достижении целей, поставленных перед рыбным хозяйством (Kincaid, 1981).

Среди одомашненных видов рыб значительные различия установлены по кислотной толерантности между семьями инбредных линий американской палии (*Salvelinus fontinalis*) (Gjedrem, 1976a; Robinson et al., 1976), девятью породами радужной форели (*S. gairdneri*) и их гибридов (Johnson, 1975; Johnson, 1977). Различия по толерантности к низкому уровню растворенного кислорода



определены у пород и гибридов, полученных от скрещивания канального сомика с голубым (Dunham, Smitherman, 1983).

Различия по выживаемости при высоком уровне солености показаны для лососевых рыб (Torrissen, 1979), тилапии *Tilapia mossambica* (Kader et al., 1981), для некоторых карповых рыб (Mohamad, 1983; Kauril et al., 1984; Prieto, Pajer, 1984), для меченосца (*Xiphophorus maculatus*) (Rachlin, Perlmutter, 1968), для камбалы (*Pleuronectes platessa*) (Wallace, 1925), гамбузии (*Gambusia affinis affinis*) (Krumholz, 1948), пескарки (*Callionymus lyza*), кеты (*Oncorhynchus keta*), гуппи (*Poecilia reticulata*) (Beverton, Holt, 1959).

Наследуемость и генетические корреляции определяли у канального сомика *Ictalurus punctatus* по толерантности к летальным уровням растворенного кислорода, аммиаку и нитритам. Коэффициент наследуемости соответственно оценивался как: 0.56-0.75 для растворенного кислорода, 0.64-0.67 для аммиака, 0.57-1.88 для нитритов. При этом толерантность к дефициту кислорода отрицательно коррелировала с толерантностью к аммиаку и нитритам (-0.52 и -0.58, соответственно). Выживаемость при содержании в аммиаке положительно коррелировала с толерантностью рыб при воздействии нитритов (0.36) (Cadiev et al., 1994).

Коэффициент наследуемости толерантности к кислым водам был определен для кумжи (*S. trutta*). Для икры на стадии глазка он был равен 0.09-0.27 (Gjedrem, 1976 b).

Проводились также работы на повышение толерантности к солености у карпа (Soller, Moav, 1963). Для канального сомика (*Ictalurus punctatus*) определена толерантность к недостатку кислорода на основе тестирования 15 групп сибсов. Но наследуемость оказалась неестественно завышена - от  $0.9 \pm 0.3$  до  $1.7 \pm 0.1$  (Durborow et al., 1985).

Оценку толерантности для определения генетических различий между девятью семьями белого толстолобика проводили по выживаемости в контрастных условиях среды. Этот подход наиболее полезен, когда необходимо исследовать большое число рыб, для выделения из них наиболее интересных для

последующего генетического анализа. Организация опытов в контрастных условиях среды основывается на предположении, что группы с одинаковыми (или близкими) по какому-либо признаку генотипам будут мало различаться по уровню его фенотипического проявления в разнообразных условиях выращивания и наоборот (Мережко, 1984).

Результаты приведенных исследований показали, что доля влияния семьи имеет достоверное значение при тестировании рыб в растворах ГХЦГ 31,0 и 15,5 мг/л и имеет наибольшее значение на выживание рыб при 31,0 мг/л (соответственно, 0.57 и 0.43) (табл.1.1).

Таблица 1.1 – Дисперсионный анализ семейной изменчивости показателя выживаемости сеголеток белого толстолобика при выдерживании в растворе гексахлорциклогексана (Симонов, Илясов, 1991)

Вариации	df	mS	F	Fst	p <sup>in</sup>
1) однофакторный концентрация 62.0 мг/л:					
Общая	19				
Между семьями	3	1686.97	1.66	3.20	0.24
Остаточная	16	1014.73			
концентрация 31.0 мг/л:					
Общая	21				
Между семьями	3	8444.28	7.87	5.10	0.57
Остаточная	18	1073.47			
концентрация 15.5 мг/л					
Общая	17				
Между семьями	3	10483.19	3.58	3.48	0.43
Остаточная	14	3013.35			
2) двухфакторный в концентрациях 62.0, 31.0 и 15.5 мг/л:					
Общая	53	2962.3			1.00
Семья	3	9507.1	5.99	4.3	0.18
Концентрация	2	21835.6	13.75	5.1	0.28
Взаимодействие семьи и концентрации	6	3020.5	1.90	3.3	0.12
Остаточная	32	1587.8			0.42
в концентрации 31.0 мг/л:					
Общая	19				1.00
Самцы	1	926.25	0.86	8.3	0.02
Самки	1	12485.45	11.63	8.3	0.28
Взаимодействие самцов и самок	1	11921.30	11.11	8.3	0.27
Остаточная	16	1073.47			0.43

Примечание: df - число степеней свободы; mS - средний квадрат; F - фактическое значение критерия Фишера; Fst - стандартное значение критерия Фишера; p<sup>in</sup> - доля влияния факторов.

Этот результат показывает необходимость выбора тестируемой концентрации токсиканта, при которой возможно максимальное выявление генетического разнообразия исследуемых семей. Различия между группами белого толстолобика по выживаемости на 28% определялось влиянием самки. Самцы, принимавшие участие в скрещиваниях, не оказали достоверного влияния на устойчивость потомства (двухлетки) (Симонов, Илясов, 1991).

Таким образом, результаты дисперсионного анализа указывают на то, что в системе генетического контроля устойчивости преобладают неаддитивные генные взаимодействия при возможном материнском эффекте. В селекционном плане это означает малую перспективность массового отбора и, соответственно, благоприятный прогноз для семейной селекции.

Сравнение этих групп белого толстолобика по толерантности к кислородному голоданию позволило установить, что на время выживания рыб в условиях дефицита кислорода семья оказывает влияние на 56%, на величину пороговой концентрации - на 36%, на интенсивность потребления кислорода - на 84% (табл. 1.2). При этом устойчивость потомства определяется как влиянием самцов, так и самок, участвующих в индивидуальных скрещиваниях. Но доля влияния самок намного выше, чем самцов (0,51 и 0,11, соответственно) (Симонов, Илясов, 1991).

Количественная оценка толерантности семей белого толстолобика получена по результатам пробит-анализа, который позволил выделить устойчивые к действию ГХЦГ и чувствительные семьи (Симонов, Беньковская, 1986; Симонов, Илясов, 1993). При этом оценка их на устойчивость к дефициту кислорода (гипоксии) позволила показать, что семьи, устойчивые к низкому содержанию кислорода являются устойчивыми и к токсическому влиянию. Этот результат позволяет говорить о существовании неспецифической устойчивости сравниваемых групп к гипоксии и токсикантам (ГХЦГ) и ее генетической основе.

Таблица 1.2 – Дисперсионный анализ изменчивости некоторых характеристик устойчивости сеголеток белого толстолобика к дефициту кислорода (Симонов, Илясов, 1991)

Вариации	df	mS	F	Fst	p <sup>in</sup>
1) однофакторный, выживаемость в условиях гипоксии:					
Общая	49				
Между семьями	4	0.165	13.7	2.61	0.56
Остаточная	45	0.012			
число жаберных лепестков на первой жаберной дуге:					
Общая	43				
Между семьями	2	11478	7.7	3.2	0.37
Остаточная	41	1491			
интенсивность потребления кислорода:					
Общая	20				
Между семьями	6	11312.39	12.6	7.4	0.84
Остаточная	14	896.41			
пороговая концентрация кислорода:					
Общая	83				
Между семьями	6	21.95	6.23	3.12	0.38
Остаточная	77	9.15			
2) двухфакторный, интенсивность потребления кислорода:					
Общая	17	4606.24			1.00
Самцы	1	8409.31	9.62	4.8	0.11
Самки	2	20114.00	23.02	3.9	0.51
Взаимодействие самцов и самок	2	9590.90	10.97	3.9	0.24
Остаточная	12	873.92			0.13

Примечание: см. в таблице 1.1

Отбор с помощью гипоксии позволяет концентрировать карпов, обладающих повышенной резистентностью - устойчивостью организма - скорее к повреждающему фактору вообще, чем к какому-либо повреждающему агенту (Попов, Морозова, 1980). Аналогичные работы по установлению устойчивости к дефициту кислорода проводились и другими авторами (Попов, Красавкина, 1974; Попов, 1975; Краснов и др., 1981). Устойчивые к гипоксии карпы на 15-20% превышали по весу среднее значение по выборке. Отбор на устойчивость к дефициту кислорода приводил к повышению упитанности и высокотелости в

группе. Ранее было показано, что чувствительность и устойчивость к гипоксии могут служить критерием качества молоди кижуча (Смирнов, Кляшторин, 1988).

В настоящее время, имеется немного селекционных программ в аквакультуре, которые в основном направлены на увеличение скорости роста рыб. В этих программах в редких случаях осуществляют мониторинг качества рыбной продукции (мяса) и повышении устойчивости объектов аквакультуры к стрессу. Тем не менее, на гомеостатические системы рыб в условиях разведения постоянно влияют техногенные факторы, такие как плотности посадки рыб, периодически хендлинг при сортировке, контроле веса и транспортировке. Существенное воздействие на физиологию рыб оказывает качество воды и корма, а также обработка анестетиками. Все эти стрессовые факторы отрицательно влияют на выживаемость, устойчивость к болезням и репродукцию рыб.

В качестве прямых и косвенных показателей стресса у рыб принято использовать такие индикаторы как уровень кортизола и лизоцима в плазме крови, титры иммуноглобулина и  $\alpha$ 2-антиплазминов, активность комплиментов и слизи.

В проводимой испанскими учеными селекционной программе исследований по повышению устойчивости рыб к стрессу (Afonso et al., 1998) использовали как массовый, так и семейный отбор – комбинирование этих методов отбора является оптимальной стратегией селекционных работ. Учитывая генетическую природу признаков, связанных со стрессом, а также простую технологию получения полных сибсов и полусибсов при высокой плодовитости рыб, и принимая во внимание высокую стоимость мероприятий по проведению комбинированной селекции, авторы работы считают, что более эффективный метод генетического улучшения рыб является семейная селекция. Работа проводилась на различных биологических объектах – морской лещ, радужная форель, атлантический лосось, карп, кумжа. Результаты многолетних работ по программе на повышение устойчивости рыб к стрессу показал высокий ответ на селекцию в ряду поколений по оценке уровня кортизола, лизоцима, глюкозы в плазме крови рыб после стрессового воздействия. Возрастала гемолитическая активность сыворотки и

устойчивость рыб к ряду заболеваний, которые вызываются такими возбудителями как *Aeromonas salmonicida* (фурункулез), *Vibrio salmonicida* (холодноводный вибриоз), *Renibacterium salmoninarum* (бактериальная болезнь почек) и другие.

В обзоре селекционных программ, применяемых в европейской аквакультуре и рыбной промышленности (Chavanne et al., 2016), и которые используют в Европе, а также в Израиле и Турции, определены селективные программы разведения радужной форели, морского леща, морского окуня и лосося. Все программы по лососю, радужной форели и камбале используют семейные конструкции, в тоже время методы семейной селекции в меньшей степени применяют для таких объектов, как карп, морской окунь и морской лещ. Основные направления селекционных работ направлены на изменение морфотипа и скорости роста, устойчивости к болезням и плодовитости. В большинстве программ (69%) принимают меры по мониторингу увеличения инбридинга (оказывает отрицательное воздействие на рост и выживаемость при близкородственных скрещиваниях) в каждом новом поколении. На одно поколение используется не менее 200 маточных рыб. Проводится генетическая идентификация. Так в пяти программах селекционную работу с лососем дополняют исследованиями изменчивости генома рыб и генетическим маркированием. Большое количество маточных особей (маточное стадо) в каждом поколении создают за счет проведения семейных схем разведения. Планируется, что программы, связанные с семейной селекцией, будут расширяться вместе с улучшением контроля над воспроизводством и более широкого использования молекулярных маркеров. В цели селекции входят большое количество признаков, направленных на удовлетворение ожиданий потребителя, но приоритетными являются показатели роста, включая устойчивость к заболеваниям рыб и стрессу.

Оценки генетических параметров устойчивости к стрессу, которые определяют внутренний резерв защиты организма годовиков карпа, проводили в Швеции (Prichal et al., 2016). Использовали в качестве показателя устойчивости к стрессу выживаемость карпа в процессе зимовки.

Китайскими исследователями проведены многолетние работы по созданию породных групп карпа с повышенными продуктивными характеристиками (Dong et al., 2015). Генетическая оценка программы селекционного разведения карпа *Cyprinus carpio* L. проводилась с 2004 по 2014 год. Методы, используемые для получения этой породной группы, включают гибридизацию, внутрисемейный отбор и гиногенез. Основная популяция была сформирована на основе полного диаллельного скрещивания с участием линий карпа Jian и Huanghe, и произведенного в апреле 2004 года. Исследования проводились методами семейной селекции на полных сибсах и полусибсах. Оценки генетического прироста массы тела и коррелированного ответа на выживаемость были согласованы. Что касается массы тела, селекция обеспечила совокупный прямой генетический выигрыш на 1,2 единиц генетического стандартного отклонения (SDA) или 28%, в среднем 7% на поколение. Коррелированные генетические изменения выживаемости были небольшими (от -0,09 до 0,264 SDA), что связано в первую очередь с тем, что отбор проводили по скорости роста рыб. Несущественная коррелированная реакция на выживаемость, показанная в этом исследовании, указывает на то, что отбор на высокий рост не оказал пагубного воздействия на приспособленность популяции карпа в течение десяти лет. Хотя выживаемость не была улучшена с помощью программы отбора на высокие темпы роста, этот признак имеет наследственный аддитивный генетический компонент (наследуемость от 0,05 до 0,17), что указывает на то, что прямой отбор для повышения выживаемости, хотя и с медленной скоростью, может быть возможен на практике применения программы генетического улучшения карпа. Расширение целей разведения карпа за счет включения новых признаков (выживаемости к стрессу или устойчивости к болезням) планируется в дальнейшем в этой программе селекции. Селективное разведение можно разделить на традиционное селекционное разведение и селекционное разведение с помощью молекулярных маркеров. Классический подход к традиционному селективному разведению состоит в том, чтобы выбирать и разводить только особей, которые демонстрируют желаемые характеристики по одному или

нескольким признакам, таким как скорость роста, качество мяса и стрессоустойчивость (Xu et al., 2015).

Таким образом, проведение работ на повышение продуктивных характеристик и устойчивости рыб к стрессу является необходимым условием для эффективного производства рыбной продукции в аквакультуре.



## ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы по тематике диссертации выполнялись на базе опытного селекционно-племенного хозяйства «Якоть» (ОСПХ «Якоть») Всероссийского научно-исследовательского института пресноводного рыбного хозяйства. Материалом служили «загорская» и «ЗУ-НК» отводки среднерусского карпа, из племенной коллекции рыбхоза. Работу проводили по следующим направлениям (рис. 2.1):

1. Проведение индивидуальных скрещиваний производителей по полной диаллельной схеме;
2. Оценка семейных групп на устойчивость к обезвоживанию в личиночном периоде развития;
3. Определение активности питания личинок в полученных семейных группах;
4. Раздельное летнее выращивание сеголеток устойчивых и неустойчивых к обезвоживанию семейных групп карпа в прудах и определение их рыбохозяйственных показателей;
5. Определение устойчивости сеголеток всех семейных групп карпа к дефициту кислорода;
6. Определение биохимических показателей крови и слизи годовиков всех семейных групп карпа до и после стрессового воздействия;
7. Морфометрический анализ опытных и контрольных потомств с целью выявления различий между ними.
8. Совместное выращивание двухлеток и определение рыбоводных характеристик выращенных потомств.

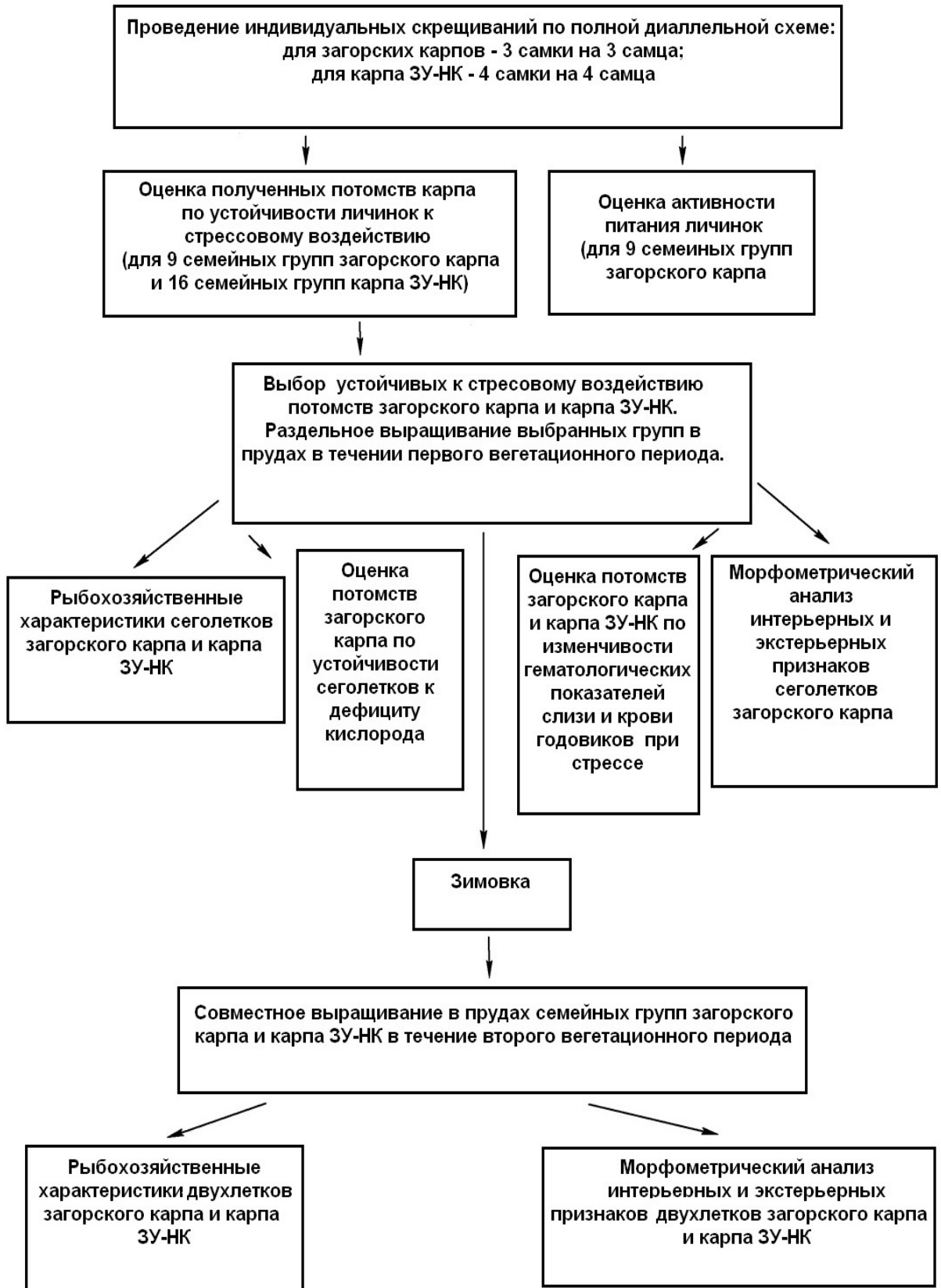


Рисунок 2.1 – Схема исследований  
рыбоводно-биологических характеристик семейных групп карпа

## 2.1 Объекты исследований

Объектами исследований для работ служили производители, икра, личинки, сеголетки, годовики и двухлетки карпа двух отводок среднерусского карпа - загорская и ЗУ-НК. Загорский карп имеет происхождение от исходных «простых» форм карпа, прошедших 6 поколений селекции, направленной на повышение продуктивных характеристик рыб, имеет чешуйчатый покров. Группа карпа ЗУ-НК получена путем скрещивания нескольких неродственных групп карпа (загорский – З, украинский – У, нивский – Н, курский – К), прошла 6 поколений селекции на повышение темпа роста и плодовитости, имеет разбросанный чешуйчатый покров (Катасонов и др. 2015) (Рисунок 2.2). Объем исследованного материала представлен в таблице 2.1.

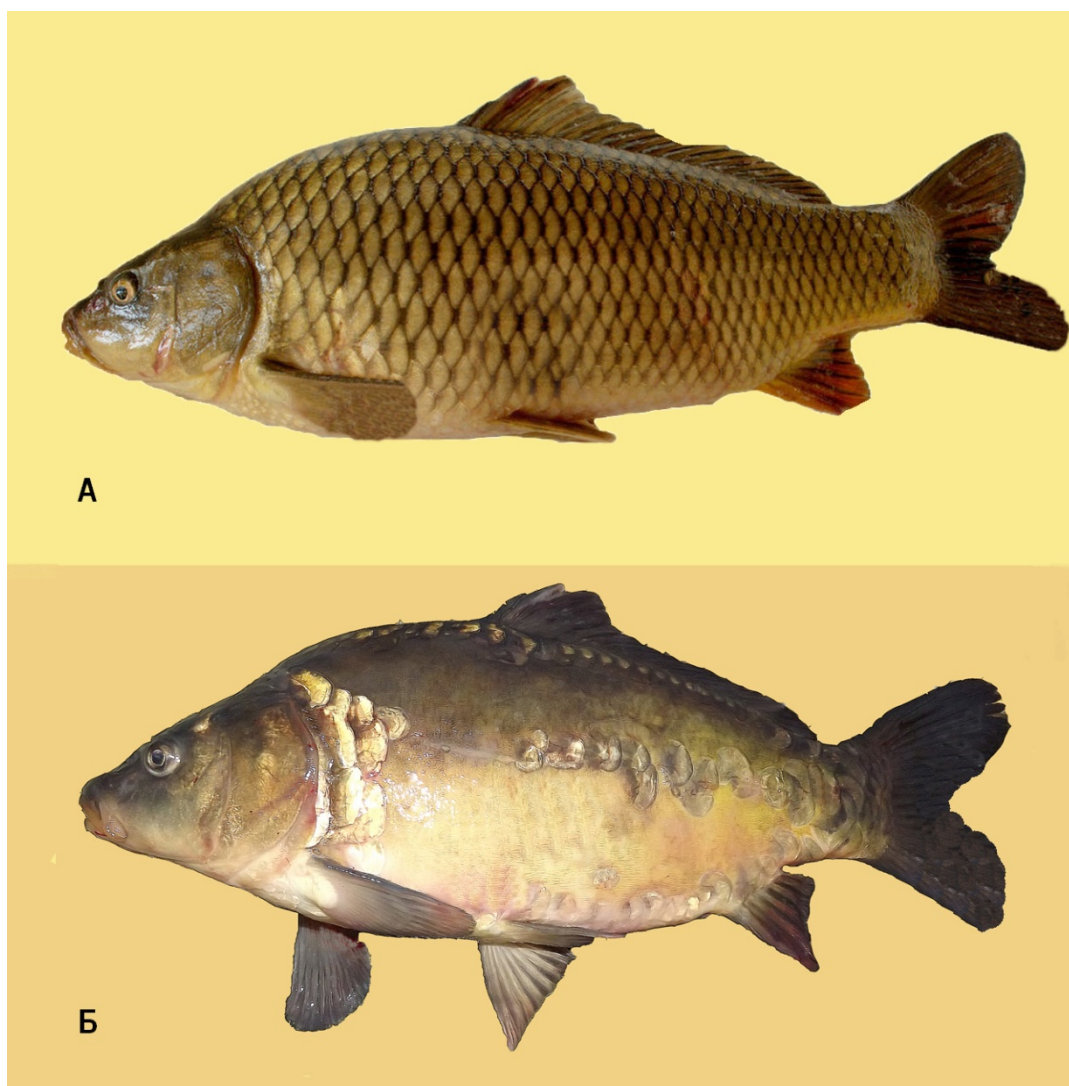


Рисунок 2.2 – Внешний вид двухлеток исследуемых пород  
А – Загорский карп; Б – Карп ЗУ-НК

Таблица 2.1 – Объем исследованного материала, шт.

Материал	Группа рыб	
	Загорский карп	Карп ЗУ-НК
Производители карпа	6	14
Икра, заложённая в аппараты Вейса	1 855 824	5 897 019
Икра, используемая развития в чашках Петри	8313	14955
Личинки для оценки стрессоустойчивости	5395	12336
Личинки для оценки активности питания	2781	1138
Сеголетки для оценки устойчивости к гипоксии	252	165
Годовики для оценки биохимических изменений	46	82
Сеголетки, использованные при морфометрии	252	-
Двухлетки, использованные при морфометрии	108	103
Кол-во рыб для оценки рыбоводных показателей	31980	31934

## 2.2 Получение половых продуктов

Определение лучших производителей проводили в инкубационном цеху ОСПХ «Якоть» во время проведения нерестовой кампании. Самок отбирали по количеству и качеству половых продуктов. Для постановки индивидуальных скрещиваний значение имел объем икры, полученной от одной самки. Самцов отбирали по количеству и качеству отданной спермы. Отобраным самкам и самцам присваивали индивидуальные номера. При проведении индивидуальных скрещиваний загорского карпа использовали 3 самки (индивидуальные номера 5, 7, 9) и 3 самца (номера 5, 7, 9). Всего получено 9 семейных групп. При проведении индивидуальных скрещиваний карпа ЗУ-НК использовали 4 самки (индивидуальные номера 22, 33, 55, 66) и 4 самца (номера 1, 2, 3, 4). Всего получено 16 семейных групп.

## 2.3 Оплодотворение икры и инкубация семейных групп карпа

В зависимости от количества самцов, принимающих участие в индивидуальных скрещиваниях, икра от каждой самки делилась на равные части. Икру оплодотворяли «сухим методом» и, после ее обесклеивания, переносили в аппараты Вейса. Каждое потомство инкубировали в отдельном аппарате, из которого личинки, после вылупления из икры, попадали в изолированный садок.

Для контроля развития икры в аппаратах Вейса для каждого потомства проводили инкубацию *in vitro* в чашках Петри в пятикратной повторности. При этом оплодотворение икры проводили непосредственно в чашках, и развитие эмбрионов проходило в икринках, приклеенных к стеклу, что потребовало при инкубации регулярной смены воды в чашках.

Через 24 часа определяли развитие и процент оплодотворения икры. По завершении инкубации для каждого скрещивания рассчитывали количество живых личинок от общего числа развивающихся икринок (Инструкция по племенной работе с карпом..., 1982).

Рыб скрещивали по полной диаллельной схеме. В работе использовали 3 самки (номера 5,7 и 9) и 3 самца (5,7 и 9) загорского карпа и 4 самки (номера 22,33,55 и 66) и 4 самца (1,2,3 и 4) карпа ЗУ-НК. Таким образом, получено 9 семей загорского карпа и 16 семей карпа ЗУ-НК. Названия семей давали по стандартному принципу: сначала номер самки, затем номер самца (5x5; 66x3 и т.д.).

#### **2.4 Определение устойчивости семейных групп к действию обезвоживания**

Определение чувствительности семей к воздействию обезвоживания проводили следующим образом: от каждого потомства отбирали по 200 штук личинок, со сформированным плавательным пузырем, отсаживали в емкости с водой, на дне которых находилась газовая сетка. Затем сетку вместе с личинкой поднимали из воды и помещали на расстоянии 3-5 см от водной поверхности. Сверху личинку на газовой сетке накрывали крышкой для создания 100% влажности воздушной среды во избежание потери воды организмом личинок. Экспозиция составляла 50 минут, после чего личинку переносили в воду. Опыт проводили в трехкратной повторности. Подсчет погибших личинок и определение среднего процента выживаемости семьи проводили через 12 часов (Симонов, Виноградов, 2012; Симонов, Виноградов, 2013).

## 2.5 Определение активности питания семейных групп

Помимо оценки выживаемости после воздействия обезвоживания все экспериментальные семьи были протестированы на активность питания. Определение активности питания проводили следующим образом. Подвижную личинок каждого потомства в количестве 200 штук помещали в чашки Петри (с водой). В чашки вносили избыточное количество яиц артемии (*Artemia salina*) и оставляли личинок питаться (заглатывать яйца артемии) в течение одного часа. По истечении указанного времени личинок фиксировали этиловым спиртом. (Яржомбек, Лиманский, 1986).

Подсчет питавшихся личинок проводили по количеству проглоченных яиц артемии, которые хорошо различимы под биноклем при четырехкратном увеличении объекта исследования. Определение среднего количества заглоченных яиц проводили только у питавшихся личинок (Дементьев, 1998).

## 2.6 Определение устойчивости семейных групп к действию гипоксии

Устойчивость сеголеток к снижению уровня кислорода в воде определяли экспериментально, используя систему из трех тридцатилитровых аквариумов (рисунок 2.3).

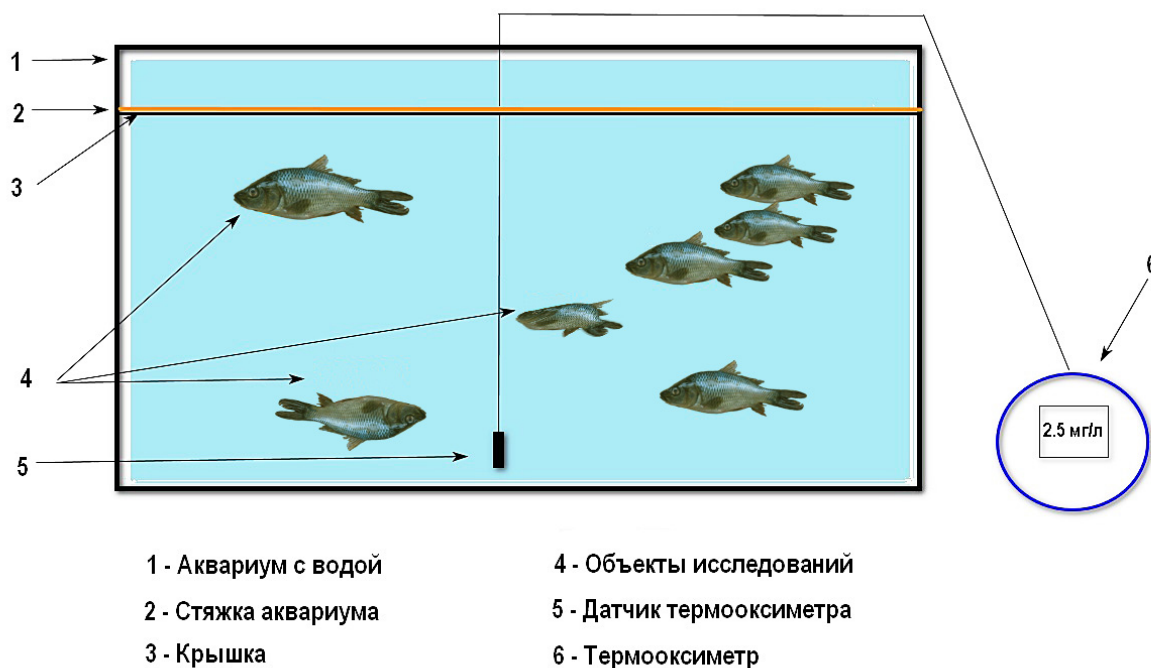


Рисунок 2.3 – Схема респирометра

Рыба постепенно потребляла растворенный кислород практически до полного истощения его в водной среде. Для предотвращения заглатывания рыбой атмосферного воздуха аквариумы были оснащены плотными крышками. Для определения устойчивости к гипоксии из всех исследуемых семейных групп отбирали сеголеток рыб и помещали в равных количествах в каждый аквариум опыта (сравнение проводили обычно для трех-четырех семейных групп, выращенных в прудах). Так для загорского карпа проводили тестирование трех опытных и одной контрольной семейных групп. При температуре воды в 18 °С и содержания кислорода в воде 8 мг O<sub>2</sub>/л в каждый из трех аквариумов на 30 л воды сажали по 7 шт. карпов от каждой исследуемой группы. Средняя масса рыбы во всех группах была примерно равная и колебалась пределах 19- 23 г. Время гибели всех рыб в условиях гипоксии составляла 5-7 часов. Отмечали время начала посадки в аквариум и время гибели каждой рыбы во время кислородного голодания, все опытные сеголетки были пронумерованы, взвешены и сфотографированы для последующего морфометрического анализа. Морфометрическое описание проводили в соответствии с руководством И.Ф. Правдина (Правдин, 1966).

Статистическая обработка результатов эксперимента проводилась в программе Statistica 8.0, расчет параметра LT50 проводили по методике пробит-анализа (Урбах, 1964) в программе Excel из пакета программ Microsoft office 2007.

## **2.7 Определение биохимических показателей крови и слизи**

По стандартным методикам (Лабораторный практикум по болезням рыб, 1983) определяли количество гемоглобина (Hb) и число эритроцитов (ЧЭ). При измерении количества гемоглобина два микролитра цельной крови приливались к 5 миллилитрам раствора Драбкина, полученную смесь подвергали фотоэлектроколориметрированию при зеленом светофильтре ( $\lambda=540$  нм) напротив чистого раствора Драбкина. Количество гемоглобина вычисляли по стандартной формуле. Для гемоглобинцианида фактор пересчета коэффициента оптической

плотности в концентрацию гемоглобина является известной величиной и равен 367,7(при  $\lambda = 540$  нм). Расчет проводится по следующей формуле:

$$Hb_{(г/л)} = 367,7 \times A_{540нм}$$

где  $A_{540нм}$  - абсорбция раствора гемоглобина при длине волны 540 нм.

Число эритроцитов определяли следующим образом: два микролитра цельной крови подливали к 4 миллилитрам раствора Хендрикса, полученную смесь отстаивали в холодильнике. Перед определением пробирка встряхивалась, смесь отбиралась пипеткой и помещалась под притертое стекло камеры Горяева. Подсчет эритроцитов проводился при помощи микроскопа Olympus.

Биохимический состав нативной слизи рыб в наших исследованиях определяли при помощи анализатора биологических жидкостей Clinitek 50 фирмы Bayer, считывающего показания с тест-полосок Multistix 10 SG. Отбор крови проводили пастеровской пипеткой из хвостовой вены. Глюкозу крови определяли при помощи глюкометра ПКГ-02-«Сателлит» фирмы Элта, регистрирующего показания электрохимических тест-полосок ПКГЭ-02 (Лебедева, 2001, Романова, 2005; Головин и др., 2006).

С помощью анализатора определяли содержание лейкоцитов, нитритов, уробилиногена, эритроцитов, протеина, кетонов, билирубина, глюкозы. А также реакцию рН и удельный вес слизи.

В течение нескольких месяцев, рыбу адаптировали к аквариальным условиям и кормлению искусственными кормами. Опытные и контрольные группы содержали совместно. За сутки до начала эксперимента кормление прекращали. Затем рыб индивидуально отлавливали из аквариума, устанавливали групповую принадлежность и определяли параметры крови и слизи до стрессового воздействия. Затем проводили стрессовое воздействие. Стресс вызывали механическим перемешиванием воды в аквариуме в течение 5 минут. Определение биохимических показателей крови и слизи проводили через 40 минут после окончания воздействия.



## 2.8 Морфометрические исследования

Морфометрические исследования сеголеток и двухлеток выращенных групп проводили по стандартной схеме измерений для карповых рыб (Правдин, 1966).

Измерение признаков морфотипа рыб проводили на основе использования компьютерной графической программы Adobe Photoshop СС (Симонов, Поддубная, 2011). Фиксацию объектов проводили при помощи цифрового фотоаппарата в режиме макросъемки. При этом применяли плоскую поверхность, имеющую окраску, которая позволяет максимально выделить снимаемый объект исследования. Объект размещали на левом боку, расправляли спинной, грудной, брюшной и анальный плавники. Фотосъемку проводили под углом  $90^{\circ}$  к плоскости (объекту) при оптимальном освещении при помощи фотоаппарата Nikon с объективом AF-S Nikkor 16-85 мм. Рядом с материалом фотосъемки помещали линейку с четкой шкалой измерения и этикетку с описанием объекта и датой проведения исследования.

Полученные цифровые фотографии переносили на жесткий диск персонального компьютера для хранения и дальнейшей обработки в графическом редакторе.

Для проведения промеров в графическом редакторе использовали инструмент «линейка». Величину значений признаков морфотипа, расстояние определяемой «линейкой»  $D$  (безразмерная величина), пересчитывали на основании измерения в программе Adobe Photoshop СС шкалы линейки, помещенной на фотографии рядом со снимаемым объектом (Симонов, Поддубная, 2011) (Рисунок 2.4).

Полученные промеры морфометрических признаков переносили в электронные таблицы данных, которые использовали для проведения дискриминантного анализа в программе Statistica 8.0 с целью определения различий между группами. (Вуколов, 2004; Тюрин, 2010; Халафян, 2011).

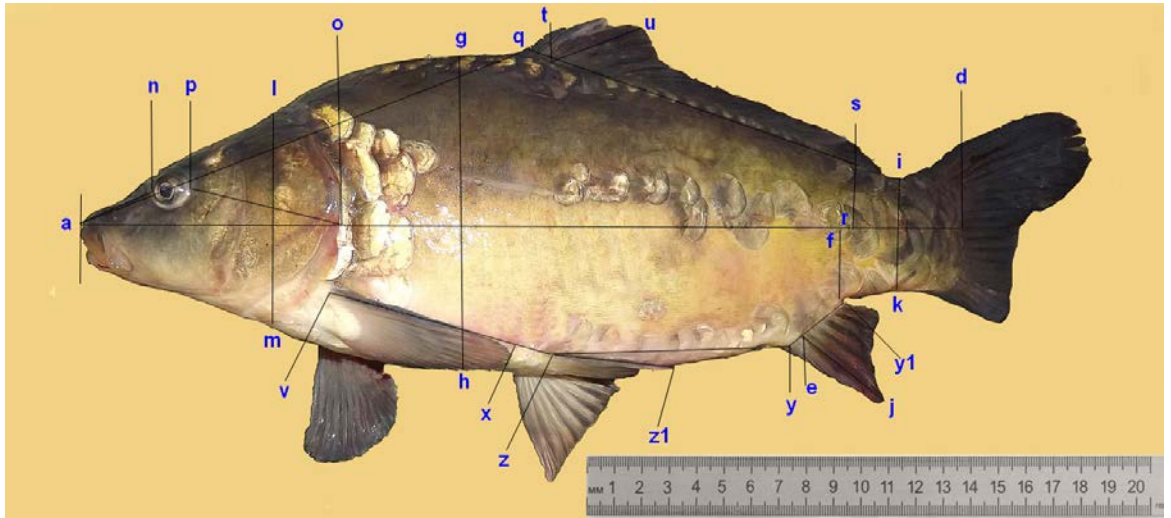


Рисунок 2.4 – Пример измерения морфометрических признаков карпа (по Правдин, 1966; наименования промеров см. в табл. 2.2)

Описание рыб производили по двум категориям признаков – морфометрическим и продуктивным. В каждой семье описывали 25-50 рыб.

Исследуемые признаки представлены в таблице 2.2.

Таблица 2.2 – Исследуемые признаки рыб

Категория признака	Признаки
Морфометрический	ab - длина тела; ao - длина головы; an - длина рыла; np - диаметр глаза; ро - заглазничное расстояние; lm - высота головы у затылка; aq - антедорсальное расстояние; gh - наибольшая высота тела; tu - наибольшая высота спинного плавника; qs - длина основания спинного плавника; rd - постдорсальное расстояние; ik - наименьшая высота тела; fd - длина хвостового стебля; ej - наибольшая высота анального плавника; уу1 - длина основания анального плавника; zz1 - длина брюшного плавника; vz – расстояние между грудным и брюшным плавником; zu – расстояние между брюшным и анальным плавником; vx - длина грудного плавника; 20) толщина тела; 21) обхват тела.
Продуктивный	1) выживаемость за сезон выращивания (%); 2) средняя масса при посадке (г); 3) средняя масса при вылове (г); 4) прирост за сезон (г); 5) продуктивность за сезон (кг/га); 6) коэффициент массонакопления.

Из стандартных биометрических методов наиболее широко использован дисперсионный анализ. В рамках двух- и трехфакторных моделей оценивали вклады отдельных факторов в изменчивость признаков.

Внутривидовая изменчивость комплекса признаков исследована с использованием многомерного статистического анализа. Применяли следующие его методы: метод главных компонент, канонический анализ, дискриминантный анализ, сравнение векторов средних признаков, сравнение матриц ковариации и корреляции признаков, многофакторный дисперсионный анализ (Андерсон, 1963; Аренс, Лейтер, 1985; Рао, 1968).

Расстояния между группами рассчитывали по значениям квадрата расстояний Махаланобиса между центроидами групп. Расстояние Махаланобиса отличается от евклидова расстояния тем, что учитывает корреляции между переменными (Mahalanobis, 1936; Халафян, 2010).

При описании объекта по комплексу из  $m$ -признаков он представляется в виде точки в  $m$ -мерном пространстве. Группа объектов – в виде «облака» точек. В соответствии с этим, среднее значение в группе также является точкой в этом пространстве, иными словами,  $m$ -мерным вектором средних значений признаков. В ситуации, когда использованные признаки коррелированы – пространство косоугольно (не ортогонально). В рамках канонического анализа переход к ортогональному пространству осуществляется путем замены осей исходного пространства новыми – линейными комбинациями признаков. Линейным комбинациям придается следующая целевая функция – максимизация межгрупповых различий на фоне внутригрупповых. Получаемые линейные комбинации называются каноническими осями. Таким образом, получаемое пространство обладает наперед заданными свойствами, оптимальными для решения задачи дифференциации групп. Достоверность различий между группами по комплексу морфометрических признаков, то есть между векторами средних значений, оценивалась в дисперсионном анализе значений компонент – линейных комбинаций, вычисляемых индивидуально, для каждого из объектов совокупности.

Морфометрическое описание внутренних органов проводили стандартными методами (Картышев и др., 1981).

## 2.9 Проведение рыбоводных опытов

Для выращивания сеголеток в прудовых условиях выбирали семьи, выживаемость которых после обезвоживания превышала величину среднего значения выживаемости для всех исследуемых семейных групп на 20-40%. Семейные группы, устойчивые к стресс-фактору на ранних стадиях развития, мы назвали опытными. Личинок из семей, имевших низкую выживаемость после обезвоживания, смешивали, и эту смешенную группу мы назвали контрольной. Выращивание опытных и контрольных групп проводилось отдельно в трехкратной повторности в прудах со схожими условиями на фоне подсадки во все пруды карасекарпового гибрида, рыбоводные характеристики (гибрида) использовали для корректировки влияния пруда (Катасонов и др., 2007). Посадка в пруды составляла от 50-60 тыс. шт./га. Кормление осуществлялось 2 раза в день комбикормом К-110. После осеннего облова оценивали выживаемость, скорость роста и продуктивность сеголеток опытных и контрольных групп.

Обработку полученных данных при использовании фонового контроля проводили следующим образом.

По каждой испытуемой группе рыб учитывали первичные рыбоводные данные, на основании которых рассчитываются показания выживаемости ( $V_i$ ) и конечной массы ( $M_{k_i}$ ).

С учетом этих же показателей по группе фонового контроля для каждой опытной группы определяли откорректированные данные ( $X'i$ ) по следующему уравнению

$$X'i = (X_{(i)} X_{k(cp)}) / X_{k(i)}$$

где  $X_{(i)}$  – наблюдаемое значение анализируемого признака ( $V_i$  и  $M_{k(i)}$ ) у опытной группы рыб;

$X_{k(i)}$  – наблюдаемое значение того же признака у контрольной группы в соответствующем пруду;

$X_{k(cp)}$  – наблюдаемое значение анализируемого признака у контрольной группы в среднем по всем прудам.

С учетом откорректированного значения выживаемости рыб ( $V'_{(i)}$ ) и количества выловленных рыб ( $N_{(i)}$ ) определяют его откорректированное значение ( $N'_{(i)}$ ):

$$N'_{(i)} = (N_{(i)} V'_{(i)}) / 100$$

По вычисленным значениям откорректированной конечной массы ( $Mk'_{(i)}$ ) и откорректированного количества выловленных рыб ( $N'_{(i)}$ ), а также с учетом площади прудов ( $S_{(i)}$ ) и соотношения общего количества рыб в пруду при посадке ( $n_{общ.}$ ) и количества рыб в опытной группе при посадке ( $n_{(i)}$ ) рассчитывают откорректированное значение расчетной рыбопродуктивности ( $P'p_{(i)}$ ):

$$P'p_{(i)} = (Mk'_{(i)} - M_{0(i)}) N'_{(i)} / S_{(i)} n_{общ.} / n_{(i)} \text{ (Катасонов и др., 2007).}$$

На второй год жизни всю рыбу метили обрезанием плавников и проводили совместное выращивание всех опытных семейных групп и контрольную группу в трехкратной повторности. Содержание рыбы в прудах и выращивание двухлеток осуществляли по принятым рыбоводным технологиям. Для двухлеток рассчитывали среднюю массу рыб, выживаемость при содержании в прудовых условиях, рыбопродуктивность, а также определяли темпы роста рыб по коэффициенту массонакопления.

Коэффициента массонакопления рассчитывали по формуле, предложенной В.Ф. Резниковым и С.А. Барановым (Резников и др., 1978):

$$Km = 3(Mk^{1/3} - M_0^{1/3}) / \Delta t, \text{ где}$$

$Mk$  – конечная масса рыбы, г;

$M_0$  – начальная масса рыбы, г;

$\Delta t$  – время выращивания, сут.

### ГЛАВА 3 ОЦЕНКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ *Загорский карп*

В первый год исследований были поставлены индивидуальные скрещивания впервые нерестующих производителей загорского карпа из племенного стада ОСПХ «Якоть». Для постановки индивидуальных скрещиваний были отобраны три самки (номера 5, 7, 9) и три самца (номера 5, 7, 9) благополучных по внешнему виду, не имеющих механических повреждений и признаков заболеваний (таблицы 3.1, 3.2).

Таблица 3.1 – Характеристика самок загорского карпа

Номер самки	Масса самки, г	Масса икры, г	Кол-во икринок в грамме, шт.	Всего икринок, шт.
5	5893	759	780	592 020
7	5915	879	766	673 314
9	5974	810	729	590 490

Таблица 3.2 – Характеристика самцов загорского карпа

Номер самца	Масса, г	Объем эякулята, мл
5	5244	80
7	5378	90
9	5268	90

Масса самок колебалась от 5893 до 5974 г, у самцов масса тела была немного ниже – 5244-5378 г. Все самки имели незначительные колебания в продуктивности, масса полученной от них икры колебалась от 759 до 879 г., что было достаточно для проведения полного диаллельного скрещивания и получения 9 семейных потомств.

Инкубация проходила в аппаратах Вейса и для контроля на чашках Петри. В каждый аппарат помещали до 250 г оплодотворенной икры. Инкубация осуществлялась по принятой технологии искусственного воспроизводства карповых рыб. Развитие икры от начала дробления до вылупления личинок из оболочки проходило в течение трех суток. Процент оплодотворения и процент вылупления личинок от оплодотворенной икры представлены в таблицах 3.3 и 3.4.

Таблица 3.3 –Значения процента оплодотворения икры семейных групп загорского карпа

Семейная группа	Аппараты Вейса, %	Чашки Петри, %
5x5	84	93,902±1,05
5x7	89	92,048±2,37
5x9	84	76,608±6,10
7x5	91	74,322±7,39
7x7	91	68,448±3,92
7x9	93	62,937±5,11
9x5	89	80,39±2,13
9x7	90	91,064±0,96
9x9	89	85,732±1,83
<b>Среднее</b>	<b>88,88±1,01</b>	<b>80,6±1,98</b>

Таблица 3.4 – Средние значения процента вылупления личинок от оплодотворенной икры семейных групп загорского карпа

Семейная группа	Аппараты Вейса, %	Чашки Петри, %
5x5	45,55	48,39±7,7
5x7	56,80	62,07±6,1
5x9	39,56	50,16±5,97
7x5	24,23	32,9±6,2
7x7	26,15	38,05±3,1
7x9	28,4	46,04±2,4
9x5	28,97	35,7±4,1
9x7	29,61	32,73±7,07
9x9	22,13	25,55±3,2
<b>Среднее</b>	<b>33,48±3,82</b>	<b>41,29±2,28</b>

Из приведенных данных следует, что развитие икры было достаточно высокое (колебание процента оплодотворения в аппаратах Вейса между семейными группами составляло от 84 до 93%). Процент вылупления личинок из икры был выше для семей, полученных от самки 5, в аппаратах Вейса он колебался от 39,56 до 56,80%, и на чашках Петри – от 48,39 до 62,07%. Для других шести потомств показатель вылупления личинок был меньше (в аппаратах Вейса 22,13-29,61%, на чашках Петри – 25,55-46,04%).

В таблице 3.5 и на рисунке 3.1 представлены результаты факторного анализа влияния самки, самца и их сочетания на оплодотворение икры и процент вылупления личинок при индивидуальных скрещиваниях у загорского карпа.

Таблица 3.5 – Результаты факторного анализа влияния производителей загорского карпа на оплодотворение икры и вылупление личинок

Признак	Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
% оплодотворения	Самка	3283,9	2	1642,0	19,82	< <b>0,001</b>	42,22
	Самец	691,2	2	345,6	4,17	< <b>0,05</b>	8,88
	Самка*Самец	819,4	4	204,8	2,47	>0,05	10,53
	Ошибка	2982,0	36	82,8			
% вылупления от оплодотворенных	Самка	4297,37	2	2148,69	15,60	< <b>0,001</b>	41,98
	Самец	428,24	2	214,12	1,55	>0,05	4,18
	Самка*Самец	552,99	4	138,25	1,00	>0,05	5,40
	Ошибка	4957,10	36	137,70			

Примечание: SS – сумма квадратов, df – число степеней свободы, MS – средний квадрат, F – критерий Фишера, p – вероятность,  $\eta^2$ , % - доля влияния фактора

Полученные данные показывают, что на процент оплодотворения икры загорского карпа достоверно влияют фактор самки.

Зависимость процента оплодотворения на 42,22 % определяется самкой, самец влияет на 8,88 %, а сочетание производителей – на 10,53%. На показатель процента вылупления личинок из икры достоверное влияние оказывает лишь самка (на 41,98%). Сочетание производителей и фактор самца не имеют статистически достоверного эффекта, и их влияние на эти показатели определяется на 4,18 и 5,40 %, соответственно.

На третий день после вылупления у личинок начинает формироваться плавательный пузырь, и личинки переходят на свободное плавание. В это время была проведена оценка выживаемости семейных групп после воздействия обезвоживания. Показатели устойчивости личинок семейных групп загорского карпа к стрессу (обезвоживание) приведены в таблице 3.6. Как следует из полученных данных, выживаемость личинок изменяется в широких пределах от 21,02 до 52,74%, что позволяет выделить наиболее устойчивые (5x7, 7x5, 7x9) и чувствительные (5x9, 7x7) семейные группы. Высокая изменчивость этого показателя и использование его в селекционной работе может оказаться эффективной для повышения жизнестойкости карпа в ходе воспроизводства уже на ранних стадиях развития.



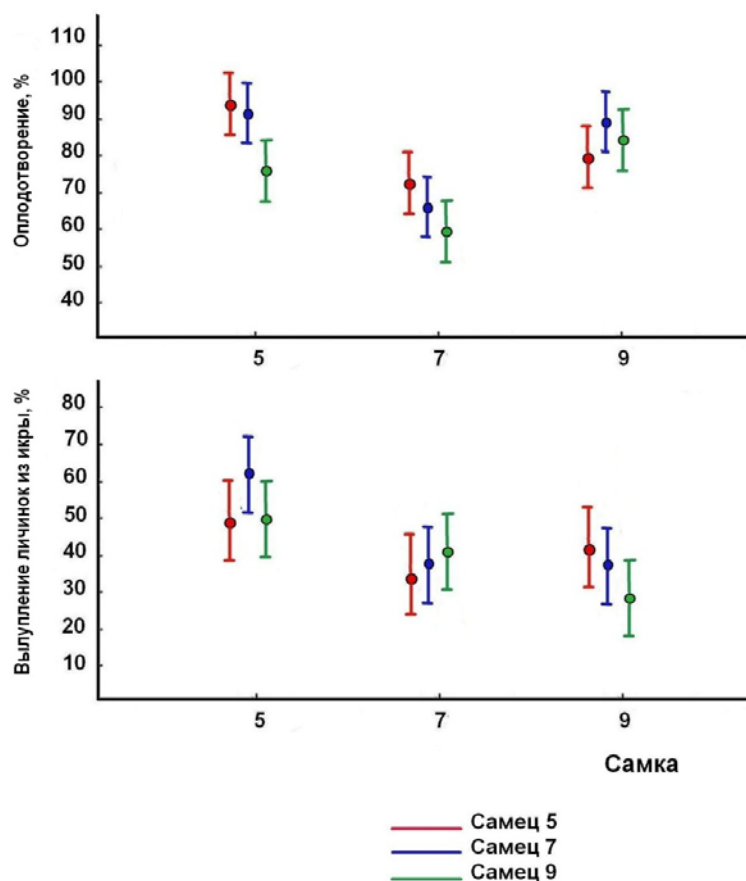


Рисунок 3.1 – Зависимость оплодотворения и вылупления личинок семей загорского карпа от сочетания производителей

Таблица 3.6 – Выживаемость личинок семейных групп загорского карпа после обезвоживания

Семья	Выживаемость, %	Выживаемость семей относительно среднего значения	Размах выживаемости, %	Коэффициент вариации
5x5	35,13±11,48	1,06	22,61-58,08	56,6
5x7	51,11±5,87	1,55	43,08-62,65	19,9
5x9	12,04±2,52	0,36	9,33-17,09	36,4
7x5	49,51±8,94	1,60	33,66-64,62	31,3
7x7	15,40±3,33	0,46	11,88-22,07	37,5
7x9	41,46±4,92	1,25	31,63-46,89	20,6
9x5	21,02±6,49	0,63	14,00-34,00	31,1
9x7	36,12±8,22	1,09	19,68-44,91	39,5
9x9	34,42±4,54	1,04	29,50-43,50	22,9
<b>Среднее</b>	<b>32,91±3,21</b>	<b>1,00</b>	<b>9,33-64,62</b>	<b>50,75</b>

Дисперсионный анализ влияния фактора «семья» на выживаемость рыб после неблагоприятного воздействия показал высокую достоверность получаемых результатов ( $p < 0,01$ ), что указывает на высокую значимость выбора родительских

пар при осуществлении индивидуальных скрещиваний (таблица 3.7, рисунок 3.2). Можно утверждать, что выживаемость личинок в первую очередь зависит от свойств потомства приобретенных им от самки и самца, принимавших участие в его получении.

Таблица 3.7 – Результаты дисперсионного анализа выживаемости личинок семейных групп загорского карпа после их обезвоживания

Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Семья	4743,13	8	592,89	4,25	p<0,01	65,37
Ошибка	2512,45	18	139,58			

Примечание: см. табл.3.5

В таблице 3.8 и на рисунках 3.3 приводятся данные анализа влияния трех факторов: самка, самец, сочетание самок и самцов на выживаемость личинок семейной группы после воздействия обезвоживания.

Таблица 3.8 – Результаты факторного анализа выживаемости семейных групп карпа после обезвоживания

Группа	Эффект	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Загорская	Самка	109,82	2	54,91	0,39	>0,05	1,51
	Самец	180,54	2	90,27	0,64	>0,05	2,48
	Самка*Самец	4452,77	4	1113,19	7,97	<b>p&lt;0,001</b>	61,37
	Ошибка	2512,45	18	139,58			

Примечание: см. табл.3.5

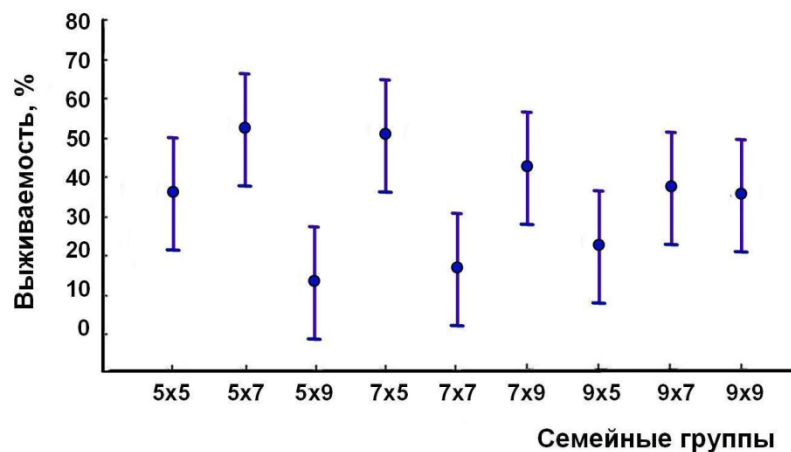


Рисунок 3.2 – Выживаемость семейных групп загорского карпа после обезвоживания

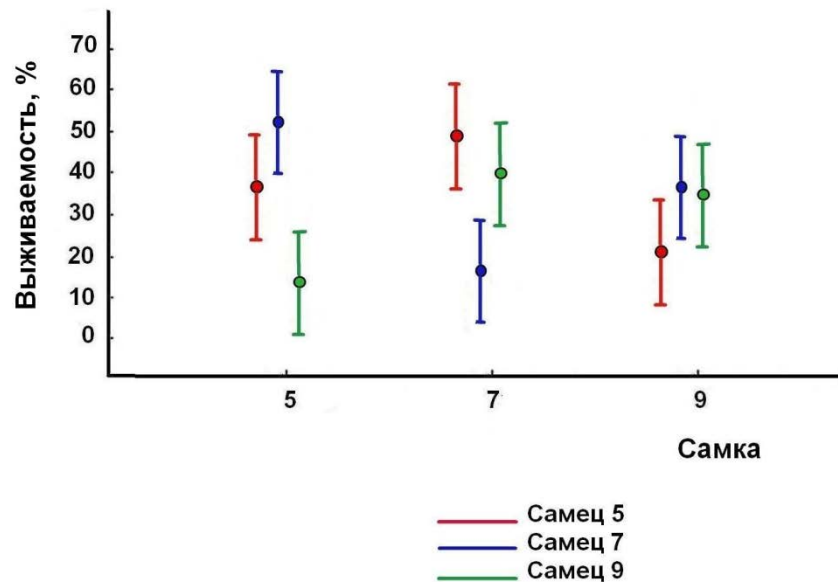


Рисунок 3.3 – Влияние самок и самцов семейных групп загорского карпа на выживаемость личинок после их обезвоживания

Анализ выживаемости семей после обезвоживания показывает, что основным фактором, влияющим на устойчивость семей к этому воздействию, является комбинация производителей. Эффект самки и самца оказывает незначительное влияние. В опытах с загорским карпом сочетание самок и самцов определяют выживаемость семей на 61,37 %. В то время как эффект самки составляет 1,51 %, а самца 2,48%.

Для характеристики физиологического состояния личинок загорского карпа все полученные семейные группы были оценены по их активности питания. Действительно, способность молоди рыб в начальные этапы своей жизни активно искать и потреблять кормовые объекты, по мнению ряда авторов, будет способствовать быстрому росту и развитию (Дементьев, 1998; Яржомбек, Лиманский, 1986 и др.).

Для каждой семейной группы оценивали процент питавшихся личинок и определяли среднее количество яиц артемии (*Artemia salina*), которое заглотила одна личинка (таблица 3.9). Как следует из таблицы изменчивость характеристик питания личинок довольно высокая: количество питавшихся личинок колеблется от 59,55 до 90,61%, а количество съеденных яиц одной личинкой - от 3,32 до 5,76 шт.

В таблице 3.10 и на рисунке 3.4 представлены результаты дисперсионного анализа влияния семьи на количество питавшихся личинок и среднее количество съеденных одной личинкой яиц артемии. Оба показателя оценки активности питания на 57-59% определяются влиянием семейной группы.

Таблица 3.9 – Активность питания личинок семейных групп загорского карпа яйцами артемии

Семья	% питавшихся личинок M±m	Станд. отклонение	CV	Количество съеденных яиц, шт. M±m	Станд. отклонение	CV
5x5	90,61±2,65	5,30	5,84	4,36±0,37	0,75	17,2
5x7	70,83±5,24	10,49	14,81	3,32±0,52	1,04	31,22
5x9	91,85±2,08	4,17	4,54	5,08±0,24	0,48	9,44
7x5	70,51±4,40	8,81	12,49	3,88±0,20	0,41	10,56
7x7	59,55±4,85	9,71	16,30	3,36±0,45	0,91	27,08
7x9	80,57±5,87	11,74	14,57	4,63±0,26	0,53	11,44
9x5	79,85±5,98	11,97	14,99	5,61±0,35	0,71	12,65
9x7	85,97±4,23	8,46	9,84	5,76±0,35	0,70	12,15
9x9	74,22±7,00	14,01	18,87	4,48±0,62	1,25	27,90
<b>Среднее</b>	<b>78,22±2,21</b>	13,28	16,99	<b>4,5±0,18</b>	1,09	24,22

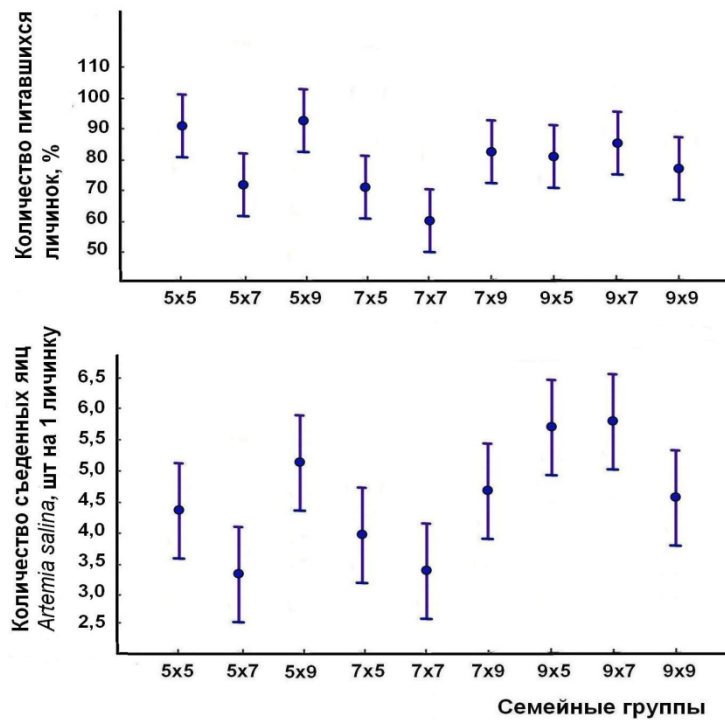


Рисунок 3.4 – Активность питания личинок семейных групп загорского карпа

Таблица 3.10 – Дисперсионный анализ активности питания личинок семейных групп загорского карпа яйцами артемии

Признак	Фактор	SS	df	MS	F	p.	$\eta^2$ , %
% питавшихся	Семья	3544,6	8	443,1	4,54	<b>p&lt;0,001</b>	57,39
	Ошибка	2631,7	27	97,5			
Ср. кол-во яиц, шт.	Семья	25,08	8	3,13	4,91	<b>p&lt;0,001</b>	59,24
	Ошибка	17,25	27	0,63			

Примечание: см. табл.3.5

Проверка активности питания была предложена как один из критериев оценки физиологического состояния личинок карпа (Яржомбек, Лиманский, 1986). Позже было сделано предположение, что оценка активности питания личинок может быть связана с рыбохозяйственными характеристиками сеголеток и двухлеток карпа (Дементьев, 1998). Было установлено также наличие достоверных различий между личинками карпа и личинками карасекарповых гибридов по таким показателям как процент питавшихся личинок и среднее количество заглоченных яиц артемии (Балашов, 2018).

В наших исследованиях мы также пытались определить влияние семейных групп, самок и самцов на активность питания и определить связь между питанием и выживаемостью после обезвоживания личинок карпа исследованных групп.

В таблице 3.11 и на рисунке 3.5 показаны результаты анализа влияния факторов самки, самца и их сочетания на активность питания личинок из семейных групп.

Из результатов дисперсионного анализа следует, что у семей загорского карпа существует достоверное влияние самок и самцов на активность питания. Процент питавшихся личинок определяется эффектом сочетания родительских пар и самкой на 25,60 и 20,58 %, соответственно. Влияние самца составляет 11,19 %. Среднее количество яиц артемии съеденных одной личинкой на 64,57% определяется комбинацией самок и самцов, и на 27,49 % эффектом самки. Влияние самца на этот показатель 5,43 %.

Таблица 3.11 – Результаты факторного анализа активности питания личинок из семейных групп загорского карпа

Отводка	Признак	Эффект	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Загорская	% питав.	Самка	1271,4	2	635,7	6,52	<b>p&lt;0,001</b>	20,58
		Самец	691,7	2	345,8	3,54	<b>p&lt;0,05</b>	11,19
		Самка*Самец	1581,6	4	395,4	4,06	<b>p&lt;0,05</b>	25,60
		Ошибка	2631,7	27	97,5			
	Ср. кол-во яиц, шт.	Самка	11,64	2	5,82	9,10	<b>p&lt;0,001</b>	27,49
		Самец	2,30	2	1,15	1,80	p>0,05	5,43
		Самка*Самец	11,14	4	2,78	4,36	<b>p&lt;0,01</b>	26,31
		Ошибка	17,25	27	0,63			

Примечание: см. табл.3.5

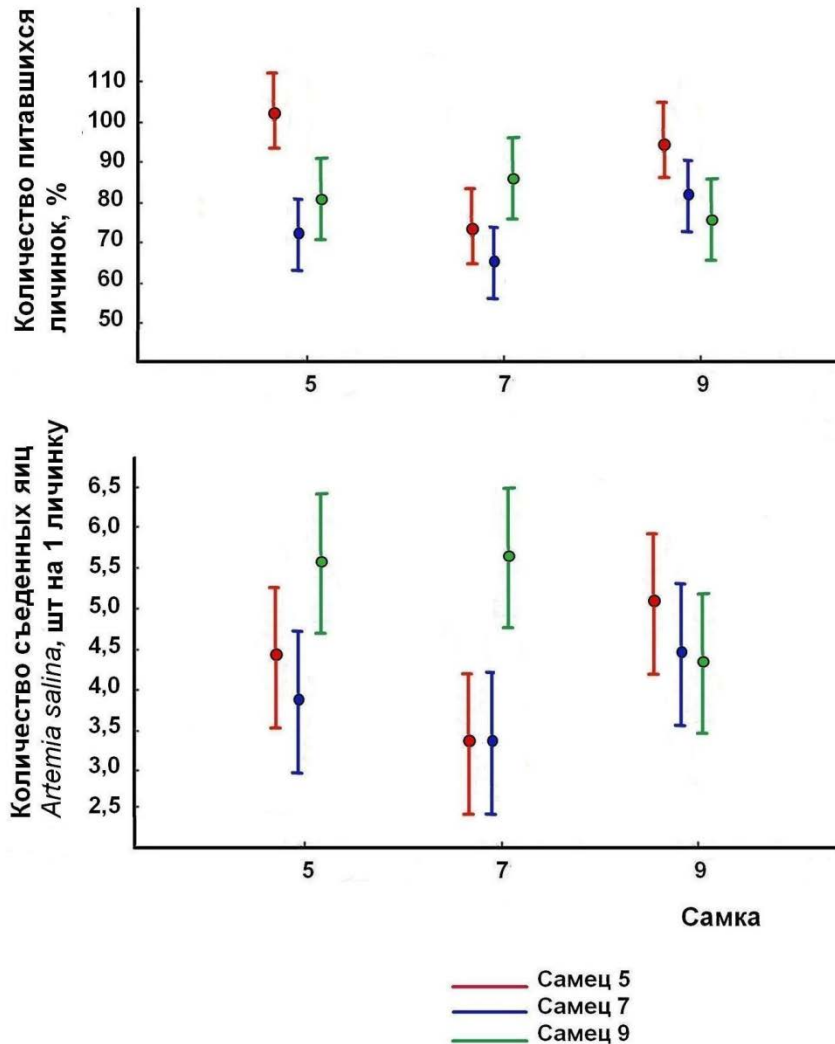


Рисунок 3.5 – Зависимость активности питания личинок из семейных групп загорского карпа от сочетания самок и самцов

В таблице 3.12 приведены корреляционные связи между выживаемостью личинок при обезвоживании и активностью питания (количество питавшихся личинок и количество съеденных яиц одной личинкой). Из полученных данных следует, что достоверным является связь только между показателями активности питания - количество личинок, в которых обнаружены яйца артемии и количество яиц, которое было проглочено одной личинкой. Коэффициент корреляции равен 0,62 ( $p < 0,01$ ).

Таблица 3.12 – Корреляционная структура связей между показателями выживаемости при стрессовом воздействии и активности питания личинок семейных групп загорского карпа

Признаки	Количество питавшихся личинок	Количество съеденных яиц одной личинкой	Выживаемость личинок при обезвоживании
Количество питавшихся личинок		<b>0,62</b>	-0,12
Количество съеденных яиц одной личинкой	<b>0,62</b>		-0,25
Выживаемость личинок при обезвоживании	-0,12	-0,25	

В тоже время, для показателей, которые характеризуют стрессоустойчивость семейных групп и активность питания личинок, зависимость не определена. Корреляционная связь невысокая и недостоверная. Так выживаемость при стрессе с количество питавшихся личинок равна -0,12 ( $p > 0,05$ ), а с количеством проглоченных яиц артемии одной личинкой составляет -0,25 ( $p > 0,05$ ).

Отрицательная зависимость между этими показателями недостоверная и может быть случайной. Но так как установлено высокое влияние семейных групп на личинок как по выживаемости к обезвоживанию (определяется семьей на 65,37%), так и по активности питания (57,39-59,24%), то в дальнейшем следует рассмотреть зависимость этих характеристик с результатами выращивания семейных групп в условиях пруда. Возможно, что эти характеристики семейных групп карпа не связаны между собой. Попробуем объяснить это, ссылаясь на результаты работ, которые были проведены ранее другими исследователями.

Отмеченная связь между адаптационными характеристиками (выживаемость при обезвоживании) и показателями активности питания на личиночной стадии развития нуждается в объяснении. С одной стороны, рядом работ (Катасонов, Дементьев, 1996 и др.; Катасонов и др., 2007) высказывается гипотеза о положительной связи характеристик питания и выживаемости молоди при прудовом выращивании. Но в то же время показано, что при первом кормлении пищевая элективность у личинок карпа не выражена и они заглатывают все частицы подходящего размера (Яржомбек, Лиманский. 1986). Показатели активности питания определяются на этом этапе развития скорее от динамики движения личинок карпа в водной среде, а также от их состояния - реактивности и возбуждения. Рядом авторов установлено, что любое воздействие со стороны внешних факторов – посторонний шум, температура, растворенный кислород, присутствие некоторых нелетальных компонентов, загрязнение водной среды и др. - определяют повышенную двигательную активность и возбудимость наиболее чувствительных к стрессу организмов (Лукьяненко, 1987; Флеров, 1983 и др.). Чем выше чувствительность к неблагоприятному воздействию, тем с большей скоростью личинки перемещаются в водной среде. И тем больше мелких объектов они могут заглатывать в результате случайного контакта. Несомненно, пищевая активность семейных групп в этом возрасте (поглощение случайных мелких объектов, в нашем случае яиц артемии) будет возрастать. Возрастают и энергозатраты организма на противодействие стрессу, которые при хронической (нелетальной) форме воздействия неблагоприятных факторов будут способствовать отставанию в росте и развитии, а также гибели рыб.

Для выращивания в прудах использовали семейные группы 5x5, 7x5 и 7x9. В качестве контроля в пруды сажали потомство от массового скрещивания трех самок (5, 7, 9) и трех самцов (5, 7, 9), которое представляло однородную смесь личинок всех девяти изученных семейных групп.

### ***Карп ЗУ-НК***

Во второй год исследований были поставлены индивидуальные скрещивания производителей карпа ЗУ-НК из племенного стада ОСПХ «Якоть». Для



постановки индивидуальных скрещиваний были отобраны четыре самки (номера 22, 33, 55, 66) и четыре самца (номера 1, 2, 3, 4) благополучных по внешнему виду, не имеющих механических повреждений и признаков заболеваний (таблицы 3.13, 3.14).

Масса самок колебалась от 6350 до 7580 г, у самцов масса тела была ниже – 4538-4867 г. Все самки имели незначительные колебания в продуктивности, масса полученной от них икры колебалась от 745 до 780 г., что было достаточно для проведения полного диаллельного скрещивания и получения 16 семейных потомств.

Таблица 3.13 – Характеристики самок карпа ЗУ-НК

Номер самки	Масса самки, г	Масса икры, г	Кол-во икринок в 1 г икры, шт.	Всего икринок, шт.
22	7580,0	1409	780	1099020
33	6350,0	1255	759	952545
55	7080,0	1186	745	883570
66	5680,0	1268	745	944660

Таблица 3.14 – Характеристика самцов карпа ЗУ-НК

Номер самца	Масса, г	Объем эякулята, мл
1	4682,0	80,0
2	4867,0	85,0
3	4538,0	82,0
4	4793,0	87,0

Инкубация проходила в аппаратах Вейса и для контроля на чашках Петри. В каждый аппарат помещали до 180 г оплодотворенной икры. Инкубация осуществлялась по принятой технологии искусственного воспроизводства карповых рыб. Развитие икры от начала дробления до вылупления личинок из оболочки икры проходило в течение трех суток. Процент оплодотворения и процент вылупления личинок от оплодотворенной икры представлены в таблицах 3.15 и 3.16.

Как оплодотворение икры во всех семейных группах (в среднем 90,75%), так и вылупление личинок из оболочки икры (в среднем 77,57%) было достаточно высоким, что говорит об оптимальном развитии эмбрионов карпа в среде инкубации.

Таблица 3.15 – Значения процента оплодотворения икры семейных групп карпа ЗУ-НК

Семейная группа	Аппараты Вейса, %	Чашки Петри, %
22x1	87,0	87,33±1,45
22x2	97,0	95,33±2,18
22x3	93,0	92,33±1,76
22x4	95,0	94,33±2,33
33x1	97,0	94,66±1,45
33x2	91,0	90,33±3,48
33x3	88,0	88,00±1,73
33x4	93,0	92,00±2,08
55x1	71,0	73,00±3,60
55x2	89,0	88,33±2,33
55x3	88,0	90,90±1,37
55x4	89,0	81,00±8,50
66x1	92,0	91,33±1,76
66x2	98,0	95,00±1,73
66x3	94,0	92,66±2,96
66x4	90,0	90,33±3,17
<i>Среднее</i>	<i>90,75±1,57</i>	<i>89,50±1,05</i>

Таблица 3.16 – Средние значения процента вылупления личинок от оплодотворенной икры семейных групп карпа ЗУ-НК

Семья	Вылупление от оплодотворенной, %
22x1	31,33±4,05
22x2	94,47±1,75
22x3	82,45±2,18
22x4	94,24±2,25
33x1	65,31±15,57
33x2	61,94±15,95
33x3	95,33±1,45
33x4	94,70±1,41
55x1	88,49±2,83
55x2	82,58±1,94
55x3	63,60±5,51
55x4	51,65±20,07
66x1	87,01±4,72
66x2	87,95±2,65
66x3	67,52±1,66
66x4	92,65±1,22
<i>Среднее</i>	<i>77,57±3,11</i>

В таблице 3.17 и на рисунке 3.6 показаны результаты факторного анализа влияния производителей карпа ЗУ-НК на процент оплодотворения и процент вылупления личинок от оплодотворенной икры. На 35,29% оплодотворение икры определялось самкой, самцы и сочетание производителей не оказали достоверного влияния. Вылупление личинок из икры, напротив, на 7,76% зависит от влияния самцов, и на 60,05% от влияния сочетания самок и самцов.

Таблица 3.17 – Результаты факторного анализа влияния родительских пар карпа ЗУ-НК на оплодотворение и вылупление личинок семейных групп

Признак	Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
% оплодотворения	Самка	889,5	3	296,5	9,54	<b>p&lt;0,001</b>	35,29
	Самец	193,7	3	64,6	2,08	p>0,05	7,68
	Самка*Самец	442,2	9	49,1	1,58	p>0,05	17,54
	Ошибка	994,7	32	31,1			
% вылупления	Самка	976,4	3	325,5	1,72	p>0,05	4,46
	Самец	1696,5	3	565,5	2,988	<b>p&lt;0,05</b>	7,76
	Самка*Самец	13123,5	9	1458,2	7,705	<b>p&lt;0,001</b>	60,05
	Ошибка	6055,8	32	189,2			

Примечание: см. табл.3.5

Показано, что процент оплодотворения достоверно связан с процентом вылупления личинок, коэффициент корреляции составляет  $R = 0,64$ ; ( $p < 0,001$ ).

На третий день после вылупления у личинок начинает формироваться плавательный пузырь, и личинки переходят на свободное плавание. В это время была проведена оценка выживаемости семейных групп после воздействия обезвоживания. Показатели устойчивости личинок семейных групп карпа ЗУ-НК к стрессу (обезвоживание) приведены в таблице 3.18.

Показана высокая изменчивость по выживаемости личинок между 16 семейными группами после воздействия обезвоживания. Так этот показатель колебался от 46,66 до 85,00%. Это позволило нам выделить четыре наиболее устойчивые к обезвоживанию группы - 22x4, 33x1, 55x2, 66x1 и три группы наиболее чувствительные к стрессу - 55x3, 33x4, 22x3.

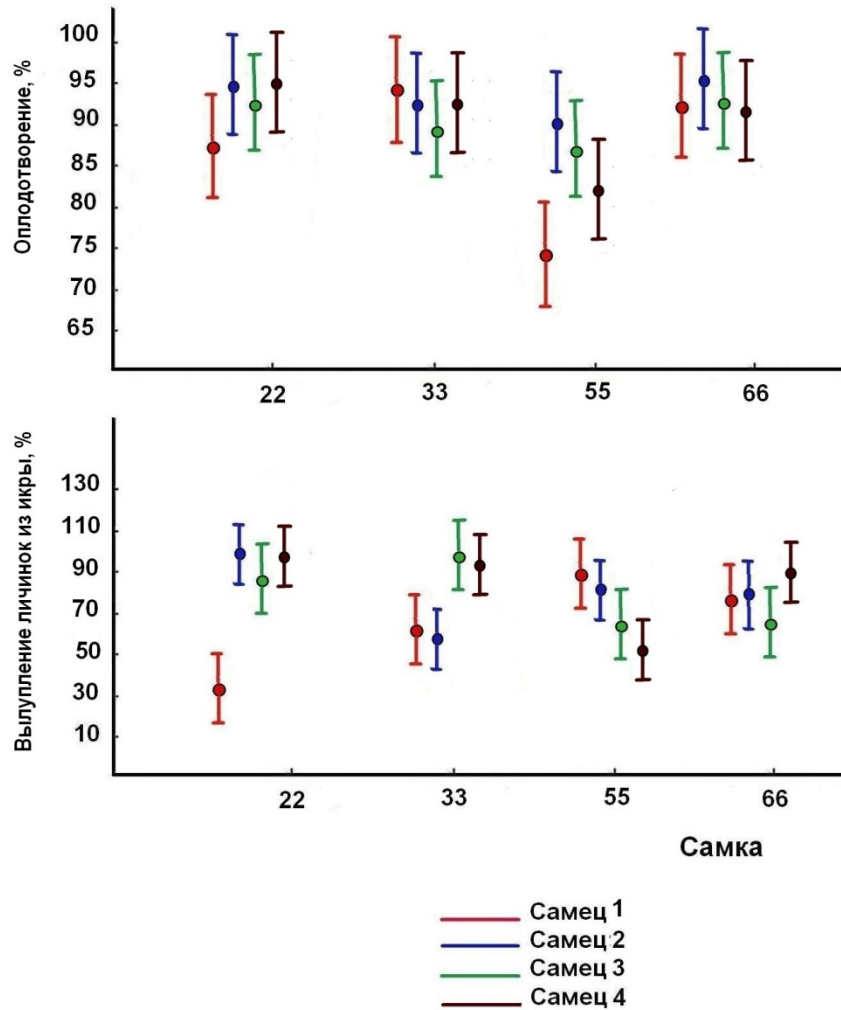


Рисунок 3.6 – Зависимость оплодотворения и вылупления личинок семей карпа ЗУ-НК от комбинации производителей

Результаты дисперсионного анализа представлены в таблице 3.19 и на рисунке 3.7. Показано, что фактор семьи у отводки карпа ЗУ-НК на 78,51% определяет выживаемость личинок после обезвоживания. Семейное влияние на стрессоустойчивость карпа ЗУ-НК выше, чем у загорского карпа. Возможно, это обусловлено более высокой чувствительностью карпа с разбросанным типом чешуи (ЗУ-НК) к неблагоприятным факторам водной среды, чем у карпов чешуйчатого типа (загорский).

Таблица 3.18 – Выживаемость личинок семейных групп карпа ЗУ-НК после обезвоживания

Семья	Выживаемость, %	Выживаемость семей относительно среднего значения	Размах выживаемости, %	Коэффициент вариации
22x1	73,27±8,72	1,14	56,0-83,0	20,6
33x1	80,26±3,04	1,25	76,0-86,0	6,5
55x1	81,66±1,66	1,27	80,0-85,0	3,5
66x1	86,66±3,33	1,35	80,0-90,0	6,7
22x2	61,66±10,13	0,96	45,0-80,0	28,5
33x2	61,66±4,40	0,96	55,0-70,0	12,4
55x2	85,00±2,88	1,32	80,0-90,0	5,9
66x2	58,33±4,40	0,91	50,0-65,0	13,1
22x3	48,33±4,40	0,75	40,0-55,0	15,8
33x3	63,33±3,33	0,98	60,0-70,0	9,1
55x3	46,66±3,33	0,72	40,0-50,0	12,4
66x3	66,66±3,33	1,04	60,0-70,0	8,7
22x4	60,00±5,77	0,93	50,0-70,0	16,6
33x4	46,66±3,33	0,72	40,0-50,0	12,4
55x4	53,33±3,33	0,83	50,0-60,0	10,8
66x4	56,66±3,33	0,88	50,0-60,0	10,2
<i>Среднее</i>	<i>64,38±2,13</i>	<i>1,00</i>	<i>40,0-90,0</i>	<i>22,99</i>

Таблица 3.19 – Дисперсионный анализ выживаемости семейных групп карпа ЗУ- НК после обезвоживания

Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Семья	8086,8	15	539,1	7,79	<b>p&lt;0,001</b>	78,51
Ошибка	2212,6	32	69,1			

Примечание: см. табл.3.5

Таким образом, во время перехода личинок на свободное плавание были выделены семейные группы 22x4, 33x1, 55x2, 66x1 с высокой устойчивостью к стрессу (обезвоживание). Для оценки повторяемости полученных результатов разделения к влиянию обезвоживания личинок, через сутки (24 часа) после перехода семьи на свободное плавание на группах 22x4, 33x1, 55x2 и 66x1 были проведены повторные исследования воздействия обезвоживания на выживаемость. Результаты представлены в таблице 3.20 и рис. 3.7.

Результаты показывают, что наблюдается повторяемость изменчивости показателя выживаемости после обезвоживания для выбранных четырех семейных групп.

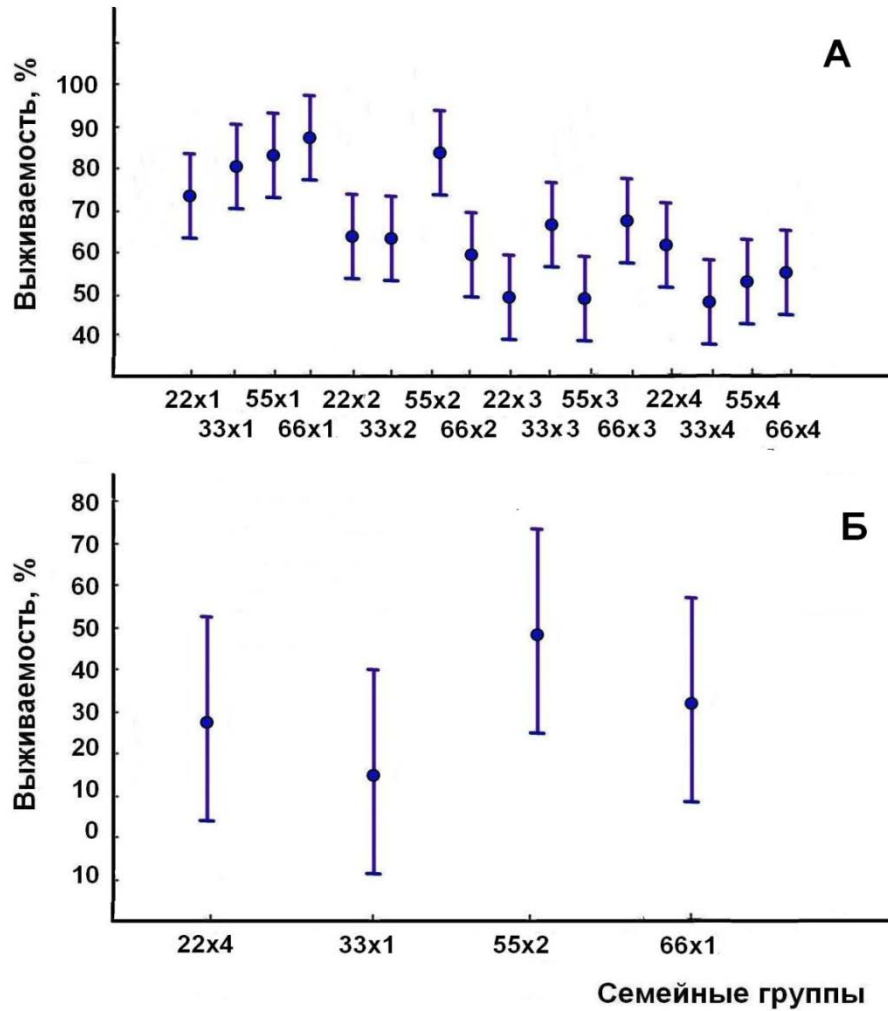


Рисунок 3.7 – Выживаемость семейных групп карпа ЗУ-НК после обезвоживания (А – данные для 16 семейных групп карпа во время перехода личинок на свободное плавание; Б – данные для 4 семейных группы через 24 часа после перехода личинок на активное плавание)

Таблица 3.20– Выживаемость для выбранных семейных групп ЗУ-НК  
(повторение тестирования)

Семья	Выживаемость, %	Выживаемость семей относительно среднего значения
22x4	28,66±10,47	0,84
33x1	17,66±6,96	0,52
55x2	50,00±14,15	1,47
66x1	40,00±10,81	1,17
<b>Среднее</b>	<b>34,08±5,91</b>	<b>1,00</b>

Так во время перехода на активное плавание устойчивость групп 55x2 и 66x1 составляла 85,00±2,88 и 86,66±3,33% (в среднем, 85,83%), а у групп 22x4 и 33x1 - 60,00±5,77 и 80,26±3,04% (70,13%). Различия по устойчивости потомств, определяемых системой скрещивания семейных групп (55x2, 66x1) и (22x4, 33x1) составляет 15,13%.

Через промежуток времени в 24 ч после перехода личинок на активное плавание выживаемость семей 55x2 и 66x1 составляла 50,00±14,15 и 40,00±10,81% (45,00%), а для семей 22x4 и 33x1 - 28,66±10,47 и 17,66±6,96% (23,16%). Наблюдаемое различие по устойчивости между сравниваемыми парами сохраняется и составляет 21,84%.

В таблице 3.21 и на рисунке 3.8 приводятся данные анализа влияния трех факторов: самка, самец, сочетание самок и самцов на выживаемость личинок семейных групп после воздействия обезвоживания.

Таблица 3.21 – Результаты факторного анализа выживаемости семейных групп карпа после обезвоживания

Группа	Эффект	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
ЗУ-НК	Самка	326,0	3	108,7	1,57	p>0,05	3,16
	Самец	5214,0	3	1738,0	25,13	<b>p&lt;0,001</b>	50,62
	Самка*Самец	2546,8	9	283,0	4,09	<b>p&lt;0,001</b>	24,72
	Ошибка	2212,6	32	69,1			

Примечание: см. табл.3.5

Достоверного влияния материнского эффекта у карпа ЗУ-НК не обнаружено, доля влияния самки составляет всего 3,16% при p>0,5. Достоверным является влияние самца (50,62%) и влияние сочетания самки и самца (24,72%).

Анализ выживаемости семей после обезвоживания показывает, что основным фактором, влияющим на устойчивость семей к этому воздействию, является комбинация производителей, сочетание самок и самцов.

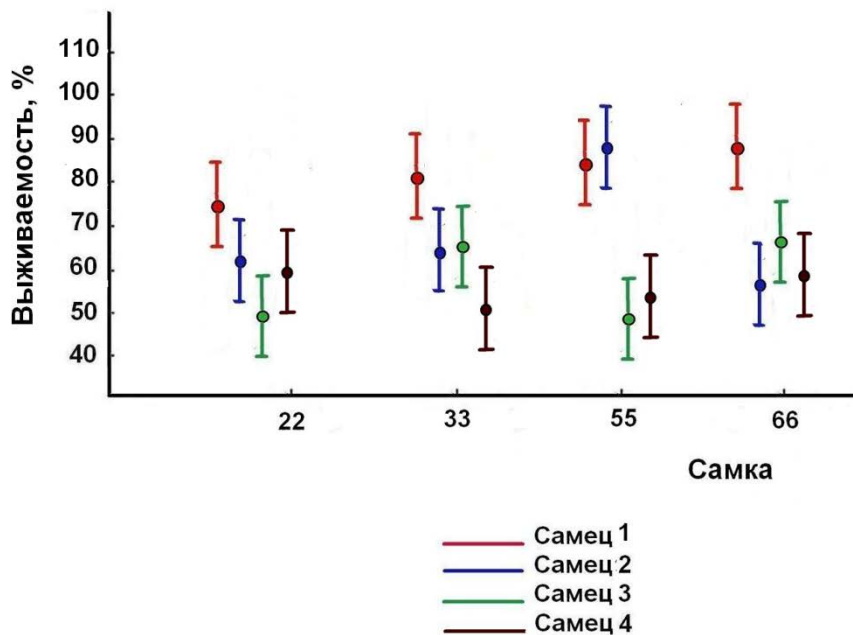


Рисунок 3.8 – Влияние самок и самцов семейных групп карпа 3У-НК на выживаемость личинок после их обезвоживания

Для выращивания в прудах использовали семейные группы 55x2 и 66x1, которые показали самые высокие проценты устойчивости в обоих опытах. В качестве контроля использовали смешенные потомства четырех самок (22, 33, 55 и 66) и четырех самцов (1, 2, 3 и 4), которые представляли однородную смесь всех шестнадцати изученных семейных групп.

Таким образом, изучение устойчивости семейных групп карпа к влиянию стрессового фактора на ранних этапах онтогенеза (обезвоживание личинок) проведено на двух отводках среднерусского карпа – загорский и 3У-НК. Результаты исследования показали высокую изменчивость семейных групп по выживаемости в условиях стресса, что позволило выделить группы семей устойчивые к действию фактора и чувствительные.

Так из 9 семейных групп загорского карпа семьи 5x7, 7x5, 7x9 имели выживаемость, соответственно, 51,11–52,75–41,46%, а семьи 5x9, 7x7 имели выживаемость 12,04–15,40%.



Также и из 16 семейных групп карпа ЗУ-НК выделены устойчивые семьи 55x2 и 66x1 с выживаемостью 85,00 и 86,66%, соответственно, и чувствительные семьи 55x3, 33x4 и 22x3, с выживаемостью 44,66, 46,66 и 48,33%.

Было показано достоверное влияние на уровень стрессоустойчивости личинок семейных групп системы скрещиваний, т.е. комбинации самок и самцов: для загорского карпа на 61,37%, для карпа ЗУ-НК – 24,72%.

На примере загорского карпа проведено изучение особенностей питания личинок семейных групп в зависимости от их устойчивости к влиянию стресса.

Было установлено, что изменчивость семейных групп по показателям активности питания личинок (количества питавшихся личинок и количество проглоченных яиц артемии на одну личинку) достоверно определяется системой скрещиваний - соответственно на 25,60 и 26,31%.

Результатами работы показано, что корреляционная зависимость между показателями устойчивости семейных групп к обезвоживанию и показателями питания (количества питавшихся личинок и интенсивностью питания) не достоверна, коэффициент корреляции соответственно равен -0,12 и -0,25.

## ГЛАВА 4 РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП ПРИ ПРУДОВОМ ВЫРАЩИВАНИИ

### *Загорский карп*

Выращивание сеголеток. Прудовое выращивание выбранных семейных групп загорского карпа показало значительное преимущество опытных рыб, отобранных по стрессоустойчивости на ранних стадиях развития, по таким рыбоводным показателям, как среднее значение массы сеголеток, выживаемость и рыбопродуктивность в прудах (таблица 4.1, рисунок 4.1). Средняя масса сеголеток в опытных группах (среднее значение для трех групп) составляла 34,6 г, а в контроле – 31,79 г, выживаемость при прудовом выращивании в течение летнего периода – 50,05 и 26,79%, рыбопродуктивность – 618,93 и 297,6 кг/га, соответственно. Из этих данных следует, что средняя навеска опытных групп превышает контроль на 8,8%, выживаемость рыб – на 86,82%, рыбопродуктивность опытных групп возрастает относительно контроля на 107,97%

Результаты факторного анализа показывают значимое влияние принадлежности рыб к семейной группе на все полученные результаты рыбоводных показателей (таблица 4.2).

Таблица 4.1 – Рыбоводные характеристики семейных групп загорского карпа (среднее значение  $\pm$  ошибка среднего значения)

Группа	Масса сеголеток, г	Выживаемость в прудах, %	Рыбопродуктивность прудах, кг/га
Опытные скрещивания			
5x5	35,3 $\pm$ 0,29	62,04 $\pm$ 5,17	775,45 $\pm$ 75,3
7x5	32,42 $\pm$ 0,41	42,5 $\pm$ 4,47	488,97 $\pm$ 45,06
7x9	36,08 $\pm$ 1,61	45,6 $\pm$ 2,49	592,38 $\pm$ 41,55
среднее	34,6 $\pm$ 0,74	50,05 $\pm$ 3,69	618,93 $\pm$ 50,39
Контроль			
Контроль	31,79 $\pm$ 1,18	26,79 $\pm$ 2,56	297,6 $\pm$ 17,83

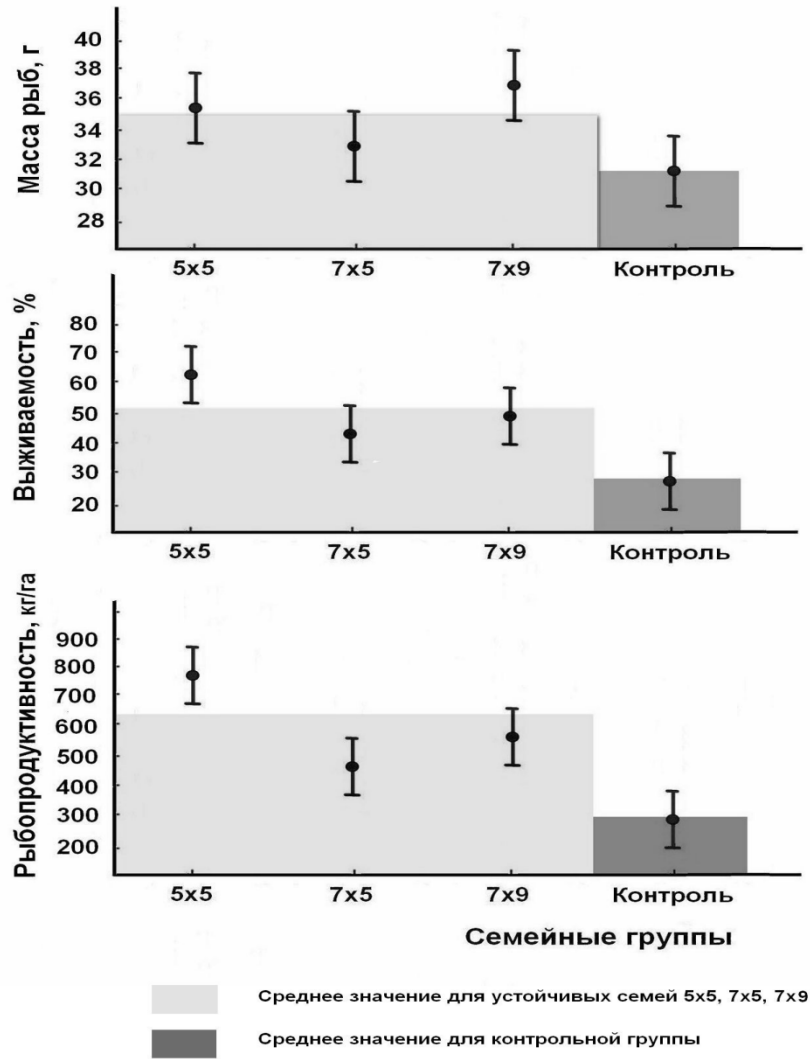


Рисунок 4.1 – Рыбоводные показатели прудового выращивания семейных групп сеголеток загорского карпа

Таблица 4.2 – Результаты анализа рыбоводных показателей семейных групп сеголеток загорского карпа

Исследуемый признак	Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Средняя масса, г	Семья	40,03	3	13,34	4,16	<b>p&lt;0,05</b>	60,96
	ошибка	25,63	8	3,20			
Выживаемость, %	Семья	1878,66	3	626,22	13,99	<b>p&lt;0,001</b>	83,99
	ошибка	357,94	8	44,74			
Рыбопродуктивность, кг/га	Семья	358602	3	119534	16,35	<b>p&lt;0,001</b>	85,97
	ошибка	58478	8	7310			

Примечание: см. табл.3.5

Зимовка. Совместное содержание сеголеток загорского карпа в зимовальных прудах также показало преимущество опытных групп перед контролем по выживаемости рыб в зимовальных прудах (таблица 4.3 и рисунок 4.2). В среднем у групп 5x5, 7x5 и 7x9, выживаемость годовиков в четыре раза превышала показатель контрольной группы.

Таблица 4.3 – Результаты зимовки годовиков загорского карпа

Семья	Выживаемость, % (относительно контрольной группы)
5x5	72,37±8,04
7x5	418,88±209,10
7x9	748,95±19,58
Среднее	413,40±78,91

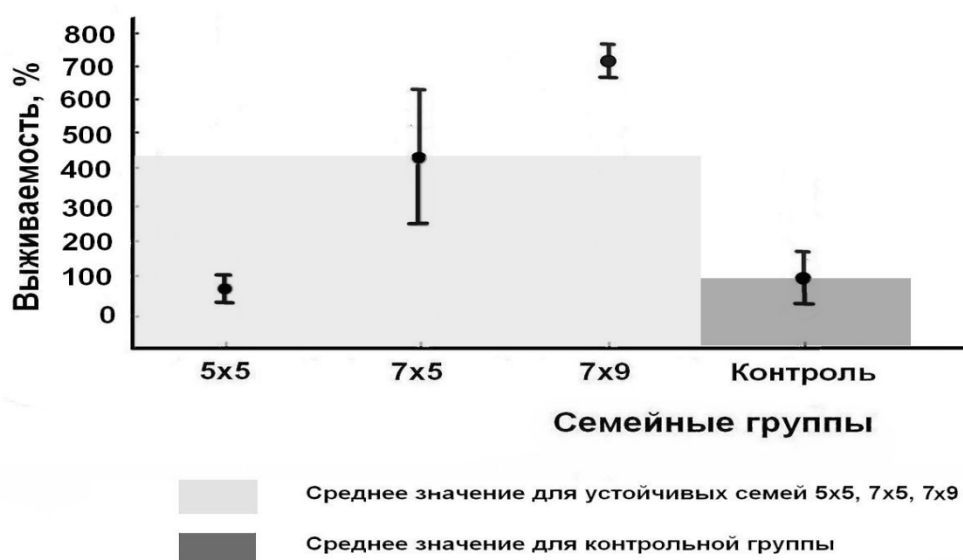


Рисунок 4.2 – Результаты зимовки семейных групп загорского карпа

Из полученных данных следует, что среди опытных семейных групп загорского карпа наблюдается высокая изменчивость по выживаемости в процессе зимовки. Так группа 5x5 показала устойчивость на уровне контрольной группы, в то время как группы 7x5 и 7x9 имеют значимые отличия от состояния контрольных рыб. Что, возможно, имеет прямую зависимость от результатов тестирования личинок этих семейных групп по устойчивости к обезвоживанию в личиночном периоде развития (таблица 3.5). Выживаемость при обезвоживании для семейной группы 5x5 составляла 35,11%, для 7x5 – 52,74%, для 7x9 – 41,46%, в то время как у контрольной группы она равнялась 32,91%. Среднее значение

выживаемости годовиков опытных семейных групп в процессе зимовки достоверно превышает выживаемость годовиков в контроле. Следует отметить, что средняя масса рыб, посаженных на зимовку, мало отличалась во всех изученных группах. Для опытных семейных групп 5x5, 7x5, 7x9 контрольной группы она составляла 35,3, 32,47, 36,08 и 31,79 г, соответственно. Эти данные подтверждаются и результатами факторного анализа, которые показывают, что выживаемость рыб в зимний период на 88,4% определяются влиянием семьи (таблица 4.4).

Таблица 4.4 – Анализ выживаемости семейных групп загорского карпа после зимовки

Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Семья	752068	3	250689	20,33	<b>p&lt;0,001</b>	88,40
Ошибка	98618	8	12327			

Примечание: см. табл.3.5

Выращивание двухлеток. Результаты совместной посадки опытных и контрольных групп годовиков загорского карпа на летнее выращивание показало, что между опытом и контролем не наблюдаются достоверные различия по средней массе двухлеток (таблица 4.5, рисунок 4.3). Выживаемость опытных рыб в прудах составила в среднем 68,98 (размах этого значения между группами 55,15-80,43%), а для контрольной группы 81,63%. В тоже время, величина массонакопления (Км) у опытных семейных групп (среднее 0,20±0,01, размах 0,15-0,23%) достоверно выше, чем у контроля (среднее значение составляет 0,18±0,01%). Что указывает на быстрый рост семейных групп рыб на втором году жизни.

Таблица 4.5 – Результаты выращивания двухлеток загорского карпа

Группа	Ср. масса при посадке в пруд, г	Ср. масса при облове рыб, г	Выживаемость, %	Км
Опытные группы				
5x5	26,65±2,75	1040±30	80,43±19,56	0,23±0,01
7x5	57,65±2,55	1060±40	68,65±4,26	0,21±0,00
7x9	27,55±1,55	470±190	55,15±31,39	0,15±0,03
Среднее	37,28±17,64	860±90	68,08±18,40	0,20±0,01
Контроль				
Контроль	56,07±8,85	880±120	81,63±10,58	0,18±0,01

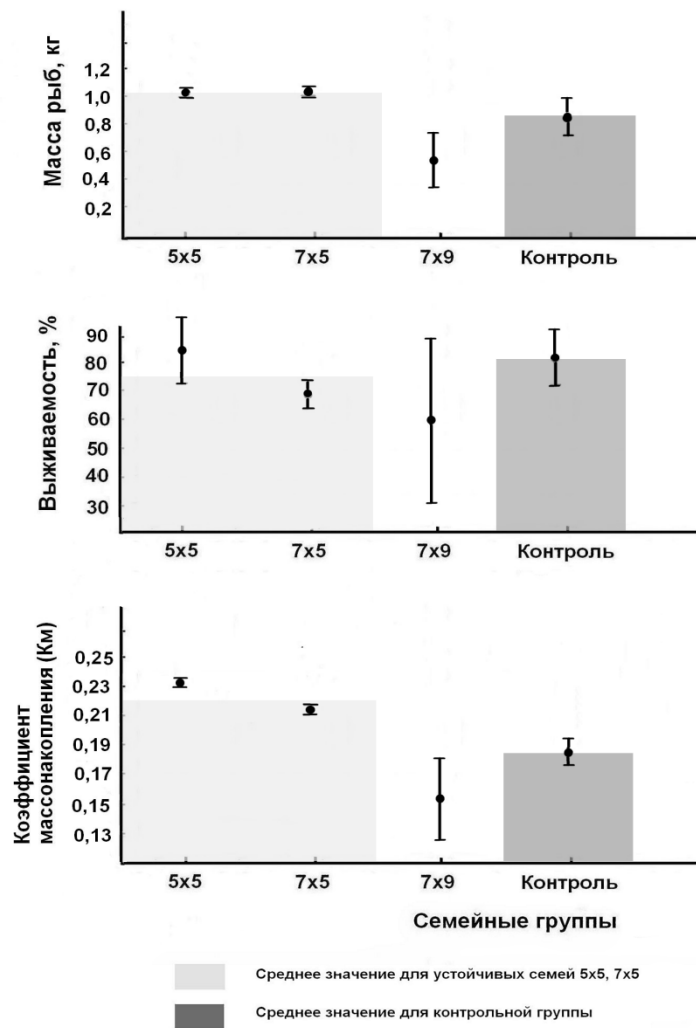


Рисунок 4.3 – Рыбоводные показатели семейных групп двухлеток загорского карпа

Примечание: повышенная изменчивость рыбоводных показателей для группы двухлеток 7x9 представлена без выделения

Показано, что изменчивость для группы 7x9 высокая по всем определяемым показателям – конечная средняя масса рыб в группе, выживаемость и значение коэффициента массонакопления. При совместном выращивании всех опытных и контрольных групп в одном пруду причину выявляемой повышенной изменчивости рыбоводных данных для одной отдельной группы объяснить сложно.

Проведенный факторный анализ (таблица 4.6) показал, что из всех изученных рыбоводных показателей отмечается достоверное семейное влияние только по скорости роста рыб (влияние семьи составляет 68,57%).

Таблица 4.6 – Результаты анализа рыбоводных показателей двухлеток загорского карпа

Показатель	Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Ср. масса, г	Семья	0,462	3	0,15	2,27	p>0,05	46,01
	ошибка	0,542	8	0,06			
Выживаемость, %	Семья	1191,01	3	397,00	0,51	p>0,05	16,25
	ошибка	6135,24	8	766,91			
Коэффициент массонакопления	Семья	0,024	4	0,0061	7,03	<b>p&lt;0,01</b>	68,57
	ошибка	0,011	13	0,0008			

Примечание: см. табл.3.5

### ***Карп ЗУ-НК***

Выращивание сеголеток. Прудовое выращивание семейных групп карпа ЗУ-НК оценивали по таким рыбоводным показателям, как среднее значение массы сеголеток, выживаемость и рыбопродуктивность в прудах (таблица 4.7, рисунок 4.4). Полученные данные показывают, что наблюдаются достоверные различия по средней массе сеголеток – опытные группы  $130,82 \pm 8,50$ г (размах между семьями 124,71-136,97г), а у контроля  $214,61 \pm 71,28$ г.

Таблица 4.7 – Рыбоводные характеристики семейных групп карпа ЗУ-НК

Группа	Средняя масса, г	Выживаемость, %	Рыбопродуктивность, кг/га
Опытные скрещивания			
55x2	$136,93 \pm 6,38$	$3,72 \pm 0,65$	$82,04 \pm 6,07$
66x1	$124,71 \pm 10,61$	$15,46 \pm 5,77$	$217,62 \pm 49,25$
среднее	$130,82 \pm 8,50$	$9,59 \pm 3,21$	$149,83 \pm 27,66$
Контроль	$214,61 \pm 71,28$	$3,54 \pm 1,85$	$178,92 \pm 75,42$

По выживаемости опытные сеголетки более чем в 2,5 раза превышают контрольные показатели (у опыта среднее значение выживаемости равно  $9,59 \pm 3,21\%$ , размах выживаемости между семьями 3,72-15,46%, у контроля –  $3,54 \pm 1,85\%$ ). Различия по рыбопродуктивности зависели от средней навески рыбы

и, поэтому, у опыта она составляла  $149,83 \pm 27,66$  кг/га (размах 82,04-217,62 кг/га), а у контрольных рыб -  $178,92 \pm 75,42$  кг/га.

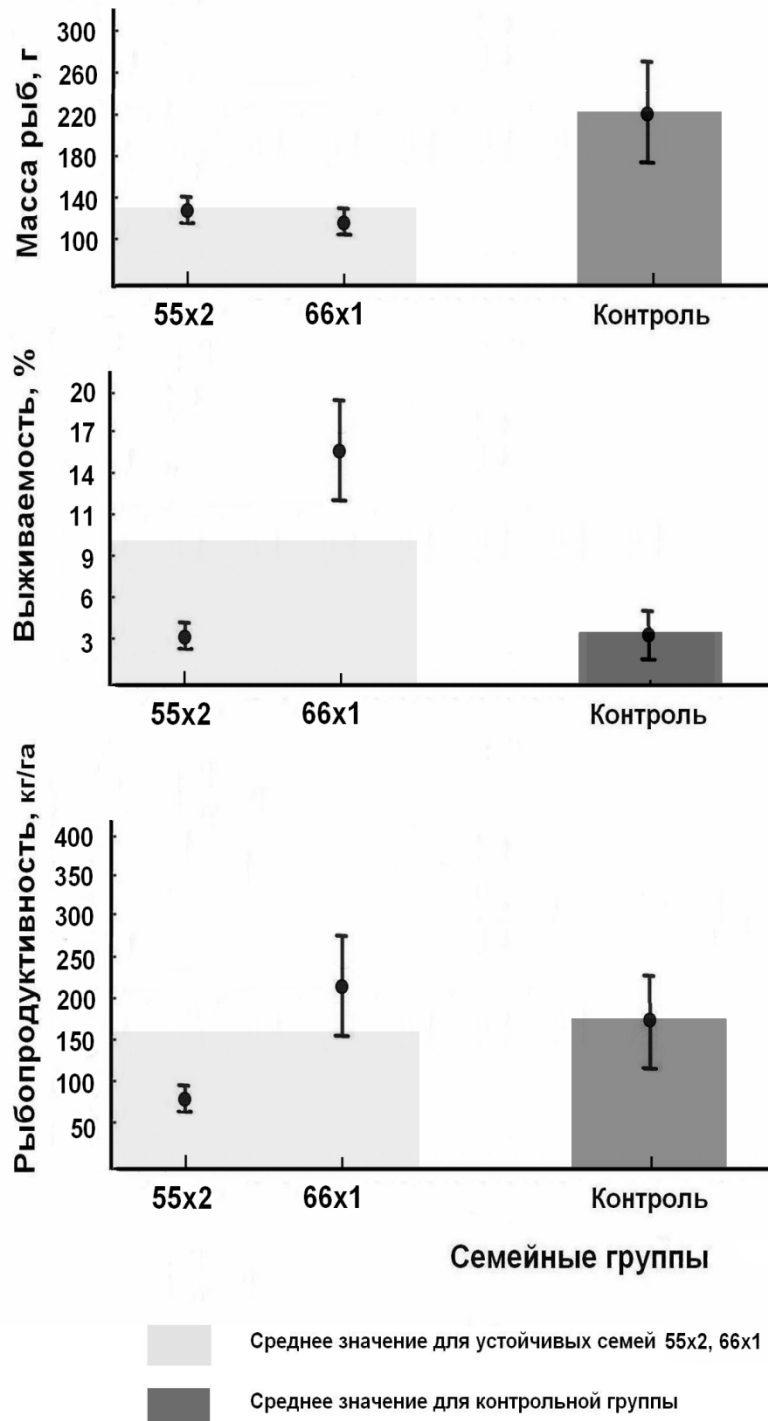


Рисунок 4.4 – Рыбоводные показатели сеголеток семейных групп карпа ЗУ-НК



Результаты факторного анализа не показали значимого влияния принадлежности рыб к семейной группе на все полученные результаты рыбоводных показателей (таблица 4.8). Тем не менее, наибольшее значение семейного влияния отмечается по выживаемости рыб при прудовом выращивании (влияние семьи составляет 55,65%).

Таблица 4.8 – Результаты анализа рыбоводных показателей семейных групп карпа ЗУ-НК

Показатель	Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Ср. масса, г	Семья	14262,7	2	7131,4	1,36	p>0,05	31,22
	ошибка	31411,5	6	5235,3			
Выживаемость, %	Семья	280,26	2	140,1	3,76	p>0,05	55,65
	ошибка	223,31	6	37,2			
Рыбопродуктивность, кг/га	Семья	29265,3	2	14632,6	1,79	p>0,05	37,43
	ошибка	48917,5	6	8152,9			

Примечание: см. табл.3.5

Зимовка. Совместное содержание опытных и контрольных групп рыб в зимний период проводили как в условиях зимовальных прудов, так и в аквариальной (таблица 4.9).

Таблица 4.9 – Результаты зимовки годовиков карпа ЗУ-НК в прудах и аквариальных условиях ВНИИПРХа

Место зимовки	Группа	Выживаемость, %
Аквариальная	Опытные скрещивания	
	55x2	53,12
	66x1	33,33
	Среднее	43,21±9,89
	Контроль	
		62,63
Зимовальные пруды	Опытные скрещивания	
	55x2	27,6
	66x1	7,56
	Среднее	17,58±10,03
	Контроль	
		32,1

Из полученных данных следует, что контрольная рыба имела преимущество по выживаемости, как в прудах, так и в аквариумах. Для зимовальных прудов это преимущество составило 82,59%, для аквариальных условий – 44,94%.

Преимущества контрольной группы перед опытными семейными группами по результатам зимовки можно объяснить средним весом сеголеток – у контроля он составлял  $214,61 \pm 71,28$  г, а у опытных рыб средняя масса составляла  $130,82$  г (размах между опытными группами  $124,7 - 136,9$  г).

Выращивание двухлеток. Результаты совместной посадки опытных и контрольных групп годовиков на летнее выращивание показало, что между опытом и контролем не наблюдаются достоверные различия по средней массе двухлеток и выживаемости рыб (таблица 4.10, рисунок 4.5). Для опытных групп средняя масса двухлеток составляла  $958,56 \pm 55,74\%$  (размах между семьями  $947,80-969,50\%$ ), для контроля -  $941,9 \pm 73,12\%$ . Выживаемость в опыте составляла  $75,95 \pm 19,05\%$  (размах между семьями  $70,4-81,5\%$ ), а в контроле -  $79,0 \pm 13,0\%$ .

Таблица 4.10 – Результаты выращивания двухлеток карпа ЗУ-НК

Группа	Ср. масса при посадке в пруд, г	Ср. масса при облове рыб, г	Выживаемость, %	Км
Опытные группы				
55x2	$65,63 \pm 10,50$	$969,5 \pm 96,65$	$81,5 \pm 7,55$	$0,19 \pm 0,007$
66x1	$42,76 \pm 0,39$	$947,8 \pm 14,82$	$70,4 \pm 30,54$	$0,21 \pm 0,010$
Среднее	$54,19 \pm 14,53$	$958,56 \pm 55,74$	$75,95 \pm 19,05$	$0,20 \pm 0,009$
Контроль				
	$91,49 \pm 16,69$	$941,9 \pm 73,12$	$79,0 \pm 13,0$	$0,17 \pm 0,007$

Примечание: Км – коэффициент массонакопления

В тоже время темпы весового роста (показатель коэффициента массонакопления Км) двухлеток опытных рыб достоверно превышали контроль -  $0,20 \pm 0,009\%$ , (размах между семьями  $0,19-0,21$ ) и  $0,17 \pm 0,007$ , соответственно, у опыта и контроля.

Факторный анализ не показал достоверного влияния семейной группы на рыбоводные показатели двухлеток карпа ЗУ-НК, но для показателя роста Км влияние семьи была близка к достоверности ( $p=0,05$ ), значение коэффициента массонакопления на  $80\%$  определялась влиянием семейной группы (таблица 4.11).

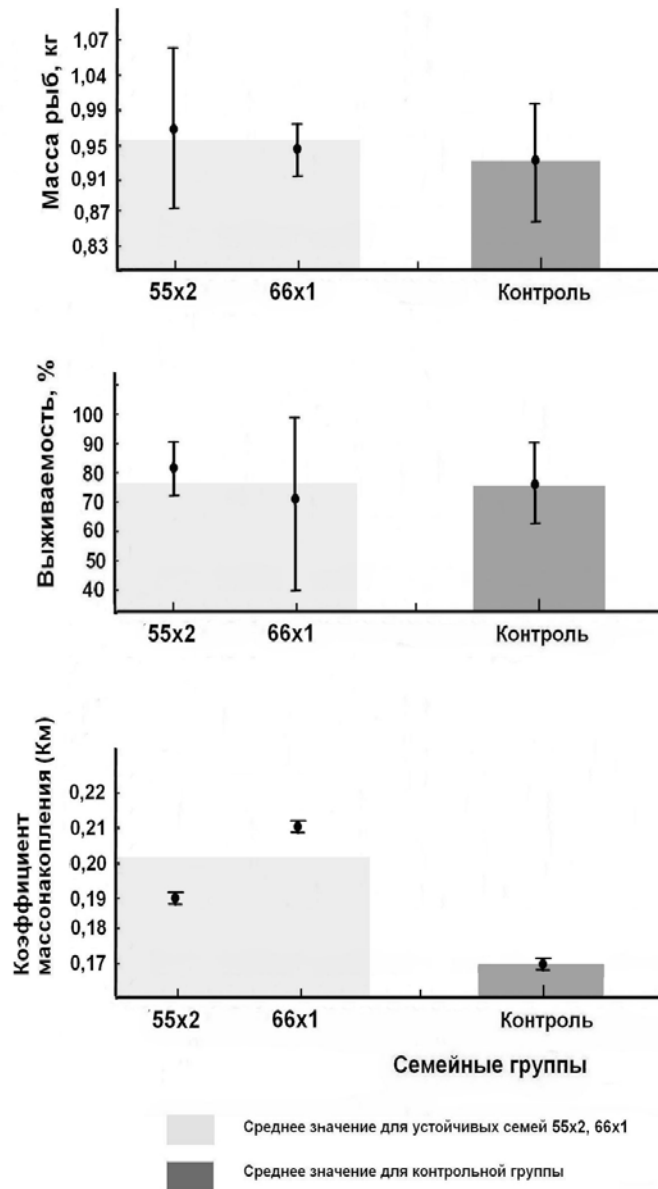


Рисунок 4.5 – Рыбоводные показатели двухлеток семейных групп карпа ЗУ-НК

Таблица 4.11 – Результаты анализа рыбоводных показателей двухлеток карпа ЗУ-НК

Показатель	Фактор	SS	df	MS	F	p	$\eta^2$ , %
Ср. масса, г	Семья	4097	3	1366	0,13	$p > 0,05$	8,97
	ошибка	41564	4	10391			
Выживаемость, %	Семья	182,69	3	60,90	0,085	$p > 0,05$	5,99
	ошибка	2865,41	4	716,35			
Коэффициент массонакопления	Семья	0,002	3	0,00073	5,79	$p > 0,05$	80,0
	ошибка	0,0005	4	0,00012			

Примечание: см. табл.3.5

### *Морфометрические исследования. Загорский карп*

Семья - потомство от индивидуального скрещивания, есть тот уровень дискретности в пределах вида, на котором могут быть дифференцированы группы с генетическими контролируемыми различиями по комплексу признаков. Эти группы и могут стать предметом отбора (Волчков и др., 1986). В тоже время, многие морфологические признаки, не имея самостоятельного значения, оказываются коррелятивно связанными с определенными благоприятными для организма физиологическими приобретениями. Следует говорить о приспособительном значении морфологических изменений по многим признакам в различных условиях внешней среды (Шмальгаузен, 1968). Ранее у рыб уже была установлена сопряженная изменчивость стрессоустойчивости и морфотипа (Волчков и др., 1986; Радецкий, 1989; Симонов, Попов, 2008).

Сеголетки. Проводили морфологическое описание сеголеток семейных групп загорского карпа (5x5, 7x5, 7x9 и контроль). Полученные показатели морфотипа в виде индексов, представлены в таблице 4.12. Определяли среднее значение индекса морфометрического показателя для каждой исследуемой группы рыб, ошибку среднего и стандартное отклонение от среднего значения.

Использовали дискриминантный анализ, который позволяет снижать до минимума влияние разброса признаков внутри группы на фоне акцентирования межгрупповых различий. При этом точность разделения групп повышается пропорционально количеству признаков, вовлеченных в комплексный анализ.

Проведение пошагового дискриминантного анализа позволило расположить признаки семейных групп сеголеток карпа в пространстве дискриминантных функций в виде пересекающихся плоскостей (рисунок 4.6), с разной степенью пересечения между собой. Лямбда Уилкса равна 0,21, при  $p < 0,001$ .

Таблица 4.12 – Индексы морфологических признаков сеголеток семейных групп загорского карпа

Признак	5x5	7x5	7x9	Контроль
	$M \pm m$ $\delta$	$M \pm m$ $\delta$	$M \pm m$ $\delta$	$M \pm m$ $\delta$
Длина тела, см	9,34±0,09 0,72	9,51±0,07 0,61	9,94±0,11 0,89	10,83±0,1 0,82
Длина головы, см	2,81±0,03 0,27	3,00±0,04 0,32	2,87±0,03 0,28	3,17±0,03 0,29
Масса, г	20,76±0,39 4,3	20,15±0,39 3,22	26,19±0,78 6,38	31,2±0,8 6,26
Пластические признаки, в % длины тела				
Длина туловища	69,23±0,39 3,00	68,11±0,34 2,78	70,68±0,38 3,09	70,04±0,37 2,91
Заглазничный отдел головы	15,60±0,09 0,74	15,90±0,10 0,87	15,30±0,12 1,04	15,82±0,12 0,94
Длина головы	30,21±0,34 2,68	31,55±0,31 2,56	29,00±0,37 3,02	29,35±0,36 2,82
Высота головы	25,09±0,20 1,56	25,02±0,17 1,42	24,79±0,16 1,30	24,79±0,17 1,34
Наибольшая высота тела	37,04±0,20 1,60	35,81±0,24 1,95	37,09±0,18 1,51	36,49±0,21 1,65
Наименьшая высота тела	12,77±0,09 0,76	12,35±0,08 0,67	12,44±0,08 0,68	12,67±0,11 0,86
Антедорсальное расстояние	55,10±0,26 2,03	55,33±0,17 1,42	53,91±0,20 1,63	55,44±0,33 2,59
Постдорсальное расстояние	21,40±0,21 1,63	20,23±0,18 1,46	20,41±0,23 1,91	20,96±0,18 1,47
Длина хвостового стебля	16,46±0,16 1,29	16,76±0,13 1,13	15,77±0,13 1,09	16,89±0,16 1,25
Длина основания спинного плавника	32,24±0,26 2,03	34,16±0,24 1,97	34,11±0,29 2,41	32,92±0,26 2,08
Высота спинного плавника	17,18±0,24 1,87	16,67±0,20 1,65	16,53±0,24 2,00	17,04±0,33 2,62
Длина основания анального плавника	7,43±0,18 0,95	7,73±0,09 0,80	7,81±0,11 0,95	7,53±0,10 0,81
Высота анального плавника	16,69±0,11 0,85	16,31±0,14 1,17	15,40±0,15 1,27	16,66±0,19 1,55
Длина пектрального плавника	20,71±0,13 1,06	20,38±0,12 0,99	18,88±0,11 0,97	20,68±0,14 1,15
Длина вентрального плавника	17,47±0,19 1,47	17,39±0,17 1,41	15,55±0,15 1,29	16,93±0,22 1,77
Пектоцентрально-вентральное расстояние	21,24±0,23 1,82	21,01±0,19 1,60	22,47±0,23 1,93	21,35±0,23 1,83
Вентроанальное расстояние	24,94±0,26 2,06	23,67±0,23 1,91	27,32±0,20 1,67	25,36±0,29 2,28
Пластические признаки, в % длины головы				
Длина рыла	31,75±0,44 3,40	30,94±0,43 3,56	31,05±0,47 3,88	30,09±0,55 4,34
Диаметр глаза	22,63±0,25 1,94	22,68±0,29 2,42	22,68±0,25 2,10	22,06±0,30 2,34
Заглазничный отдел головы	51,94±0,51 3,98	50,59±0,41 3,38	53,10±0,52 4,30	54,20±0,51 4,05
Высота головы	83,43±0,80 6,20	79,56±0,56 4,60	86,10±0,90 7,34	84,90±0,72 5,69

Примечание:  $M \pm m$  – средняя и ошибка,  $\delta$  – стандартное отклонение от среднего значения

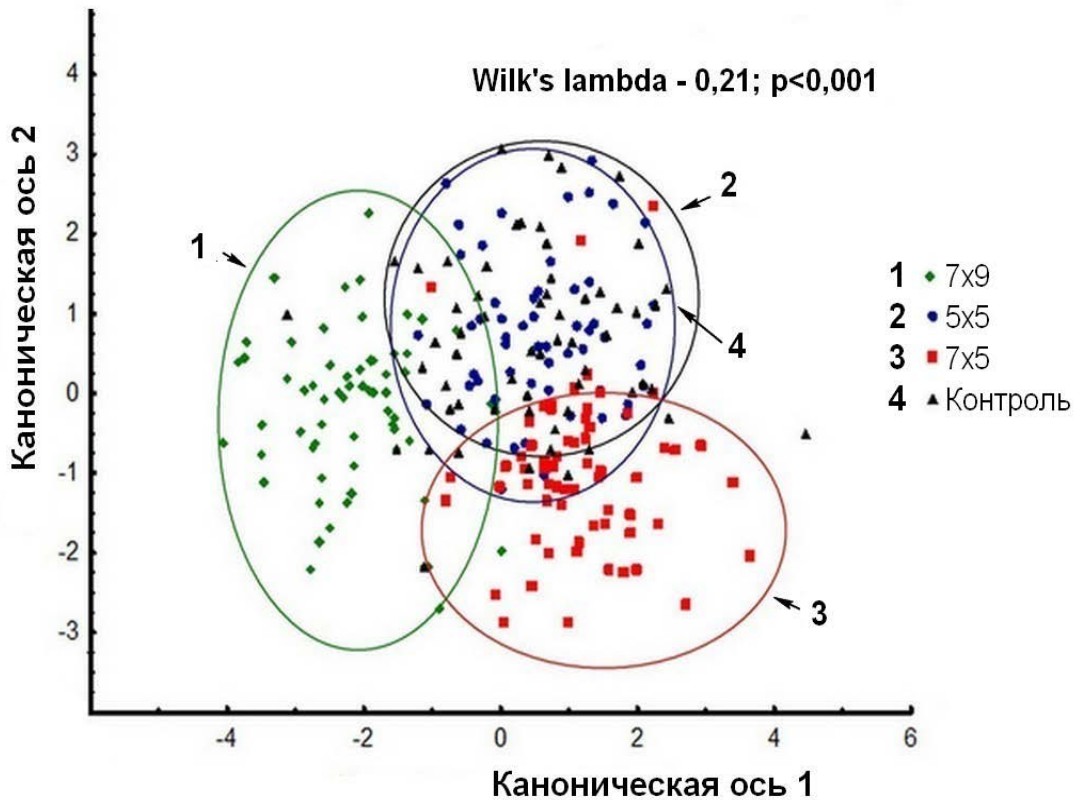


Рисунок 4.6 – Распределение совокупности признаков сеголеток четырех групп загорского карпа в пространстве дискриминантных функций

Высокие значения канонических корреляций (таблица 4.13) показывают достоверное расхождение семейных групп по всему комплексу индексов морфотипа. Расстояния между центрами групп в пространстве дискриминантных функций называются расстояниями Махаланобиса  $D_M$  (таблица 4.14) и представляют собой наиболее точную оценку межпопуляционных различий, определяемых на фоне минимизированной внутригрупповой дисперсии (Морев, 1999).

Таблица 4.13 – Канонический анализ, хи-квадрат тест

	Собст. значение	Канонич. корреляция	Лямбда Уилкса	Хи-квадрат	df	p
0	1,708665	0,794238	0,213270	373,1647	45	<b>0,000000</b>
1	0,502787	0,578420	0,577678	132,5206	28	<b>0,000000</b>
2	0,151906	0,363144	0,868126	34,1525	13	0,001141

Таблица 4.14 – Расстояние Махаланобиса  $D_M$  между группами сеголеток загорского карпа (F-критерий Фишера,  $p$  –уровень значимости)

	5x5	7x5	7x9	Контроль
	$D_M / F / p$	$D_M / F / p$	$D_M / F / p$	$D_M / F / p$
5x5	0	3,4 / 6,7 / <b>0,000</b>	8,6 / 17,0 / <b>0,000</b>	1,2 / 2,4 / <b>0,003</b>
7x5	3,4 / 6,7 / <b>0,000</b>	0	11,3/ 23,5 / <b>0,000</b>	3,5 / 7,0 / <b>0,000</b>
7x9	8,6 / 17,0 / <b>0,000</b>	11,3/ 23,5 / <b>0,000</b>	0	7,9 / 15,9 / <b>0,000</b>
Контроль	1,2 / 2,4 / <b>0,003</b>	3,5 / 7,0 / <b>0,000</b>	7,9 / 15,9 / <b>0,000</b>	0

Все значения расстояния Махаланобиса высоко достоверны, что позволило классификационному анализу создать матрицу классификации (таблица 4.15). На основании промеров признаков морфотипа и определения индексов вероятность правильной идентификации сеголеток к группам 5x5, 7x5 и 7x9 составляет 62,71-90,90%. Наибольшую роль в разделении исследуемых семейных групп играли десять признаков морфотипа, представленные в таблице 4.16.

Таблица 4.15 – Матрица классификации (точность соотнесения сеголеток к семейной группе загорского карпа)

	процент	5x5	7x5	7x9	Контроль
5x5	62,71	37	9	2	11
7x5	80,30	6	53	2	5
7x9	90,90	2	2	60	2
Контроль	49,18	14	10	7	30

Полученные данные разделения сеголеток в пространстве дискриминантных функций, построенном на индексах морфометрических признаков, позволяет оценить расстояние между семьями. А также соотнести результаты этой оценки с данными по выживаемости этих семейных групп в раннем онтогенеза загорского карпа (таблица 3.5).

Семейная группа 5x5 имеет устойчивость по выживаемости личинок к обезвоживанию, по величине соразмерную с контрольной группой -  $35,13 \pm 11,48$  и  $33,27 \pm 14,57\%$ , соответственно (или 1,06 относительно контроля). Расстояние Махаланобиса между группой 5x5 и контролем составляет 1,2. Для групп 7x5 и 7x9 выживаемость личинок при обезвоживании составляла  $52,74 \pm 8,94$  и  $41,46 \pm 4,92\%$  (или 1,50 и 1,25 относительно контроля), соответственно.

Дискриминантный анализ показал большое расстояние Махаланобиса между группой 7x5 и контролем, которое равно 3,5, а между группой 7x9 и контролем – 7,9.

Таблица 4.16 – Признаки морфотипа с наибольшим вкладом в дискриминантную функцию (сеголетки загорского карпа)

Индекс	Уилкса лямбда	Частная лямбда	F	p	Толерантн ость	1-Толерант- ность (R <sup>2</sup> )
Длина грудного плавника	0,248	0,857	12,945	0,000	0,714	0,285
Вентроанальное расстояние	0,264	0,805	18,779	0,000	0,508	0,491
Длина брюшного плавника	0,243	0,875	11,137	0,000	0,599	0,400
Основание спинного плавника	0,226	0,942	4,741	0,003	0,593	0,406
Антедорсальное расстояние	0,234	0,911	7,619	0,000	0,600	0,399
Длина головы	0,232	0,916	7,136	0,000	0,120	0,879
Высота головы	0,221	0,962	3,034	0,029	0,478	0,521
Заглазничный отдел головы	0,226	0,941	4,816	0,002	0,571	0,428
Постдорсальное расстояние	0,222	0,956	3,524	0,015	0,676	0,323
Основание анального плавника	0,220	0,966	2,720	0,045	0,807	0,192

Примечание: R<sup>2</sup> – коэффициент множественной корреляции данной переменной со всеми другими переменными в модели

Двухлетки. Проводили морфологическое описание признаков двухлеток семейных групп загорского карпа (5x5, 7x5, 7x9 и контроль). Полученные показатели морфотипа в виде индексов, представлены в таблице 4.17.

Определяли среднее значение морфометрического показателя для каждой исследуемой группы рыб, ошибку среднего и стандартное отклонение от среднего значения.

Проведение пошагового дискриминантного анализа позволило расположить признаки семейных групп двухлеток в пространстве дискриминантных функций в виде пересекающихся плоскостей (рисунок 4.7). Лямбда Уилкса равна 0,23, при  $p < 0,001$ .



Таблица 4.17 – Индексы морфологических признаков двухлеток семейных групп загорского карпа

Признак	5x5	7x5	7x9	Контроль
	M±m δ	M±m δ	M±m δ	M±m δ
Длина тела, см	32,12±0,32 1,72	33,66±0,28 1,53	29,44±0,31 1,72	30,61±0,64 2,95
Длина головы, см	8,25±0,12 0,67	8,52±0,09 0,49	7,79±0,09 0,51	7,82±0,16 0,76
Масса, кг	0,99±0,02 0,14	1,00±0,02 0,15	0,67±0,02 0,12	0,80±0,05 0,25
Пластические признаки, в % длины тела				
Длина туловища	74,38±0,26 1,39	74,86±0,29 1,58	73,61±0,15 0,85	72,77±1,82 8,37
Заглазничный отдел головы	15,64±0,16 0,87	15,54±0,16 0,90	15,79±0,13 0,72	15,36±0,15 0,69
Длина головы	25,67±0,25 1,34	25,33±0,23 1,27	26,46±0,17 0,95	25,57±0,24 1,10
Высота головы	22,99±0,30 1,59	21,87±0,19 1,04	23,07±0,19 1,04	22,69±0,29 1,35
Наибольшая высота тела	40,08±0,38 2,01	36,62±0,22 1,23	37,43±0,35 1,94	37,91±0,48 2,21
Наименьшая высота тела	14,89±0,12 0,64	14,34±0,07 0,39	13,61±0,08 0,44	14,16±0,13 0,60
Антдорсальное расстояние	55,07±0,51 2,70	51,81±0,39 2,14	53,75±0,23 1,31	54,00±0,37 1,73
Постдорсальное расстояние	18,30±0,22 1,16	18,10±0,30 1,64	18,05±0,22 1,25	18,13±0,21 0,98
Длина хвостового стебля	15,44±0,16 0,85	14,86±0,13 0,73	15,10±0,17 0,94	15,06±0,19 0,90
Длина основания спинного плавника	37,06±0,35 1,87	38,53±0,32 1,74	37,46±0,28 1,55	37,33±0,33 1,54
Длина основания анального плавника	7,75±0,13 0,70	8,30±0,17 0,91	8,32±0,13 0,73	8,35±0,12 0,59
Высота анального плавника	12,55±0,19 1,02	12,38±0,27 1,47	13,10±0,13 0,73	13,02±0,19 0,88
Пектоцентральный расстояние	26,60±0,18 0,98	26,97±0,2 1,10	25,17±0,20 1,10	26,13±0,31 1,44
Вентроанальное расстояние	28,80±0,26 1,40	28,12±0,30 1,61	28,59±0,29 1,62	28,20±0,36 1,66
Пластические признаки, в % длины головы				
Длина рыла	30,08±0,53 2,82	28,19±0,44 2,42	31,24±0,44 2,42	31,21±0,65 2,97
Диаметр глаза	15,99±0,36 1,90	15,38±0,21 1,14	15,06±0,30 1,67	15,40±0,25 1,15
Заглазничный отдел головы	60,95±0,43 2,30	61,35±0,42 2,27	59,67±0,36 2,00	60,10±0,50 2,30
Высота головы	89,60±0,90 4,79	86,46±0,82 4,41	87,30±0,88 4,87	88,83±1,25 5,75

Примечание: M±m – средняя и ошибка, δ – стандартное отклонение от среднего значения

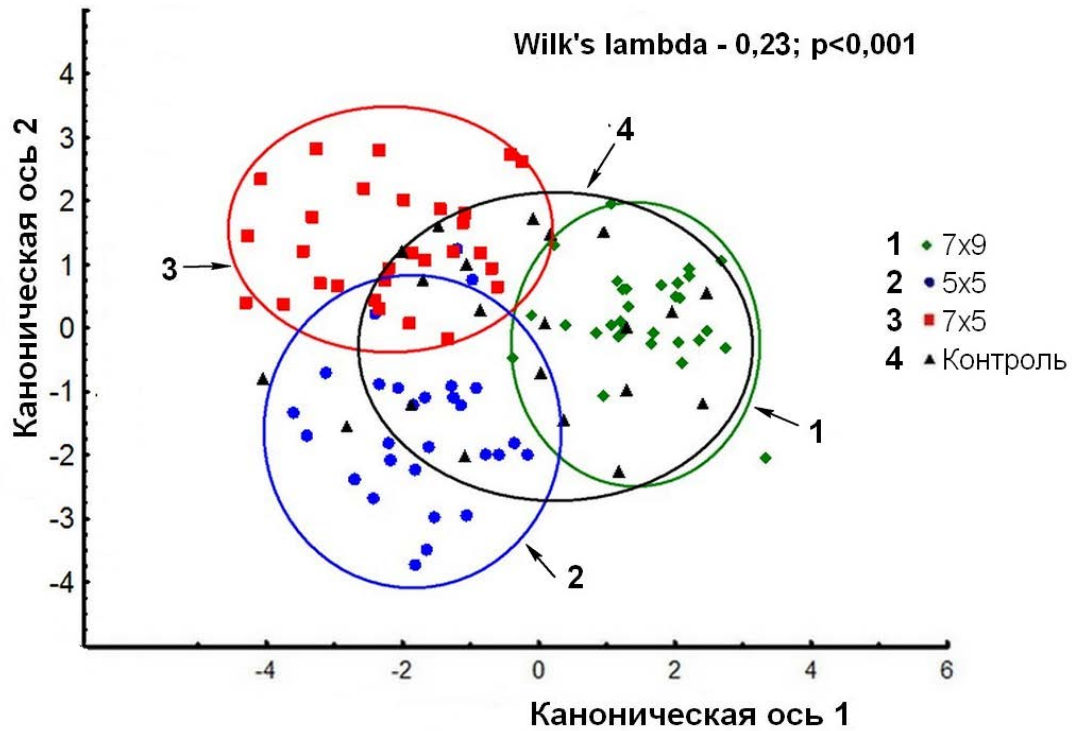


Рисунок 4.7 – Распределение совокупности признаков двухлеток четырех групп загорского карпа в пространстве дискриминантных функций

Высокие значения канонических корреляций (таблица 4.18) показывают достоверное расхождение семейных групп по всему комплексу индексов морфотипа. Все исследуемые семьи (5x5, 7x5 и 7x9) примерно одинаково удалены друг от друга (таблица 4.19). Расстояние Махаланобиса колеблется в узком диапазоне - от 8,00 до 8,99. Опытные группы двухлеток равноудалены и от контроля, расстояние Махаланобиса колеблется от 2,38 до 4,00 (таблица 4.19). Все значения расстояния Махаланобиса высоко достоверны.

Таблица 4.18 – Канонический анализ, хи-квадрат тест

	Собст. значение	Канонич. корреляция	Лямбда Уилкса	Хи-квадрат	df	p
0	1,265	0,747	0,197	162,04	30	<b>0,000</b>
1	1,078	0,720	0,448	80,28	18	<b>0,000</b>
2	0,073	0,262	0,931	0,93	8	0,522

Таблица 4.19 Расстояние Махаланобиса  $D_M$  между группами двухлеток загорского карпа (F-критерий Фишера,  $p$  – уровень значимости)

	5x5	7x5	7x9	Контроль
	$D_M / F / p$	$D_M / F / p$	$D_M / F / p$	$D_M / F / p$
5x5	0	8,01 / 10,4 / <b>0,000</b>	8,99 / 11,9 / <b>0,000</b>	3,71 / 4,1 / <b>0,000</b>
7x5	8,01 / 10,4 / <b>0,000</b>	0	8,0 / 10,8 / <b>0,000</b>	4 / 4,4 / <b>0,000</b>
7x9	8,99 / 1,9 / <b>0,000</b>	8,0 / 10,8 / <b>0,000</b>	0	2,38 / 2,38 / <b>0,006</b>
Контроль	3,71 / 4,1 / <b>0,000</b>	4 / 4,4 / <b>0,000</b>	2,38 / 2,68 / <b>0,006</b>	0

Примечание:  $D_M$  - расстояние Махаланобиса, F - значения критерия Фишера и  $p$  - уровни достоверности загорского карпа

На основании дискриминантной функции создана матрица классификации (таблица 4.20). Вероятность правильной идентификации двухлеток и принадлежности к группам 5x5, 7x5 и 7x9 колеблется от 83,33 до 85,71%. Наибольшую роль в разделении исследуемых семейных групп играли четыре признака морфотипа (индексы), представленные в таблице 4.21.

Таблица 4.20 – Матрица классификации (точность соотнесения дискриминантной функции рыб в группы двухлеток загорского карпа)

	процент	5x5	7x5	7x9	Контроль
5x5	85,71	24	2	1	1
7x5	86,20	0	25	2	2
7x9	83,33	0	1	25	4
Контроль	23,80	5	5	6	5

Также проводили анализ и сравнение групп загорского карпа индексам внутренних органов (таблице 4.22). Попарное сравнение признаков внутренних органов двухлеток семейных групп загорского карпа показано в таблице 4.23.

Таблица 4.21 – Признаки морфотипа с наибольшим вкладом в дискриминантную функцию (двухлетки загорского карпа)

Индекс	Уилкса лямбда	Частная лямбда	F	p	Толерантность	1-Толерантность ( $R^2$ )
Наименьшая высота тела	0,272	0,726	11,91	0,00001	0,69	0,31
Наибольшая высота тела	0,234	0,844	5,84	0,00104	0,46	0,54
Длина рыла	0,233	0,848	5,65	0,00130	0,82	0,18
Вентроанальное расстояние	0,216	0,912	3,03	0,03281	0,62	0,38

Примечание:  $R^2$  – коэффициент множественной корреляции данной переменной со всеми другими переменными в модели

Таблица 4.22 – Индексы внутренних органов двухлеток загорского карпа

Признак	Группа			
	5x5	7x5	7x9	Контроль
	M±m (CV)	M±m (CV)	M±m (CV)	M±m (CV)
Длина тела, см	32,10±0,30 (5,58)	33,60±0,30 (4,7)	29,73±0,33 (6,1)	30,33±0,65 (9,9)
Масса тела, г	994,80±28,30 (15,04)	1008,90±28,70 (15,31)	672,90±22,90 (18,6)	805,20±56,20 (32,0)
Упитанность по Фултону	3,01±0,06 (11,6)	2,64±0,03 (7,6)	2,55±0,05 (11,4)	2,81±0,07 (12,1)
Отношение длины головы к длине тела, %	25,70±0,25 (5,2)	25,34±0,24 (5,1)	26,28±0,20 (4,3)	25,75±0,22 (2,7)
Отношение длины тела к наибольшей высоте тела, %	2,52±0,02 (5,15)	2,72±0,02 (4,04)	2,67±0,02 (4,86)	2,64±0,03 (5,3)
Отношение толщины тела к длине тела, %	17,90±0,23 (6,8)	17,30±0,15 (4,7)	16,70±0,17 (5,7)	17,30±0,19 (5,0)
Отношение обхвата тела к длине тела, %	92,40±1,05 (6,0)	82,30±2,70 (17,6)	85,50±0,76 (4,9)	87,90±1,24 (6,5)
Отношение длины кишечника к длине тела, %	254,30±5,84 (12,15)	252,10±6,06 (12,73)	253,80±5,50 (11,87)	263,10±7,14 (12,4)
Отношение длины передней камеры плав. пузыря к длине задней, %	101,65±3,56 (18,5)	133,80±29,80 (120,1)	107,23±6,24 (31,36)	112,95±5,56 (22,5)
Отношение массы печени к массе тела, %	2,80±0,41 (78,6)	2,20±0,21 (51,8)	3,00±0,37 (70,0)	2,01±0,24 (55,7)
Отношение массы селезенки к массе тела, %	0,41±0,02 (26,8)	0,42±0,08 (107)	0,50±0,04 (5,2)	0,50±0,1 (100)
Отношение массы гонад к массе тела, %	1,19±0,23 (85,7)	1,86±0,36 (88,2)	2,10±1,41 (224)	1,66±0,7 (157)

Примечание: M±m – средняя и ошибка,  $\delta$  – стандартное отклонение средней, CV – коэффициент вариации

Показано, что даже внутри одной семейной группы между особями существует высокая изменчивость индексов внутренних органов.

### ***Морфометрические исследования. Карп ЗУ-НК.***

Двухлетки. Для семейных групп карпа ЗУ-НК (55x2, 66x1 и контроль) морфологическое описание проводили только для двухлеток. Полученные показатели морфотипа в виде индексов, представлены в таблице 4.23. Определяли среднее значение морфометрического показателя для каждой исследуемой группы рыб, ошибку среднего и стандартное отклонение от среднего значения.

Пошаговый дискриминантный анализ позволил расположить признаки семейных групп в пространстве дискриминантных функций в виде пересекающихся плоскостей (таблица 4.24, рисунок 4.8).

Таблица 4.23 – Индексы морфологических признаков двухлеток семейных групп карпа ЗУ-НК

Признак	55x2	66x1	Контроль
	M±m δ	M±m δ	M±m δ
Длина тела, см	31,62±0,30 1,54	31,97±0,40 2,04	32,84±0,25 1,29
Длина головы, см	8,90±0,13 0,68	8,90±0,14 0,71	8,94±0,10 0,53
Масса, кг	0,89±0,02 0,1	0,87±0,03 0,15	0,91±0,02 0,11
Пластические признаки, в % длины тела			
Длина туловища	71,53±0,31 1,58	72,10±0,32 1,63	72,42±0,34 1,76
Заглазничный отдел головы	16,90±0,16 0,84	16,93±0,21 1,09	16,77±0,15 0,82
Длина головы	28,13±0,31 1,57	27,83±0,28 1,45	27,24±0,33 1,75
Высота головы	24,96±0,19 0,99	24,70±0,20 1,03	24,29±0,22 1,18
Наибольшая высота тела	39,83±0,32 1,62	39,61±0,37 1,92	38,76±0,29 1,52
Наименьшая высота тела	14,30±0,13 0,66	14,09±0,10 0,54	14,01±0,10 0,55
Антдорсальное расстояние	55,92±0,32 1,60	56,44±0,38 1,95	54,19±1,89 9,86
Постдорсальное расстояние	15,37±0,23 1,16	15,44±0,29 1,51	15,71±0,24 1,26
Длина хвостового стебля	13,69±0,14 0,72	13,45±0,18 0,95	13,70±0,21 1,13
Длина основания дорсального плавника	39,17±0,40 2,03	38,56±0,39 2,03	38,27±0,37 1,94
Длина основания анального плавника	7,58±0,17 0,85	7,65±0,18 0,95	7,31±0,17 0,88
Высота анального плавника	12,78±0,21 1,07	12,93±0,17 0,87	12,76±0,17 0,88
Длина вентрального плавника	15,25±1,04 5,24	14,36±0,35 1,81	13,83±0,28 1,49
Пектоцентрально-вентральное расстояние	26,21±0,25 1,29	26,68±0,26 1,36	26,29±0,24 1,28
Вентроанальное расстояние	26,44±0,28 1,41	26,34±0,26 1,33	26,82±0,25 1,33
Пластические признаки, в % длины головы			
Длина рыла	31,62±0,75 3,77	30,50±0,74 3,77	31,49±0,69 3,58
Диаметр глаза	14,67±0,27 1,37	14,67±0,38 1,94	13,98±0,21 1,09
Заглазничный отдел головы	60,17±0,56 2,83	60,94±0,93 4,76	61,73±0,74 3,88
Высота головы	88,94±1,04 5,20	88,87±0,81 4,13	89,39±1,01 5,24

Примечание: M±m – средняя и ошибка, δ – стандартное отклонение средней

Следует отметить, что разделение исследуемых групп двухлеток карпа ЗУ-НК выражено слабо. Лямбда Уилкса приближается к единице и равна 0,81. Тем не

менее, показано достоверное отличие опытных двухлеток карпа ЗУ-НК от контрольной группы. Расстояние между семьей 55x2 и контролем составляет 0,88, при значимости  $p=0,07$ , а между семьей 66x1 и контролем – 1,20,  $p=0,02$  (таблица 4.25).

В тоже время, различий по комплексу признаков морфотипа, которые позволяют разделить сравниваемые опытные группы 55x2 и 66x1 не обнаружены: расстояние Махаланобиса равно 0,33 при  $p=0,54$ . Это подтверждают и данные классификации, приведенные в таблице 4.26. Точность распознавания рыб по признакам морфотипа колеблется от 44 до 50%, т.е. идентификация по признакам морфотипа рыб в возрасте двух лет между опытными и контрольными группами карпа ЗУ-НК невозможна.

Признаки морфотипа с наибольшим вкладом в дискриминантную функцию: наибольшая высота тела, заглазничный отдел головы, длина рыла, пектрорентральное и антедорсальное расстояния оказывают слабое и недостоверное влияние на дискриминацию рыб (таблица 4.27).

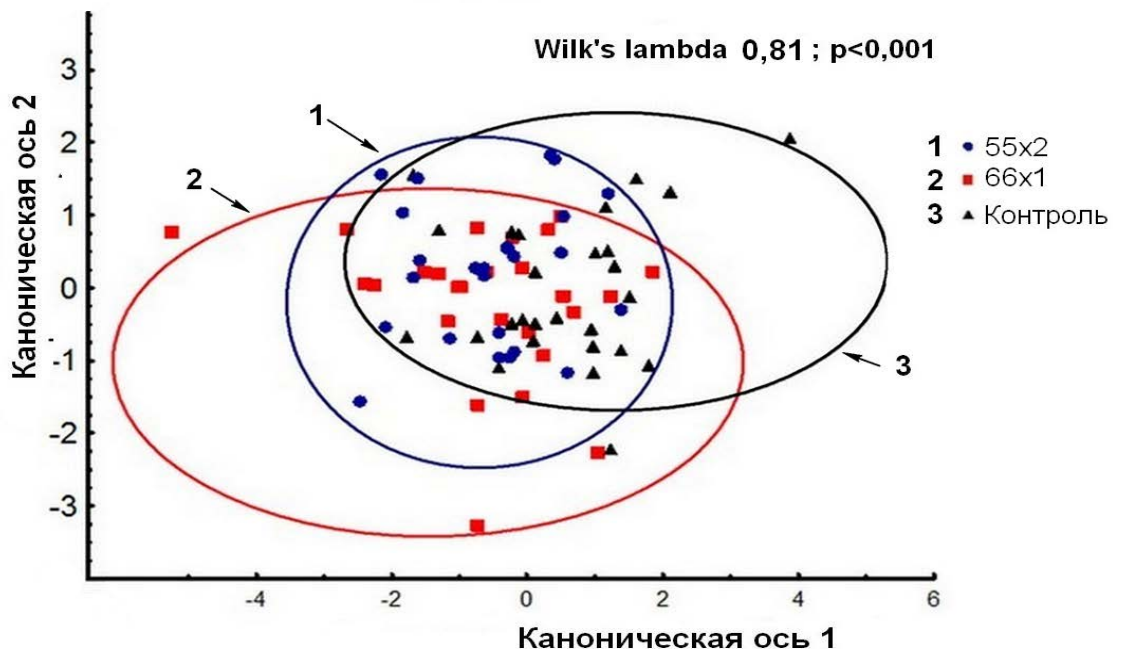


Рисунок 4.8 – Распределение совокупности двухлеток трех групп карпа ЗУ-НК в пространстве дискриминантных функций

Таблица 4.24 – Канонический анализ, хи-квадрат тест

	Собственное значение	Каноническая корреляция	Лямбда Уилкса	Хи-квадрат	df	p
0	0,2298	0,4322	0,7733	18,67	10	0,04
1	0,0514	0,2212	0,9510	3,66	4	0,45

Таблица 4.25 – Расстояние Махаланобиса  $D_M$  между группами двухлеток карпа ЗУ-НК (F-критерий Фишера, p –уровень значимости)

	55x2	66x1	Контроль
	$D_M$ / F / p	$D_M$ / F / p	$D_M$ / F / p
55x2	0	0,33 / 0,81 / 0,54	0,88 / 2,16 / 0,07
66x1	0,33 / 0,81 / 0,54	0	1,2 / 2,97 / <b>0,02</b>
Контроль	0,88 / 2,16 / 0,07	1,2 / 2,97 / <b>0,02</b>	0

Примечание:  $D_M$  - расстояние Махаланобиса, F - значения критерия Фишера и p - уровни достоверности карпа ЗУ-НК

Таблица 4.26 – Матрица классификации (точность соотнесения дискриминантной функции рыб в группы двухлеток карпа ЗУ-НК)

	процент	55x2	66x1	Контроль
55x2	44,00	11	7	7
66x1	50,00	8	13	5
Контроль	62,96	4	6	17

Таблица 4.27 – Признаки морфотипа с наибольшим вкладом в дискриминантную функцию (двухлетки ЗУ-НК)

Индекс	Уилкса лямбда	Частная лямбда	F	p	Толерантность	1-Толерантность ( $R^2$ )
Наибольшая высота тела	0,828	0,933	2,54	0,085	0,93	0,06
Заглазничный отдел головы	0,856	0,902	3,81	0,026	0,44	0,55
Длина рыла	0,828	0,933	2,52	0,08	0,49	0,50
Пектоцентрально-расстояние	0,826	0,935	2,46	0,09	0,74	0,25
Антердорсальное расстояние	0,822	0,939	2,27	0,11	0,90	0,09

Примечание:  $R^2$  – коэффициент множественной корреляции данной переменной со всеми другими переменными в модели

Также проводили анализ и сравнение групп двухлеток карпа ЗУ-НК по индексам внутренних органов (таблице 4.28).

Таблица 4.28 – Индексы внутренних органов двухлеток семейных групп карпа ЗУ-НК

Признак	Группа		
	55x2	66x1	Контроль
	M±m (CV)	M±m (CV)	M±m (CV)
Длина тела, см	31,5±0,3 (4,88)	32,10±0,42 (6,47)	32,75±0,24 (4,03)
Масса тела, г	895,0±21,3 (11,9)	888,6±31,5 (17,38)	906,4±22,9 (13,63)
Упитанность по Фултону	2,85±0,06 (10,52)	2,67±0,06 (10,86)	2,57±0,04 (9,33)
Отношение длины головы к длине тела, %	27,96±0,32 (5,65)	27,95±0,29 (5,18)	27,25±0,31 (6,20)
Отношение длины тела к наибольшей высоте тела, %	2,51±0,02 (3,98)	2,53±0,02 (4,34)	2,57±0,01 (3,89)
Отношение толщины тела к длине тела, %	17,67±0,23 (6,39)	17,28±0,25 (7,06)	16,80±0,14 (4,64)
Отношение обхвата тела к длине тела, %	87,55±1,04 (5,82)	85,74±0,92 (5,27)	84,99±0,71 (4,49)
Отношение длины кишечника к длине тела, %	256,6±5,55 (10,6)	254,9±4,00 (7,7)	261,4±3,45 (7,12)
Отношение длины передней камеры плавательного пузыря к длине задней камеры, %	123,8±3,73 (14,78)	124,9±3,27 (12,84)	127,0±3,80 (16,08)
Отношение массы гонад к массе тела, %	2,48±0,38 (76,61)	3,00±0,34 (57)	2,70±0,30 (60,74)

Примечание: M±m – средняя и ошибка,  $\delta$  – стандартное отклонение средней, CV – коэффициент вариации

Таким образом, изучение рыбохозяйственных свойств (жизнеспособность, весовая скорость роста, рыбопродуктивность) у стрессоустойчивых семейных групп карпа при выращивании их в прудах на первом и втором году жизни показало их преимущество перед контрольным вариантом.

Так при выращивании сеголеток загорского карпа в прудовых условиях были получены данные по их росту, выживаемости и продуктивности. Семейные группы, отобранные по стрессоустойчивости на ранних стадиях развития, имели преимущества перед контролем: средняя масса превышала контроль на 8,8%, средняя выживаемость семейных групп за сезон выращивания – на 86,82%, средняя рыбопродуктивность – на 107,97%.

Результаты зимовки показывают, что выживаемость годовиков загорского карпа в опытных вариантах выше, чем в контроле.



Преимущество опытных семейных групп загорского карпа перед контролем проявилось на второй год выращивания по скорости роста рыб (прирост массы двухлеток за промежуток времени  $\Delta t$  летнего прудового выращивания). Коэффициент массонакопления ( $K_m$ ) у групп 5x5, 7x9, и 7x9 составлял соответственно 0,23, 0,21 и 0,15 (в среднем – 0,20). У контрольного варианта рост был ниже ( $K_m = 0,18$ ).

Сеголетки карпа ЗУ-НК из семейных групп, отобранных по устойчивости к стрессу на ранних стадиях развития, имели более чем в 2,5 раза преимущество перед контролем по выживаемости рыб в прудовых условиях.

Опытные двухлетки карпа ЗУ-НК также, как и загорского карпа росли лучше контрольного варианта. Так семейные группы 55x2 и 66x1 имели значения  $K_m$  равного 0,19 и 0,21 (в среднем 0,20), в то время как в контрольном варианте  $K_m$  составлял всего лишь 0,17.

На примере загорского карпа определены основные различия по признакам морфотипа на первом году жизни между контролем и семейными группами, устойчивыми к стрессу на ранних стадиях развития. Показана связь комплекса морфометрических признаков с параметрами выживаемости семейных групп на ранних стадиях развития. Так группы, имеющие устойчивость к обезвоживанию на уровне контрольной группы более близки к контролю в каноническом пространстве (наименьшее расстояние Махаланобиса).

Семьи, которые имеют высокое значение выживаемости на ранних этапах онтогенеза, наиболее удалены друг от друга и контрольной группы. Наиболее обособленные по морфотипу группы сеголеток имеют высокую устойчивость к стрессу на личиночной стадии развития (7x5 и 7x9). Они имеют наибольшую дистанционную удаленность как друг от друга (расстояние Махаланобиса составляет 11,35), так и от контрольной группы (для группы 7x9 – 7,98, для группы 7x5 – 3,52). Расстояние между семейной группой 5x5 и контролем минимальное (1,27). В то же время семейная группа 5x5 имеет устойчивость по выживаемости личинок к обезвоживанию, по величине соразмерную с

контрольной группой ( $35,13 \pm 11,48$  и  $33,27 \pm 14,57\%$ , соответственно), тогда как это значение для групп 7x5 и 7x9 равно  $52,74 \pm 8,94$  и  $41,46 \pm 4,92\%$ .

На втором году жизни двухлетки загорского карпа изучаемых семейных групп также имеют достоверные различия по комплексу морфометрических признаков, тем не менее, расстояние между опытными и контрольными группами снижается. Наблюдается пересечение распределения совокупности признаков в каноническом пространстве. Снижается точность классификации при использовании информативных признаков морфотипа.

Тем не менее, все совокупности четырех групп двухлеток загорского карпа имеют достоверные различия по удаленности друг от друга. Лямбда Уилкса равна 0,23. Классификационный анализ позволяет на 83,33-86,20% правильно идентифицировать опытных двухлеток загорского карпа.

Для двухлеток карпа ЗУ-НК проведение пошагового дискриминантного анализа не позволяет различить рассматриваемые семейные группы и контроль. Результаты дискриминационного анализа показывают более слабое разделение исследуемых групп рыб. Лямбда Уилкса равна 0,81. Достоверных различий по морфотипу двухлеток карпа ЗУ-НК, 66x1 и 55x2, не обнаружено. Но показано что обе опытные семейные группы отличаются от контрольной группы.

Проведение анализа между семьями и контролем загорского карпа и карпа ЗУ-НК по индексам внутренних органов двухлеток, таких как отношение длины кишечника к длине тела, длины передней камеры к длине задней камеры плавательного пузыря, отношение массы печени к массе тела, не выявило достоверных различий между семейными группами с различной устойчивостью к стрессовому воздействию на ранних стадиях онтогенеза. Опытные двухлетки загорского карпа достоверно отличаются от контроля лишь по коэффициенту упитанности.

## **ГЛАВА 5 ВЫЖИВАЕМОСТЬ СЕГОЛЕТОК СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА ПРИ ДЕФИЦИТЕ КИСЛОРОДА**

Одним из факторов внешней среды, оказывающих неблагоприятное воздействие на рыбу в процессе онтогенеза, является дефицит кислорода (Дьяконов, 1987). Устойчивость организма рыбы к низкому содержанию кислорода напрямую связана с интенсивностью обмена веществ (Кляшторин, 1982), поэтому разные виды рыб имеют разную чувствительность к содержанию кислорода в воде (Алабастер, Ллойд, 1984), более того, даже внутри одного вида чувствительность к содержанию кислорода зависит от стадии развития (Кляшторин, 1979), изменение скорости потребления кислорода определяется увеличением массы тела растущего организма (Строганов, 1987), таким образом, интенсивность потребления кислорода является интегральным критерием при измерении уровня обмена веществ организма рыб (Кляшторин, 1982; Хоар и др., 1983).

Показано, что сеголетки карпа могут быть разделены по устойчивости к дефициту кислорода (Попов, Морозова, 1980). Было определено что карпы, имеющие низкую устойчивость к острой гипоксии, имеют высокую интенсивность потребления кислорода и, как следствие, более высокую интенсивность обмена, чем карпы, выживающие в экстремальных условиях низкого содержания кислорода в воде (Гмыря, 1986, Гмыря, Мустаев, 1989).

Определяли время жизни рыб в условиях гипоксии для сеголеток семейных групп загорского карпа, которые различались по устойчивости к обезвоживанию во время личиночного развития.

Выживаемость трех семей и контрольной группы загорского карпа в возрасте сеголетка в условиях аутогенной гипоксии представлены в таблице 5.1 и на рисунке 5.1. В качестве параметра воздействия использовали острую гипоксию. Выживаемость рыб определялась величиной смертности в условиях недостатка кислорода.

Таблица 5.1 – Выживаемость опытных и контрольных групп загорского карпа в условиях острой гипоксии (%) при  $t= 18^{\circ}\text{C}$

Экспозиция, мин	5x5	7x5	7x9	Контроль
0,00	100,00	100,00	100,00	100,00
130,00	100,00	100,00	93,33	100,00
140,00	94,44	95,24	73,33	100,00
150,00	83,33	85,71	60,00	100,00
160,00	77,78	66,67	53,33	100,00
170,00	72,22	61,90	46,67	87,50
180,00	61,11	52,38	46,67	75,00
190,00	61,11	42,86	46,67	75,00
200,00	61,11	42,86	46,67	75,00
210,00	61,11	38,10	46,67	75,00
220,00	61,11	28,57	46,67	75,00
230,00	55,56	23,81	40,00	75,00
240,00	55,56	23,81	40,00	75,00
250,00	44,44	14,29	33,33	75,00
260,00	38,89	14,29	26,67	75,00
270,00	33,33	14,29	26,67	75,00
280,00	33,33	14,29	26,67	75,00
290,00	33,33	14,29	20,00	62,50
300,00	33,33	14,29	20,00	62,50
310,00	27,78	9,52	13,33	50,00
320,00	22,22	9,52	13,33	50,00
330,00	16,67	9,52	13,33	50,00
340,00	5,56	9,52	6,67	50,00
350,00	5,56	4,76	0,00	50,00
360,00	0,00	0,00	0,00	37,50
370,00	0,00	0,00	0,00	37,50
380,00	0,00	0,00	0,00	37,50
390,00	0,00	0,00	0,00	37,50
400,00	0,00	0,00	0,00	37,50
410,00	0,00	0,00	0,00	25,00
420,00	0,00	0,00	0,00	12,50
430,00	0,00	0,00	0,00	0,00

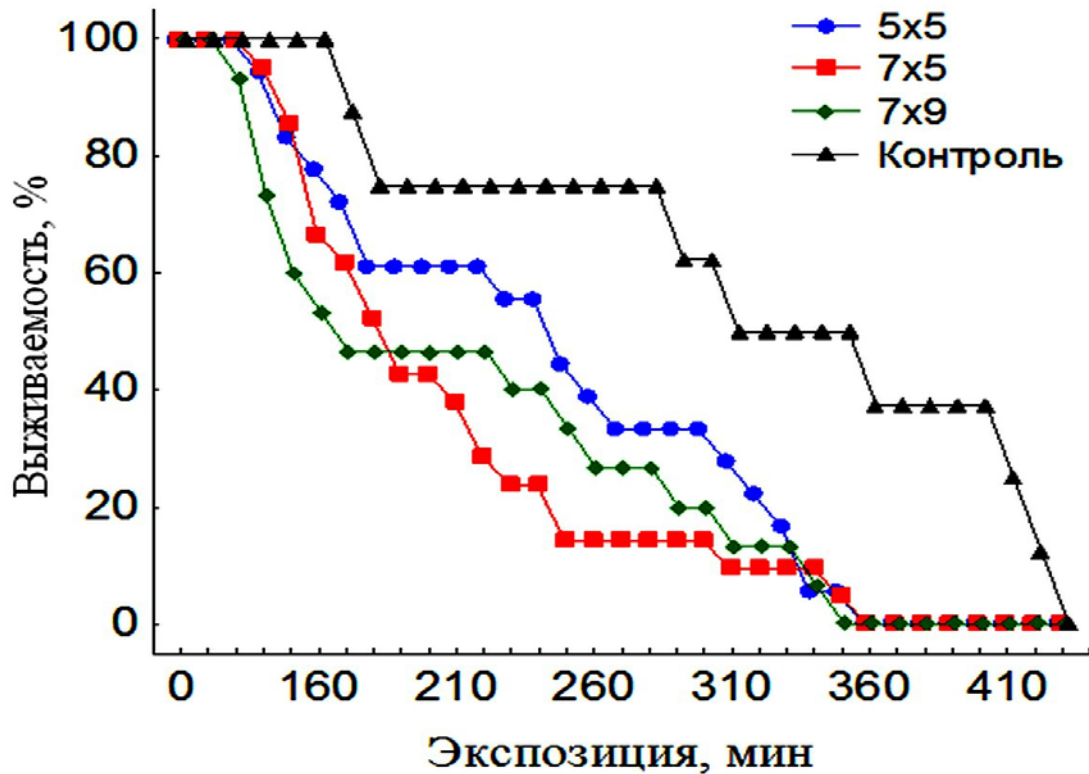


Рисунок 5.1 – Зависимость процента выживаемости семей загорского карпа при острой гипоксии ( $t=18^{\circ}\text{C}$ )

Из полученных данных следует, что начало гибели рыб из опытных групп наблюдалось на 130-140 мин, для контроля на 160-170 мин. Полная гибель рыб произошла для групп 5x5, 7x5 и 7x9 на 350-360 мин, тогда как рыбы в контрольной группе выживали до 430 мин. Таким образом, сеголетки загорского из контрольной группы показали более высокую устойчивость к недостатку кислорода, чем опытные.

Поскольку зависимость процента выживаемости рыб от экспозиции в условиях снижения кислорода имеет нелинейный характер, то для описания действия аутогенной (острой) гипоксии использовали пробит-анализ (Урбах, 1964) и рассчитывали время, за которое погибает 50% исследуемых рыб, LT50 (таблица 5.2). Линейные функции с уравнениями регрессии и коэффициентами детерминации при определении устойчивости загорского карпа к гипоксии представлены на рисунке 5.2.

Таблица 5.2 – Устойчивость сеголеток загорского карпа к острой гипоксии

Характеристики группы	Группы, отобранные по устойчивости на ранних стадиях развития (личинки)				
	5x5	7x5	7x9	Среднее	Контроль
Количество, шт.	20	20	20		20
Средняя масса, г	20,76±1,01	20,59±0,77	22,09±1,01	21,02±0,53	23,65±1,30
LT50, мин	216,20±1,20	181,50±1,40	181,40±1,35	193,00±2,38	266,50±1,11

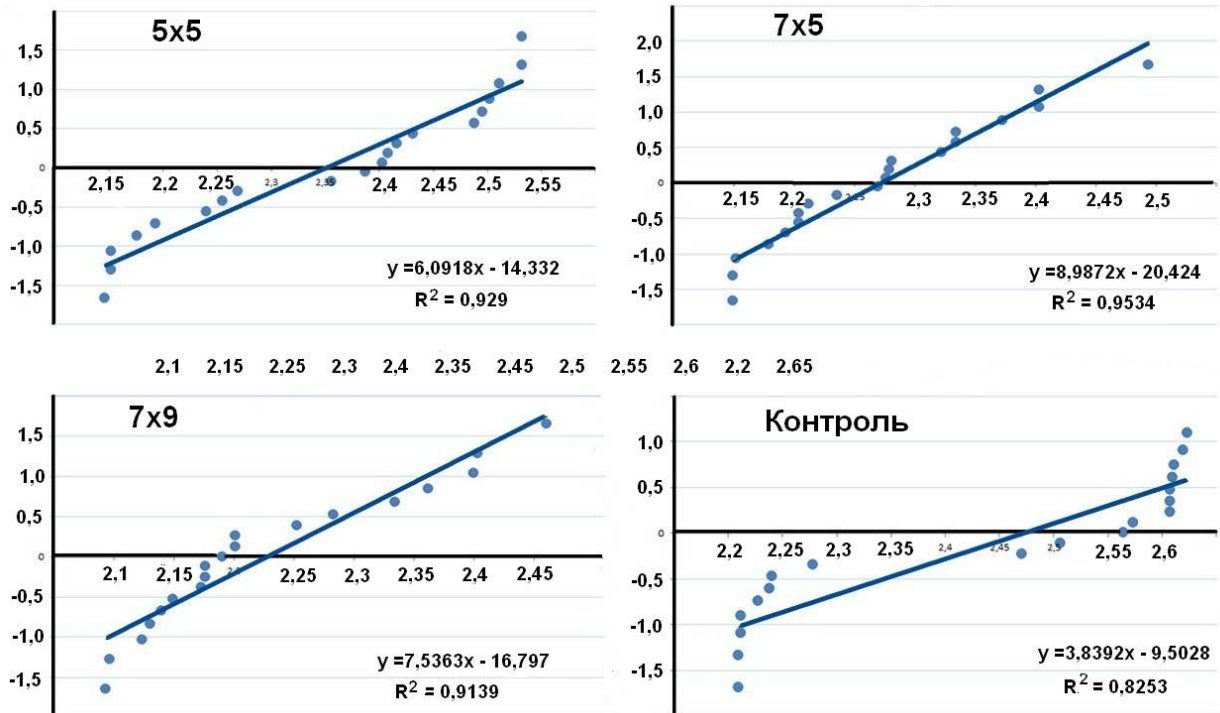


Рисунок 5.2 – Линейная зависимость пробитного значения гибели рыб от логарифма времени проведения эксперимента (по оси X - доля погибших рыб, пробиты; по оси Y - логарифм времени проведения эксперимента;  $R^2$  – коэффициент детерминации).

Из рисунка 5.2 следует, что линейное описание гибели сеголеток имеет высокую достоверность. Самый низкий коэффициент детерминации отмечен для контроля и составляет  $R^2=0,82$ .

Также показано, что по показателю LT50 выживаемость при гипоксии всех опытных семейных групп уступает контрольному варианту. Следует отметить, что чем выше устойчивость личинок к обезвоживанию в семейных группах загорского карпа, то тем ниже выживаемость у сеголеток этих групп в условиях острой гипоксии (рисунок 5.3).

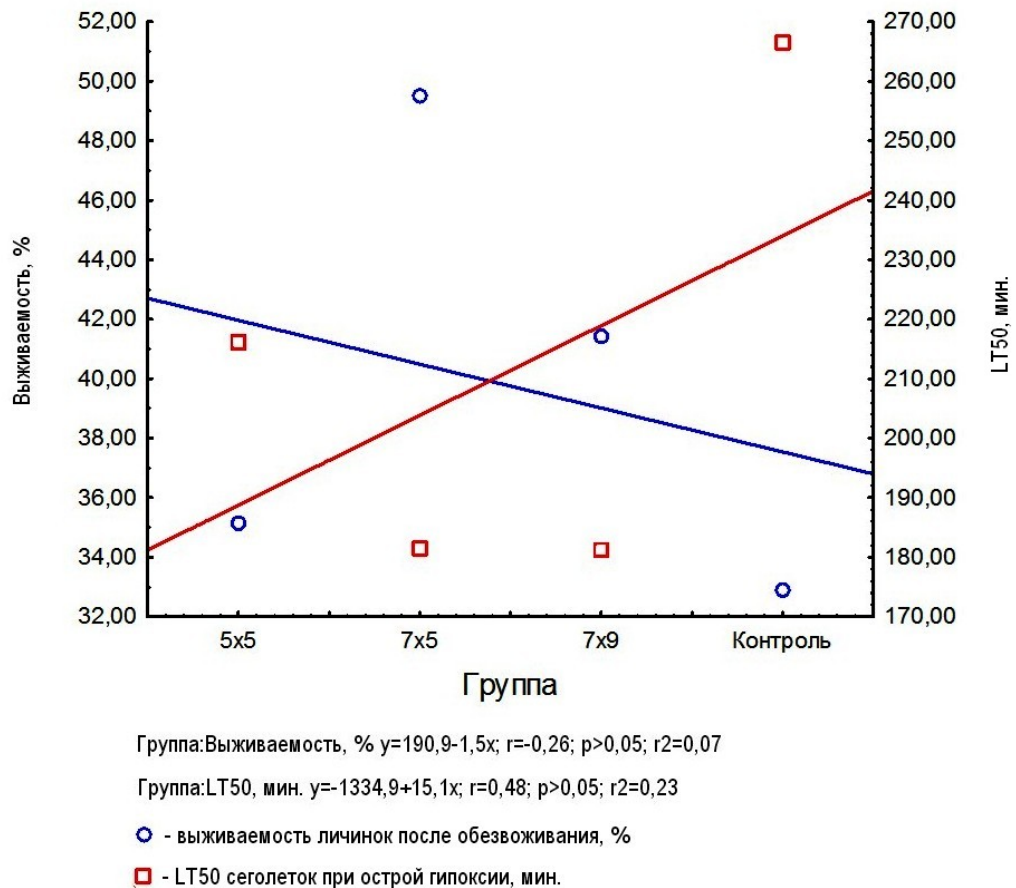


Рисунок 5.3 – Зависимость выживаемости сеголеток при острой гипоксии от выживаемости личинок семейных групп загорского карпа при обезвоживании

Исследование выживаемости сеголеток загорского карпа в условиях острой гипоксии выявило следующую тенденцию. Семьи, устойчивые к обезвоживанию в личиночном периоде развития в возрасте сеголеток оказались чувствительны к воздействию острого дефицита кислорода. И наоборот, семьи, с низкой сопротивляемостью к стрессу в личиночном периоде, в возрасте сеголетка имеют высокую устойчивость при воздействии острой гипоксии.

В наших исследованиях рыбопродуктивность и рост рыб на первом году жизни в прудах имеют отрицательную зависимость с устойчивостью семейных групп загорского карпа к острой гипоксии (рисунок 5.4). Так средняя масса сеголеток, их выживаемость и рыбопродуктивность имели корреляцию с показателем устойчивости к гипоксии группы, соответственно,  $r = -0,51$ ;  $-0,59$  и  $-0,5$ . Но достоверность низкая,  $p>0,05$ .

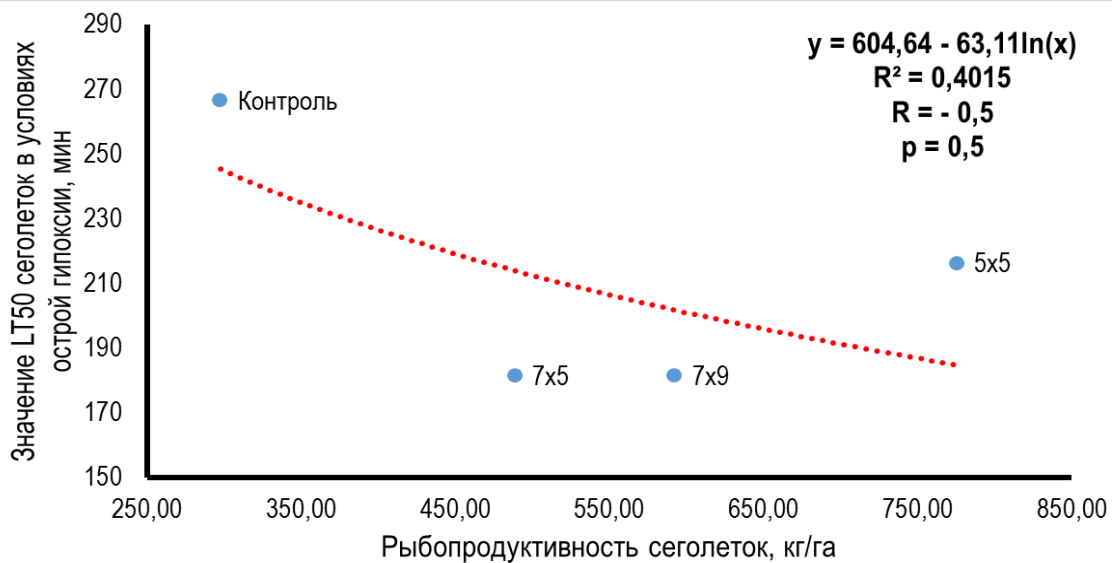
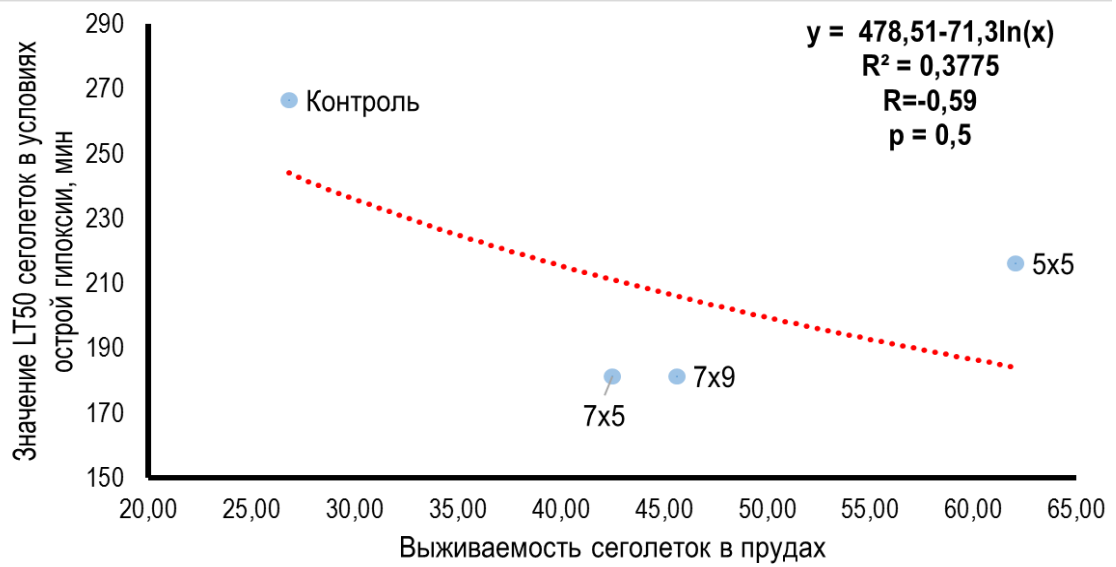
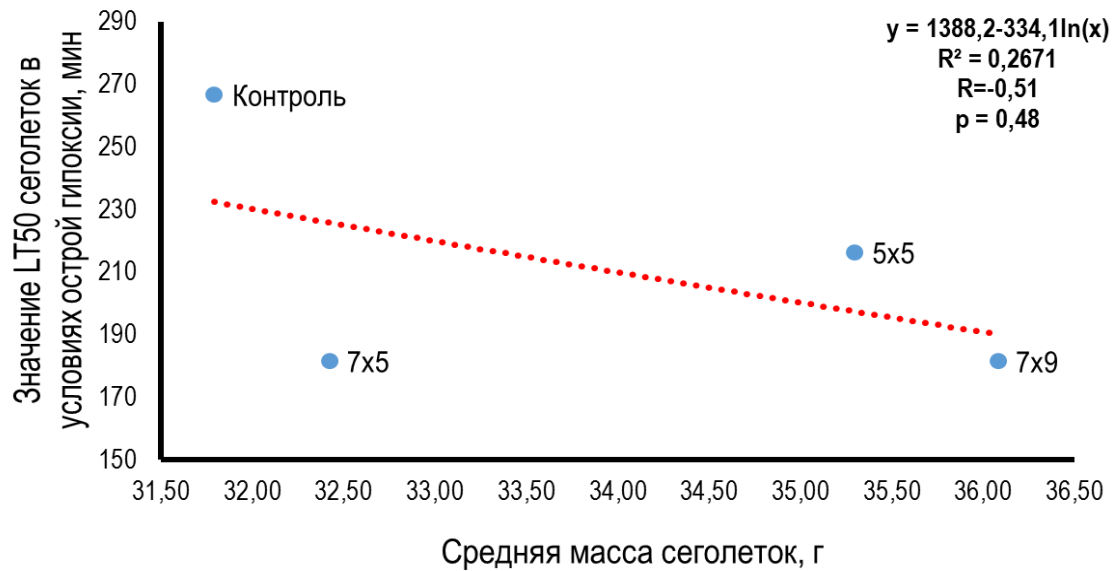


Рисунок 5.4 – Зависимость выживаемости при острой гипоксии сеголеток семейных групп загорского карпа от рыбохозяйственных характеристик прудового выращивания



Таким образом, показано, что устойчивость к острой гипоксии, которая выражается в количестве выживших рыб за выбранное время в условиях острого дефицита кислорода при сравнении с выживаемостью личинок при обезвоживании, имеет обратное отношение между опытными и контрольными группами.

В тоже время отбор групп загорского карпа в раннем онтогенезе позволяет выбирать таких рыб, которые имеют значительное преимущество по скорости роста и выживаемости по отношению к контрольным рыбам при выращивании в прудах. Устойчивые к стрессу личинки карпа быстро адаптируются к новым условиям жизни, что позволяет им быстро передвигаться в водной среде в поисках кормовых объектов, лучше расти за счет эффективного использования естественной кормовой базы водоема, безболезненно реагировать на неблагоприятные воздействия абиотических и биотических факторов среды обитания. Следует отметить, что для прудовых систем характерно хроническое, т.е. не смертельное, но постоянное воздействие средовых факторов на гидробионты. Эти негативные влияния определяются плавными колебаниями температуры воды за счет климатических изменений. В прудовых системах часто происходит периодическое и постепенное суточное снижение растворенного кислорода за счет развития водорослей и фотосинтеза в дневные и ночные часы суток; изменениями гидрохимических параметров (химического состава водной среды) определяемыми как жизнедеятельностью водных гидробионтов, так их гибелью (разложением органического вещества) и др.

Многими авторами показано, что развитие и состояние молоди рыб на начальных стадиях ее развития (от личинок до мальков) оказывает значительное благоприятное воздействие на последующий рост и продуктивность рыб всех возрастных стадий развития до половозрелого возраста (Кирпичников, 1987).

Показано также, что острые и хронические воздействия на объекты аквакультуры имеют разные, часто противоположные ответы на оценку устойчивого развития и выживаемости организмов. Популяции рыб устойчивые к хроническому воздействию неблагоприятных факторов среды оказываются

чувствительными при сильном и быстром влиянии фактора, определяющего летальный исход. И напротив, организмы, имеющие повышенную сопротивляемость к острым воздействиям со стороны средовых факторов, оказываются очень восприимчивыми к хроническим формам стресса – они плохо растут, имеют низкую иммунную защиту и пр. (Михайленко, 2002).

Природу наблюдаемого явления многие исследователи определяют разными формами защиты живых объектов от неблагоприятного воздействия, которые определяются на клеточном уровне, зависимостью от метаболической активности. При сильном негативном воздействии выживают особи, имеющие низкий уровень обмена. Это позволяет им сохранять энергетический баланс, тогда как организмы с высоким метаболизмом при критических воздействиях быстро истощают свои энергетические запасы, направленные на восстановление повреждений в результате действия летальных факторов среды. Наоборот, при хроническом воздействии средового влияния в выгодном положении оказываются особи с повышенной метаболической активностью. Организмы этих рыб быстро устраняют нарушения, определяемые неблагоприятным хроническим воздействием, и более полноценно поддерживают гомеостаз. Особи с низкой активностью тканевого обмена при постоянном и длительном не летальном воздействии неблагоприятного фактора не успевают вовремя реагировать на возникающие изменения и нарушения в живых клетках и положительно решать задачи, связанные с поддержанием гомеостаза и нормального функционирования организма (Мелехов, 1983; Гуляева, 1989; Гаркави и др., 1977; Меерсон, 1973; Голдовский, 1977).

Показано, что сеголетки карпа с повышенной интенсивностью обменных процессов имеют высокую жизнеспособность и лучший рост в условиях хронической гипоксии - выживают при снижении концентрации кислорода до  $0,06 \pm 0,01$  мг/л, в то время как сеголетки с низкими темпами метаболизма начинают погибать уже при концентрации  $0,23 \pm 0,1$  мг/л (Катасонов, Гмыря, 1989).

Полученные данные косвенно подтверждают, что для сеголеток семейных групп загорского карпа с повышенной устойчивостью к стрессу в раннем онтогенезе (обезвоживание) характерна более высокая метаболическая активность, чем у контроля. Именно благодаря высокой активности обмена веществ в организме опытных рыб они имеют хорошую выживаемость и рост при прудовом выращивании, значительно выше, чем в контрольном варианте. То, что при остром воздействии дефицита кислорода, LT50 оказалась выше у контрольной группы, только подтверждает вышеизложенные факты. Семейные группы сеголеток загорского карпа имеют преимущества, которые определяют лучшие рыбоводные показатели на первый год выращивания в прудах и более низкую устойчивость к острым летальным стрессовым воздействиям кислородного голодания.

Таким образом, исследована зависимость сеголеток карпа семейных групп, отобранных по устойчивости к стрессу во время личиночного развития, к дефициту кислорода в водной среде. Результаты работ показывают, что корреляционная зависимость между оценками семейных групп загорского карпа по устойчивости к острой гипоксии и выживаемостью семей при влиянии обезвоживания на ранних этапах онтогенеза имеет отрицательное, но не достоверное значение. Коэффициент корреляции равен  $-0,78$ , при  $p > 0,05$ . Показатели выживаемости семейных групп в условиях острого недостатка кислорода также имеют отрицательную, но статистически недостоверную связь со всеми изученными рыбоводными показателями.

## **ГЛАВА 6 ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ И СЛИЗИ ГОДОВИКОВ СЕМЕЙНЫХ ГРУПП КАРПА ПОД ДЕЙСТВИЕМ СТРЕССА**

Результаты разведения рыб определяются главным образом продуктивными показателями производителей, а также выживаемостью получаемого от них потомства. Успешный рост и существование в прудовых условиях зависят от возможности молоди выдерживать стрессовое воздействие как со стороны биотических, так и абиотических факторов. На рыб оказывают воздействие часто встречаемые условия кислородного голодания, реакция среды, загрязнители (в том числе и антропогенной природы), качество комбинированных кормов, плотности посадки. Манипуляции в рыбоводных хозяйствах определяют техногенный стресс, связанный с обловами прудов, проведением взвешивания и измерения рыб, воздействием транспортировки и др. (Harper, Wolf, 2009).

В настоящее время проводятся работы по совершенствованию биотехнологии разведения рыб в прудовых хозяйствах. Создаются специальные корма с содержанием веществ (витамины, аминокислоты, микроэлементы и др.), оказывающих стимулирующее воздействие на повышение иммунного статуса. В то же время на селекционно-племенных участках идет создание новых кроссов и пород рыб, имеющих повышенную сопротивляемость к стрессу при различной биотехнологии выращивания. Проводятся исследования методов, направленных на создание новых селекционных достижений, основанных на отборе жизнестойких отводок и семейных групп на ранних стадиях развития (Симонов, Виноградов, 2012; Виноградов, Симонов, 2016). Проведенные исследования показали высокую положительную связь устойчивости к стрессу с продуктивностью рыб при прудовом содержании.

В то же время природа адаптационной способности у рыб на функциональном уровне не определена.

Известно, что изменение физиологического статуса организма выражается в изменении состава биологических жидкостей, и в первую очередь слизи и крови. Полифункциональность слизи определяется ее сложным химическим составом,

включающим в себя белки, жиры, углеводы, минеральные вещества, а также форменные элементы крови. Состав слизи определяется типом секретирующих клеток и состоянием организма (Дмитриева, 1982; Лебедева, 2001). Для экспресс-оценки состояния организма по биохимическому составу слизи был предложен аналитический метод определения биохимического состава биологических жидкостей (Лебедева, Головкина, 1990). Качественно различный характер ответа организма на стрессоры определяется реактивностью организма, которая, в свою очередь, обусловлена его геномом. Диапазон индивидуальной реактивности оценивают по сдвигам биохимических параметров, которые считаются показателями стрессированности организма (Головин и др., 2002).

### ***Исследование годовиков карпа ЗУ-НК***

Во время нерестовой кампании определяли устойчивость личинок 16 семей к обезвоживанию. Семьи получали от индивидуальных скрещиваний 4 самок и 4 самцов карпа ЗУ-НК. Обезвоживание проводилось выдерживанием личинок в течение 50 мин. в воздушном пространстве. Из данных следует, что изменчивость по этому признаку среди семейных групп была достаточно высокая. Величина устойчивости личинок к стрессовому фактору менялась от  $46,6 \pm 3,3$  до  $86,6 \pm 3,3\%$ .

Для выращивания сеголеток в прудовых условиях выбирали семьи, выживаемость которых после обезвоживания превышала величину среднего значения выживаемости для всех 16 исследуемых групп на 24,65-34,60%. Сеголетки этих семей стали опытной группой (ОПЫТ). Личинок из семей имевших низкую выживаемость после обезвоживания смешивали, эта смесь личинок стала контрольной группой (КОНТРОЛЬ). Выращивание опытных и контрольных групп проводилось отдельно в прудах со схожими условиями на фоне подсадки во все пруды карасекарпового гибрида, рыбоводные характеристики которого использовали для корректировки влияния пруда. После осеннего облова часть сеголеток опытных и контрольных групп были помечены и отсажены в аквариальную. В годовалом возрасте эти рыбы были использованы для изучения биохимических изменений слизи и крови при стрессовом воздействии (хендлинг).

Как следует из полученных данных, у всех годовиков карпа ЗУ-НК в условиях стресса (хендлинг) наблюдается существенная изменчивость по всем измеряемым величинам биохимических параметров крови и слизи. Для анализа данных нами было введено понятие «**реактивность биохимических процессов**» опытных и контрольных рыб до и после стрессирования, т.е. динамика реагирования на стресс биохимических показателей, таких как рН слизи, содержания белка в слизи, содержание глюкозы в крови и слизи, содержание эритроцитов в слизи (таблицы 6.1, 6.2, рисунок 6.1). Количественное значение содержания биохимического показателя до стресса у годовиков в ОПЫТЕ мы обозначим **a1**. После проведения стрессирования у опытных рыб наблюдают иное значение содержания этого биохимического показателя, оно или возрастет, или понизится, назовем его **a2**. Изменение биохимического показателя у опытных рыб после стресса **A** рассчитываем по формуле:

$$A = a2 * 100 / a1$$

Количественное значение содержания биохимического показателя до стресса у годовиков в КОНТРОЛЕ мы обозначим **b1**. После проведения стрессирования у контрольных рыб наблюдают другое значение этого показателя, оно или возрастет, или понизится, назовем его **b2**. Изменение биохимического показателя у контрольных рыб после стресса **B** рассчитываем по формуле:

$$B = b2 * 100 / b1$$

Таблица 6.1 – Биохимические показатели слизи и крови годовиков карпа ЗУ-НК опытных и контрольной групп до и после стрессового воздействия

Биохимические показатели	Группа			
	Опытная группа до стресса	Опытная группа в стрессовом состоянии	Контрольная группа до стресса	Контрольная группа в стрессовом состоянии
	<b>a1</b>	<b>a2</b>	<b>b1</b>	<b>b2</b>
рН слизи	6,03±0,023	6,13±0,004	6,0±0,01	6,07±0,04
Белок в слизи, мг /дл.	79,33±9,80	40,48±3,44	86,0±16,69	49,54±6,0
Глюкоза в слизи, мг/дл.	0±0	0,37±0,18	0±0	1,31±0,61
Число эритроцитов в	78,00 ±14,99	157,9 ±13,23	95,5 ±20,32	231,81±13,93
Глюкоза в крови, мг/дл.	47,58 ±2,44	89,01 ±6,13	53,28 ±7,42	133,2 ±6,85

Таблица 6.2 – Реактивность биохимических параметров слизи и крови годовиков ЗУ-НК в ответ на действие стресса

Биохимические показатели	Группа			
	Реактивность показателя в опытной группе после стресса, %	Реактивность показателя в контроле после стресса, %	Превышение реактивности на стресс у контрольной группы над опытной, %	Коэффициент реактивности на стресс у контрольной группы относительно опытной
	$A=a_2*100/a_1$	$B=b_2*100/b_1$	$R= B-A$	$KR =B/A$
рН слизи	101,66	101,17	-0,49	0,99
Белок в слизи, мг /дл.	51,03	57,60	6,57	1,13
Глюкоза в слизи, мг/дл.	-	-	-	3,54 <sup>x</sup>
Число эритроцитов в слизи, шт./мл	202,44	242,73	40,29	1,20
Глюкоза в крови, мг/дл.	187,07	250,00	62,93	1,34

<sup>x</sup> -  $v_2/a_2$

Если мы эти изменения биохимического показателя после стрессирования назовем реактивностью организма на стресс, то превышение реактивности на стресс ( $R$ ) у контрольной группы при сравнении с опытной, можно рассчитать по формуле:

$$R = B - A$$

Коэффициент реактивности на стресс ( $KR$ ) у контрольной группы относительно опытной рассчитывается по формуле:

$$KR = B/A$$

Мы считаем, что чем выше у организма рыб реактивность биохимического показателя на стресс, тем больше зависимость от средового воздействия, которая выражается в повышении чувствительности гидробионтов к влиянию неблагоприятных факторов, снижению темпа роста, выживаемости при стрессе, восприимчивости к заболеваниям и др.

Из полученных данных следует, что информативными признаками реакции ответа организма годовиков ЗУ-НК на стресс являются содержание глюкозы в слизи и крови, для которых коэффициент реактивности (реактивность контрольной группы по отношению опытной  $KR$ ) колебался от 1,20 до 3,54. Белок в слизи тоже может служить показателем стрессоустойчивости ( $KR = 1,13$ ).

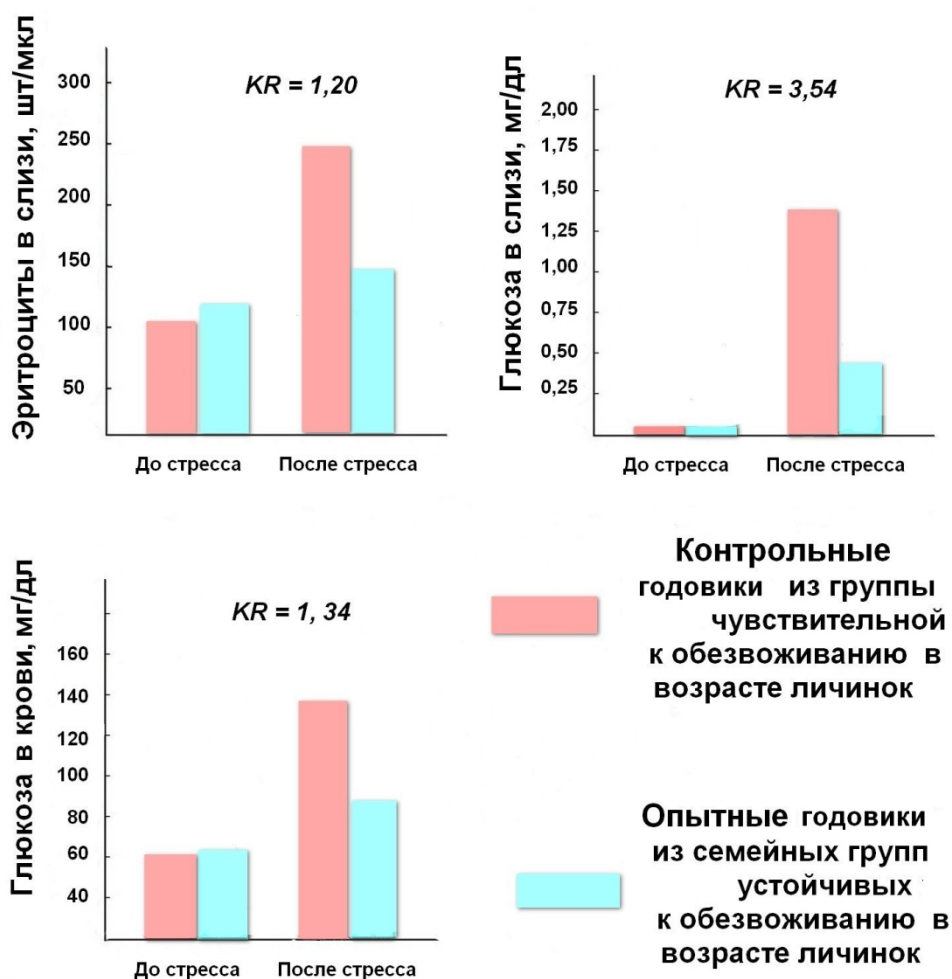


Рисунок 6.1 – Изменчивость биохимических показателей крови и слизи у годовиков карпа ЗУ-НК контрольной и опытных групп до и после стрессового воздействия.  $KR$  - коэффициент реактивности на стресс у контрольной группы относительно опытной

Из полученных данных следует, что между годовиками опытных и контрольных групп наблюдаются существенные различия по динамике изменения концентраций белка в слизи, числа эритроцитов в слизи, глюкозы в слизи и крови в результате стрессового воздействия – хендлинга. У контрольных рыб наблюдается высокая реакция на стресс, по сравнению с опытными группами, имевших высокую выживаемость после стрессирования на ранних стадиях развития. Так коэффициент реактивности ( $KR$ ) на стресс у контрольной группы относительно опытной по содержанию эритроцитов в слизи составил 1,2 (превышение реактивности на стресс у контрольной группы над опытной -  $R$  - составляет 40,29%), по содержанию глюкозы в крови –  $KR = 1,34$  ( $R = 62,93\%$ ).



Содержание глюкозы в слизи у рыб до стресса отсутствовало. Но при хендлинге глюкоза в слизи обнаруживалась у всех исследованных групп - у контрольных рыб в концентрациях в 3,54 раза выше, чем у опытных рыб.

Менее всего наблюдаемая закономерность обнаруживалась для белка в слизи: KR составляет 1,13, превышение реактивности над опытной группой всего 6,57%.

### *Исследование годовиков загорского карпа*

Во время нерестовой кампании определяли выживаемость личинок 9 потомств, полученных от индивидуальных скрещиваний 3 самок и 3 самцов загорского карпа, выдерживая их в течение 50 мин в воздушном пространстве (без воды). Из данных следует, что изменчивость по этому признаку среди семейных групп была достаточно высокая. Величина устойчивости к стрессовому фактору менялась от  $12,04 \pm 2,52$  до  $52,74 \pm 8,94\%$ . Для выращивания сеголеток в прудовых условиях выбирали семьи, выживаемость которых при обезвоживании превышала величину среднего значения выживаемости всех 9 исследуемых групп на 8,55-31,81%. Контролем служили личинки от массового скрещивания этих же 3 самок и 3 самцов. После осеннего облова эти потомства были использованы для изучения биохимических изменений слизи и крови годовиков карпа при стрессовом воздействии (хендлинг).

Как следует из полученных данных, у всех годовиков загорского карпа в условиях стресса (хендлинг) наблюдается существенная изменчивость по всем измеряемым величинам биохимических параметров крови и слизи. Для анализа данных нами было введено понятие **«реактивность биохимических процессов»** опытных и контрольных рыб до и после стрессирования, т.е. динамика реагирования на стресс биохимических показателей, таких как рН слизи, содержания белка в слизи, содержание глюкозы в крови и слизи, содержание эритроцитов в слизи (таблице 6.3, 6.4, рисунок 6.2).

Из полученных данных следует, что информативными признаками реакции ответа организма годовиков загорского карпа на стресс являются содержание

глюкозы в крови, содержание эритроцитов в слизи, коэффициент реактивности (**KR**) для которых равнялся 1,33 и 2,18, соответственно.

Таблица 6.3 – Биохимические показатели слизи и крови годовиков загорского карпа опытной и контрольной группы до и после стрессового воздействия

Биохимические показатели	Группа			
	Опытная группа до стресса	Опытная группа в стрессовом состоянии	Контрольная группа до стресса	Контрольная группа в стрессовом состоянии
	<b>a1</b>	<b>a2</b>	<b>b1</b>	<b>b2</b>
Гемоглобин (Hb) в крови, г/л	93,1±3,0	72,7±4,6	85,4±3,2	71,4±6,22
Число эритроцитов в крови, млн. шт./мкл.	1,24±0,04	0,72±0,08	1,08±0,11	0,68±0,08
Белок слизи, г/л	0,62±0,09	0,51±0,07	0,66±0,13	0,50±0,1
Число эритроцитов в слизи, шт./мл	54,72±16,94	38,07±10,88	25,00±10,67	38,00±9,16
Глюкоза в крови, мг/дл.	26,20±2,39	32,65±4,57	27,5±4,92	45,6±6,64

Таблица 6.4 – Реактивность биохимических параметров слизи и крови годовиков загорского карпа в ответ на действие стресса

Биохимические показатели	Группа			
	Реактивность показателя в опытной группе после стресса, %	Реактивность показателя в контроле после стресса, %	Превышение реактивности на стресс у контрольной группы над опытной, %	Коэффициент реактивности на стресс у контрольной группы относительно опытной
	<b>A=a2*100/a1</b>	<b>B=b2*100/b1</b>	<b>R= B-A</b>	<b>KR =B/A</b>
Гемоглобин (Hb) в крови, г/л	78,09	83,61	5,52	1,07
Число эритроцитов в крови, млн. шт./мкл.	58,06	62,96	4,90	1,08
Белок слизи, г/л	82,26	75,76	-6,5	0,92
Число эритроцитов в слизи, шт./мл	69,57	152,00	82,43	2,18
Глюкоза в крови, мг/дл.	124,62	165,82	41,2	1,33

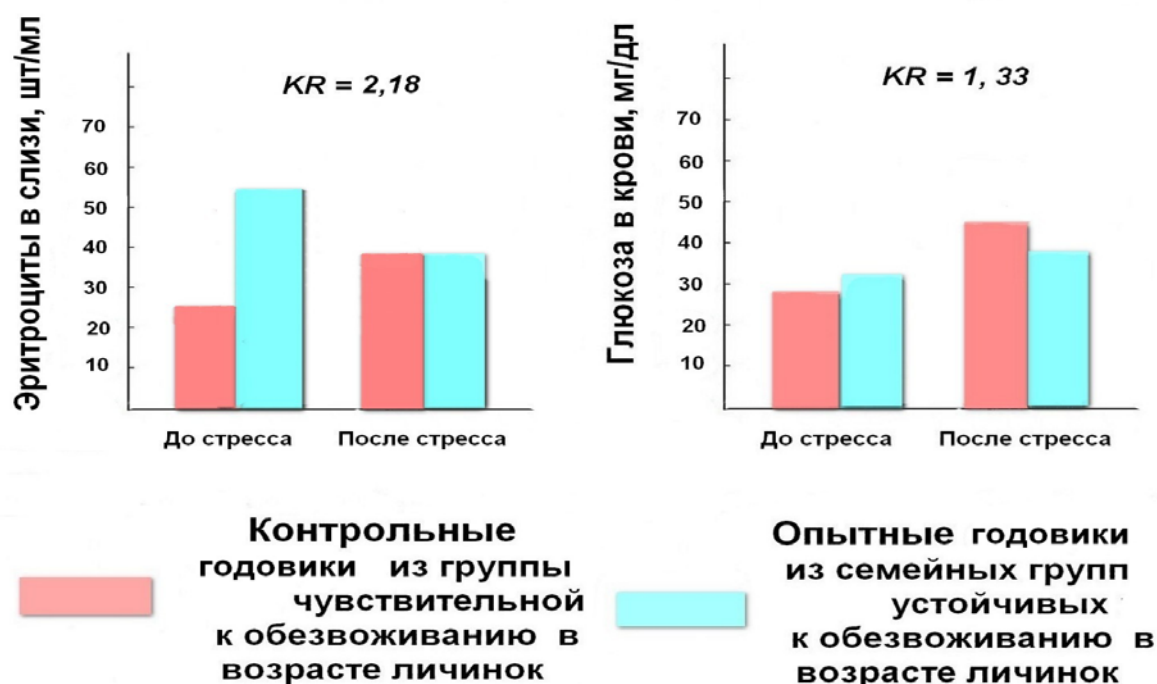


Рисунок 6.2 – Изменчивость биохимических показателей крови и слизи у годовиков загорского карпа контрольной и опытной группы до и после стрессового воздействия. *KR* - коэффициент реактивности на стресс у контрольной группы относительно опытной

У рыб контрольной группы наблюдается сильная реакция на стресс, в отличие от рыб опытной группы, имевших высокую выживаемость после стрессового воздействия на ранних стадиях развития. Так коэффициент реактивности (*KR*) на стресс у контрольной группы относительно опытной по содержанию гемоглобина в крови составил 1,07 (превышение реактивности на стресс у контрольной группы над опытной - *R* - составляет 5,52%), по содержанию глюкозы в крови – *KR*= 1,33 (*R*= 41,20%). По числу эритроцитов в крови - *KR*=1,08 (*R*=4,90%), по числу эритроцитов в слизи - *KR*=2,18 (*R*=82,43%).

Использование в качестве стрессового фактора обезвоживания личинок объективно моделирует разнообразие неблагоприятных воздействий, влияние которых на организм имеет определенную природу.

При этом выживают только те личинки, которые имеют защитную реакцию на генетическом уровне и определяют неспецифическую устойчивость рыб при

дальнейшем развитии. Отбор личинок, устойчивых к такому фактору, как обезвоживание, сопряжена с повышением общей (неспецифической) выживаемости, т.к. при тестировании молодь рыб подвергается воздействию комплекса неблагоприятных факторов, таких как кислородное голодание, неблагоприятный температурный режим, обездвиживание и пр. Отбор на ранних стадиях развития позволяет оставлять для прудового выращивания только группы рыб с устойчивыми показателями развития, имеющих повышенную выживаемость при стрессовом воздействии, что играет определяющую роль при выращивании рыб в аквакультуре (Головин и др., 2006).

Сравнение годовиков карпа из опытных вариантов, отобранных по устойчивости к стрессовому воздействию на личиночной стадии развития, и контрольных, имевших низкую устойчивость к стрессорам в раннем онтогенезе, проводили по изменчивости биохимических показателей слизи и крови. Из полученных данных следует, что для годовиков опытных и контрольных рыб при стрессе (хендлинге) наблюдается колебание практически всех исследуемых биохимических показателей.

Количество эритроцитов и глюкозы в слизи в крови при стрессе значительно возрастает как в контрольном варианте, так и в опыте. Эти данные согласуются с результатами работ многих авторов, которые проводили исследования влияния стресса на изменение биохимического состава слизи и крови карповых, лососевых и других видов рыб (Дмитриева, 1982; Головин и др., 2006; Kubokawa et al., 1999). Но для потомств, устойчивых к обезвоживанию на ранних стадиях развития, возрастание менее выражено, чем для контрольной группы.

Активность каждого метаболического пути и даже каждый из его регуляторных ферментов подвержены воздействию целой системы регуляторов, координирующих его работу с локальным химическим статусом клетки и, в конечном счете, с основными потребностями организма в целом. Эти регуляторные функции служат важными пунктами взаимодействия с внешней средой. Регуляция осуществляется с помощью целой иерархии механизмов,

заложенных в генах и реализующихся синтезом соответствующих белков (Хочачка, Сомеро, 1977).

Поскольку устойчивость организмов к стрессу находится в строгой зависимости от макромолекул, таких как ферменты и нуклеиновые кислоты, процессы, связанные с формированием устойчивости к стрессу и зависящие от нервно-гуморальной регуляции, сводятся к тому, чтобы функции макромолекул были такого типа и осуществлялись с такими скоростями, при которых жизненные процессы организма протекали бы удовлетворительно (Лениджер, 1985; Barton, Iwama, 1991; Яржомбек, 2007).

Так как оценку устойчивости к обезвоживанию и отбор жизнеспособных групп проводили на потомствах от индивидуальных скрещиваний (семейных группах), можно предположить, что повышение адаптивности у них определялась сочетанием генов, полученных от родительских пар. Меньшая подверженность неблагоприятному средовому воздействию при прудовом выращивании, вероятно, и определила повышение у них рыбоводных характеристик - выживаемости и продуктивности (Симонов, Виноградов, 2012; Виноградов, Симонов 2016).

Исследование изменений биохимических параметров слизи и крови используют в практике при изучении ответа рыб на воздействие стресса. Показано, что возрастание содержания эритроцитов и глюкозы в слизи и крови рыб определяют стрессовые условия, которые испытывают объекты аквакультуры (Головина, 2018; Головина, Романова, 2019). При этом, чем выше стрессовое воздействие, тем выше и колебания этих компонентов. Поэтому мы можем утверждать, что если одинаковые по силе неблагоприятные факторы оказывают влияние на две группы рыб, и эти группы различаются по ответу биохимических характеристик (содержание эритроцитов в слизи и глюкозы в крови), то эти группы имеют отличия и по устойчивости к изучаемому стрессовому фактору (Виноградов, Симонов, 2018). Чем меньше изменчивость этих биохимических характеристик у рыб, тем выше их способность переносить стресс. Они быстрее

адаптируются к меняющимся условиям (Лежачус, 1986), имеют более устойчивый рост и выживаемость.

Отобранные по устойчивости к стрессу на личиночной стадии развития семейные группы карпа показали повышенную стрессоустойчивость и в возрасте годовиков.

Обнаруженная устойчивость годовиков карпа экспериментальных семей к действию стресса, которая выражена в снижении реакции на внешнее воздействие, открывает возможности успешного проведения селекции на улучшение адаптивных характеристик рыб. В качестве критерия при отборе потомства рекомендовать использование оценки ее устойчивости к обезвоживанию в личиночном периоде развития.

Таким образом, изучена изменчивость биохимических показателей крови и слизи годовиков семейных групп, отобранных по устойчивости к стрессу на ранних стадиях развития. В результате исследований было показано, что у годовиков семейных групп карпа ЗУ-НК и загорского карпа в результате стресса изменялась реактивность глюкозы и эритроцитов к крови и слизи. При этом устойчивость к обезвоживанию на ранних стадиях онтогенеза у семейных групп карпа ЗУ-НК на 24,65-34,60% была выше, чем в контроле, а для семейных групп загорского карпа была выше на 8,55-31,81%, чем в контроле. Коэффициент реактивности, равный реактивности контрольной группы относительно реактивности в опытной для карпа ЗУ-НК составил по содержанию глюкозы в слизи 3,54, глюкозы в крови – 1,34, число эритроцитов в слизи – 1,20, а для загорского карпа по содержанию эритроцитов в слизи - 2,18, по содержанию глюкоза в крови – 1,33.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение показателя жизнеспособности рыб (изменение генетических характеристик рыб по адаптивности) в условиях аквакультуры является необходимым фактором эффективного проведения работ по выращиванию объектов разведения, контроля и учета качества получаемой товарной продукции. Проблема стрессоустойчивости в настоящее время актуальна, так как рыбоводство перешло на высокотехнологичные схемы выращивания, содержания и разведения рыб в искусственных условиях, отличающихся от естественной среды обитания природных популяций.

Одним из способов повышения устойчивости рыб к стрессу является реализация селекционных программ, цель которых создание генетических линий и отводок объектов аквакультуры максимально приспособленных и адаптированных к условиям разведения. Так как наследуемость количественных признаков, таких как стрессоустойчивость, выживаемость при воздействии неблагоприятных условий среды, резистентность к заболеваниям не велика, то для повышения результативности и сокращения времени проведения селекционных работ используют методы индивидуального отбора, и в частности, выбора лучших по этим показателям семейных групп полученных в результате индивидуальных скрещиваний. Как отмечал В.С. Кирпичников, основной проблемой семейной селекции является проведение единовременного сравнения большого числа семейных групп, полученных от индивидуальных скрещиваний (Кирпичников, 1987). С этим связана большая трудоемкость и повышенная стоимость работ с использованием и обслуживанием большого числа прудов, необходимых для проведения сравнительного эксперимента во время, когда зарыбление проводится личинкой. Для достоверной и правильной интерпретации полученных рыбоводных данных требуется большое число повторностей посадки экспериментального материала, так как ответы на поставленные задачи селекции оценки выживаемости и продуктивности рыб можно получить только при выращивании объекта в течение нескольких лет.

Решением этой проблемы может быть семейный отбор на стрессоустойчивость в раннем онтогенезе.

В диссертационной работе представлены данные, по сравнительной оценке, рыбоводно-биологических характеристик семейных групп карпа, отобранных по устойчивости к стрессовому воздействию в раннем онтогенезе. Повышение эффективности отбора семейных групп устойчивых к стрессу в возрасте личинок возможна только, если будет обнаружена сопряженная связь между выживаемостью при стрессе на ранних стадиях развития и увеличением рыбоводных показателей семейных групп на первом и втором году жизни. Проведение отбора стрессоустойчивых потомств, полученных от индивидуальных скрещиваний на ранних стадиях развития, позволяет отбраковывать худшие семейные группы с низкой выживаемостью при стрессовом воздействии. Это позволяет получить желаемые результаты по оценке селекции в более ранние сроки, экономит использование рыбоводных площадей и проведение затрат связанных с обслуживанием прудов, кормлением рыбы и др.

В проведенных исследованиях показана высокая изменчивость семейных групп загорского карпа и карпа ЗУ-НК по устойчивости личинок к обезвоживанию во время перехода их на активное плавание.

Изменчивость показателя выживаемости 9 семейных групп загорского карпа при обезвоживании личинок менялась от 12,04 до 52,74%. Для 16 семейных групп карпа ЗУ-НК - от 46,66 до 85,00%.

Это позволило из 9 семейных потомств загорского карпа выбрать для дальнейшего выращивания 3 - имеющие выживаемость на 8,55 -31,81% выше среднего значения по всем семьям ( $32,91 \pm 3,21$ ). Из 16 семейных групп карпа ЗУ-НК для прудового выращивания были отобраны 2 семейные группы, которые имели выживаемость при обезвоживании на 24,65-34,60% выше среднего значения по всем группам ( $64,38 \pm 2,31$ ).

Одновременно во время оценки семейных групп карпа по устойчивости личинок к обезвоживанию мы проверяли все полученные семьи на активность питания личинок (количество питавшихся личинок и интенсивности питания).



Полученные результаты для личинок 9 семейных групп загорского карпа показали различия между семьями, но результаты ранжирования семей по показателям питания и по выживаемости личинок при обезвоживании были разнонаправленными и статистически недостоверными, коэффициенты корреляции были равны -0,12 и -0,25 ( $p > 0,05$ ). Дальнейшее сравнение значений показателей питания личинок с рыбоводными данными в прудах не обнаружило положительной связи.

Выращивание выбранных по устойчивости к стрессу потомств загорского карпа и карпа ЗУ-НК позволило показать прямую связь оценки семейных групп по выживаемости на ранних этапах развития с результатами прудового выращивания на первом и втором году жизни рыб.

Для устойчивых к обезвоживанию семей загорского карпа было установлено их преимущество над контролем по средней массе сеголеток на 8,8%, по выживаемости - на 86,82%, по рыбопродуктивности на 107,97%.

На второй год двухлетки загорского карпа также имели преимущество над контрольной группой по приросту массы в единицу времени прудового выращивания, коэффициент массонакопления у них составил 0,20, против показателя у контроля 0,18. Двухлетки имели прирост массы на 10% больше.

Семейные группы карпа ЗУ-НК в возрасте сеголетка имели лучшую выживаемость в прудовых условиях, более чем в три раза, чем в контрольной группе. А также преимущество в возрасте двухлетка по значению коэффициента массонакопления, для семейных групп он был равен 0,20, у контрольной группы – 0,17. Двухлетки имели прирост массы на 15% больше.

Рассматривая различия по морфотипу между сеголетками опытных групп загорского карпа было установлено, что в многомерном пространстве морфометрических признаков все сравниваемые семьи, включая и контрольную группу, имели достоверные различия по расстоянию между собой. О чем свидетельствует проведенная статистическая обработка распределения совокупности семейных групп в каноническом пространстве признаков морфотипа и определение расстояния Махаланобиса, т.е. расстояния между

центрами совокупностей образуемых семейными группами. Чем выше была устойчивость к обезвоживанию личинок семейных групп загорского карпа на ранних стадиях развития, тем больше расходились значения морфометрических признаков исследуемых семей в многомерном пространстве. Для двухлетков семейных групп загорского карпа различия сохранялись, тем не менее, снижалась точность разделения между семьями и контролем в многомерном пространстве морфометрических признаков. Для двухлетков карпа ЗУ-НК разделения между семьями по морфотипу не обнаружено. Также для двухлетков загорского карпа и для двухлетков карпа ЗУ-НК не обнаружены различия по индексам внутренних органов (отношение длины кишечника к длине тела, длины передней камеры к длине задней камеры плавательного пузыря, отношение массы печени к массе тела). Установлено, что двухлетки опытных семей загорского карпа достоверно отличаются от контрольных по показателю коэффициента упитанности.

Работы по проведению отбора рыб на повышение устойчивости к дефициту кислорода поводятся уже давно. Ряд исследователей предлагают использование двух показателей, которые имеют отношение к обеспечению рыб кислородом (Михайленко, 2002; Катасонов, Гмыря, 1989; Попов, Красавкина, 1974). Острая гипоксия, когда содержание растворенного кислорода опускается до пороговых значений менее чем за 12 часов, и хроническая гипоксия, когда снижение кислорода происходит в течение длительного времени. Использование той или иной формы устойчивости к гипоксии имеет значение при проведении селекционных программ.

Так проводили селекционное улучшение карпа на повышение устойчивости рыб к влиянию хронической гипоксии (Гмыря, 1986; Гмыря, Мустаев, 1989). Программу отбора карповых рыб, устойчивых к острой кислородному голоданию, предлагал Олег Павлович Попов (Попов, Морозова, 1980). Прежде всего, устойчивость к дефициту кислорода объясняется интенсивностью метаболических процессов в организме рыб. Активность биохимических процессов также определяют рост и развитие карпа при выращивании в прудовых хозяйствах, садках, бассейнах и др.

В настоящей работе показано, что отбор семейных групп по выживаемости сеголеток рыб в условиях острой гипоксии имеет обратную зависимость с оценкой стрессоустойчивости на ранних стадиях развития и показателями роста и выживаемости рыб в прудовых условиях. Необходимо заметить, что статистически достоверной связи между устойчивостью к острой гипоксии и устойчивостью к обезвоживанию нами не обнаружено, однако, прослеживается четкая тенденция. Коэффициент корреляции между выживаемостью семейных групп в условиях острой гипоксии и оценкой их стрессоустойчивости в личиночном периоде равен  $-0,78$  ( $p = 0,25$ ), с массой сеголеток, выживаемостью в прудах и рыбопродуктивностью, соответственно, равен  $-0,51$ ,  $-0,59$ ,  $-0,5$  ( $p = 0,5$ ).

В работе рассмотрены вопросы, связанные с изменчивостью биохимических параметров крови и слизи под влиянием стрессового воздействия у семейных групп карпа, отобранных по устойчивости к обезвоживанию в раннем онтогенезе. Изучаемые гематологические показатели используют в ихтиопатологических исследованиях (и не только) как индикаторы стрессового состояния объектов аквакультуры. К ним относят содержание глюкозы, протеина, эритроцитов, гемоглобина и некоторых других компонентов крови и слизи рыб. В проведенном исследовании рассматривали изменчивость гематологических показателей и их реактивность к стрессовому воздействию для годовиков семейных групп карпа ЗУ-НК и загорского карпа, которые были выбраны на основании высокой устойчивости семьи при обезвоживании в раннем онтогенезе. Полученные результаты по изменчивости и реактивности сравнивали с этими же биохимическими показателями у годовиков карпа контрольного варианта, которые имели низкую устойчивость к стрессу на ранних стадиях развития. Результаты работы показали, что реактивность на стресс у рыб опытных семейных групп ниже, чем у контрольных. Так определение коэффициента реактивности для карпа ЗУ-НК показало, что реакция на неблагоприятное воздействие у опытных годовиков из семейных групп, отобранных по выживаемости в раннем онтогенезе, была в 3,54 раза ниже, чем у контрольных карпов по содержанию глюкозы в слизи. У них при стрессе наблюдалось

возрастание содержания глюкозы в крови, но это повышение было в 1,34 раза ниже, чем повышения глюкозы в контроле, возрастание содержания эритроцитов в слизи, но в 1,2 раза ниже, чем в контроле. Наблюдаемые изменения отмечались и у годовиков загорского карпа - повышение числа эритроцитов в слизи при стрессе у семейных групп в 2,18 раза, и повышение содержания глюкозы при стрессе 1,33 раза ниже, чем возрастание этих показателей у контрольных рыб. Известно, что понижение реактивности биохимических параметров является одной из форм защитной реакции организма на неблагоприятные воздействия у природных популяций, в том числе и в рыбных сообществах. Так как это свойство помогает рыбам сохранять энергетические ресурсы организма и тем самым повышать выживаемость в условиях изменения экологических параметров водной среды.

На основании проведенной работы получен патент на изобретение «Способ селекции карповых рыб» (Симонов, Виноградов, 2013).

Отбор семей карпа, устойчивых к стрессовому воздействию на ранних стадиях онтогенеза является новым подходом в семейной селекции рыб. Семейные группы с высокой устойчивостью к обезвоживанию личинок имеют преимущества по рыбохозяйственным характеристикам на первом и втором годах жизни. Их использование позволяет повысить рыбопродуктивность прудов и более рационально использовать рыбные ресурсы в условиях первой зоны рыбоводства. Результаты диссертационной работы могут способствовать обеспечению отечественных рыбоводных предприятий высококачественным племенным материалом.

## ВЫВОДЫ

1. На ранних стадиях развития рыб наблюдается высокая изменчивость показателя выживаемости личинок семейных групп в условиях стресса, что создает условия для проведения селекционных работ.

2. Связь между выживаемостью личинок семейных групп карпа при стрессовом воздействии и активности питания личинок не установлена: активность питания личинок не зависит от уровня стрессоустойчивости личинок у семейных групп карпа.

3. Семьи, обладающие лучшей устойчивостью к стрессу в личиночном периоде развития, проявляют более высокие рыбоводные качества (скорость роста и выживаемость) в возрасте сеголеток и двухлеток.

4. Семейные группы с высокой стрессоустойчивостью в личиночном периоде, на первом году жизни достоверно отличаются по комплексу морфометрических признаков от семей с низкой стрессоустойчивостью.

5. Стрессоустойчивость семейных групп в ранних периодах развития не связана с характеристиками выживаемости сеголеток в условиях острой гипоксии.

6. Годовики из семей с повышенной устойчивостью к обезвоживанию личинок слабее реагируют на стрессовое воздействие, что проявляется в изменении биохимических показателей слизи и крови.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алабастер Дж. Критерии качества воды для пресноводных рыб / Дж. Алабастер, Р. Ллойд // М.: Изд-во «Легкая и пищевая промышленность». – 1984. – 343 с.
2. Аминова В.А. Физиология рыб / В.А. Аминова, А.А. Яржомбек // М.: «Легкая и пищевая промышленность». – 1984. – С. 181.
3. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ / Т. Андерсон // М.: Изд-во «Физматгиз». – 1963. – 500 с.
4. Аренс Х. Многомерный дисперсионный анализ / Х. Аренс, Ю. Лейтер // М.: «Финансы и статистика». – 1985. – 230 с.
5. Балахнин И.А. Интенсивность потребления кислорода карпами и гибридами карпа с китайским золотым карасем разного генотипа / И.А. Балахнин, Н.П. Галаган // Рыбное хозяйство. Выпуск 21. Издательство «Урожай» Киев – 1975. – С. 30-35.
6. Балахнин И.А. Типы трансферрина и их связь с некоторыми показателями экстерьера у карпа. / И.А. Балахнин, В.Д. Соломатина // Гидробиологический журнал. № 6. Том VI. Издательство «Наукова думка». Киев – 1970. – С. 56-62.
7. Балашов Д.А. Биологические и рыбохозяйственные свойства гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio*) и карпа (*Cyprinus carpio*) / Д.А. Балашов // Автореф. дисс. канд. биол. наук. – 2018. – 24 с.
8. Баранникова И.А. Механизмы гормональной регуляции репродуктивной функции у низших позвоночных / И.Г. Акмаев, В.Н. Бабичев, И.А. Баранникова // В книге Механизмы гормональных регуляций и роль обратных связей в явлениях развития и гомеостаза. М.: «Наука». – 1981. – С.186 – 203.
9. Бурлаков А.Б. Гормональная регуляция репродуктивной функции у икромечущих рыб / А.Б. Бурлаков // Дисс. док. биол. наук. – 2002. – 484 с.
- Ведемейер Г.А. Стресс и болезни рыб / Г.А. Ведемейер, Ф.П. Мейер, Л. Смит // М.: «Легкая и пищевая пром-сть». –1981. – 128 с.

10. Виноградов Е.В. Изменение биохимических параметров слизи и крови у рыб, устойчивых к стрессу / Е.В. Виноградов, В.М. Симонов // Вестник рыбохозяйственной науки. – 2018. – Т. 5. – № 2 (18) – С. 24-33.

11. Виноградов Е. В. Использование отбора по стрессоустойчивости при создании высокопродуктивных пород карпа / Е.В. Виноградов, В.М. Симонов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. Изд-во «Панорама». – 2016. – № 2 (122). – С. 40-43.

12. Волчков Ю.А. Задачи и методы селекции растительноядных рыб с позиций генетики / Ю.А. Волчков, Ю.И. Илясов, В.П. Радецкий // М.: «ВНИИПРХ». – 1986. Сб. науч. трудов Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбоводстве. – Вып. 48. – С. 24-36.

13. Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. – Практикум по статистическим методам и исследованию операций с использованием пакетов STATISTICA и EXCEL / Э.А. Вуколов // М.: Изд-во «Форум». – 2004. – 464 с.

14. Гаркави Л.Х. Адаптационные реакции и резистентность организма / Л.Х. Гаркави, Е.Б. Квакина, М.А. Уколова // Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета. – 1977. – 120 с.

15. Геннадик А.Г. Роль инсулиноподобного фактора роста-I в метаболизме, регуляция клеточного обновления и процессах старения. / А.Г. Геннадик, А.А. Нелаева // Ожирение и метаболизм. – 2010. – Т. 7. – № 2. – С. 10-15.

16. Гмыря И.Ф. Селекционное значение двух типов устойчивости к гипоксии у карпа / И.Ф. Гмыря // Сб. науч. трудов. Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбоводстве. М.: «ВНИИПРХ». – 1986. – Выпуск 48. – С. 37-47.

17. Гмыря И.Ф. Влияние отбора годовиков карпа по устойчивости к гипоксии на продуктивность прудов при высокой плотности посадки / И.Ф. Гмыря, С.Б. Мустаев // Сб. науч. трудов Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. М.: «ВНИИПРХ» – 1989. – Вып. 58. – С. 22-24.

18. Голдовский А.М. Основы учения о состояниях организмов / А.М. Голдовский // Л.: «Наука». – 1977. – 116 с.

19. Головин П.П. Стресс у рыб / П.П. Головин // Тр. зоолог. ин-та АН СССР. – 1987. – Т. – 171. – С. 22-31.

20. Головин П.П. Оценка стрессоустойчивости рыб – объектов аквакультуры / П.П. Головин, Н.А. Головина, Н.Е. Ледбедева, Н.Н. Романова // Мат. межд. науч.-практ. конф. «Аквакультура начала XXI века: истоки, состояние, стратегия развития». Рыбное. – 2002. – С. 171-174.

21. Головин П.П. Особенности стресс-реакции у осетровых рыб / П.П. Головина, Н.А. Головина, Н.Н. Романова // Мат. докл. IV межд. науч.-практ. конф. «Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития». М.: Изд-во «ВНИРО». – 2006. С. 239-242.

22. Головина Н.А. Гематологические исследования и их использование для оценки здоровья рыб. / Н.А. Головина // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2018. – №5. – С. 72-75.

23. Головина Н.А. Лабораторный практикум по физиологии рыб. Учебное пособие. / Н.А. Головина, Н.Н. Романова // СПб.: Издательство «Лань». – 2019. – 136 с.

24. Головина Н.А. Ихтиопатология / Н.А. Головина, Ю.А. Стрелков, В.Н. Воронин, П.П. Головин, Е.Б. Евдокимова, Л.Н. Юхименко // М.: «Мир». – 2003. – 448 с.

25. Гуляева Н.В. Ингибирование свободнорадикального окисления липидов в механизмах срочной и долговременной адаптации к стрессу / Н.В. Гуляева // Биол. науки. – 1989. – № 4 – С. 5-14.

26. Дементьев В.Н. Селекционная оценка самцов карпа / В.Н. Дементьев // Автореф дисс. канд. биол. наук. М.: «ВНИИПРХ». – 1998. – 24 с.

27. Дмитриева Т.М. О важных источниках химических сигналов в коже рыб / Т.М. Дмитриева // Химические сигналы животных. М.: «Наука». – 1982. – С. 36-56.

28. Дьяконов Ю.Н. Функциональная активность кровеносной и дыхательной систем и устойчивость молоди карпа *Cyprinus carpio* к гипоксии / Ю.Н. Дьяконов // Вопросы ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – № 6. – С. 1037-1040.



29. Зеличенко Л.И. Стресс и патология. / Л.И. Зеличенко, Г.В. Порядин // Методическое пособие для самостоятельной работы студентов лечебного и педиатрического факультетов. Российский государственный медицинский университет. М.: – 2009. – С. 4-9.

30. Иванов А.А. Физиология рыб / А.А. Иванов // М.: Изд-во «Мир». – 2003. – 284 с.

31. Илясов Ю.И. Основы селекции рыб на толерантность к воздействию неблагоприятных факторов среды / Ю.И. Илясов, В.М. Симонов // Сб. науч. трудов. Современные проблемы аквакультуры. М.: «ВНИИПРХ». – 1997. – Вып. 73. – С. 72-84.

32. Инструкция по племенной работе с карпом в репродукторах и промышленных хозяйствах. М.: «ВНИИПРХ». – 1982. – 39 с.

33. Карташев Н.Н. Практикум по зоологии позвоночных / Н.Н. Карташев, В.Е. Соколов, И.А. Шилов // М.: Изд-во «Высшая школа». – 1981. – 320 с.

34. Катасонов В.Я. Селекция рыб с основами генетики / В.Я. Катасонов, Б.И. Гомельский // М.: «Агропромиздат». – 1991. – 208 с.

35. Катасонов В.Я. Экспресс-метод селекционной оценки самцов карпа / В.Я. Катасонов, В.Н. Дементьев // М.: «ВНИИПРХ». – 1996. – 7 с.

36. Катасонов В.Я. Рекомендации, по комплексной оценке, карпа в ходе селекции с использованием экспресс методов. В книге Племенные рыбоводные хозяйства Российской Федерации. Справочник. / В.Я. Катасонов, В.Н. Дементьев, А.В. Поддубная, В.М. Симонов // М.: ФГНУ «Росинформотех». – 2007. – С. 63-64.

37. Катасонов В.Я. Породы и кроссы карпа селекции ВНИИПРХ / В.Я. Катасонов, А.В. Поддубная, А.В. Рекубратский, В.Н. Дементьев, Л.А. Шарт, Д.А. Балашов // Москва – 2015. – С. 17.

38. Катасонов В.Я. Использование признака устойчивости к гипоксии в селекции рыб / В.Я. Катасонов, И.Ф. Гмыря // Селекция рыб. Сб. науч. трудов. М.: Изд-во «Агропромиздат». – С. 70-76.

39. Кирпичников В.С. Биохимический полиморфизм и процессы микроэволюции рыб. / В.С. Кирпичников // Материалы 1-го всесоюзного совещания «Биохимическая генетика рыб» Л.: – 1973. С. 7-24.

40. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб / В.С. Кирпичников // Л.: «Наука». – 1987. – 520 с.

41. Кляшторин Л.Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб / Л.Б. Кляшторин // М.: «Легкая и пищевая промышленность». – 1982. – 167 с.

42. Кляшторин Л.Б. Об изменении кислородной чувствительности рыб в онтогенезе. / Л.Б. Кляшторин // Тезисы докладов IV Всесоюзной конференции «Экологическая физиология и биохимия рыб». Астрахань – 1979. – С.103-104.

43. Котляр О.А. Курс лекций по ихтиологии. / О.А. Котляр, Р.П. Мамонтова // М.: «Колос». – 2007. – 589 с.

44. Краснов Н.Д. О корреляции между устойчивостью к стрессовым факторам и морфотипом у сеголеток карпа / Н.Д. Краснов, Л.Г. Рожнева, В.Г. Сапрыкин // Тезисы докл. Второго всесоюзн. совещ. «Генетика, селекция и гибридизация рыб». Ростов -на -Дону – 1981. – С. 191-193.

45. Мусселиус В.А. Лабораторный практикум по болезням рыб / В.А. Мусселиус, В.Ф. Ванятинский, А.А. Вихман и др. // М.: «Легкая и пищевая промышленность». – 1983. – 296 с.

46. Лебедева Н.Е. Слизь кожи рыб – индикаторная система их физиологического статуса. / Н.Е. Лебедева // Рыбное хозяйство. Серия Болезни гидробионтов в аквакультуре. Аналитическая и реферативная информация. М.: ВНИЭРХ. – 2001. – С. 1-23.

47. Лебедева Н.Е. Использование биохимических методов для оценки физиологического состояния рыб при действии химических сигналов / Н.Е. Лебедева, Т.В. Головкина // Сенсорная физиология морских рыб (методические аспекты). Апатиты. – 1990. – С. 37-40.

48. Лекавичюс Э. К. Элементы общей теории адаптации. / Э.К. Лекавичюс // Вильнюс. «Мокслас». – 1986. – 273 с.

49. Лениджер А. Основы биохимии / А. Лениджер // –Т.3. М.: «Мир». – 1985. – 320 с.
50. Лукьяненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии / В.И. Лукьяненко // – М.: «Агропромиздат». – 1987. – 240 с.
51. Мазер К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс // – М.: «Мир». – 1985. – 463 с.
52. Макеева Е.Н. Влияние искусственного отбора на процессы развития в популяциях / Е.Н. Макеева // V всес. съезд ВОГИС им. Н.И. Вавилова. Москва. – 1987. –Т. 1. – С. 170-171.
53. Меерсон Ф.З. Общий механизм адаптации и профилактики / Ф.З. Меерсон // М.: «Медицина». – д 1973. – 360 с.
54. Мелехов Е.И. О возможном принципе регуляции повреждений и защитной реакции клетки / Е.И. Мелехов // Журнал общей биологии. – 1983. – № 3. – С. 386-397.
55. Мережко А.Ф. Система генетического улучшения исходного материала для селекции растений (методические указания) / А.Ф. Мережко// Л.: –1984. – 70 с.
56. Михайленко В.Г. Неоднозначность резистентности организмов / В.Г. Михайленко // Успехи совр. биологии. – 2002. – Т. 122. – № 4. – С. 334-341.
57. Мицкевич М.С. Гормональная регуляция в онтогенезе животных / М.С. Мицкевич // М.: Изд-во «Наука». – 1978. – С. 1.
58. Морев И.А. Системный морфометрический анализ в изучении генетических коллекций осетровых и лососевых рыб / И.А. Морев // Дисс. канд. сельхоз. наук. – Краснодар. – 1999. – 129 с.
59. Москалейчук Ф.Ф. Связь аллозимной и морфометрической изменчивости у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Южного Сахалина / Ф.Ф. Москалейчук // Докл. РАН. – 2005. – Т. 402. – № 1. – С. 137-141.
60. Мусаев Б.С. Биохимические показатели крови как маркеры развития оксидативного стресса в организме сеголеток карпа (*Cyprinus carpio L.*) в условиях интоксикации водной среды ионами свинца / Б.С. Мусаев, Г.Р.

Муразова, А.И. Рабазанова, С.А. Чалаева, И.К. Курбанова, А.Б. Омарова, А.В. Курбетова, Л.О. Омарова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т.11. – № 1(5). – С. 1087-1090.

61. Парфенова И.А. Функциональная морфология циркулирующих эритроцитов бычка-кругляка в условиях экспериментальной гипоксии / И.А. Парфенова, А.А. Солдатов // Морской экологический журнал. – 2009. – № 2. – Т – 10. – С. 59-67.

62. Поддубная А.В. Стрессовые факторы в промышленном рыбоводстве. / А.В. Поддубная // Тезисы докладов Всесоюзного совещания «Совершенствование биотехники прудового рыбоводства». М.: «ВНИИПРХ». – 1980.

63. Помазовская И.В. Влияние пестицидов на интенсивность дыхания некоторых гидробионтов / И.В. Помазовская // Экспериментальная водная токсикология. Рига. – 1973. – №5. – С. 84-95.

64. Попов О.П. Использование показателя устойчивости к гипоксии как физиологического теста общей жизнеспособности селекционируемых карпов / О.П. Попов, Г.А. Морозова // Сб. науч. трудов. Генетика и селекция рыб. – Вып. 28. М.: «ВНИИПРХ». – 1980. – С. 56-69.

65. Попов О.П. О значении некоторых показателей (содержание гемоглобина, устойчивость к гипоксии) для племенного карповодства / О.П. Попов // Материалы Всесоюз. совещ. по организации селекционно-племенной работе и улучшению содержания маточных стад в рыбхозах страны М.: – 1975. – С. 123-132.

66. Попов О.П. Функциональная характеристика групп молоди сазана с различной чувствительностью к дефициту кислорода / О.П. Попов, В.Н. Красавкина // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних этапах развития». Мурманск – 1974. – С. 168-170.

67. Потрохов А.С. Влияние аммония и нитритов водной среды на некоторые физиологические показатели карпа / А.С. Потрохов, О.Г. Зиньковский, Ю.Н. Красюк, Ю.Н. Худиеш // Материалы международной научно-практической

конференции. «Актуальные проблемы аквакультуры и рационального использования водных биоресурсов». Киев – 2005. – С. 210 – 212.

68. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин // М.: «Пищевая промышленность». – 1966. – 380 с.

69. Привезенцев Ю.А. Рыбоводство / Ю.А. Привезенцев, В.А. Власов – М.: «Мир». – 2007. – 456 с.

70. Радецкий В.П. Анализ комплекса признаков, как основа селекционной и племенной работы в рыбоводстве / В.П. Радецкий // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: «ВНИИПРХ» – 1989. – 21 с.

71. Рао К. Линейные статистические методы и их применение / К. Рао // М.: «Наука». – 1968. – 547 с.

72. Резников В.Ф. Стандартная модель массонакопления рыбы / В.Ф. Резников, С.А. Баранов, Е.А. Стариков, Г.И. Толчинский // Сб. науч. трудов. Механизация и автоматизация рыбоводства и рыболовства во внутренних водоемах. М.: «ВНИИПРХ». – 1978. – Вып. 22. – С. 182-196.

73. Ролле Н.Н. Влияние биогенных веществ на состояние ихтиофауны при наличии внутривидового полиморфизма / Н.Н. Ролле // Тез. докл. Первой Всесоюз. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. Рига. – 1989. – Ч. 2. – С. 94-95.

74. Ролле Н.Н. Эколого-генетические аспекты оптимизации структуры ихтиоценозов в условиях антропогенной нагрузки на водоем / Н.Н. Ролле // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. «Проблемы экологии Прибайкалья». Иркутск. – 1988. – Ч.1. – С. 53.

75. Романова Н. Н. Оценка стресс реактивности рыб-объектов аквакультуры и ее коррекция пискцином / Н.Н. Романова // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Москва. – 2005. – С.21.

76. Сапрыкин В.Г. Жизнестойкость сеголетков карпа с разными типами трансферрина при зимовке в термальных водах Верхнетагильской ГРЭС / В.Г. Сапрыкин // Труды Пермской лаборатории ГосНИОРХ. Основные

рыбохозяйственные проблемы Урала. Пермь. – «Пермское книжное издательство». – 1977. – Т.1. – С. 130 – 135.

77. Сапрыкин В.Г. К вопросу об использовании генетических маркеров в селекции уральского карпа / В.Г. Сапрыкин // Изв. ГосНИОРХ. – 1976. – С. 107.

78. Сапрыкин В.Г. Корреляция трансферринов с ростом карпов в различных условиях среды / В.Г. Сапрыкин // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Проблемы генетики и селекции рыб. Л.: – 1980. Вып. 153. – С. 100-104.

79. Сапрыкин В.Г. Типы трансферринов и их связь с устойчивостью карпа (*Cyprinus carpio L.*) к кислородному голоданию / В.Г. Сапрыкин // Сборник научных трудов. Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л.: – 1979. – С. 157-162.

80. Сапрыкин В.Г. Дифференциальная смертность сеголеток карпа с разными типами трансферрина в период зимовки / В.Г. Сапрыкин, Л.Г. Рожнева // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. Воспроизводство и селекция рыб. Л.: – 1980. Вып. 160. – С. 74-79.

81. Сапрыкин В. Г. Корреляция трансферринов с массой тела сеголеток карпа / В.Г. Сапрыкин, Л.Г. Рожнева, В.А. Ельцов // Изв. ГосНИОРХ. Динамика развития и селекция рыб. Л.: – 1983. Вып. 203. – С. 47-52.

82. Сапрыкин В.Г. Влияние температуры на распределение генотипов трансферрина в модельных популяциях карпа / В.Г. Сапрыкин, Л.Г. Рожнева // Рыбохозяйственные изучения внутренних водоемов. Л.: – 1980. – Вып. 29. – С. 17-21.

83. Селье Г. Стресс без дистресса / Г. Селье // М.: «Прогресс». – 1979. – 68 с.

84. Симонов В.М. Отбор карпа *Cyprinus carpio* по выживаемости и продуктивности с помощью оценки рыб на личиночной стадии развития / В.М. Симонов, Е.В. Виноградов // Вопросы рыболовства. – 2012 – Т.13 – № 3(51). С. 616-626.

85. Симонов В.М. Способ селекции карповых рыб / В.М. Симонов, Е.В. Виноградов // Патент 2494617 Рос. Федерация: МПК А01К61/00. Заявитель и

патентообладатель ФГУП «ВНИИПРХ». № 2012120067/1; заявл. 16.05.2012; опубл. 10.10.2013. Бюл. № 28.

86. Симонов В.М. Характеристика состояния молоди рыб после отбора по выживаемости на ранних стадиях онтогенеза / В.М. Симонов, Е.В. Виноградов // Материалы докладов 2-й международной конференции. «Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб». ФГБНУ «ГосНИОРХ». – 2013 г. С. 372-373.

87. Симонов В.М. Способ оценки и сохранения морфометрических характеристик биологических объектов аквакультуры / В.М. Симонов, А.В. Поддубная // – Патент Российской Федерации. № 2437282 С2 МПК А 01К 61/00. (2006. 01); - 2011.

88. Симонов В. М. Использование признаков морфотипа при идентификации сеголетков карпа, устойчивых к кумулятивному токсикозу / В.М. Симонов, О.П. Попов // Сборник научных трудов. Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. Дмитров. – 2008. – Вып. 84. – С. 93-100.

89. Симонов В.М. Экспериментальный сравнительный анализ изменчивости некоторых параметров выживаемости белого толстолобика / В.М. Симонов, М.Л. Беньковская // Сб. науч. трудов. Генетические исследования, селекция и племенное дело в рыбоводстве. М.: «ВНИИПРХ». – 1986. – Вып. 48. – С. 89-95.

90. Симонов В.М. Генотипическая адаптация (толерантность) белого толстолобика к пестицидному загрязнению и гипоксии в прудовых условиях / В.М. Симонов, Ю.И. Илясов // Тез. докл. Второй конф. по рыбохозяйственной токсикологии. СПб.: – 1991. – Т. 2. – С. 179-181.

91. Симонов В.М. Селекционно-генетические аспекты изучения толерантности растительноядных рыб к неблагоприятным факторам среды / В.М. Симонов, Ю.И. Илясов // Сб. науч. трудов. Вопросы генетического и экологического мониторинга объектов рыбоводства. М.: «ВНИИПРХ». – 1993. – Т. 70. – С.101-112.

92. Скворцов В.Н. Устойчивость сеголетков карпа с разными типами трансферрина к кислородному голоданию / В.Н. Скворцов, В.Г. Сапрыкин // В

книге «Проблемы генетики и селекции на Урале». Свердловск. – 1977. – УНЦ АН СССР. – С. 174-175.

93. Смирнов Б.П. Чувствительность и устойчивость молоди кижуча к дефициту кислорода / Б.П. Смирнов, Л.Б. Кляшторин // Тез. докл. всесоюз. совещ. «Экология и энергетика животных». Пушино. – 1988. – С.168-169.

94. Солдатов А.А. Напряжение кислорода в крови, скелетных мышцах и особенности тканевого метаболизма у кефали-сингиля в условиях экспериментальной гипотермии / А.А. Солдатов, И.А. Парфенова // Проблемы криобиологии. – 2009. – Т. 19. – № 3. – С. 290-300.

95. Строганов А.Н. Закономерности изменения потребления кислорода и особенности энергетического обмена у некоторых видов рыб на ранних этапах онтогенеза при различных значениях абиотических факторов / А.Н. Строганов // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: – 1987. – 24 с.

96. Тихонова Н.С. Молекулярный шаперон HSP 70 защищает клетки нейробластомы SK-N-SH от гипоксического стресса / Н.С. Тихонова, О.С. Москалева, Б.А. Маргулис, И.В. Гужова // Цитология. – 2008. – Т. 50. – № 5. – С. 467-472.

97. Ткачук В. А. Введение в молекулярную эндокринологию / В.А. Ткачук // М.: Изд-во Моск. ун-та. – 1983. – 256 с.

98. Тюрин В.В. Анализ изменчивости комплексов количественных признаков как методология эколого-генетического изучения селекционируемых и естественных популяций рыб / В.В. Тюрин // Автореф. дисс. док. биол. наук. Краснодар – 2010. – С. 7.

99. Урбах В.Ю. Биометрические методы. / В.Ю. Урбах // Издательство «Наука». М.: – 1964. – С. 80-84.

100. Устинов Д.А. Стресс-факторы в промышленном животноводстве / Д.А. Устинов // М.: «Россельхозиздат». – 1976. – 166 с.

101. Флеров Б.А. Механизмы приспособления водных животных к токсическим веществам. Реакция гидробионтов на загрязнение / Б.А. Флеров // М.: Издательство «Наука». – 1983 – С. 30-34.



102. Фурдуй Ф.И. Физиологические механизмы стресса и адаптации при остром действии стресс-факторов / Ф.И. Фурдуй // Кишинев. «Штиинца». – 1986. – 239 с.

103. Халафян А.А. Статистический анализ данных / А.А. Халафян // М.: ООО «Бином-Пресс». – 2010. – 528 с.

104. Халафян А. А. Statistica б. Математическая статистика с элементами теории вероятностей / А.А. Халафян // М.: ООО «Бином-Пресс». – 2011. – С 482.

105. Хамидов Д.Х. Система крови как показатель стрессового состояния различных позвоночных животных / Д.Х. Хамидов, Б.С. Гуледиев, Ж.Р. Рахимов, Р.И. Масудова, А.С. Усманова // В книге: Стресс и его патологические механизмы. – Кишинев. – 1973. – С. 134-135.

106. Хатт Ф. Генетика животных / Ф. Хатт // М.: «Колос». – 1969. – 446 с.

107. Хоар У. Биоэнергетика и рост рыб / У. Хоар, Д. Рендолл, Дж. Бретт // М.: «Легкая пищевая пром-сть». – 1983. – 408 с.

108. Хочачка П. Стратегия биохимической адаптации / П. Хочачка, Дж. Сомеро // М.: «Мир». – 1977. – 398 с.

109. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. / И.И. Шмальгаузен // Изд. второе. (Перераб. и доп.). М.: Изд-во «Наука». – 1968. – С. 263-265.

110. Щербенок Ю.И. Естественный отбор по трансферриновому и эстеразному локусам ропшинского карпа в период зимовки / Ю.И. Щербенок // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Проблемы генетики и селекции рыб. Л.: – 1980. – Вып. 153. – С. 94-100.

111. Щербенок Ю.И. Отбор на устойчивость к дефициту кислорода личинок карпа с разными генотипами трансферринов и эстераз / Ю.И. Щербенок // Известия ГосНИОРХ. Вопросы селекции рыб. Л.: – 1978. – С. 107-112.

112. Щербенок Ю.И. Связь полиморфных систем эстераз и трансферринов с хозяйственно-важными признаками карпа / Ю.И. Щербенок // Материалы 1-го всесоюзного совещания «Биохимическая генетика рыб». Л.: – 1973. С. 129-138.

113. Яржомбек А.А. Физиология рыб / А.А. Яржомбек // М.: «Колос». – 2007. – 160 с.

114. Яржомбек А.А. Методические указания по диагностике физиологического состояния личинок и сеголетков карпа / А.А. Яржомбек, Т.В. Лиманский // М.: «ВНИИПРХ». – 1986. – С. 34.

115. Acerete L. Physiological responses in European perch (*Perca fluviatilis* L.) subjected to stress by transport and handling / L. Acerete, J.C. Balasch, E. Espinosa, A. Josa, L. Tort // *Aquaculture* – 2004. – № 237. – P. 167-178.

116. Afonso J.M. Selection programmes for stress tolerance in fish / J.M. Afonso, R. Gines, D. Montero, L. Robaina, H. Fernandez, M. Izquierdo // In: Bartley D.M. (ed.), Basurco B. (ed.). *Genetics and breeding of Mediterranean aquaculture species*. Zaragoza: CIHEAM. – 1998. – P. 235-245.

117. Airaksinen S. Effects of heat shock and hypoxia on protein synthesis in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) cells / S. Airaksinen, C.M. Rabergh, L. Sisitonen, M. Nikinmaa // *J. Exp. Biol.* – 1998. – Vol. 17. – P. 2543 – 2551.

118. Albrecht M.-L. Die Bedeutung von Stress-Folgen für den Fischorganismus / M.-L. Albrecht // *Z. Binnenfischerei DDR*. – 1977. – H. 8. – S. 247-250.

119. Albrecht M.-L. Physiologische Ergebnisse der Warmwasseraufzucht von Speisekarpfen (*Cyprinus carpio*) in Netzkäfigen / M.-L. Albrecht // *Z. Fischerei*. – 1970. – Bd. 18. – H. 1-2. – S. 15-34.

120. Barton B.A. Stress in fishes. Adversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids / B.A. Barton // *Integr. Comp. Biol.* – 2002. – Vol. 42. P – 517 – 525.

121. Barton B.A. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids / B.A. Barton, G.K. Iwama // *Annual Rev. of Fish Diseases*. – 1991. – P. 3-26.

122. Beverton R.J.H. Review of life spans and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics / R.J.H. Beverton, S.J. Holt // *Foundation Colloquia on Aging*. – 1959. – Vol. 5. – P. 142-180.

123. Beyea M.M. Hematology and stress physiology of juvenile diploid and triploid shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*) / M.M. Beyea, T.J. Benfey, J.D. Kieffer // *Fish Physiol. and Biochem* – 2005. – 31, № 4. – P. 303-313.

124. Buckman A.H. The influence of temperature on thyroid indices in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / A.H. Buckman, A.T. Fisk, J.L. Parrot, R.R. Solomon, S.B. Brown // *Aquat.Toxicol.* – 2007. – Vol. 84 – P. 366-378.

125. Burgess J.W. Effects of chronic crowding stress on midbrain development: Changes in dendritic spine density and morphology in jewel fish optic tectum / J.W. Burgess, R.G. Coss // *Dev Psychobiol.* – 1982. – Vol. 15. – P. 461-470.

126. Burnett L.E. Physiological responses to hypoxia / L.E. Burnett, W.B. Stickle // In: Rabalais N.N., Turner R.E., (Eds.). *Coastal Hypoxia: Consequences for living Resources and Ecosystems, Coastal and Estuarine Studies.* – 2001. – Vol. 57. – American Geophysical Union, Washington D. C. P. 101 – 114.

127. Cadiev G. Heritabilities and genetic correlations of channel catfish, *Ictalurus punctuatus*, for tolerance to lethal levels of dissolved oxygen, ammonia and nitrite / G. Cadiev, J. Williems, R. Dunham // *Fifth Intern. Symp. on genetics in aquaculture. Book of Abstracts.* Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada. – 1994. – P. 16.

128. Chang Y., Sun X., Liang L. Исследование признаков устойчивости к холоду у карпа *Cyprinus carpio* / Y. Chang, X. Sun, L. Liang // *Shanghai Shuichandaxue xuebao.* – J. Shanghai Fish. Univ. Реферативный журнал. Биология. – 2003. – 12. – № 2. – С. 102-105.

129. Chavanne H. Description of selective breeding programs and seed market in the European aquaculture fish industry / H. Chavanne, J. Hofherr, F. Contini, P. Haffray, E.E. Nielsen, L. Bargelloni // *Aquaculture Europe 2016.* Edinburgh. Scotland. – 2016 / «Food for Thought». – P. 195.

130. Claireaux G. Adaptive respiratory responses of trout to acute hypoxia. II. Blood oxygen carrying properties during hypoxia / G. Claireaux, S. Thomas, B. Fienet, R. Motais // *Resp. Physiol.* – 1988. – Vol. 1. – P. 91-98.

131. Creyssel R. Transferrin variants in carp serum / R. Creyssel, G.B. Richard, P. Silbezahn // *Nature.* – 1966. – Vol. – 212. – P. 1362.

132. Cui Y. Effect of heat stress and recovery on viability, oxidative damage, and heat shock protein expression in hepatic cells of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) / Y. Cui, B. Liu, J. Xie, P. Xu, H.M.H. Tsion, Y. Zhang // J. Fish Physiol. Biochem. – 2014. – Vol. 40. – P. 721-729. DOI 10.1007/s10695-013-9879-2

133. Cui Y. The effect of hyperthermia on cell viability, oxidative damage, and heat shock protein expression in hepatic cells of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) / Y. Cui, B. Liu, J. Xie, P. Xu, H.M.H. Tsion, Y. Zhang // Journal of Thermal Biology. – 2013. – Vol.38. – P. 355-361.

134. Dong Z. Genetic evaluation of a selective breeding program for common carp *Cyprinus carpio* conducted from 2004 to 2014 / Z. Dong, N. Hohg Nguyen, W. Zhu // BMC Genetics. – 2015. – Vol. 16(94) – P. 1-9.

135. Dunham R. Relative tolerance of channel x blue hybrid and channel catfish to low oxygen concentration / R. Dunham, R.O. Smitherman // Prog. Fish. Cult. – 1983. – Vol. 45. – №. 1. – P. 55-57.

136. Durborow R.M. Differences in Mortality Among Full-sib Channel Catfish Families at Low Dissolved Oxygen / R.M. Durborow, J.W. Avault, W.A. Johnson, K.L. Koonce // The Prog. Fish. Cult. – 1985. – Vol. 47. – №. 1. – P. 14-21.

137. Dzafic S. Effects of hyperthermia on erythrocyte parametrs of carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) from Bardaca swamp, Bosnia and Herzegovina / S. Dzafic, A. Bakrac, D. Suljevic, R. Dekic // Asian Journal of Fisheries and Aquatic Research. – 2018. – Vol. 2(4). – P. 1-7. Article no. AJFAR. 47351.

138. Ellis A.E. Stress and the modulation of defense mechanisms in fish / A.E. Ellis // In: A. D. Pickering (ed.) Stress and fish. Academic press. – 1981. – P. 147 – 169.

139. Forster M. E. Cardiovascular responses to hypoxia in the hagfish, *Eptatretus cirrhatus* / M.E. Forster, W. Davison, M. Axelsson, A.P. Farell // Resp. Physiol. – 1992. – Vol. 3. – P. 373 – 386.

140. Gjedrem T. Genetic variatin in tolerance of brown trout to acid water / T. Gjedrem // In: SNSF-Project. – Oslo – 1976b. – №. 5. – 11 p.

141. Gjedrem T. Possibilities for genetic improvements in salmonids / T. Gjedrem // J. Fish. Res. Board. Can. – 1976a. – №.33(4). – P. 1094-1099.

142. Gracey A.Y. Hypoxia-induced gene expression profiling in the euryoxic fish *Cillichthys mirabilis* / A.Y. Gracey, J.V. Troll, G.N. Somero // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98. – P. 1993 – 1998.

143. Grigo F. Inwieweit wirkt die Temperature als stressor bei Karpfen (*C. carpio* L.): I. Stofflic Zusammensetzung des Blutes unter besonderer Berücksichtigung der Serumelektrolyte / F. Grigo // Zool. Anz. – 1975. – Bd. 194. – H. 3-4. – S. 215-233.

144. Harper C. Morphological effects of the stress response in fish / C. Harper, J.C. Wolf // ILAR journal. – 2009. Volume 50. – Number 4. – P. 387-396.

145. Heise K. Oxidative stress and HIF -1 DNA binding during stressful cold exposure and recovery in the North Sea eelpout (*Zoarces viviparous*) / K. Heise, S. Puntarulo, M. Nikibmaa // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. – 2006. – Vol.143. – № 4. – P. 494-503.

146. Hosoya S. Changes in free and total plasma cortisol levels in juvenile haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) exposed to long-term handling stress / S. Hosoya, S.C. Johnson, G.K. Iwama, A.K. Gamperl, L.O. Afonso // Comp. biochemphysiol and Mol Integr physiol. – 2007. – Vol. 146. – P. 78-86.

147. Johnson D.W. Research on selection strains of brook, brown and rainbow trout, literature. review / D.W. Johnson // Final.Rap.NF-21-r-01, Federal. Aid. W.D. Dep. Nat. Resour. Charleston. – 1977. – 19 p.

148. Johnson D.W. Spawning behavior and strain tolerance of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) in acidfield water / D.W. Johnson // M.S. Thesis. Cornell. Univ. Ithaca. – 1975. №. 5. – 100 p.

149. Johnston I.A. Utilization of the ethanol pathway in carp following exposure to anoxia / I.A. Johnson, L.M. Bernard // Journal of experimental biology. – 1983. – № 104. – P. 73-78.

150. Kader A. Survival of young *T. mossambica* Peters, at different salinities / A. Kader, D. Zafar, A.L. Bhuiyan // Indian J. Fish. – 1981. Vol. – 28. – P. 269-272.

151. Kalal L. Vguziti serovych transferinu pri selecteni karpa / L. Kalal, M. Valenta, V. Slechtova, J. Smisek // Zivocisna vyroba. – 1975. – №. 20(11). – S. 789-800.

152. Kauril J. Sensitivity of the early fry of common carp and grass carp to NaCl and formalin in preventive baths / J. Kauril, M. Dvorak, I. Prykryl // Bull. vurn., Vodnany. – 1984. – Vol. 20. – №.4. – P. 22-32.

153. Kincaid H.L. Trout strain registry U.S. Fish and wildlife service / H.L. Kincaid // National Fisheries Center: - Leetown. Koarneysville W.V.25430. Tolerance to Acid Water. – 1981. – 17 s.

154. Kirsipuu A. Connections between electrophoretic fractions of blood serum proteins and some indices of productivity in bream / A. Kirsipuu, M. Tammert, H. Haberman, K. Laugaste // 12th Europ. Conf. Animal Blood Groups and Biochem. Polymorphism, – Budapest. – 1972. – P. 597-600.

155. Krumholz L.A. Reproductin in the western mosquito fish, *Gambusia affinis affinis* (Baird and Girard) and its use in Mosquito control / L.A. Krumholz // Ecological Monographs. – 1948. – V. 18. – №. 1. – P. 1-43.

156. Kubokawa K. Effects of acute stress on plasma cortisol, sex steroid hormone and glucose levels in male and female sockeye salmon during the breeding season / K. Kubokawa, T. Watanabe, M. Yoshioka, M. Iwata // Aquaculture. 1999. – 172. – № 3-4. – P. 335-349.

157. Kurata O. Accommodation of carp natural killer-like cells to environmental temperatures / O. Kurata, N. Okamoto, E. Sazumura, N. Sano, Y. Ikeda // Aquaculture. – 1995. Vol. 129. – P. 421-424.

158. Maseaud M.M. Stress resulting from handling in fish primary and secondary effect / M.M. Maseaud, F. Maseaud, E.M. Donaldson // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1977. – Vol. 106. – P. 201-212.

159. Mahalanobis P. On the generalized distance in statistics / P. Mahalanobis // Proceedings of the National Institute of Sciences of India. – 1936. – Vol. 2. – № 1. – P. 49-55.

160. Mohamad K.H. Salinity tolerance of certain freshwater fishes / K.H. Mohamad // Indian. J.Fish. – 1983. Vol. 30 – №. 1. – P. 46-54.

161. Montpetit C.J. The effects of chronic hypoxia on the acute adrenergic stress response in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / C.J. Montpetit, S.J. Perry // *Physiol. Zool.* – 1998. – Vol. 71. – P. 377-386.

162. Muusze B. Hypoxia tolerance of Amazon fish. Respirometry and energy metabolisms of the cichlid *Astronotus ocellatus*. / B. Muusze, J. Marcon, G. Van den Thillart, V. Aimeida-Val // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1996 – Vol. 120. – P. 151-156.

163. Ortuno J., Esteban M. A., Meseguer J. Effects of short-term crowding stress on the seabream (*Sparus aurata* L.) innate immune response / J. Ortuno, M.A. Esteban, J. Meseguer // *J. Fish. Shell. Immunol.* – 2001. – Vol. 11. – P. 187 – 197.

164. Perrier C. A time-course study of the handling stress on cyclic AMP, lactate and glucose plasma levels in the rainbow trout (*S. gairdneri* R.) during a 64-hour recovery period / C. Perrier, M. Terrier, H. Perrier // *Comp. Biochem, and Physiol.* – 1978. – Vol. 60A. – № 2. – P. 217-219.

165. Perrier H. Effects immediats de choes thermiques sur le taux de certains constituants du plasma de la truite ars-en-ciel d'elevage: composes temoins dii stress et fractions proteiques. / H. Perrier, C. Perrier, O. Pores, J. Gras // *Rev. can. biolo.* – 1979. – Pub. 38. № 1. – P. 37-41.

166. Peters G. Zur interpretation des Begriffes “Stress” beim Fisch / G. Peters // *Du und Tier.* – 1978. – Bd. 8. – S. 19-20.

167. Pottinger T.G. A multivariate comparison of the stress response in three salmonid and three cyprinid species: Evidence for inter-family differences / T.G. Pottinger // *J. Fish Riot.* – 2010. – 76. – № 3. – P.601-621.

168. Prichal M. Estimation of genetic parameters of body reserves in one-year common carp (*Cyprinus carpio* L.) / M. Prichal, A. Kause, H. Kocour Kroupová, G. Kumar, D. Gela, V. Piačková, L. Genestout, M. Kocour // *Aquaculture Europe 2016.* Edinburgh, Scotland. – 2016. «Food for Thought». P. 808

169. Prieto A. Tolerancia de la amura blanca (*Ctenopharyodon idellus*) et la tenca manchada (*Aristichtys nobilis*) / A. Prieto, E. Pajer // *Rev. Sal. anima.* – 1984. (6). № 1. – P. 95-103.

170. Rachlin J.W. Response of an inbred strain of platyfish and fathead minnow to zinc / J.W. Rachlin, A. Perlmutter // Prog. Fish. Cult. – 1968. – Vol. 30. – № 4. – P. 203-207.

171. Roberts R.J. Heat shock proteins (chaperones) in fish and shellfish and their potential role in relation to fish health. A review / R.J. Roberts, C. Agius, C. Saliba, P. Bossier, Y.Y. Sung // J. Fish Diseases – 2010. – № 10. – P. 789-801.

172. Robinson G.D. Differences in low pH tolerance among strains of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) / G.D. Robinson, W.A. Dunson, J.E. Wright, G.E. Mamolito // J. Fish. Biol. – 1976. – №.8. – P. 5-17.

173. Selye H. Stress and the general adaptation syndrome / H. Selye // Brit. Med. J. – 1950. – Vol. 1. – P.1383-1392.

174. Soitamo A.J. Characterization of a hypoxia-inducible factor (HIF-1) from rainbow trout: Accumulation of protein occurs at normal venous oxygen tension / A.J. Soitamo, C.M.I. Raabergh, M. Gassmann // J. Biol. Chem. – 2001. – Vol. 276. – № 23. – P. 19699-19705.

175. Soldatov A.A. The effect of hypoxia on red blood cells of flounder – a morphologic and autoradiographic study / A.A. Soldatov // J. Fish Biol. – 1996. – Vol. 3. – P. 321-328.

176. Soller M. Selection on carp for adaption to higher chloride concentrations / M. Soller, R. Moav // Depart. of Botany, Hebrew Univer., Jerusalem. – 1963. – 14 p.

177. Strange R.A. Corticoid stress response to handling and temperature in salmonides / R.A. Strange, C.B. Schreck, J.T. Golden // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1977. – Vol. 106. – P. 213-218.

178. Thillart Van den G. Anaerobic energy-metabolism of goldfish, *Carassius auratus* (L.). Influence of hypoxia and anoxia on phosphorylated compounds and glycogen / G. Van den Thillart, F. Kesbeke, A. Van Waarde // J. Comp. Physiol. – 1980. – Vol. 136, P. 45-52.

179. Thillart Van den G. Influence of anoxia on the energy metabolism of goldfish *Carassius auratus* (L.) / G. Van den Thillart, F. Kesbeke, A. Van Waarde // Comp. Biochem. Physiol. – 1976. – Vol. 55A. – P. 329-336.



180. Torrissen O.J. Mass rearing of fry and fingerlings of salmon species, *Salmo salar* and *Oncorhynchus spp.* / O. J. Torrissen // EIFAK: Technical Paper. – 1979. – №.35. – P. 132-153.

181. Unwin M.J. Genetic control over survival in Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*): Experimental evidence between and within populations of New Zealand Chinook salmon (*O. tshawytscha*) / M.J. Unwin, M.T. Kinnison, N.C. Boustead, T.P. Quinn // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. – 2003. – (60). – № 1. – P. 1-11.

182. Van Raaij M.T.M. Blood gas parameters and the responses of erythrocytes in carp exposed to deep hypoxia and subsequent recovery / M.T.M. Van Raaij, G. Vianen, G. Thillart Van den // J. Comp. Physiol. – 1996. – Vol. 7. – P. 453-460.

183. Vijan M.M., Pereira C., Grau E. G., Iwana G.K. Metabolic responses associated with confinement stress in tilapia: the role of cortisol / M.M. Vijan, C. Pereira, E.G. Grau, G.K. Iwana // Comp. Biochem. Physiol. Pharmacol. Toxicol. Endocrinol. – 1997. – Vol. 116. – P. 89-95.

184. Wallace W. Mortality of plaice / W. Wallace // Nature. – 1925. – Vol. 115. – № 2. – P. 337-342.

185. Wang S. Hypoxia inhibits fish spawning via LH-dependent final oocyte maturation / S. Wang, S. Yuen, D.J. Randall, C.Y. Hung, T.K. Tsui, W.L. Poon, J.C. Lai, Y. Zhang, H. Lin // Comp Biochem. Physiol. Toxicol. Pharmacol. – 2008. Vol. 148. – P. 363-369.

186. Xu K. Development and application of biological technologies in fish genetic breeding / K. Xu, W. Duan, J. Xiao, M. Tao, C. Zhang, Y. Liu, S. Liu // Science China. Life Sciences. – 2015. – Vol.58. – № 2. – P.187-201.

187. Žikic R.V. Effects of acute hypoxia on the energy status and antioxidant defense system in the blood of carp (*Cyprinus carpio* L.) / R.V. Žikic, A.Š. Štajn, S.Z. Pavlovic, I. Branka, S.D. Ognjanovic, D. Maletić, M.D. Markovic, L.M. Dragičević-Djoković, R.M. Radojičić, Z.S. Saičić. // Arch. Biol. Sci., Belgrade. – 2002. – Vol. 54 (1-2). – P. 11-18.