

АКВАКУЛЬТУРА И ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

УДК 639.3.032:639.371.5

**ТРИПЛОИДНЫЕ ГИБРИДЫ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ С КАРПОМ -
НОВЫЙ ОБЪЕКТ АКВАКУЛЬТУРЫ**

© 2012 г. А.В. Рекубратский, Е.В. Иванёха, Д.А. Балашов, Л.Н. Дума, В.В. Дума,
Н.В. Рекубратский, К.В. Ковалев

ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт пресноводного
рыбного хозяйства», Московская обл., Дмитровский р-н, пос. Рыбное, 141821

Статья поступила в редакцию 20.02.12

Окончательный вариант 28.08.12

Дана рыбоводная и биологическая характеристика гибридов серебряного карася и карпа с разной долей наследственности родительских видов (диплоидная и возвратные триплоидные формы). Обсуждаются возможности использования карасекарпов в аквакультуре и при реконструкции ихтиофауны естественных водоемов.

Ключевые слова: гибриды серебряного карася и карпа, гиногенез, триплоиды, морфометрические признаки, рыбоводно-биологическая характеристика, плодовитость.

Одним из эффективных подходов к созданию высокопродуктивных форм рыб является гибридизация, которая позволяет соединить положительные свойства разных видов. Не случайно гибриды между карпом и карасем уже давно привлекают внимание рыбоводов. Гибриды между карпом и серебряным карасем первого поколения (F1) исследованы Н.И. Николюкиным (Николюкин, 1972), который дал их морфологическое описание и указал на высокую рыбохозяйственную ценность карпокарасей (скрещивание ♀ карп x ♂ серебряный карась). Кроме того, было показано, что самцы карасекарпов (серебряный карась x карп) полностью стерильны (Matsui et al., 1956), а самки частично плодовиты (Ojima et al., 1961; Николюкин, 1972) и в возвратных скрещиваниях способны давать триплоидное потомство (Ojima et al., 1975).

Во ВНИИПРХ работы с гибридами серебряного карася (*Carassius gibelio*, двуполая форма) с карпом (*Cyprinus carpio*) проводятся с конца 1970-х гг. Начало исследований связано с идеей воспроизводства гибридов с помощью метода индуцированного гиногенеза (Черфас, Илясова, 1980; Черфас и др., 1982).

Было показано, что самки карасекарпы F1, а также их гиногенетические потомки продуцируют диплоидные яйцеклетки (Емельянова, Черфас, 1980; Емельянова, Абраменко, 1982), и что их скрещивание с родительскими видами приводит к образованию триплоидного потомства (Черфас и др., 1981). Однако не все яйцеклетки, продуцируемые гибридной самкой, являются строго диплоидными (100 хромосом). Часть яйцеклеток анеуплоидна, число хромосом в таких яйцеклетках колеблется от 95 до 50 (Емельянова, Абраменко, 1982). Доля анеуплоидных яйцеклеток у разных самок может быть различной. Анеуплоидные яйцеклетки в большинстве случаев способны к оплодотворению, однако развивающиеся из них эмбрионы погибают.

В процессе созревания гибридные ооциты претерпевают эндомиоз, а затем два последовательных мейотических деления (Емельянова, 1984). Такой характер созревания приводит к возникновению в индивидуальных потомствах гибридных

самок клонов, что было доказано с помощью анализа по биохимическим маркерам и трансплантационного теста (Черфас и др., 1989).

Исследование триплоидных возвратных гибридов (F_{бск}, получены от скрещивания гибридных самок с самцами серебряного карася, и F_{бк} – от скрещивания гибридных самок с самцами карпа) показало (Черфас и др., 1989), что они в подавляющем большинстве стерильны и лишь единичные самки F_{бск} способны продуцировать небольшое количество икры, часть которой также содержит триплоидный набор хромосом (большая часть икры была анеуплоидной).

В наших предварительных исследованиях рыбохозяйственных свойств триплоидных гибридов показано, что они на всех этапах выращивания превосходят карпа по выживаемости, а по скорости роста не уступают карпу (или даже несколько превосходят его) на первом году жизни. Гибриды также устойчивее карпа к вирусным и бактериальным инфекциям (Юхименко и др., 1988). Эти свойства определили интерес к карасекарпам как объекту аквакультуры (Черфас, Емельянова, 1984; Рекубратский и др., 1989).

Среди диплоидных гибридов при их гиногенетическом воспроизводстве проводили массовый отбор по ряду репродуктивных признаков, прежде всего плодовитости. В результате уже у второго гиногенетического поколения (G₂) удалось значительно улучшить репродуктивные свойства самок и долю фертильных рыб (Емельянова, 1989).

В настоящем сообщении подведены итоги дальнейшего исследования карасекарпов, выполненного в связи с подготовкой материалов к апробации карасекарпов как нового селекционного достижения. Задачи исследования включали морфологический анализ разных форм гибридов, их рыбоводно-биологическую характеристику, изучение репродуктивной способности диплоидных гибридных самок пятого и шестого гиногенетических поколений (G₅ и G₆).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования рыбохозяйственных свойств служили личинки, сеголетки, годовики, двухлетки и трехлетки карасекарпов трех разных форм: диплоидные гиногенетические гибриды, содержащие один геном карпа и один – серебряного карася (G); возвратные триплоидные гибриды на серебряного карася (F_{бск}), содержащие один геном карпа и два генома серебряного карася; возвратные триплоидные гибриды на карпа (F_{бк}), содержащие два генома карпа и один геном серебряного карася. В качестве контроля использовали карпа и серебряного карася. Репродуктивные свойства изучены на впервые нерестующих диплоидных самках пятого и шестого гиногенетических поколений (G₅ и G₆).

На рисунке 1 представлена схема работы с гибридами, в том числе показаны особенности получения разных форм гибридов.

Морфометрический анализ. Для морфометрических измерений использована случайная выборка двухгодовиков триплоидных гибридов F_{бк} и F_{бск}.

Промеры морфометрических признаков выполнены по традиционной методике (Правдин, 1966). Схема измерений включала 9 пластических признаков, 7 меристических и массу тела рыб.

Пластические признаки (в см): длина тела без хвостового плавника, *l*; высота тела, *H*; наибольший обхват тела, *O*; длина головы, *C*; длина хвостового стебля, *pl*;

высота хвостового стебля, h ; длина кишечника, il ; длина передней камеры плавательного пузыря, $pcal$; длина задней камеры плавательного пузыря, $pcpl$.

Меристические признаки: количество тычинок на первой жаберной дуге; количество ветвистых лучей в спинном плавнике D ; количество ветвистых лучей в анальном плавнике A ; число чешуй в боковой линии; общее число позвонков в осевом скелете, V ; число позвонков в хвостовом отделе, Vc ; число грудных и переходных (туловищных) позвонков, $Vp+Vi$.

Количество позвонков подсчитывали на сухих остеологических препаратах. При определении общего числа позвонков в осевом скелете Веберов аппарат засчитывали за 4 позвонка, уростиль – за 1 позвонок.

На основании непосредственно измеряемых значений пластические признаки были выражены также в виде 6 индексов: форма тела, l/H , ед.; обхват, O/l , %; величина головы, C/l , %; форма хвостового стебля, h/pl , ед.; размер кишечника, il/l , ед.; передняя камера плавательного пузыря, psa , $(pcal/pcpl)$, ед.

Система индексов имеет свои преимущества и недостатки (Андреев, Решетников, 1977), в ихтиологических работах используется в первую очередь для уменьшения влияния размеров особей.

Для всех морфометрических признаков были вычислены стандартные статистические параметры: средняя арифметическая (M), ее ошибка (m_M), среднее квадратическое отклонение (σ), коэффициент вариации (V) и его ошибка (m_V).

Для оценки достоверности различий индексов и меристических признаков у гибридов F_{bsk} и F_{bk} использовали критерий Стьюдента (t_{st}). Возможность идентификации двух групп возвратных гибридов по комплексу этих 13 морфометрических признаков оценивали с помощью пошагового дискриминантного анализа. Статистическая обработка материала выполнена с использованием программы «StatSoft Statistica 6.0».

Активность питания личинок определяли после их перехода к внешнему питанию. В этот период пищевая избирательность у личинок не выражена, и они заглатывают любые частицы, подходящие по размеру.

По 50 личинок помещали в чашки Петри с прудовой водой, добавляли избыток сухих яиц *Artemia salina*, которые периодически (через каждые 2-3 мин.) помешивали пером. Через 15 мин. воду сливали, личинок фиксировали 4% формалином и под биноклем просчитывали количество проглоченных яиц. Опыты проводили в течение 4 сут., каждый - в трехкратной повторности.

Выращивание рыб. При проведении рыбоводных опытов применяли общепринятую промышленную технологию выращивания сеголетков и двухлетков: плотность посадки неподрощенных личинок 80 тыс. шт./га, годовиков – 4 тыс. шт./га, кормление комбикормом. Опыты проводили, как правило, в двух-трехкратной повторности. В разных опытах карасекарпов выращивали или совместно с карпом, или раздельно.

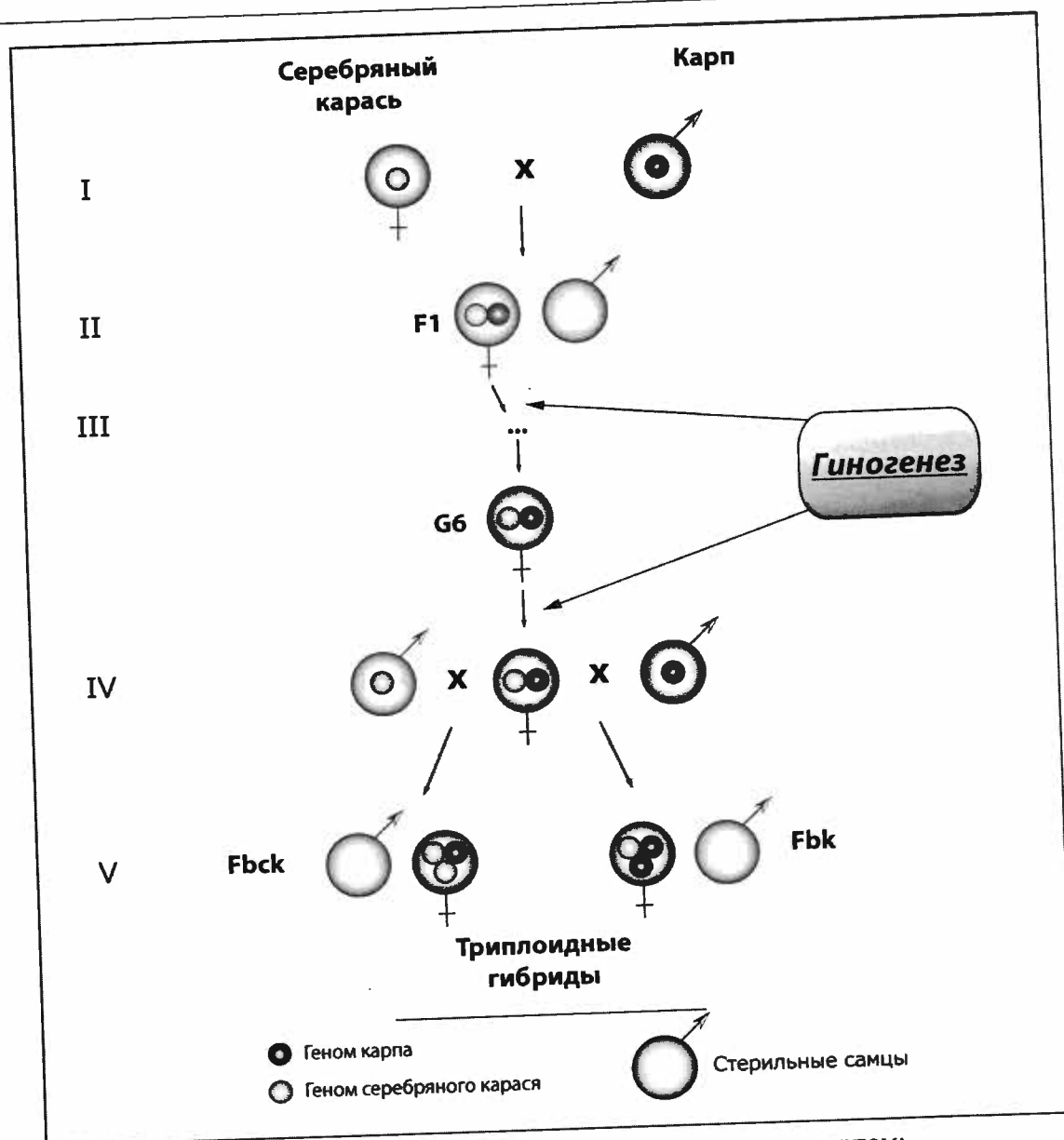


Рис. 1. Схема получения разных форм гибридов серебряного карася с карпом:
 I. Обычное скрещивание: ♀ серебряного карася (двуполая форма) x ♂ карпа; II. В потомстве F1 самцы стерильны, самки частично плодовиты и способны продуцировать нередуцированные диплоидные яйцеклетки; III. Гиногенетическое воспроизводство диплоидных гибридных самок; IV. Скрещивания диплоидных гибридных самок с самцами родительских видов; V. Возвратное триплоидное потомство.

Fig. 1. Design to obtain different forms of crucian carp x common carp hybrids:

I. Routine crossing: ♀ crucian carp of bisexual form x ♂ common carp; II. F1 males are sterile and females partially fertile to produce unreduced diploid eggs; III. Gynogenetic propagation of diploid hybrid females; IV. Backcrossing diploid females with males of parental species; V. Triploid backcross progeny.

Для оценки скорости роста двухлетков рассчитывали коэффициент массонакопления (K_m), который учитывает различия сравниваемых групп в посадочном весе (Толчинский, Резников, 1980):

$$K_m = 3(M'_k - M'_0) / \Delta t,$$

где M_0 и M_k – соответственно начальная и конечная средняя масса рыб, а Δt – количество дней выращивания.

В зимний период опытные группы, помеченные разными метками путем подрезания плавников, содержали совместно в прудах площадью 80-100 м², при плотности посадки 3-11 тыс. экз./пруд для сеголетков, 300-400 экз./пруд для двухлетков, 200-300 экз./пруд для трехлетков.

Отношение к дефициту кислорода. Тестирование на устойчивость к гипоксии проводили на сеголетках у трех групп гибридов (G, F_{бск} и F_{бк}) и карпа при двух температурных режимах 20° и 5°С. Фиксировали время жизни рыб после падения содержания кислорода в замкнутом респирометре до критической величины 1,3 мг/л. Опыты проводили в пятикратной повторности или при совместной посадке, когда по одному сеголетку каждой из исследуемых групп вместе помещали в респирометр, или раздельно.

Исследование питания рыб. Изучение суточного питания рыб проводили на сеголетках в середине августа. Всего от каждой группы рыб было отобрано три пробы: до кормления, через 1 ч после кормления и через 8 ч после кормления. Для анализа отбирались по 10 кишечников от каждой группы гибридов и карпа. Рыб взвешивали, затем вскрывали, у них вынимали кишечники и фиксировали в 70% растворе этанола.

Анализ пищевого комка проводили в лабораторных условиях. Для этого содержимое кишечников извлекали с помощью препаровальных игл. Содержимое десяти кишечников от рыб одной группы формировали в общий пищевой комок, который подсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали. Просчет компонентов питания проводили в камере Богорова. Затем определяли индексы наполнения кишечников (отношение веса пищевого комка к весу рыбы, умноженное на 10 000), и индексы пищевого сходства по методу Шорыгина (1952).

Изучение репродуктивных свойств. Для получения половых продуктов диплоидных самок карасекарпов однократно инъецировали суспензией гипофиза леща в дозе 4 мг/кг массы тела. Икру карасекарпов осеменяли смесью спермы от нескольких самцов карпа или серебряного карася. Для получения гиногенетического потомства осеменение проводили генетически инактивированной (с помощью УФ-облучения в дозе 300 Дж/м²) спермой карпа. При изучении репродуктивных свойств выборка составляла не менее 25 (обычно 30-40) самок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическая характеристика. Для данных о массе гибридов F_{бск} коэффициент вариации V был равен 14,3 ± 1,945%, F_{бк} — 12,09 ± 1,71%, т.е. двухгодовики этих групп имели среднее варьирование по массе.

Для данных о непосредственно измеряемых пластических признаках коэффициенты вариации были меньше 10%. Такие же результаты получены для индексов и для меристических признаков (табл. 1, 2). Следовательно, триплоидные гибриды сравнительно мало варьируют по анализируемым морфометрическим признакам, т.е. можно говорить о высокой степени однородности обеих групп карасекарпов по этим признакам.

Как видно из таблицы 3, гибриды F_{бск} и F_{бк} достоверно различаются между собой по 11 из 13 морфометрических признаков. Только для величины головы и числа туловищных позвонков различия недостоверны.

Таблица 1. Морфологическая характеристика гибридов F_{bc}к.

Table 1. Morphological description of F_{bc}crucian hybrids.

| Признаки | Минимум | $M \pm m_M$ | Максимум | $V \pm m_V, \%$ |
|--|---------|------------------|----------|------------------|
| Форма тела, l/H , ед. | 2,2 | $2,27 \pm 0,01$ | 2,4 | $2,5 \pm 0,340$ |
| Обхват, O/l , % | 94,6 | $100,2 \pm 0,49$ | 104,7 | $2,5 \pm 0,345$ |
| Голова: величина, C/l , % | 23,5 | $26,5 \pm 0,21$ | 28,4 | $4,0 \pm 0,547$ |
| Хвостовой стебель, форма, h/pl , ед. | 0,80 | $0,90 \pm 0,01$ | 1,00 | $6,15 \pm 0,837$ |
| Кишечник: размер, il/l , ед. | 2,8 | $3,6 \pm 0,05$ | 4,2 | $7,7 \pm 1,053$ |
| Плавательный пузырь, pca , ед. | 0,65 | $0,81 \pm 0,01$ | 0,97 | $8,60 \pm 1,171$ |
| Число жаберных тычинок | 36,0 | $40,7 \pm 0,51$ | 51,0 | $6,4 \pm 0,877$ |
| Число лучей в D | 16,0 | $16,9 \pm 0,09$ | 18,0 | $2,7 \pm 0,368$ |
| Число лучей в A | 5,0 | $5,0 \pm 0,0$ | 5,0 | 0,0 |
| Число чешуй в боковой линии | 31,0 | $32,7 \pm 0,10$ | 33,0 | $1,7 \pm 0,225$ |
| Общее число позвонков, V | 33,0 | $34,7 \pm 0,12$ | 36,0 | $1,9 \pm 0,246$ |
| Число хвостовых позвонков, V_c | 13,0 | $15,3 \pm 0,14$ | 17,0 | $5,1 \pm 0,664$ |
| Число туловищных позвонков, $(Vp+Vi)$ | 13,0 | $14,4 \pm 0,11$ | 15,0 | $4,3 \pm 0,557$ |

Таблица 2. Морфологическая характеристика гибридов F_{bc}к.

Table 2. Morphological description of F_{bc}carp hybrids.

| Признаки | Минимум | $M \pm m_M$ | Максимум | $V \pm m_V, \%$ |
|--|---------|------------------|----------|-----------------|
| Форма тела, l/H , ед. | 2,2 | $2,53 \pm 0,03$ | 2,8 | $4,99 \pm 0,71$ |
| Обхват, O/l , % | 82,8 | $90,43 \pm 0,67$ | 96,1 | $3,72 \pm 0,53$ |
| Голова: величина, C/l , % | 24,8 | $26,35 \pm 0,20$ | 28,2 | $3,71 \pm 0,52$ |
| Хвостовой стебель, форма, h/pl , ед. | 0,71 | $0,83 \pm 0,01$ | 0,97 | $7,60 \pm 1,07$ |
| Кишечник: размер, il/l , ед. | 2,7 | $3,28 \pm 0,06$ | 3,7 | $8,88 \pm 1,26$ |
| Плавательный пузырь, pca , ед. | 0,89 | $1,00 \pm 0,01$ | 1,20 | $6,70 \pm 0,95$ |
| Число жаберных тычинок | 24,0 | $29,1 \pm 0,45$ | 32,0 | $7,9 \pm 1,10$ |
| Число лучей в D | 17,0 | $17,8 \pm 0,17$ | 20,0 | $4,8 \pm 0,67$ |
| Число лучей в A | 5,0 | $5,24 \pm 0,09$ | 6,0 | $8,3 \pm 1,18$ |
| Число чешуй в боковой линии | 34,0 | $35,4 \pm 0,14$ | 36,0 | $1,96 \pm 0,28$ |
| Общее число позвонков, V | 36,0 | $36,0 \pm 0,0$ | 36,0 | 0,0 |
| Число хвостовых позвонков, V_c | 16,0 | $16,4 \pm 0,10$ | 17,0 | $3,1 \pm 0,43$ |
| Число туловищных позвонков, $(Vp+Vi)$ | 14,0 | $14,6 \pm 0,10$ | 15,0 | $3,4 \pm 0,48$ |

В результате пошагового дискриминантного анализа были определены 8 информативных признаков морфотипа, имеющих наибольшую значимость для распознавания групповой принадлежности возвратных гибридов, и определены их коэффициенты для классификационных функций обеих групп (табл. 4). Остальные 5 признаков (форма хвостового стебля, размер кишечника, число лучей в анальном плавнике, общее число позвонков и число туловищных позвонков) не вносили

значимого вклада в дискриминацию групп. Основную роль в идентификации двух групп возвратных гибридов играют 6 из 8 морфометрических признаков, которые имеют большие коэффициенты в классификационных выражениях, в первую очередь форма тела I/H (табл. 4). Из этих признаков для повторного дискриминантного анализа были выбраны 5, определение которых можно провести прижизненно. Их классификационные коэффициенты также представлены в таблице 4.

Таблица 3. Оценка достоверности различий морфометрических признаков у гибридов Fbск и Fbk по Стьюденту (уровень значимости 0,05).

Table 3. Significant differences estimation in morphometric characters of Fbcrucian and Fbcarp hybrids by Student's test (0,05 significance level).

| Морфометрические признаки | Fbск, N = 27 | | Fbk, N = 25 | | Значения критерия Стьюдента t_{st} |
|---|--------------|----------|-------------|----------|--------------------------------------|
| | М | σ | М | σ | |
| Форма тела, I/H , ед. | 2,27 | 0,06 | 2,53 | 0,13 | -9,649 |
| Обхват, O/I , % | 100,24 | 2,54 | 90,43 | 3,36 | 11,925 |
| Голова: величина, C/I , % | 26,51 | 1,07 | 26,35 | 0,98 | 0,560 |
| Хвостовой стебель, форма, h/pl , ед. | 0,90 | 0,06 | 0,83 | 0,06 | 4,294 |
| Кишечник: размер, il/l , ед. | 3,64 | 0,28 | 3,28 | 0,29 | 4,600 |
| Плавательный пузырь, pca , ед. | 0,81 | 0,07 | 1,00 | 0,07 | -9,952 |
| Число жаберных тычинок | 40,74 | 2,63 | 29,04 | 2,32 | 16,981 |
| Число лучей в D | 16,85 | 0,46 | 17,84 | 0,85 | -5,276 |
| Число лучей в A | 5,00 | 0,00 | 5,24 | 0,44 | -2,863 |
| Число чешуй в боковой линии | 32,70 | 0,54 | 35,40 | 0,69 | -15,705 |
| Общее число позвонков, V | 34,67 | 0,68 | 36,00 | 0,00 | -9,806 |
| Число хвостовых позвонков, V_c | 15,33 | 0,78 | 16,40 | 0,50 | -5,794 |
| Число туловищных позвонков, $(V_p + V_i)$ | 14,33 | 0,62 | 14,60 | 0,50 | -1,698 |

Таблица 4. Коэффициенты классификационных функций для группирования Fbск и Fbk.

Table 4. Coefficient of classification functions for grouping Fbcrucian and Fbcarp hybrids.

| Признак морфотипа | Дискриминация по 8 признакам | | Дискриминация по 5 признакам | |
|----------------------------------|------------------------------|----------|------------------------------|----------|
| | Fbск | Fbk | Fbск | Fbk |
| Число жаберных тычинок | 6,45 | 4,81 | - | - |
| Число чешуй в боковой линии | 56,05 | 64,23 | 58,83 | 65,62 |
| Обхват, O/I , % | 81,11 | 78,96 | 78,90 | 77,41 |
| Число хвостовых позвонков, V_c | 0,07 | 4,30 | - | - |
| Голова: величина, C/I , % | 43,90 | 40,37 | 32,69 | 31,26 |
| Плавательный пузырь, pca , ед. | -372,93 | -331,18 | - | - |
| Форма тела, I/H , ед. | 2318,32 | 2273,79 | 2189,20 | 2167,60 |
| Число лучей в D | 51,69 | 49,46 | 44,33 | 44,51 |
| Постоянная | -8609,79 | -8493,25 | -8207,26 | -8210,08 |

Проведение пошагового дискриминантного анализа позволило полностью разделить исследуемые группы возвратных карасекарповых гибридов по комплексу

информативных морфометрических признаков (табл. 5). Так, классификация двухгодовиков Fбск и Fбк по 8 из 13 признаков позволяет на 100,0% разделять сравниваемые группы. Классификация двухгодовиков Fбск и Fбк по 5 из 13 признаков тоже позволяет разделять сравниваемые группы на 100,0% (табл. 5). Соответственно, ошибка при определении групповой принадлежности рыб (доля неверно классифицированных особей) составляет 0%.

Расстояние Махаланобиса D^2 между группами триплоидных гибридов Fбск и Fбк при классификации групповой принадлежности по 8 морфометрическим признакам было равно 63,9 ($F = 85,727$; $df = 8,43$). При групповой классификации по 5 прижизненным морфометрическим признакам расстояние Махаланобиса D^2 составило 28,88 ($F = 66,329$; $df = 5,46$).

Для быстрого и прижизненного определения групповой принадлежности гибридов Fбск и Fбк можно ограничиться пятью промерами. Снижение числа информативных признаков морфотипа с 8 до 5 не увеличивало погрешность групповой классификации и обеспечивало высокий уровень правильной идентификации возвратных гибридов.

Активность питания личинок. В опытах по кормлению личинок яйцами *Artemia salina* гибриды G и Fбк съедали в среднем больше яиц, чем личинки карпа, особенно на четвертый и пятый день после перехода к внешнему питанию (рис. 2).

Отношение гибридов к дефициту кислорода. Время выживания карасекарпов после понижения содержания кислорода до критических величин значительно больше, чем у карпа (рис. 3). Продолжительность жизни рыб зависит от температуры: при температуре зимовки (5°C) она значительно больше, чем при 20°C .

Выращивание сеголетков. Опыты по выращиванию сеголетков проводили на протяжении нескольких летних сезонов. На рисунке 4 представлены результаты некоторых опытов. В опыте, результаты которого представлены на рисунке 4а, гибридов каждой из трех форм (Fбк, Fбск и G7) выращивали совместно с карпом в трехкратной повторности, во втором опыте (рис. 4б) гибридов Fбк выращивали совместно с карпом в восьмикратной повторности, в третьем (рис. 4в) – карасекарпов и карпа выращивали отдельно, в двухкратной повторности. Во всех опытах выживаемость гибридов разных форм была выше, чем у карпа, масса сеголетков – выше или примерно равна массе сеголетков карпа, а рыбопродуктивность – всегда выше, чем у карпа.

Зимостойкость. На рисунке 5 представлены результаты зимовки годовалых, двухгодовалых и трехгодовалых карасекарпов и карпа. Как известно, труднее всего проходит зимовка годовиков. Именно в этом возрасте карасекарпы проявили значительно более высокую выживаемость по сравнению с карпом. Среди разных форм гибридов лучшей зимостойкостью обладают годовики Fбск, имеющие наибольшую долю наследственности серебряного карася. Зимовка рыб старшего возраста протекала благополучно, и различия между карасекарпами и карпом оказались небольшими.

Выращивание двухлетков и трехлетков. Результаты разных опытов по выращиванию двухлетних карасекарпов и карпа представлены на рисунке 6. Во всех опытах выживаемость карасекарпов оказалась выше выживаемости карпа.

Таблица 5. Матрица групповой классификации гибридов Fбск и Fбк.
Table 5. Classification matrix of Fbcrucian and Fbcarp grouping.

| Группа | Процент правильных отнесений | Предсказанное число рыб в группах | |
|------------------------------|------------------------------|-----------------------------------|----------------|
| | | Fбск p=0,519 | Fбк p=0,481 |
| 8 морфометрических признаков | | | |
| Fбск | 100,0 | 27 | 0 |
| Fбк | 100,0 | 0 | 25 |
| Итог | 100,0 | 27 | 25 |
| 5 морфометрических признаков | | | |
| Fбск | 100,0 | 27 | 0 |
| Fбк | 100,0 | 0 | 25 |
| Итог | 100,0 | 27 | 25 |

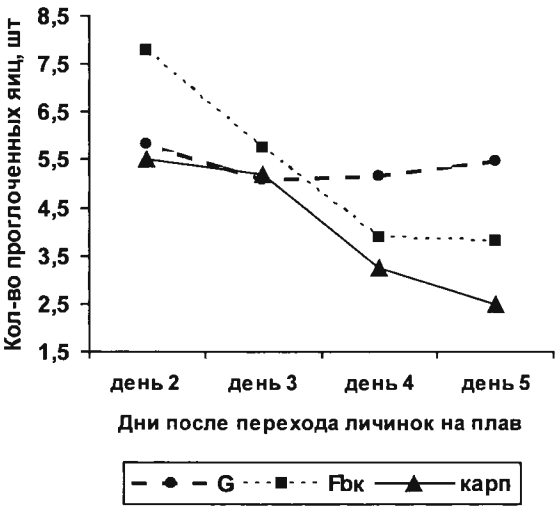


Рис. 2. Активность питания личинок карасекарпов и карпа.
Fig. 2. Feeding activity of hybrid and common carp larvae.

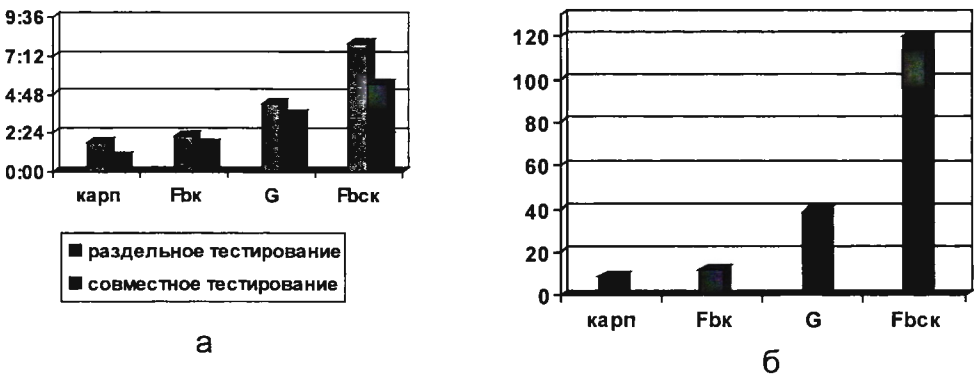


Рис. 3. Продолжительность жизни гибридов и карпа (часы) после снижения содержания кислорода до критической величины (1,3 мг/л) при тестировании при 20 (а) и 5°C (б).
Fig. 3. Survival duration (hours) of hybrids and common carp after decrease in oxygen concentration to critical value (1,3 mg/l) at 20 (a) and 5°C (б).

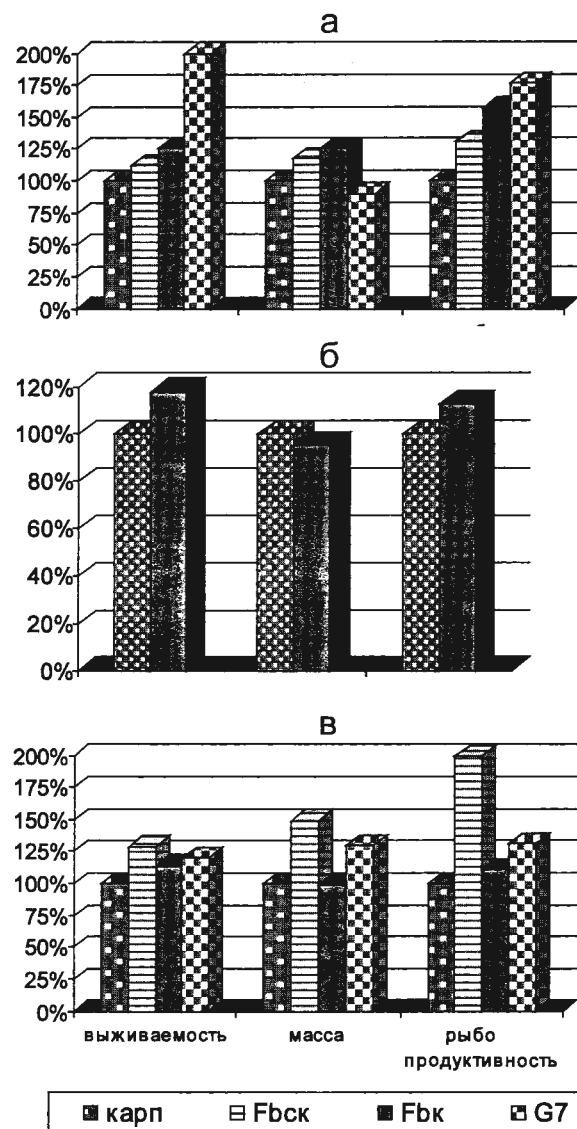


Рис. 4. Результаты разных опытов по выращиванию сеголетков карасекарпов в сравнении с карпом. Показатели выращивания гибридов выражены в процентах от соответствующих показателей карпа, принятых за 100%.

Fig. 4. Results of some trials on rearing hybrids and common carp fingerlings. Hybrid performances measured as percentages of respective common carp values.

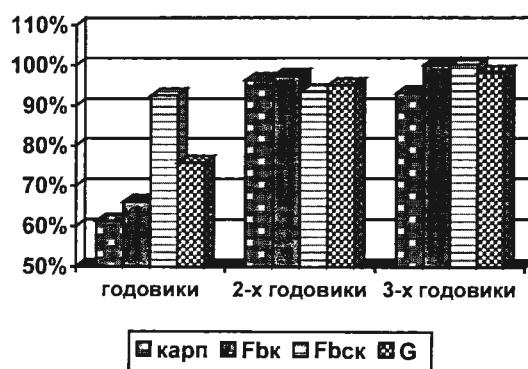


Рис. 5. Результаты зимовки (выживаемость рыб, %) карасекарпов и карпов разного возраста.

Fig. 5. Survival of hybrids and common carp (%) during winter.

По скорости роста гибриды Fbск заметно отстали от карпа (рис. 6а), однако росли в два раза быстрее серебряного карася (рис. 6б). Карп также рос быстрее диплоидных гиногенетических гибридов (на 20%, рис. 6в) и триплоидных гибридов Fbk (рис. 6г), однако в последнем случае преимущество карпа было не столь значительным (на 15%). В условиях ограниченного питания комбикормом (рис. 6д) гибриды Fbk даже опередили карпа по скорости роста (коэффициенту массонакопления). Большой вес двухлетков карпа в этом опыте объясняется различиями годовиков в посадочном весе (карпы 30 г, гибриды – 13 г).

На третьем году жизни плодовые диплоидные гибриды (G) резко замедляют рост из-за более раннего, чем у карпа, полового созревания. Стерильные триплоидные гибриды продолжают расти достаточно быстро. В опыте по выращиванию трехлетков гибриды Fbk к осени достигли веса 859 г, а карпы – 822 г. (посадочный вес соответственно 180 и 220 г.).

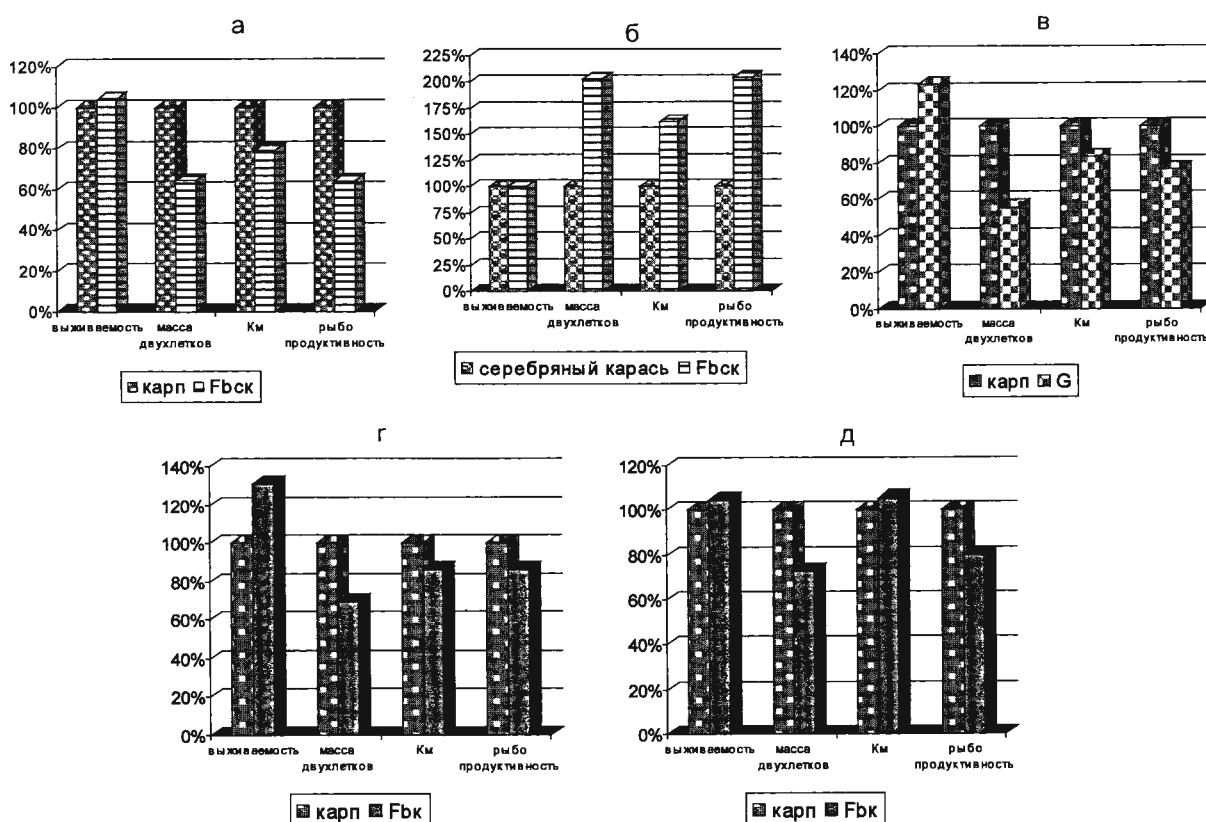


Рис. 6. Результаты разных опытов по выращиванию двухлетних карасекарпов и карпа. Показатели выращивания гибридов выражены в процентах от соответствующих показателей карпа, принятых за 100%.

Fig. 6. Results of some trials on rearing hybrids and common carp during second summer of life. Hybrid performances measured as percentages of respective common carp values.

Особенности питания карасекарпов. Сравнение питания гибридов и карпа проводили по индексам пищевого сходства, которые характеризуют степень конкуренции рыб в поликультуре (табл. 6). Показано, что наибольшие различия в спектре питания животными организмами и водорослями имеет пара Fbск – карп (21,6%), конкуренция между другими формами гибридов и карпом более выражена (41,55 – 57,79%). Следует отметить, что индексы пищевого сходства в утренние часы

были ниже, чем в вечерние. Из этого следует, что конкуренция между гибридами и карпом ночью гораздо меньше, чем в течение дня.

В пищевых отношениях между карпом и гибридами прослеживалось доминирование карасекарпов при питании животными организмами (бентосом и зоопланктоном) и фитопланктоном наряду с меньшим потреблением комбикорма. Поиск пищи гибридами всех групп происходит постоянно, независимо от времени суток, это свидетельствует об их более высокой поисковой способности и пищевой активности.

Таблица 6. Индексы пищевого сходства (%) между разными формами карасекарпов и между карпом и карасекарпами до и после кормления.

Table 6. Food similarity indices (%) between various hybrids forms and between hybrids and common carp before and after feeding.

| Группа | До кормления | Через 8 ч | Среднее | Группа | До кормления | Через 8 ч | Среднее |
|--------|--------------|-----------|---------|--------|--------------|-----------|---------|
| G7 | 26,32 | 56,77 | 41,55 | карп | 40,44 | 60,3 | 50,37 |
| Fбск | | | | G7 | | | |
| G7 | 44,97 | 66,15 | 55,56 | карп | 11,48 | 40,73 | 26,10 |
| Fбк | | | | Fбск | | | |
| Fбск | 49,58 | 66,00 | 57,79 | карп | 46,18 | 49,85 | 48,02 |
| Fбк | | | | Fбк | | | |

Репродуктивная способность диплоидных гиногенетических самок G6. Половая зрелость у самок диплоидных гибридов наступает в четырехгодовалом возрасте. Воспроизводство гибридов осуществляется с помощью метода индуцированного гиногенеза. Для этого икру гибридов осеменяют генетически инактивированной с помощью УФ-облучения спермой, а в дальнейшем инкубируют по общепринятым в карповодстве способам. При воспроизводстве гибридов в каждом поколении проводили массовый (а в некоторых случаях индивидуальный) отбор по комплексу репродуктивных показателей.

Как видно из таблицы 7, отбор на протяжении шести поколений привел К значительному улучшению таких показателей, как количество фертильных рыб и относительная рабочая плодовитость. Если в F1 фертильными были лишь единичные рыбы, то в G3 и последующих поколениях практически все самки после гипофизарной инъекции отдают икру. Количество продуцируемой самками икры возросло более чем в два раза, у самок G3-G6 величина относительной рабочей плодовитости достигла значений, близких к таковым у карпа. Яйцеклетки у карасекарпов примерно в 1,5 раза крупнее, чем у карпа: если в 1 г икры карпа содержится 800-900 яиц, то в 1 г гибридной икры их насчитывается не более 700 шт. В ряду поколений существенно возросла также выживаемость гиногенетических эмбрионов и эмбрионов от возвратных скрещиваний.

ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящее исследование проведено в связи с подготовкой материалов для апробации карасекарпов в качестве нового селекционного достижения. В методиках по испытанию селекционных достижений на отличимость, однородность и стабильность используется комплекс определенных морфометрических признаков. Необходимо было получить морфологическую характеристику возвратных триплоидных гибридов Fбск и Fбк по таким признакам.

Таблица 7. Репродуктивные показатели диплоидных самок карасекарпов разных поколений.
Table 7. Reproductive properties of diploid hybrid females from various generations.

| Поколение | Кол-во ¹ рыб с аномалиями гонад, % | Кол-во самок, отдавших икру, % | Относ. раб. плодо- витость, г/кг | Число яиц в 1 г икры | Оплодотворение, % | | Выход нормальных личинки, % | |
|-----------|--|---|--|-------------------------|----------------------|------------------|-----------------------------------|------------------|
| | | | | | G ² | Fbk ³ | G ² | Fbk ³ |
| F1 | 88,2 | 3,0 | 35,7 | 708 | 50,9 | 43,6 | 29,2 | 22,1 |
| G1 | 12,6 | 85,1 | 54,9 | 599 | 75,3 | 82,8 | 45,9 | 48,0 |
| G2 | 3,3 | 96,5 | 64,9 | 642 | 65,6 | 73,0 | 59,1 | 44,3 |
| G3 | 3,7 | 99,0 | 77,2 | 696 | 77,1 | 85,0 | 61,1 | 62,3 |
| G5 | 0,0 | 96,2 | 79,7 | 700 | 75,8 | 84,0 | 79,4 | 80,3 |
| G6 | 0,0 | 100,0 | 72,5 | 552 | 76,0 | 85,9 | 86,7 | 86,5 |

Примечание: ¹ – Определяли у рыб в двухлетнем возрасте; ² – Сперма генетически инактивирована УФ-облучением; ³ – Нативная сперма карпа;
Note: ¹ – Determined at age of 2 year; ² – Sperm was genetically inactivated with UV-irradiation; ³ – Native common carp sperm.

Морфологический анализ показал, что для триплоидных возвратных гибридов характерна высокая степень однородности по всем проанализированным морфометрическим признакам. При этом гибриды Fbск и Fbk достоверно различаются между собой по 11 из 13 признаков морфотипа. Показана возможность точной идентификации возвратных гибридов по комплексу информативных морфометрических признаков с применением дискриминантного анализа.

По своим рыбоводно-биологическим свойствам все формы гибридов серебряного карася с карпом (Fbск, Fbk и G) имеют значительные отличия от карпа, причем эти отличия часто оказываются в пользу карасекарпов с точки зрения их рыбохозяйственной ценности.

Яйцеклетки у карасекарпов примерно в 1,5 раза крупнее, чем у карпа (следствие их диплоидности). Соответственно и личинки гибридов также крупнее личинок карпа. Активность питания личинок гибридов существенно выше, чем у личинок карпа. Эти особенности личинок обуславливают стартовые преимущества карасекарпов перед карпом уже в начальный период выращивания.

Еще одним преимуществом гибридов является их более высокая поисковая способность при питании естественной пищей, в том числе ночью (Балашов, Тагирова, 2011; Мамонтова и др., 2011). Индексы пищевого сходства между карпом и разными формами гибридов показывают, что пищевая конкуренция между ними достаточно невелика (не превышает 50%). Спектр питания карасекарпов более разнообразен, чем у карпа, как на первом (Балашов, Тагирова, 2011), так и втором (Мамонтова и др. 2011) годах жизни, при этом карп потребляет больше комбикорма. Различия в характере питания карасекарпов и карпа позволяет получать дополнительную продукцию при выращивании в поликультуре.

Все формы гибридов по сравнению с карпом более устойчивы к дефициту кислорода. Среди разных форм гибридов устойчивость к дефициту кислорода тем выше, чем больше доля наследственности серебряного карася, при этом гибриды Fbск, как и карась, способны к анаэробному дыханию (Балашов, Рекубрятский, 2011).

Как диплоидные гиногенетические, так и триплоидные гибриды Fbск и Fbk значительно превосходят карпа по выживаемости на первом и втором годах жизни.

Особенно ярко это проявляется в неблагоприятных для карпа условиях выращивания.

По скорости роста на первом году жизни гибриды не уступают карпу, а в некоторых случаях и опережают его. На втором году жизни карп в благоприятных условиях выращивания заметно опережает гибридов по скорости роста, однако при ухудшении условий выращивания отставание гибридов по скорости роста компенсируется за счет лучшей выживаемости и позволяет получать высокие показатели рыбопродуктивности. Важно отметить также хороший темп роста гибридов F₃ск, которые значительно превосходят по этому признаку серебряного карася.

Наиболее сложный период жизни – зимовка сеголетков – также более благоприятно протекает у карасекарпов, что связано с их высокой жизнестойкостью, в том числе устойчивостью к дефициту кислорода, унаследованной от серебряного карася.

В целом можно отметить, что у разных форм гибридов скорость роста тем выше, чем больше доля наследственности карпа, а жизнестойкость (выживаемость летом и зимой, устойчивость к дефициту кислорода) выше у гибридов с большей долей наследственности серебряного карася. Однако эта закономерность может нарушаться, как, например, это было в одном из опытов по выращиванию сеголетков в очень жаркое лето, когда наиболее устойчивые к заморным условиям выращивания гибриды F₃ск обогнали карпа и других гибридов не только по выживаемости, но и по скорости роста (рис. 3в).

Селекция самок диплоидных гибридов на улучшение репродуктивной способности оказалась очень успешной (табл. 7). Если в первом поколении (F₁) количество фертильных рыб было очень небольшим, то уже в третьем гиногенетическом поколении доля плодовитых рыб приблизилась к 100%. В этом же поколении, очевидно, достигла максимума и рабочая плодовитость гибридных самок. В следующих гиногенетических поколениях, G₅ и G₆, наблюдали дальнейшее улучшение такого важного показателя как выживаемость эмбрионов, что связано с постепенным уменьшением доли нежизнеспособных анеуплоидных гамет. По-видимому, у многих самок G₆ их количество уже минимально, поскольку средний выход нормальных личинок у них приблизился к 87%. Быстрая и эффективная селекция гибридных самок по признакам плодовитости, вероятно, связана с клональным характером наследования в индивидуальных гиногенетических потомствах. Фактически мы имели дело с отбором наиболее плодовитых клонов. Было бы интересно исследовать структуру стада гибридов седьмого поколения гиногенеза, которое может быть представлено очень небольшим числом клонов. В пользу этого предположения говорят также данные морфологического анализа, который показал высокую степень внутригрупповой однородности у возвратных гибридов.

Полученные результаты дают возможность определить основные направления рыбохозяйственного использования карасекарпов.

Триплоидные гибриды могут быть с успехом использованы в качестве объектов выращивания в тех случаях, когда карп показывает пониженную выживаемость (за счет болезней, заморных условий и т.п.). Представляется перспективным использование гибридов для зарыбления естественных водоемов,

а также водоемов комплексного назначения, ирригационных, очистных, сельскохозяйственных и т.д., которые в настоящее время еще слабо освоены в рыбоводном отношении.

Совместное выращивание триплоидных гибридов в поликультуре с карпом позволяет увеличить рыбопродуктивность за счет более полного использования естественной кормовой базы.

Перспективно выращивание триплоидных гибридов F₃ск вместо серебряного карася в заморных немелиорированных водоемах, в том числе в озерах.

Гибридов можно использовать для зарыбления неспускных водоемов, т.к. их стерильность позволит избежать бесконтрольного нереста.

Гибриды серебряного карася с карпом представляют хорошую альтернативу сазану и карпу в качестве объекта зарыбления естественных водоемов Центральной и Южной части Российской Федерации, нуждающихся в реконструкции ихтиофауны и повышении рыбопродуктивности.

Обычно карп или сазан предлагаются для зарыбления, когда в водоеме имеет место недостаток численности аборигенных рыб-бентофагов или необходимо повысить рыбопродуктивность водоема за счет вселения более продуктивных видов. Однако возможности производства посадочного материала волжского сазана весьма ограничены, а зарыбление естественных открытых водоемов бассейна Волги культурным карпом нежелательно из-за возможной его гибридизации с волжским сазаном и, как следствие, засорения популяции последнего.

Использование стерильных форм карасекарпов снимает это ограничение. Карасекарпы как объекты зарыбления естественных водоемов даже более предпочтительны, чем сазан или карп, поскольку они обладают лучшей активностью питания и поисковой способностью, более высокой жизнеспособностью (за счет устойчивости к заболеваниям и дефициту кислорода, зимостойкости). По устойчивости к дефициту кислорода карасекарпы приближаются к серебряному карасю, а по скорости роста намного превосходят его.

Производство рыбопосадочного материала карасекарпов (сеголетков, годовиков, двухлетков) экономически более выгодно, чем производство рыбопосадочного материала карпа или сазана.

Таким образом, можно рекомендовать рыбопосадочный материал стерильных форм карасекарпов для реконструкции ихтиофауны естественных водоемов в качестве альтернативы культурному карпу, волжскому сазану или серебряному карасю.

Однако имеющаяся в нашем распоряжении диплоидная плодовитая форма карасекарпа открывает еще один способ реконструкции ихтиофауны, который мы называли способом репродуктивного тупика.

Использование стерильных форм полностью исключает вероятность бесконтрольного нереста, однако требует регулярного пополнения их численности в водоеме, что увеличивает стоимость мелиоративных работ. Возможен другой вариант: зарыблять водоемы посадочным материалом (личинками, сеголетками или годовиками) плодовитой диплоидной формы карасекарпа. После достижения половой зрелости самки карасекарпа будут участвовать в нересте с самцами серебряного карася и/или сазана (карпа). Высокая плодовитость диплоидных самок

обеспечит достаточно высокую численность потомства. Следует отметить, что в водоемах юга России в настоящее время отмечается экспансия двуполой формы серебряного карася, излишняя численность которого часто нежелательна.

Как показали наши опыты, диплоидные самки карасекарпа сохраняют способность к естественному нересту и при наличии в пруду самцов карпа и серебряного карася нерестятся с обоими видами.

В результате в водоеме при регулярном нересте диплоидных самок карасекарпа будут воспроизводиться его стерильные триплоидные формы, обладающие высокой жизнеспособностью и адаптированные к условиям данного водоема. Однако продолжительность самостоятельного воспроизводства гибридов будет ограничена только одной генерацией плодовой формы. Без своевременного ее пополнения популяция карасекарпов в водоеме через несколько лет будет исчерпана. Очевидно, что такая ситуация дает возможность регулировать численность карасекарповых гибридов в водоеме за счет манипулирования количеством посадочного материала диплоидной плодовой формы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Л., Решетников С.Ю. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 5. С. 862-878.

Балашов Д. А., Рекубратский А. В. Отношение гибридов карпа *Cyprinus carpio* и серебряного карася *Carassius auratus* к дефициту кислорода // Вопросы ихтиологии. 2011. Том 51. № 5. С. 665-669.

Балашов Д. А., Тагирова Н. А. Питание сеголетков гибридов серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch.) и карпа (*Cyprinus carpio* L.) при выращивании в прудах совместно с карпом // Сб. Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. М.: ВНИИПРХ. 2011. Вып. 86. С. 75-83.

Емельянова О.В. Цитологическое исследование процессов созревания и оплодотворения у гибридов серебряного карася с карпом // Цитология. 1984. Т. 26. С. 1427-1433.

Емельянова О.В. Оогенез и репродуктивная способность у самок гибридов серебряного карася с карпом // Сб. Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбководстве. М.: ВНИИПРХ, 1989. Вып. 58. С. 82-91.

Емельянова О.В., Абраменко М.И. Размеры и плоидность икры у самок первого поколения гибридов серебряного карася с карпом // Сб. Генетика и селекция прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1982. Вып. 33. С. 169-184.

Емельянова О.В., Черфас Н.Б. Результаты цитологического анализа неоплодотворенной икры самок карасекарпов F₁, полученных от скрещивания серебряный карась x карп // Сб. Генетика и селекция рыб. М.: ВНИИПРХ. 1980. Т. 28. С. 106-115.

Мамонтова Р.П., Артамонова Т.И., Трубникова М.К. Естественная кормовая база прудов и особенности пищевых взаимоотношений гибрида карасекарпа при выращивании в поликультуре с карпом // Сб. Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. М.: ВНИИПРХ. 2011. Вып. 86. С. 10-19.

Николюкин Н.И. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. - М.: Пищевая промышленность, 1972. 335 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 375 с.

Рекубрaтский Ф.В., Емельянова О.В., Гомельский Б.И. Рыбохозяйственные качества возвратных триплоидных гибридов серебряного карася с карпом карпом // Сб. Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. М.: ВНИИПРХ. 1989. Вып. 58. С. 54-60.

Толчинский Г.И., Резников В.Ф. Структура стандартной модели массонакопления рыбы. Сообщение 1. Генетический коэффициент // Сб. Генетика и селекция рыб. М.: ВНИИПРХ, 1980. Т. 28. С. 145-152.

Черфас Н.Б., Емельянова О.В. Рыбохозяйственные качества гибридов серебряного карася с карпом // Рыбн. хозяйство. 1984. № 2. С. 36-39.

Черфас Н.Б., Емельянова О.В., Рекубрaтский А.В., Гомельский Б.И., Абраменко М.И. Исследование гибридов серебряного карася с карпом (опыт применения генетических методов в работах с отдаленными гибридами) // Сб. Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 137-152.

Черфас Н.Б., Гомельский Б.И., Емельянова О.В., Рекубрaтский А.В. Триплоидия у возвратных гибридов серебряного карася с карпом // Генетика. 1981. Т. 17. С. 1136-1138.

Черфас Н.Б., Илясова И.А. Индуцированный гиногенез у гибридов серебряного карася с карпом // Генетика. 1980. Т. 16, № 7. С. 1260-1269.

Черфас Н.Б., Катасонов В.Я., Илясова В.А. Способ выведения гибридных форм рыб при однополо-мужской стерильности. АС N 686591. Бюлл. изобр. 1982. № 24. С. 305.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 268 с.

Юхименко Л.Н., Викторова В.Ф., Щелкунов И.С., Щелкунова Т.И., Черфас Н.Б., Емельянова О.В. Чувствительность карпа и его гибридов к бактериальной и вирусной инфекции. В кн. Болезни и паразиты в тепловодном рыбном хозяйстве. Душанбе: Дониш, 1988. С. 34-37.

Matsui J., Saijiro M., Ojima J. Some cytological observations on male sterility in the carp-funa hybrids // Jap. Journ. Ichth. 1956. V. 1/2. P. 52-58.

Ojima J., Takayama S., Kusa M., Tamaguchi A. Cytological and histochemical studies on the fertilization in eggs derived from crossing between carp-funa and their parent // Zool. Mag. 1961. V. 70. P. 243-247.

Ojima J., Hayashi M., Ueno K. Triploidy appeared in the backcross offspring from funa-carp crossing // Proc. Japan. Acad. 1975. V. 51. P. 702-706.

TRIPLOID CRUCIAN CARP X COMMON CARP HYBRIDS AS A NEW SPECIES FOR AQUACULTURE

© 2012 y. A.V. Recoubratsky, E.V. Ivanekha, D.A. Balashov,
L.N. Duma, V.V. Duma, K.V. Kovalev

All-Russian Research Institute of Freshwater Fisheries, Rybnoe, Moscow area
Principal results of a long-term investigation of crucian carp x common carp hybrids possessing various proportions of parental species inheritance (diploid and triploid backcross forms) have been presented. Morphological analysis allowed different hybrid forms to be distinguished. Performance of hybrids (some biological and commercial characteristics of one- and two-year old fish and fecundity of adult diploid females) has been described. Potentials of various forms of hybrids in aquaculture and for stocking inland waters have been discussed.

Keywords: crucian carp x common carp hybrids, gynogenesis, triploid, morphometric characters, commercial performance, fecundity.