

Серия: Породы и одомашненные формы рыб

Породы радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* W.)



Москва
ФГНУ "Росинформагротех"
2006

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

*К 100-летию
Валентина Сергеевича Кирпичникова –
выдающегося ученого генетика
и селекционера в рыбоводстве*

Серия: Породы и одомашненные формы рыб

**ПОРОДЫ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ
(ONCORHYNCHUS MYKISS W.)**

Под редакцией
доктора биологических наук А. К. Богерука

Москва
2006

УДК 636.937
ББК 47.2
П 59

Ответственный за выпуск Т. Ю. Полосьянц,
зам. начальника отдела Депрыболовства

**Породы радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* W.). — М.:
П 59 ФГНУ «Росинформагротех», 2006. — 316 с.**

Издание посвящено описанию пород радужной форели, внесенных в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации (2005 г.) и выращиваемых в рыбоводных хозяйствах России и других стран СНГ.

Приведены рыбоводно-биологические характеристики пород радужной форели, выращиваемых в различных природно-климатических и гидрологических условиях: Рофор, Росталь, Адлер, Адлерская янтарная, Камлоопс, Дональдсона, Стальноголовый лосось. Описаны особенности биотехники формирования и эксплуатации ремонтно-маточных стад различных пород радужной форели. Приведены методические основы создания, совершенствования и поддержки селекционных достижений в племенных рыбоводных хозяйствах и даны предложения по дальнейшему совершенствованию существующих и созданию новых пород лососевых рыб.

Предназначено для руководителей и специалистов рыбоводных хозяйств, ученых и специалистов научных организаций, преподавателей и студентов высших и средних учебных заведений.

Рассмотрено и одобрено на заседании секции животноводства Научно-технического совета Минсельхоза России (протокол № 5 от 20.03.02 г.).

УДК 636.937
ББК 47.2

© Минсельхоз России, 2006

РОПШИНСКАЯ ФОРЕЛЬ

В. М. Голод, Е. Г. Терентьева

В наших планах был выпуск монографии под названием «Ропшинская форель». Инициатором и вдохновителем ее подготовки был Евсей Самуилович Слуцкий. Книга должна была включать в себя обзор всех работ, осуществленных на этом объекте, а описание официально зарегистрированных в настоящее время пород — стать одной из глав. К нашему глубочайшему сожалению Е.С.Слуцкий скоропостижно скончался, а мы не смогли в полной мере осуществить его замысел. Светлой памяти нашего Учителя посвящен этот раздел книги.

ВВЕДЕНИЕ

История искусственного разведения форели насчитывает почти 6 столетий. В описании опытов, относящихся к 1420 г., говорится, что аббат Реомского монастыря (Франция) Пеншон устраивал длинные узкие деревянные ящики с плетеными из прутьев ивы боковыми сторонами, помещал их в проточную воду и выращивал в них форель с эмбриональной стадии развития (по: Кожин, 1965). Через 350 лет Стефан Людвиг Якоби опубликовал в Германии статьи об открытии искусственного оплодотворения икры форели. Открытие было забыто и так называемый мокрый способ осеменения был вновь открыт во Франции в 1842 г. Через 10 лет в долине Рейна был построен первый в Европе рыбоводный завод. За счет искусственного воспроизводства планировалось поддерживать падающую численность популяций лососей, форели, сигов и других рыб.

В эти же годы начал свои опыты по искусственному осеменению икры рыб В. П. Врасский. Ему принадлежит честь открытия общепринятого в настоящее время сухого или русского способа оплодотворения икры. Благодаря его титаническим усилиям в Петербургской губернии был построен первый в России Никольский рыбоводный завод.

До конца XIX века европейское форелеводство базировалось на аборигенных видах. С появлением на рынке быстро растущей американской радужной форели рыболовные хозяйства начали быстро переориентироваться на новый объект.

Известно, что родиной радужной форели является западное побережье Северной Америки от Аляски до Мексики. Коммерческие перевозки живой радужной форели и икры по территории Северной Америки, а также в другие страны начались в 70-х годах XIX века (Needham, Behnke, 1962; Dollar, Katz, 1964; MacCrimmon, 1971, 1972). Прародиной большинства искусственных стад можно считать популяцию реки МакКлауд в Северной Калифорнии (Wales, 1939). Отсюда осуществлялись первые поставки в другие регионы, а в 1879 г. здесь было построено крупное рыболовное хозяйство, которое оставалось лидером продаж и в начале XX века. Именно в этот период радужная форель стала распространенным объектом рыболовства во всем мире, в том числе оказалась и в России. С 1895 г. начал распространяться по свету и стальноголовый лосось. Его исходной точкой можно считать Северо-Западное побережье США.

Научные наблюдения в этот период не велись, перевозки были хаотичными и, по всей видимости, осуществлялись скрещивания между различными стадами и формами форели.

Благодаря использованию при выращивании потомства множества искусственных стад и природных популяций рыболовы обнаружили, что не все они одинаковы. Некоторым фермерам подходил посадочный материал одного происхождения, другим — другого. Так проник в рыболовство один из основных постулатов селекции: цель работы селекционера — создание породы, максимально приспособленной к конкретным условиям содержания как природно-климатическим, так и технологическим. В решении этой задачи селекционерам-форелеводам помогает стихийно созданное на первом этапе разведения объекта высочайшее разнообразие форели.

Обнаружение форелеводами-практиками различий между стадами обусловило привлечение к производству научных кадров. Необходимо было изучить стада и дать им характеристику. Практическая направленность научных исследований обусловила выбор критериев оценки. Ими стали признаки, которые мы называем хозяйственно-полезными: выживаемость, в том числе устойчивость к

заболеваниям, и темп роста. Позже к ним добавилось сравнение стад по белковому (изозимному) разнообразию.

Изначально сравнивали потомство искусственных стад и природных популяций. Первые такие исследования относятся к 20-м годам XX столетия. Было установлено, что потомство стада, прошедшего три поколения селекции, превосходит «диких» рыб по устойчивости к бактериальным заболеваниям, личинки крупнее и быстрее растут. Производители созревают в более раннем возрасте и более плодовиты (Embry, Hayford, 1926). В опубликованной Вольфом (Wolf) в 1954 г. работе сравниваются уже семь одомашненных стад по устойчивости к заболеваниям, в частности, к фурункулезу. Показано наличие высокого разнообразия, обусловленного генетическими причинами.

Во многих исследованиях были показаны различия между популяциями и преимущество одомашненных стад по скорости роста (Embry, Hayford, 1926; Greene, 1951; Haskell, 1952; Ayles, 1975; Flick, Webster, 1976; Gall, Gross, 1978; Reinitz et al., 1978). В 1970-е годы в Центре развития рыболовства (Монтана) исследовали 15 пород и гибридов. Были выявлены не только различия по скорости роста, но и по коэффициенту оплаты корма, признаку, становившемуся все более важным по мере использования более качественных и дорогостоящих кормов (Piper, Osborne, 1976). В те же годы в Лаборатории генетики рыб сравнивали 25 пород по темпу роста в одинаковых условиях. В годовалом возрасте средняя масса рыб по группам колебалась от 85 до 200, двухгодовалом — от 335 до 1035 г. Количество уродливых личинок в основном колебалось от 4 до 7%, но стада с двух хозяйств давали по 14-15% таких личинок (Kincaid, 1981).

Многие исследования выявили связь скорости роста с другими хозяйственно-ценными признаками. Наиболее наглядно это показали Долан и Пайпер (Dolan, Piper, 1979) при сравнении двух природных (два поколения искусственного разведения) и двух domestikизированных (с длительной историей искусственного разведения) стад. Рыбы пород Стандарт роста и Винтроп в годовалом возрасте весили 95-100 г, тогда как выращенные в тех же условиях представители популяций Рыбного озера и МакКонахи — лишь 46-61 г. Коэффициент оплаты корма составлял 1,4-1,5 и 1,7-1,8, выживаемость — 64-70 и 39-54% соответственно. Таким образом, рыбы

одомашненных стад (понятие наиболее близкое к нашему термину «порода») лучше растут, усваивают корм и более жизнеспособны, чем «дикие».

Возникновение биохимической генетики дало удобный инструмент для идентификации имеющегося разнообразия стад и пород форели. Аттер и Ходжинс (Utter, Hodgins, 1972) выявили значительные различия по частотам аллелей шести изозимных локусов у четырех пород форели и предложили этот метод для составления уникального генетического профиля (в нашей терминологии — паспортизация) популяций (искусственных и природных). Эта методика позволяет идентифицировать популяции, изучать взаимное влияние заводских и природных стад, выявлять связь между изозимным составом, физиологией рыб и условиями обитания (Utter et al., 1973). Изучение 38 популяций радужной форели тихоокеанского Северо-Востока по 32 локусам позволило построить дендрограмму, отражающую их родственные связи (Allendorf, Utter, 1979). Оказалось, что 33 популяции восходят к проходным и только 5 — к жилым формам форели.

Обширные исследования, проведенные американскими учеными с использованием методов биохимической генетики (Utter et al., 1973; Allendorf, Utter, 1976; Moav et al., 1976), позволили не только найти различия между популяциями по частотам аллелей, но и выявить локусы, которые можно использовать в качестве маркеров. В селекционной практике это, как правило, редкие аллели, которые целенаправленно элиминируются в ходе отбора и постановки скрещиваний.

Учитывая, что Северная Америка является родиной радужной форели, основной направленностью рыбоводных мероприятий в США долгое время оставалось воспроизводство природных популяций. В середине XX века рыборазводные заводы США выпускали более 100 млн шт. подращенной молоди (сеголеток и старше) этого вида (по: Боровик, 1969). Следует отметить, что и в настоящее время, когда разведение радужной форели твердо встало на индустриальные рельсы, основным направлением селекционной работы с этим объектом в США является поддержание природного биоразнообразия.

Такое направление селекции, на первый взгляд странное для нас, является совершенно обоснованным для Северной Америки.

Надо только помнить, что эти места — родина радужной форели, и она до сих пор обитает там в естественных водоемах, а сохранение природных популяций в неизменном виде — задача очень благородная. Другой причиной поддержания высокого биоразнообразия в заводских стадах является то, что крупные предприятия стараются завладеть максимально широким рынком, соответственно заранее неизвестно, в каких природно-климатических и технологических условиях будет выращиваться приобретенный у них посадочный материал. К таким фирмам относится, например, Траутлodge (штат Вашингтон, США), поставляющий ежегодно около 350 млн шт. икры радужной форели на стадии пигментации глаз в рыбоводные хозяйства всего мира.

Одной из первых стран, куда завезли радужную форель, была Япония. В 1877 г. сюда было привезено 110 тыс. шт. молоди, которую выпустили в естественные водоемы. Первый эффект от акклиматизации был получен в 1925 г. Следующим этапом развития стало строительство хозяйств, и уже в 1941 г. было выращено 500 т товарной форели. В середине 1960-х годов Япония производила 5-6 тыс. т радужной форели (по: Боровик, 1969). В эти годы выращенная форель внутри страны потреблялась мало и преимущественно отправлялась на экспорт. В настоящее время Япония не входит в десятку основных производителей форели, но является одним из крупнейших импортеров этой рыбы.

Наибольший опыт по организации и ведению форелевого хозяйства имеет Дания. Первые форелевые пруды были построены в 1890 г. в Ютландии. В 1930 г. здесь было выращено 300 т товарной форели. К началу 60-х годов XX века в Дании насчитывалось 500 рыбоводных хозяйств, а уровень производства превысил 11 тыс. т (по: Боровик, 1969). В настоящее время Дания остается одним из лидеров в области форелеводства. Если по общему производству форели ее обогнала Норвегия, которая в 1965 г. произвела всего 500 т форели, а также Чили, совершившая в последние годы большой скачок, то по интенсивности пресноводного форелеводства Дания остается вне конкуренции. В 2003 г. здесь было произведено почти 30 тыс. т форели, причем существенная ее часть в хозяйствах нового типа — бассейновых хозяйствах с замкнутым циклом водопотребления.

В Россию радужная форель была завезена из Германии в конце XIX века. Выращивали ее в малом объеме, стоила она очень дорого и была скорее престижным, чем повседневным продуктом питания. В связи с такой ее особенностью разрабатывать биотехнику форелеводства было невыгодно, и ее разводили фактически кустарным способом в небольших частных хозяйствах под Петербургом, Москвой и Киевом (Савостьянова, 1976). Крупнейшим производителем была Петербургская губерния, производившая около 30 т форели в год. Получение порционной форели растягивалось на три-четыре и даже пять лет. Товарная навеска составляла при этом 125-150 г.

В период с 1914 г. по 1929 г. форелеводство в России существовало только номинально, а первые попытки его промышленного становления были предприняты в начале 1930-х годов (Арнольд, 1931). В это десятилетие были заложены рыбоводно-биологические основы форелеводства в стране. Основной базой для исследований являлась Ропша, которая была крупнейшим держателем стада радужной форели (в этот период форель разводили также в Курской области и Кисловодске). Однако во время Великой Отечественной войны система прудов была разрушена, и форелеводство здесь возобновилось только во второй половине 1940-х годов. Поэтому историю ропшинской форели целесообразно рассматривать с конца 1940-х годов. К этому времени в Ропше имелось 28 форелевых прудов общей площадью 11 га. Пруды питались в основном ключевыми водами и частично водой мелких речек. Мощность всех водоисточников составляла 650 л/с (подробнее см.: Голод, 2005).

Здесь создавались и отработывались методы получения и инкубации икры форели, выращивания ее в прудах, канавах, садках, бассейнах и специальных установках, размещенных в закрытых помещениях, в которых практически полностью регулировался рыбоводный процесс. Здесь разрабатывались рецепты кормов для форели любого возраста и методы кормления ее в различных условиях содержания. Разрабатывались и основные методы селекции форели при выращивании ее в разных условиях окружающей среды. И, наконец, в Ропше формировались кадры форелеводов всех уровней: повышали квалификацию рабочие-рыбоводы, проходили практику студенты, собирали материал аспиранты и разрабатывали свои научные концепции кандидаты и доктора наук.

Отсюда же развозили в разные районы нашей страны и за рубеж результаты работы — Ропша поставляла икру и посадочный материал форели для товарного выращивания и снабжала племенные хозяйства отселекционированными рыбами разного возраста.

Вот почему часто используется термин — ропшинская форель. В настоящее время она включает в себя несколько пород, и их названия имеют первый слог Ро как дань уважения этому историческому месту. Ведь начало форелеводства в Ропше относится еще к 1740-1745 гг., когда здесь построили специальные пруды для выращивания ручьевой форели. Ее добывали в естественных водоемах, и выловленную молодь подращивали в прудах до порционных размеров. По достижении рыбами веса 150-250 г их поставляли преимущественно к царскому столу.

Ропша была экспериментальной базой Ленинградского рыбопромышленного техникума, независимым рыбхозом, много лет базой Института озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ — ГосНИОРХ). Сейчас здесь располагается Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства, сотрудники которого являются продолжателями славных традиций.

Раздел 1. Порода радужной форели Рофор

Отставание рыбного хозяйства среди остальных сельскохозяйственных отраслей в существенной мере определяется слабостью селекционно-племенной работы. В первую очередь, это относится к товарному форелеводству. Если в США, к примеру, в 80-е годы XX века было зарегистрировано 66 пород (strains) радужной форели (Kincaid, 1981, 1987), то в России к настоящему времени зарегистрировано всего 4 отечественные породы. Это, безусловно, снижает эффективность работы рыбоводных хозяйств, так как:

местные стада форели обычно характеризуются плохими рыбоводно-биологическими показателями из-за низкого уровня селекционно-племенной работы, обусловленного отсутствием в хозяйствах технических возможностей и грамотных рыбоводов-селекционеров;

линии зарубежной селекции в большинстве отечественных хозяйств не проявляют в полной мере свой генетический потенциал из-за несоответствия направления селекции условиям содержания, низкого уровня биотехники и отсутствия племенной работы в самом хозяйстве;

низкая культура производства во многих хозяйствах не позволяет содержать несколько линий и самостоятельно получать для товарного выращивания гетерозисные межпородные помеси.

Вместе с тем, как свидетельствуют результаты выращивания во многих рыбоводных хозяйствах России, появившиеся в последние годы отечественные породы форели существенно превосходят зарубежные аналоги и так называемые «местные» стада по рыбоводно-биологическим и хозяйственно-полезным признакам. Следует отметить, что в коллективы авторов всех зарегистрированных пород входят ученые ФГУП ФСГЦР.

Авторами породы Рофор являются: ныне покойные Е. С. Слуцкий и Ю. П. Бабушкин, стоявшая у истоков этого селекционного достижения Г. Г. Савостьянова и продолжающие работать с породой В. М. Голод, Е. Г. Терентьева, В. Я. Никандров и Н. И. Шиндавина. Большой вклад в создание породы в 50-70-е годы XX века внес коллектив высококвалифицированных рыбоводов, возглавляемый заслуженным рыбоводом Г. И. Дьяковой, долгие годы проработавшей в Ропше главным рыбоводом.

Заявителем, патентовладельцем, оригинатором и племенным заводом по разведению форели Рофор является ФГУП ФСГЦР (Голод, 2001). Порода внесена в Государственный реестр селекционных достижений в 1999 г.

История выведения породы

При создании породы радужной форели Рофор в качестве основной была поставлена задача достижения высокой продуктивности при сохранении исходной гетерогенности, позволяющей успешно разводить ее в рыбоводных хозяйствах разных типов, а также использовать в качестве исходного селекционного материала при создании новых, специализированных пород.

В 1948 г. из Германии (хозяйство «Марсель») в Ропшу привезли 9 тыс. шт. икры радужной форели, которую проинкубировали, а затем вырастили 9,5 тыс. сеголеток в прудах на естественном корме. К 1951 г. из них создали маточное стадо численностью 2,5 тыс. рыб (Грачева, 1952). Оно и послужило основой для форелеводства в СССР вплоть до конца 1960-х годов.

Приступая к разведению радужной форели в Ропше, сотрудники ВНИОРХ (в те годы — ВНИОРХ) стремились разработать методику форелеводства, во многих отношениях отличающуюся от классической. С 1950 г. здесь начали разрабатывать двухлетнюю (двухгодичную) схему получения товарной форели с различными вариантами кормления естественными и искусственными кормами. При этом дорогостоящие животные корма предполагалось использовать пополам с растительными (Грачева, 1954а,б, 1955, 1956).

В этот период решались следующие основные задачи: формирование маточного стада; разработка методов сбора и инкубации икры, выдерживания личинок, выращивания сеголеток и товара на естественных и искусственных кормах, определение основных форм работы с форелью в зимнее время. Отработка промышленных характеристик форелеводства базировалась на многочисленных экспериментах в лабораторных условиях и экспериментальных прудах.

Формирование маточного стада было начато с определения срока созревания рыб. Оказалось, что в условиях Ропши единичные самцы созревали в возрасте одного года, а большинство — годом

позже. Некоторые самки созрели также на втором году жизни, но большинство — в трехгодовом возрасте. Время созревания в сезоне также было неодинаковым. Так, часть самцов созревала еще в ноябре-декабре, а большинство выделяло семенную жидкость в марте при облове зимовальных прудов. Первые созревшие самки в прудах Ропши наблюдались во второй декаде апреля, последние — в конце мая, а в отдельные годы — в первой половине июня.

Масса тела созревающих производителей одного возраста колебалась значительно (табл. 1).

Таблица 1

Масса тела созревающих производителей одного возраста, г

Возраст, годы	Самки			Самцы		
	средняя	мини-мальная	макси-мальная	средняя	мини-мальная	макси-мальная
3	380	210	420	285	180	400
4	592	500	850	575	475	675
5	860	750	1700	620	535	750

Рабочая плодовитость самок четырехгодового возраста в среднем составляла 1125 икринок. Абсолютная плодовитость соответствовала в среднем 1520 икринкам. Следовательно, рабочая плодовитость составляла 80% от абсолютного количества икры. Диаметр икринок в среднем равнялся 4 мм. Соотношение полов в стаде было близким к 1:1.

Это стадо послужило одной из составляющих при создании ропшинской породы радужной форели Рофор (сокращение от Ропшинская форель).

В период с 1964 г. по 1967 г. для проведения сравнительных испытаний и скрещиваний в Ропшу были завезены (Савостьянова, 1969а, б; 1971):

из Дании — икра и личинки радужной форели;

Чехословакии — икра и сперма;

Германии — сперма.

Сперму использовали для осеменения икры местной форели. В результате в Ропше оказались следующие группы радужной форели:

местная (М) и помеси местной с чехословацкой (М х Ч) и немецкой (М х Н);

чехословацкая (Ч);

датская (Д).

Совместное выращивание годовиков различных групп зимой 64/65 гг. и 1965/66 гг. показало некоторое преимущество по скорости роста датской форели. На втором году жизни преимущество было весьма существенным. В то же время выживаемость рыб различных стадиях онтогенеза, как правило, была выше в местной группе, как более приспособленной к ропшинским условиям. Созревание рыб датской группы, которая стала второй составляющей создаваемой породы, произошло в конце 1960-х годов. По року нереста в нерестовом сезоне группы не различались — самки нерестились в феврале-марте.

Часть самок датской, чехословацкой и помесной групп достигла половой зрелости в двухгодовом возрасте. Гостилицкая форель в этом возрасте не созревала. Большинство самок созрело на следующий год. По плодовитости, диаметру и массе икринок самки датской группы несколько отличались от самок других групп (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика самок различных племенных групп форели по плодовитости и качеству икры

Возраст, лет	Средняя масса, г	Плодовитость, шт.		Средний диаметр икринок, мм	Средняя масса икринок, мг
		средняя	максимальная		
Датская					
2	517	1860	3650	3,73	26,44
3	1172	3041	4900	4,66	46,53
4	2070	4676	6700	-	-
Чехословацкая					
2	372	1500	2900	3,67	20,59
3	885	2567	3996	4,50	44,62
4	1522	3938	5300	-	-
Помесь ГхЧ					
2	414	2100	2800	3,72	23,22
3	760	2548	3900	4,30	39,94
4	760	2360	-	-	-
Гостилицкая					
2	328	-	-	-	-
3	1012	2744	3600	-	-
Старше 4	1245	3064	6600	4,77	50,03

Сравнение самцов различных групп ропшинской форели, проведенное в те же годы (1966-1968 гг.), показало, что во всех группах самцы впервые созревали в возрасте двух лет (Бабушкин и др., 1971; Бабушкин, 1974а, б). В дальнейшем с возрастом у них увеличивался объем эякулята, а концентрация спермиев несколько снижалась. Наибольшая активность спермиев и наибольший объем эякулята отмечались в датской группе, но эти самцы значительно отставали по концентрации спермиев в эякуляте (табл. 3).

Таблица 3

Характеристика самцов радужной форели разных групп

Группа	Масса, г	Длина, см	Коэффициент упитанности	Время подвижного состояния, с	Концентрация спермиев, млн/мм ³	Объем эякулята, см ³
<i>Двухлетки, 1966 г.</i>						
Датская	480	32,7	1,34	32,0	10,1	3,0
Чехословацкая	334	29,3	1,31	25,0	10,6	1,6
Гостилицкая	305	28,7	1,28	31,0	12,1	2,5
Среднее	386	30,5	1,31	28,0	10,8	2,4
<i>Трехлетки, 1967 г.</i>						
Датская	1011	41,5	1,38	31,3	8,1	5,2
Чехословацкая	935	41,5	1,27	25,6	7,1	6,6
Гостилицкая	729	37,6	1,34	22,6	8,9	4,0
Среднее	891	40,2	1,33	26,5	8,0	5,2
<i>Четырехлетки, 1968 г.</i>						
Датская	1730	50,8	1,32	40,6	6,0	10,4
Чехословацкая	1319	46,7	1,28	34,2	8,3	6,1
Гостилицкая	1684	48,5	1,28	29,4	9,2	9,8
Среднее	1594	49,3	1,29	36,2	7,4	8,9

В этот период для объединения преимуществ местной и датской групп были поставлены воспроизводительные скрещивания. Из

выращенных рыб сформировали маточное стадо, с которым продолжали селекционную работу. Характеристики производителей пятого стада (табл. 4) можно считать базой для оценки эффективности дальнейшей селекции (Степанова, 1979). Отметим также, что это было первое поколение производителей, выращенное по индустриальной технологии. До этого рыб всех возрастов выращивали в прудах, затем по мере разработки новых технологий использовали форелевые каналы и садки на отдельных этапах.

Таблица 4

Характеристика четырех годовалых самок пятого поколения селекции

Год	Размеры тела		Коэффициент упитанности	Плодовитость, шт.	Икринки	
	масса, г	длина, см			масса, мг	диаметр, мм
1973	765	37,8	1,4	2100	42,6	4,3
1974	824	37,6	1,5	2790	52,9	4,4
1975	860	38,0	1,3	2890	53,9	4,8
В среднем по поколению	820	37,8	1,4	2600	49,8	4,5

При сопоставлении данных, приведенных в табл. 4, с показателями рыб исходного стада видно, что за пять поколений селекции средняя масса тела самок увеличилась почти на 40% (в среднем за поколение — на 8%), рабочая плодовитость выросла на 130 (26% за поколение), а диаметр икринок — на 12,5% (2,5% за поколение). Относительная плодовитость возросла с 1900 до 3200 шт/кг, т. е. почти на 70%, или 14% в среднем за поколение.

Характеристики самцов исходного стада (начало 1950-х годов) в литературе не обнаружены, поэтому нельзя оценить эффективность селекции на первых этапах. В пятом поколении селекции объем единовременной порции спермы четырехгодовалых самцов составлял около 7 см³, причем у разных самцов он колебался от 1 до 23 см³, концентрация сперматозоидов достигала 8 млн шт/мм³ (табл. 5). Время подвижного состояния спермиев колебалось от 10 до 56 с. Исследование оплодотворяющей способности спермы самцов разного возраста показало наиболее низкую величину у двух-

годовиков. Самой высокой была оплодотворяющая способность у самцов в возрасте четыре года.

Вариабельность самцов (коэффициент вариации) по единовременной порции спермы была следующей: двухгодовики — 56-57%, трехгодовики — 65-68, черырехгодовики — 50-55, пятигодовики — 45-50 и шестигодовики — 65-68%. Вариабельность самцов по концентрации спермиев была следующей: у двух- и трехгодовалых рыб — соответственно 22 и 40, у четырех- и пятигодовалых — 55 и 60, а у шестигодовалых возвращалась к уровню трехгодовиков. Вариабельность времени подвижного состояния спермиев находилась в пределах 17-18% и незначительно снижалась с возрастом. Коэффициент вариации оплодотворяющей способности у двухгодовиков составлял 8-9, а с возрастом рыб снижался до 5-6%.

Таблица 5

Характеристика самцов ропшинской форели пятого поколения селекции (по: Бабушкин, 1974 а)

Возраст, годы	Размеры тела		Объем порции спермы, см ³	Время подвижного состояния, с	Концентрация, млн шт/мм ³	Оплодотворяющая способность, %	Рабочая плодовитость, млрд шт.
	масса, г	длина, см					
2	395	30,2	3,1	31,3	9,5	76	29,5
3	890	39,4	5,0	34,8	6,4	88	32,0
4	1243	45,9	6,8	37,1	7,6	93	51,7
5	1514	50,1	9,6	33,3	5,4	89	51,8
6	1943	55,9	11,6	31,9	4,7	80	54,5

Разработка методов селекции

Одновременно с рыбоводно-биологической оценкой разных породных групп разрабатывались основы селекции форели в условиях Северо-Западного региона. Упор при этом делался на создание схемы массового отбора. По сложившейся к этому времени основной концепции селекционной работы с форелью в качестве ведущего признака при осуществлении массового отбора была выбрана масса тела. Она является главным показателем хозяйственной ценности форели, критерием способности особей соответствующим образом усваивать задаваемый корм и коррелирована с такими се-

лекционно-важными признаками, как скорость созревания, плодовитость, выживаемость и др. Дополнительными являлись признаки телосложения. Отбор особей, как присуще массовому отбору, при этом ведется по фенотипу, а генотип отобранных особей остается неизвестным.

Выбор основного метода селекции был предопределен некоторыми особенностями селекционной работы с рыбами. К благоприятным из них для селекционера можно отнести то, что из-за большой плодовитости рыб можно проводить отбор высокой напряженности среди потомства, а также содержать малочисленные стада производителей и сосредоточить селекционные работы на небольшом ряде специализированных хозяйств. Наружное оплодотворение у рыб позволяет применять искусственное осеменение, благодаря чему появляется возможность воздействовать на этот процесс, осуществлять запланированные скрещивания и проводить отбор, начиная с самых ранних стадий эмбриогенеза. В то же время в селекционно-племенной работе с рыбами имеются трудности. В условиях промышленного разведения выращивается большое количество рыб в ограниченном объеме. Это препятствует визуальному контролю отдельных особей или небольших групп рыб. До сих пор не решена проблема мечения рыб младших возрастов. В связи с этим затруднены селекционные исследования, связанные с потреблением и усвоением корма, поведением, некоторыми физиологическими особенностями и т.д. В связи с этими особенностями при селекционно-племенной работе с радужной форелью до последнего времени наиболее распространенным методом являлся массовый отбор по массе тела.

Подробно методические аспекты селекционно-племенной работы с радужной форелью на примере ропшинской форели изложены в пособии «Селекционно-племенная работа с радужной форелью» (Голод и др., 1995).

Так как порода Рофор предназначена для разведения в сильно колеблющихся абиотических условиях, целью селекции являлось повышение продуктивных качеств за счет создания высокой гетерогенности, которая достигалась и поддерживается с помощью массовых скрещиваний, отбора по массе тела и показателям репродуктивности. До начала 1980-х годов использовали методику двухступенчатого отбора на втором году жизни рыб (Савостьянова,

1969в; 1974), затем однократного отбора на молоди напряженностью 5% (Леманова, Слуцкий, 1982, 1984), а в настоящее время после регистрации селекционного достижения — одноэтапный отбор на молоди средней массой 1-3 г напряженностью не более 15%.

Сравнительный анализ применения двух схем массового отбора (однократного на молоди и двухступенчатого на годовиках и двухлетках) показал, что при равной суммарной напряженности они одинаково влияют на рыбоводно-биологическую и генетическую гетерогенность рыб ремонтной группы. При этом напряженность отбора выше 10% приводит к некоторому снижению генетического разнообразия. С рыбоводной точки зрения существенное преимущество имеет однократный ранний отбор.

Его проводили следующим образом:

по достижении молоди средней массы около 2 г брали репрезентативную выборку в количестве не менее 100 особей;

производили индивидуальное взвешивание рыб с точностью до 0,1 г;

строили вариационный ряд, вычерчивали кривую распределения рыб по массе тела и определяли граничное значение массы тела крупных рыб, составляющих 10-15% выборки;

среди всей группы молоди проводили отбор, оставляя на племя особей, индивидуальная масса тела которых лежит в интервале, определенном в предыдущем пункте.

У рыб старших возрастов проводили корректирующий отбор, а на производителях — отбор по репродуктивным признакам.

При воспроизводстве новой генерации для скрещиваний отбирали самок и самцов по размерно-весовым и репродуктивным показателям, а также по срокам нереста самок в нерестовом сезоне. При этом исходили из следующих предпосылок:

отбор на племя особей, в существенной мере отклоняющихся от средних показателей по стаду, приводит к уменьшению генетического разнообразия, потере ценных генетических комбинаций и, как правило, снижению общей продуктивности и жизнестойкости потомства;

при отборе рыб, близких к средним показателям, сохраняется не только их высокое генетическое разнообразие, но и остается на племя наиболее многочисленная и соответственно наиболее приспособленная к конкретным условиям разведения группа рыб;

выбор для воспроизводства особей только из модальной группы ограничивает возможность прогресса породы, из чего следует, что необходим отбор самок и самцов с показателями выше средних по стаду.

Учитывая то обстоятельство, что оценка самок проводится не по одному признаку, на первом этапе отбора по массе тела устанавливались такие границы, которые позволяли сохранить необходимое число рыб для дальнейшей селекции их по другим критериям. Отбор по массе тела осуществляли в интервале от среднего значения признака до $+1,5$ сигм (среднеквадратичных отклонений). В этом случае сохраняли достаточно многочисленную модальную группу рыб, средняя масса которых несколько выше этого показателя по стаду. Этот этап отбора проводился непосредственно перед нерестом.

Второй этап отбора проводили во время нереста. Отбирали самок по рабочей плодовитости и массе икринок, показатели которых превышали средние значения по стаду. Напряженность отбора по репродуктивным признакам определяли в зависимости от количества производителей, необходимых для формирования маточного стада, но не менее 30 самок и 30 самцов. Самцы и самки при этом относились к разным генерациям (т.е. были разного возраста). Племенные скрещивания осуществляли в начале массового нереста, что, с одной стороны, позволяет поддерживать необходимую гетерогенность, а с другой — несколько сдвигать нерест на более ранние сроки, что хозяйственно более выгодно.

Генетический мониторинг

Селекционная работа с породой форели Рофор сопровождалась генетическим мониторингом. За основу были взяты методы биохимической генетики.

Методический сбор материала проводили в определенной последовательности. От каждой рыбы после измерений, взвешивания и определения пола брали образцы тканей в виде сыворотки крови, кусочков мышц и печени. Электрофоретические разгонки осуществляли с использованием стандартных методик. Наилучшее разрешение и качество разгонок были получены при использовании крахмального (для изоцитратдегидрогеназы) и полиакриламидного (для остальных локусов) геля.

Наиболее информативными из проанализированных полиморфных белковых локусов у радужной форели являются:
мышечная аспаратаминотрансфераза ААТ-3;
трансферрин Tf-1 сыворотки крови;
печеночные супероксиддисмутаза SOD-1 и изоцитратдегидрогеназа IDH-3 и IDH-4.

При анализе частот аллелей перечисленных полиморфных белковых локусов получали разнообразные показатели, характеризующие особенности генетической структуры популяции (стада): доля полиморфных локусов, количество аллелей на locus, средний уровень гетерозиготности и др. Наиболее информативным и полно отражающим генетические изменения показателем является сам факт изменения частот аллелей полиморфных белковых локусов. Нестабильность частот белковых маркеров служит первым показателем происходящих (желательных или нежелательных) изменений генетической структуры того или иного маточного стада.

Использованные полиморфные белковые локусы относятся к различным классам ферментов, и изменение их частот аллелей отражает изменения, происходящие во всем геноме маточного стада.

В последние годы наряду со ставшими уже классическими методами биохимической генетики стали использовать для анализа изменчивости и методику фингерпринтинга.

В настоящее время наиболее перспективными и надежными считаются молекулярно-генетические подходы, основанные на изучении полиморфизма ДНК (Chakraborty, Jin, 1993). Особенный интерес вызывают гипервариабельные участки ДНК (ГВР). Первые ГВР были обнаружены в 1980 г. Виманом и Вайтом, затем подобный полиморфизм длин рестрикционных фрагментов ДНК выявили у человека в районе инсулинового гена. С этого момента ГВР привлекли к себе самое пристальное внимание исследователей, так как они оказались чрезвычайно удобными генетическими маркерами. Имеются данные о том, что минисателлитные ДНК существуют в виде разбросанных по геному семейств, родство членов которых определяется гомологией с той или иной базовой, или иначе, кор-последовательностью, т.е. основной единицей тандемного повтора. Благодаря множественности зон гибридизации гипервариабельной пробы с ДНК различных видов указанные последовательности выявляются в сложной картине гибридизации, на-

зываемой «фингерпринтом». Джеффрис в 1985 г. показал, что зонды ДНК на основе синтезированного путем лигирования 33 повторяющихся элементов ГВР из гена миоглобина человека могут быть использованы для одновременного выявления большого числа соответствующих генетических локусов.

С помощью ДНК фингерпринтинга можно определять происхождение животных, гетерозиготность и генетические расстояния между популяциями. Необычайно высокий индивидуальный полиморфизм гипервариабельных локусов в сочетании с их соматической стабильностью и менделевским характером наследования позволяет говорить о генетических (молекулярно-генетических) маркерах нового типа, которые открывают уникальные возможности для генетической «паспортизации» организмов или групп организмов для установления эволюционного родства, маркирования генома с целью создания подробных генетических карт и для медико-биологического анализа.

Метод фингерпринтинга ДНК был успешно применен для изучения генетического разнообразия и дивергенции пород крупного рогатого скота, овец, коз, кур и других сельскохозяйственных животных. Это доказывает его универсальность и применимость к рыбам.

При исследовании генома форели в качестве фермента для рестрикции ДНК использовали HaeIII. Для получения картин фингерпринтинга брали олигонуклеотидный зонд (GGAT)₄, меченый диоксигенином. Детектировали фрагменты с помощью цветной реакции.

Периодичность проведения генетического мониторинга во многом зависит от поставленных селекционером задач и методов селекционно-племенной работы. В случае с породой Рофор при использовании в качестве основного метода селекции массового отбора, незначительных отбраковок производителей и их большого количества, сбор и анализ данных по генетическому мониторингу проводился 1 раз в два-четыре года.

Характеристика производителей десятого поколения селекции

В 1991 г. было начато получение десятого поколения селекции. Производители его были представлены на пороодоиспытание.

Начиная с седьмого поколения нерест в Ропше проходит в январе-феврале, причем закладка икры на племя проводится в один из первых туров. В январе 1991 г. были поставлены массовые скрещивания производителей радужной форели Рофор девятого поколения селекции. В скрещиваниях использовали пятигодовалых самок (табл. 6). Из полученного потомства начали формирование ремонтно-маточного стада нового, десятого поколения селекции.

Таблица 6

Характеристика пятигодовалых самок форели Рофор девятого поколения селекции, использованных в скрещиваниях

Признак	$\bar{X} \pm m_x$
Размеры тела:	
масса, г	2012 $\pm$ 76,30
длина, см	53,3 $\pm$ 0,63
толщина, см	5,9 $\pm$ 0,11
высота, см	2,9 $\pm$ 0,20
Коэффициент упитанности	1,3 $\pm$ 0,02
Индекс:	
толщины тела	0,11 $\pm$ 0,001
прогонистости	4,1 $\pm$ 0,04
Масса икринки, мг	65,4 $\pm$ 1,47
Плодовитость:	
рабочая, шт.	4256 $\pm$ 222,60
относительная, шт./кг	2498 $\pm$ 103,20

К концу мая мальки достигли средней массы 2,3 г. В это время был осуществлен одномоментный отбор напряженностью 15%. На племя отобрали 9,6 тыс. шт. средней массой 5,3 г.

На протяжении летнего выращивания среднесуточные приросты колебались в пределах 2-4%. Выживаемость была близка к 100%. 19 августа средняя масса тела составляла 34 г.

В середине ноября было изучено индивидуальное разнообразие рыб по рыбоводно-биологическим показателям, и взяты пробы

тканей для определения генетического разнообразия. Оказалось, что по размерно-весовым признакам снижение разнообразия было существенным. Так, коэффициент вариации по массе тела в контроле (без отбора) составлял 35, а в ремонтной группе — около 25%. Средняя масса тела рыб при этом была 85 г (табл. 7).

С использованием стандартных электрофоретических методик в крахмальном и полиакриламидном гелях (Davis, 1964; Peacock et al., 1965) были исследованы 8 белковых систем, кодируемых 15 генными локусами: альфаглицерофосфатдегидрогеназа (Gpdh-1), аспаратаминотрансфераза (Aat-3), изоцитратдегидрогеназа (Idh-1,2,3,4), малатдегидрогеназа (Mdh-1,2,3,4), супероксиддисмутаза (Sod-1), фосфоглюкомутаза (Pgm-1), альбумин (Alb-1,2) и трансферрин (Tf-1).

Таблица 7

Характеристика сеголеток форели Рофор десятого поколения селекции

Показатели	$\bar{X} \pm m_x$
Размер тела:	
масса, г	85,3 $\pm$ 3,05
длина, см	18,6 $\pm$ 0,21
высота, см	4,4 $\pm$ 0,06
толщина, см	2 $\pm$ 0,03
Длина головы:	
см	3,9 $\pm$ 0,04
относительная, %	0,2 $\pm$ 0,001
Коэффициент:	
упитанности	1,3 $\pm$ 0,01
прогонистости	4,2 $\pm$ 0,03
Индекс толщины тела	0,11 $\pm$ 0,001

Из 15 исследованных белковых и ферментных локусов 10 оказались полиморфными: Aat-3, Idh-3, Idh-4, Mdh-3, Mdh-4, Alb-1, Alb-2, Tf-1, Pgm-1 и Sod-1. Две пары дуплицированных локусов — Mdh-3,4 и Alb-1,2 — имеют невыясненную систему наследования и сложную электрофоретическую картину фенотипов. Четкое считывание отдельных фенотипов и определение частот аллелей было невозможно без постановки индивидуальных скрещиваний. Поэтому эти локусы не включены в анализ. По остальным белковым сис-

темам схемы генетического наследования и картины отдельных фенотипов ясны и полностью соответствуют имеющимся литературным данным (Паавер, 1987, 1988).

Таким образом, выявлены шесть полиморфных белковых локусов, пригодных для использования в качестве генетических маркеров при проведении популяционно-генетических исследований молоди форели.

Частоты распределения аллелей полиморфных белковых локусов у форели Рофор приведены в табл. 8. Обозначения аллелей проведены в соответствии с общепринятой схемой: наиболее часто встречаемый аллель обозначен как «100», остальные получают цифровые обозначения, соответствующие их электрофоретической подвижности относительно «100» аллеля.

Таблица 8

Частоты аллелей полиморфных белковых локусов у форели Рофор

Локус	Аллель	Частота
AAT-3	100	0,965
	85	0,035
PGM-1	100	0,970
	69	0,030
SOD-1	137	0,125
	100	0,775
IDH-3	59	0,100
	100	0,880
	76	0,100
IDH-4	65	0,020
	117	0,065
	100	0,525
Tf	52	0,410
	107	0,070
	100	0,930

Для определения генетической однородности материала внутри выборки применялся обычно используемый для этого χ^2 — критерий на соответствие наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот фенотипов. По всем проанализированным локусам наблюда-

лось распределение в соответствии с законом Харди-Вайнберга-Кастла. Это свидетельствует о генетической однородности материала внутри выборки.

Для определения уровня генетического разнообразия были рассчитаны следующие стандартные показатели: количество аллелей на локус, процент полиморфных локусов и средний уровень гетерозиготности. Было выявлено, что форель Рофор характеризуется высоким генетическим разнообразием (табл. 9).

Таблица 9

Показатели генетического разнообразия форели Рофор

Количество аллелей на локус*	Процент полиморфных локусов**	Средний уровень гетерозиготности	
		наблюдаемый	ожидаемый
2,3 (0,3)	57,1	0,224 (0,088)	0,201 (0,075)

* В скобках приведены значения стандартной ошибки.

** Локус считается полиморфным, если частота наиболее распространенного аллеля не превышает 0,95.

Зимовка проходила в бассейнах Фабричного участка. Весной провели корректирующий отбор. К 1 июля 1992 г. ремонтная группа отводки Рофор насчитывала 7000 шт. при средней массе рыб 250 г.

В двухгодовалом возрасте рыб разобрали на созревших и незревших. Созрело 46% самок. В это время провели первую полную бонитировку ремонта. При средней массе тела около 560 г рабочая плодовитость впервые нерестующих самок составила 1,8 тыс. шт. икринок, что является высоким показателем и в пересчете на 1 кг массы превышает уровень, характерный для более старших самок форели Рофор (табл. 10).

Условия содержания рыб в течение года были недостаточно хорошими, и прирост массы тела оказался менее 400 г. Тем не менее репродуктивные показатели повторно нерестующих трехгодовалых самок, особенно относительная плодовитость, были достаточно высокими (табл. 11).

На протяжении следующего года выращивания произошел существенный рост всех показателей производителей: средняя масса тела достигла 1,8 кг, а рабочая плодовитость превысила 4000 икринок (табл. 12).

Таблица 10

**Характеристика двухгодовалых самок форели Рофор
десятого поколения селекции (1993 г.)**

Показатели	$X \pm m_x$
Размеры тела:	
масса, г	$562 \pm 25,10$
длина, см	$34,8 \pm 0,50$
высота, см	$8,2 \pm 0,14$
толщина, см	$4 \pm 0,06$
Коэффициент упитанности	$1,31 \pm 0,023$
Индекс:	
прогонистости	$22,7 \pm 0,88$
толщины тела	$0,11 \pm 0,001$
Размеры икринки:	
масса, мг	$42,5 \pm 0,03$
диаметр, мм	$3,5 \pm 0,04$
Плодовитость:	
рабочая, шт.	$1822 \pm 116,30$
относительная, шт./кг	$3630 \pm 231,00$

Таблица 11

**Характеристика трехгодовалых самок форели Рофор десятого
поколения селекции (1994 г.)**

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	510,0	1420,0	$941 \pm 28,10$	20,4
длина, см	33,0	47,0	$40,3 \pm 0,43$	7,3
высота, см	8,5	12,0	$10,1 \pm 0,11$	7,4
толщина, см	3,5	6,0	$4,7 \pm 0,07$	10,3
Коэффициент упитанности	1,17	1,81	$1,43 \pm 0,018$	8,6
Индекс:				
прогонистости	3,50	4,53	$3,98 \pm 0,032$	5,5
толщины тела	9,64	13,33	$11,72 \pm 0,116$	6,8
Масса икринки, мг	28,2	49,5	$39,4 \pm 0,62$	10,7
Плодовитость:				
рабочая, шт.	504,0	4872,0	$2911 \pm 124,80$	29,4
относительная, шт/кг	700,0	5790,0	$3611 \pm 164,10$	31,1
Продуктивность, г/кг	28,0	231,0	$141 \pm 6,30$	30,8

Таблица 12

**Характеристика четырехгодовалых самок форели Рофор
десятого поколения селекции (1995 г.)**

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1210,0	2590,0	$1788 \pm 57,70$	18,5
длина, см	42,5	58,5	$50,3 \pm 0,63$	7,2
высота, см	10,0	14,0	$12,4 \pm 0,17$	8,1
толщина, см	4,5	6,5	$5,5 \pm 0,07$	7,7
Длина головы, см	8,5	10,5	$9,7 \pm 0,10$	5,8
Коэффициент упитанности	1,12	1,70	$1,4 \pm 0,027$	11,0
Индекс:				
прогонистости	3,52	4,80	$4,08 \pm 0,053$	7,5
толщины тела	9,37	12,75	$10,99 \pm 0,143$	7,5
длины головы	17,35	21,18	$19,43 \pm 0,149$	4,4
Масса икринки, мг	44,6	69,4	$57,5 \pm 1,05$	10,5
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2340,0	9865,0	$4270 \pm 265,10$	33,7
относительная, шт/кг	1290,0	7890,0	$2839 \pm 204,90$	41,5
Продуктивность, г/кг	79,0	352,0	$159 \pm 8,50$	30,7

Масса тела пятигодовалых самок достигла 2,5 кг, рабочая плодовитость осталась на прежнем уровне, средняя масса икринки выросла с 57,5 до 74 мг (табл. 13). В связи с тем, что дальнейшего роста продуктивности самок не происходит, а затраты на их содержание увеличиваются (из-за большого потребления корма), после нереста самок выбраковывают.

Таким образом, почти половина самок созрела в двухгодовом возрасте. Становление признаков репродуктивности шло высокими темпами. Так, повторно нерестующие трехгодовалые самки при средней массе тела менее 1 кг имели рабочую плодовитость 3 тыс., а относительную — 3,6 тыс. икринок на 1 кг массы тела, что является очень высоким показателем. Уже в четырехгодовом возрасте масса икринки достигла 60 мг, что в первых поколениях селекции было характерно для пяти-шестигодовалых рыб.

Как уже отмечалось, на первых этапах формирования стада (с первого по пятое поколение селекции) высокими темпами росла плодовитость самок (26% за поколение), и не очень быстро — мас-

са тела (8% за поколение). Следующие два поколения наблюдалась обратная картина: плодовитость увеличивалась на 6, а масса тела — на 18% (табл. 14). Впрочем, прирост средней массы тела в большей мере, по-видимому, можно отнести на счет совершенствования биотехники садкового выращивания, проходившего в это время. Это можно подтвердить и тем, что уже в следующем поколении увеличение средней массы тела составило лишь 9%. Плодовитость возросла еще на 7%. Таким образом, можно утверждать, что при использовании схемы массового отбора прогресс породы по главным для лососевых рыб признакам (масса тела и плодовитость) составляет, как правило, 5-10% (см. табл. 14).

Таблица 13

Характеристика пятигодовалых самок форели Рофор десятого поколения селекции (1996 г.)

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1650,0	3200,0	2472±41,60	13,8
длина, см	47,0	62,0	55±0,34	5,1
высота, см	12,0	16,0	14,1±0,1	6,1
толщина, см	5,3	7,5	6,3±0,06	7,5
Длина головы, см	9,2	12,5	11±0,08	5,9
Коэффициент упитанности	1,28	1,75	1,48±0,013	7,4
Индекс:				
прогонистости	3,61	4,38	3,92±0,023	4,8
толщины тела	10,18	13,47	11,47±0,087	6,2
длины головы	18,22	22,22	20,03±0,1	4,1
Масса икринки, мг	55,6	90,9	74,±0,89	9,9
Плодовитость:				
рабочая, шт.	1499,0	7176,0	4266±154,20	29,6
относительная, шт/кг	704,0	2813,0	1728±55,00	26,0
Продуктивность, г/кг	50,0	293,0	147±5,20	29,0

В 1980 г. в Ропше вошел в строй цех по выращиванию форели, оснащенный набором инкубационных аппаратов и пластиковых бассейнов разного размера. Появление стандартного рыбоводного оборудования позволило приступить к изучению индивидуальной изменчивости рыб. Оказалось, что, несмотря на постоянно прово-

димый массовый отбор, в стаде имеется достаточно большая группа рыб, производящая потомство с низкими темпом роста и выживаемостью. Проведенные в 1980-е годы широкомасштабная оценка производителей по качеству потомства и выбраковка производителей-ухудшателей обеспечили увеличение средней массы тела на 34 и плодовитости — на 32% (см. табл. 14). Это убедительно подтверждает предположение о том, что эффективность индивидуального отбора по признакам с низкой наследуемостью (а к ним относятся практически все хозяйственно-полезные признаки) выше, чем массового (Кирпичников, 1987).

Таблица 14

Характеристика четырехгодовалых самок форели Рофор разных поколений селекции

Признак	Поколение селекции					
	исходное стадо	пятое	седьмое	восьмое	девятое	десятое
Масса тела, г	860	820	1110	1220	1640	1790
Плодовитость, шт.	1300	2600	2900	3100	4100	4300
Выживаемость (от икры до товара), %	25	34	38	41	47	49
Навеска товарных двухлеток, г	145	150	210	250	320	450
Выход товарной продукции на одну самку, кг	47	133	230	318	617	948

Примечание. Исходное стадо — 1948-1953 гг., пятое поколение — 1967-1972 гг., седьмое — 1976-1981 гг., восьмое — 1981-1986 гг., девятое — 1986-1991 гг., десятое поколение — 1991-1996 гг.

Успешное использование оценки производителей по качеству потомства, однако, не стало поводом для повторения этого приема при получении последующих поколений. Несмотря на использование достаточно большого количества производителей, генетическое разнообразие при систематическом применении этого метода отбора неизбежно снижается, что противоречит цели проводимой

работы. Возвращение к старой схеме селекции привело к возвращению ее прогресса, при получении десятого поколения на уровень 5 (по плодовитости) и 9 (по массе тела) %.

Как следует из табл. 14, в десятом поколении резко увеличилась средняя масса товарных рыб. Это не связывается с селекционной работой. Причиной является переход в 1994 г. на использование высококачественных импортных комбикормов.

К началу 1990-х годов завершился этап консолидации породы, и к десятому поколению селекции была достигнута высокая стабильность рыб по основным рыбоводно-биологическим и генетическим показателям. Это позволило приступить к пороодоиспытанию и регистрации селекционного достижения.

Одним из условий прохождения пороодоиспытания является формулирование стандарта породы, необходимого в дальнейшем для оценки состояния стад в хозяйствах-оригинаторах. При составлении стандарта породы были использованы средние по генерациям показатели четырех- и пятигодовых самок десятого поколения селекции. Выживаемость эмбрионов и рыб на разных стадиях онтогенеза, как правило, была близка к нормативной, и соответствующие показатели введены в стандарт породы (табл. 15).

Характеристика биохимического полиморфизма форели Рофор (частоты аллелей) также является составляющей стандарта породы (паспорт породы). Она приводится для сеголеток, полученных от массового скрещивания производителей и не подвергавшихся воздействию искусственного отбора (см. табл. 8).

Составлен также паспорт породы методом фидерпринтинга (Терлецкий и др., 2002; Дементьева и др., 2005; Terletski et al. 2003). Были обнаружены полосы, частота встречаемости которых в породе Рофор значительно отличалась от частоты встречаемости в других породах (табл. 16). Маркерных полос, которые могли бы характеризовать популяцию, обнаружено не было. Однако следует отметить, что имеются полосы с высокой частотой встречаемости в одной популяции, не встречающиеся в другой. Есть также множество редко встречающихся полос, что обуславливает высокий индивидуальный полиморфизм ДНК и дает возможность идентификации животных.

Таблица 15

Стандарт породы форели Рофор

Признак	4-годовики	5-годовики
Размеры тела:		
масса, г	1400,0	1960,0
длина, см	45,7	52,2
высота, см	11,3	12,8
толщина, см	5,1	5,8
Длина головы, см	9,5	10,6
Коэффициент упитанности	1,42	1,35
Индекс:		
прогонистости	4,04	4,12
толщины тела	11,24	11,10
длины головы	19,69	19,79
Масса икринки, мг	56,8	65,9
Плодовитость:		
рабочая, шт.	3210,0	3810,0
относительная, шт/кг	2570,0	2250,0
Продуктивность, г/кг	149,0	148,0
Выживаемость, %:		
за инкубацию		80
при выдерживании		90
при подращивании до 0,5 г		90

Таблица 16

Частота встречаемости полос у породы Рофор и в целом на фильтре

Номер полосы	Частота	
	Рофор	общая
1	2	3
3	0,5	0,2333
6	0,1	0,1667
25	0	0,1333
27	0,4	0,1333
30	0,5	0,2667
32	0	0,1000
33	0	0,1333
36	0,7	0,7333
39	0,1	0,1333

Продолжение табл. 16

1	2	3
40	0,7	0,7333
42	0,1	0,2667
43	0,3	0,3667
44	0,8	0,7000
46	0,6	0,7667
53	0,3	0,1000
54	0,3	0,5667
55	0,5	0,2333
56	0,2	0,6000
59	0,5	0,3667
66	0,1	0,4667
67	0,1	0,3333
70	0,7	0,4667
71	0,9	0,6667
72	0,3	0,6667
75	0,6	0,6000
77	0	0,2333
81	0,6	0,8333
82	0,4	0,1667
88	0,8	0,4667
89	0,8	0,8667
90	0,1	0,3333
92	0	0,2000
95	0	0,2667
98	0,5	0,7333
102	0	0,2000
105	0,4	0,1667
106	0,2	0,6000
109	0	0,3333

Коэффициент сходства между особями в породе Рофор составляет 0,51, среднее число полос на дорожку — 31,2, доля полиморфных локусов — 1. Средняя гетерозиготность, рассчитанная по разным методикам, составляет 0,61-0,72.

Соотношение между породами по показателям гетерогенности, рассчитанным на основании картин фингерпринтов и полученным методами классической биохимической генетики, хорошо согласуется.

Сравнительное испытание породы Рофор

Для сравнения форели Рофор с известной и широко распространенной породой, что также является одним из условий пороодоиспытания, в 1991 г. на хозяйство была завезена икра форели Дональдсона (из рыбколхоза им. Кирова Эстонской республики). Эту породу вывел Лорен Дональдсон из Колледжа рыбного хозяйства Вашингтонского университета в результате 38-летней селекционной работы (Donaldson, Olson, 1955; Donaldson, 1970). По заявленной характеристике форель Дональдсона созревает в возрасте два года, плодовитость достигает 10 тыс. икринок на самку, масса тела в трехгодовалом возрасте — 4-5 кг. В 1973 г. форель Дональдсона внесена в национальный реестр пород США и получила широкое распространение во многих странах мира, занятых разведением форели.

В СССР икра форели Дональдсона была импортирована в 1982 г. и разослана в форелевые хозяйства, в большинстве из которых в последующие годы утрачена. Только в рыбколхозе им. Кирова она стала единственным объектом культивирования и была сохранена в «чистоте». Это подтвердили результаты биохимических исследований.

Параллельное выращивание форели Рофор и Дональдсон осуществили в Ропше с 1991 г. по 1996 г.

На молоди провели массовый отбор по массе тела. Напряженность отбора при этом составила для форели Рофор — 15, для Дональдсон, исходное количество которой было меньше, 50%. Это предопределило несколько меньшую среднюю массу сеголеток последней (табл. 17). Скорость роста, однако, в обеих группах была одинаковой. Не было выявлено никаких различий ни по одному из индексов, характеризующих пропорции тела.

Таблица 17

Характеристика сеголеток форели Рофор и Дональдсон

Показатели	Рофор	Дональдсон
Размеры тела:		
масса, г	85,3±3,05	51,5±1,20
длина, см	18,6±0,21	15,9±0,11
высота максимальная (минимальная), см	4,4±0,06 (1,9±0,02)	3,8±0,04 (1,6±0,01)
толщина, см	2±0,03	1,7±0,02
Длина головы, см	3,9±0,04	3,4±0,03
Относительная длина головы, %	20,8±0,10	20,4±0,10
Коэффициент:		
упитанности		1,3±0,01
прогонистости		4,2±0,03
Индекс толщины тела, %	10,9±0,09	10,7±0,07

Для сопоставления частотного распределения полиморфных белковых локусов в это время были взяты на биохимические анализы образцы тканей рыб. Значительно большим генетическим разнообразием характеризовалась выборка форели Рофор (табл. 18).

Таблица 18

Показатели генетического разнообразия форели Рофор и Дональдсон

Породная группа	Количество аллелей на локус	Процент полиморфных локусов	Средний уровень гетерозиготности	
			наблюдаемый	ожидаемый
Рофор	2,3 (0,3)	57,1	0,224 (0,088)	0,201 (0,075)
Дональдсон	1,4 (0,2)	42,9	0,143 (0,097)	0,107 (0,066)

Для выяснения степени генетических различий между исследованными выборками был проведен тест на гомогенность (χ^2 — критерий). По всем проанализированным локусам получены статистически достоверные (на самом высоком уровне) различия (табл. 19). Исключение составил лишь локус Tf-1. Полученные данные

неопровержимо свидетельствуют о значительной генетической дифференциации исследованных породных групп форели.

Таблица 19

Значения χ^2 — критерия для выборок форели Рофор и Дональдсон

Локус	Число аллелей	χ^2	Число степеней свободы	Уровень значимости
AAT-3	2	7,125	1	0,00760
PGM-1	2	6,091	1	0,01358
SOD-1	3	22,421	2	0,00001
IDH-3	3	25,532	2	0
IDH-4	3	15,319	2	0,00047
Tf	2	0,626	1	0,42871

По имеющимся литературным данным известно, что особенностями популяционно-генетической структуры форели Дональдсона являются: пониженный уровень генетического разнообразия; инвариантность по локусам, полиморфным у других групп (Aat-3, Pgm-1, Idh-3); отсутствие аллеля «59» в локусе Sod-1. Эта характеристика полностью подходит для выборки форели Дональдсона, выращиваемой во ФГУП ФСГЦР (табл. 20), что дает возможность говорить о «чистоте» этой породной группы.

Таблица 20

Частота аллелей полиморфных белковых локусов у форели Дональдсон

Локус	Аллели	Частота
1	2	3
AAT-3	100	1,000
	86	0
PGM-1	100	1,000
	69	0
SOD-1	137	0,100
	100	0,900
IDH-3	59	0
	100	1,000
	76	0

1	2	3
IDH-4	65	0
	117	0
	100	0,630
	52	0,370
Tf	107	0,051
	100	0,949

Зимовка проходила в бассейнах Фабричного участка. Весной провели корректирующий отбор. К 01.06.92 г. ремонтная группа характеризовалась следующими показателями: группа Рофор — количество 7000 шт., средняя масса 250 г, Дональдсон — соответственно 6300 шт. и 210 г.

На всем протяжении выращивания рыбы двух отводок содержались в одинаковых условиях, и имеющиеся между ними различия в значительной мере генетически обусловлены. К числу таких особенностей можно отнести значительно меньшую жизнеспособность форели Дональдсона (табл. 21).

Таблица 21

**Выживаемость форели Рофор и Дональдсон
на разных этапах онтогенеза**

Этап	Рофор	Дональдсон
Эмбриогенез	86	71
Подращивание	83	74
До сеголеток	76	63
До годовиков	94	85
До двухлеток	95	89
До двухгодовиков	93	81
Суммарно до двухгодового возраста	45	20

В двухгодовом возрасте оценили темп созревания рыб. Обнаружилось существенное различие между группами по проценту созревших самок: если у форели Рофор созрело 46% самок, то у Дональдсон — единицы. Самки форели Дональдсон созрели в трехгодовом (70%) и четырехгодовом (30%) возрасте. Сравнение форели Рофор проводили с самками форели Дональдсона, со-

зревшими в трехгодовом возрасте при первом, втором и третьем созревании.

В трехгодовом возрасте впервые созревшие самки форели Дональдсон существенно уступали форели Рофор как по размерно-весовым, так и по большинству репродуктивных признаков (табл. 22). Исключение составила относительная плодовитость, которая в обеих породных группах была одинаковой. Самки форели Рофор оказались более упитанными, а пропорции тела достоверно не различались. Разнообразие рыб по большинству признаков находилось на одном уровне, а по рабочей плодовитости вариабельность была существенно выше у форели Дональдсона.

Таблица 22

**Характеристика трехгодовалых самок форели Рофор и
Дональдсон (1994 г.)**

Показатели	Рофор		Дональдсон	
	$\bar{X} \pm m_x$	V, %	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	941 $\pm$ 28,1	20,4	759 $\pm$ 27,1	19,5
длина, см	40,3 $\pm$ 0,43	7,3	38,3 $\pm$ 0,4	5,7
высота, см	10,1 $\pm$ 0,11	7,4	9,5 $\pm$ 0,13	7,8
толщина, см	4,7 $\pm$ 0,07	10,3	4,4 $\pm$ 0,08	9,4
Коэффициент упитанности	1,43 $\pm$ 0,018	8,6	1,34 $\pm$ 0,027	11,1
Индекс:				
прогонистости	3,98 $\pm$ 0,032	5,5	4,04 $\pm$ 0,053	7,1
толщины тела	11,72 $\pm$ 0,116	6,8	11,52 $\pm$ 0,147	7,0
Масса икринки, мг	39,4 $\pm$ 0,62	10,7	33,5 $\pm$ 0,95	15,5
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2911 $\pm$ 124,8	29,4	2473 $\pm$ 181,2	40,1
относительная, шт/кг	3611 $\pm$ 164,1	31,1	3648 $\pm$ 243,2	36,5
Продуктивность, г/кг	141 $\pm$ 6,3	30,8	121 $\pm$ 8,7	39,2

К четырехгодовому возрасту обе породные группы сравнивались по большинству рыбоводно-биологических показателей. Исключение составила рабочая плодовитость, которая была достоверно выше у форели Рофор (табл. 23). Характер варьирования признаков в основном сохранился. Только по репродуктивным признакам коэффициент вариации у форели Дональдсона значительно снизился и стал меньше, чем у форели Рофор.

Таблица 23

**Характеристика четырехгодовалых самок форели Рофор
и Дональдсон (1995 г.)**

Показатели	Рофор		Дональдсон	
	X±m _x	V, %	X±m _x	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1788±57,7	18,5	1665±49,7	20,0
длина по Смитту, см	50,3±0,63	7,2	49,7±0,5	6,7
высота, см	12,4±0,17	8,1	12,3±0,16	8,5
толщина, см	5,5±0,07	7,7	5,3±0,08	9,8
Длина головы, см	9,7±0,1	5,8	9,5±0,1	7,1
Коэффициент упитанности	1,4±0,027	11,0	1,34±0,02	9,9
Индекс:				
прогонистости	4,08±0,053	7,5	4,07±0,038	6,3
толщины тела	10,99±0,143	7,5	10,77±0,111	6,9
длины головы	19,43±0,149	4,4	19,24±0,124	4,3
Масса икринки, мг	57,5±1,05	10,5	56,7±1,3	15,4
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4270±265,1	33,7	3934±164,8	28,1
относительная, шт/кг	2839±204,9	41,5	2773±120,0	29,0
Продуктивность, г/кг	159±8,5	30,7	154±5,9	25,6

В пятигодовалом возрасте различия между породными группами проявились в том, что у форели Рофор не произошло дальнейшего роста рабочей плодовитости, а улучшение репродуктивных свойств было вызвано увеличением средней массы икринки. У форели Дональдсона икринки увеличились меньше, а рабочая плодовитость выросла больше. Это свидетельствует о том, что к пятигодовалому возрасту становление признаков репродуктивности у форели Рофор завершилось, а у форели Дональдсона — еще нет. По вариабельности признаков никаких различий не наблюдалось (табл. 24).

Таблица 24

**Характеристика пятигодовалых самок форели Рофор
и Дональдсон (1996 г.)**

Показатели	Рофор		Дональдсон	
	X±m _x	V, %	X±m _x	V, %
Размеры тела:				
масса, г	2472±41,6	13,8	2214±91,70	18,1
длина по Смитту, см	55±0,34	5,1	54,3±0,80	6,4
высота, см	14,1±0,10	6,1	13,3±0,18	5,9
толщина, см	6,3±0,06	7,5	5,9±0,11	7,8
Длина головы, см	11±0,08	5,9	10,7±0,16	6,7
Коэффициент упитанности	1,48±0,013	7,4	1,38±0,035	11,0
Индекс:				
прогонистости	3,92±0,023	4,8	4,09±0,051	5,4
толщины тела	11,47±0,087	6,2	10,87±0,155	6,2
длины головы	20,03±0,100	4,1	19,69±0,192	4,2
Масса икринки, мг	74±0,89	9,9	68,5±1,88	11,9
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4266±154,20	29,6	4735±316,50	29,1
относительная, шт/кг	1728±55,00	26,0	2186±146,20	29,1
Продуктивность, г/кг	147±5,20	29,0	175±11,70	29,3

В 1995 г. были поставлены опыты по сравнительному испытанию породы Рофор и потомства сформированного в Ропше стада форели Дональдсона. В скрещиваниях использовали четырехгодовалых самок. Их рыбоводно-биологическая характеристика приведена выше (см. табл. 23).

Как и в период формирования стада форели Дональдсона, выживаемость эмбрионов в этой породной группе была ниже, чем у форели Рофор. Аналогичная картина наблюдалась в период выдерживания личинок и подращивания молоди (табл. 25).

По темпу роста, как и в 1991 г., различий не наблюдалось. К окончанию летнего выращивания (12 октября) средняя масса тела сеголеток составляла у Рофора — 32 и Дональдсона — 31 г.

Таблица 25

**Выживаемость эмбрионов, личинок и молоди в разных
породных группах, %**

Стадия развития	Рофор	Дональдсон
Эмбриогенез	86	71
Выдерживание личинок	87	85
Подращивание молоди	91	89
Суммарно до средней массы 200 мг	68	53

Таким образом, в сезон 1995 г. были подтверждены основные закономерности, связанные с ростом и развитием рыб форели Рофор и Дональдсон: форель Рофор превосходит форель Дональдсона по выживаемости на разных стадиях онтогенеза и не отличается по скорости роста. Из других различий следует отметить более раннее созревание форели Рофор (в онтогенезе) и соответственно более раннее становление признаков репродуктивности.

Учитывая сходный темп роста и различную выживаемость, можно провести сравнительный анализ хозяйственной ценности форели Рофор и Дональдсон. Средняя плодовитость четырехгодовалых самок Рофор — 3200 шт. икринок. При суммарной выживаемости 52% и навеске двухлетних товарных рыб 500 г выход товарной продукции на одну самку составляет 720 кг. Плодовитость четырехгодовалых самок форели Дональдсона — 3900 шт. икринок. С учетом выживаемости и той же, что у форели Рофор, навески товарной рыбы выход на одну самку составляет 390 кг. Таким образом, по выходу товарной продукции в расчете на одну самку форель Рофор в условиях хозяйства-оригинатора превосходит форель Дональдсона на 46%.

Преимущества форели Рофор, показанные в ходе породоиспытания, позволили присвоить ей статус породы и внести в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. В дальнейшем на нее был оформлен патент.

Современное состояние породы

Производители XI поколения селекции мало отличались от предыдущего и соответствовали стандарту породы. В табл. 26 и 27 приведена характеристика самок генераций 1995 г. и 1996 г.

Таблица 26

Характеристика четырехгодовалых самок форели Рофор (2000 г.)

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1260,0	2990,0	2180 $\pm$ 51,50	17,0
длина по Смитту, см	43,50	58,0	51,6 $\pm$ 0,37	5,1
высота, см	11,20	15,8	13,3 $\pm$ 0,14	7,8
толщина, см	4,50	7,3	6,2 $\pm$ 0,08	8,8
Длина головы, см	8,00	10,7	9,4 $\pm$ 0,08	6,0
Коэффициент упитанности	1,26	1,89	1,58 $\pm$ 0,018	8,2
Индекс:				
прогонистости	3,39	4,4	3,88 $\pm$ 0,032	5,9
толщины тела, %	10,34	13,54	12,07 $\pm$ 0,106	6,3
длины головы, %	16,67	19,81	18,26 $\pm$ 0,099	3,9
Масса икринки, мг	51,10	84,7	67,9 $\pm$ 1,00	10,7
Плодовитость:				
рабочая, шт.	1514,00	6956,0	3627 $\pm$ 136,00	27,0
относительная, шт/кг	699,00	3011,0	1667 $\pm$ 52,60	22,7
Продуктивность, г/кг	49,00	215,0	127 $\pm$ 3,90	22,2

Таблица 27

Характеристика пятигодовалых самок форели Рофор (2000 г.)

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	1470,0	4289,0	2767 $\pm$ 59,20	20,4
длина по Смитту, см	46,5	64,0	56 $\pm$ 0,36	6,1
высота, см	12,1	18,0	14,9 $\pm$ 0,13	8,1
толщина, см	5,6	8,6	7 $\pm$ 0,07	9,1
Длина головы, см	8,8	12,2	10,4 $\pm$ 0,07	6,9
Коэффициент упитанности	1,17	2,05	1,56 $\pm$ 0,016	10,0
Индекс:				
прогонистости	3,27	4,38	3,77 $\pm$ 0,022	5,6
толщины тела, %	10,55	15,64	12,54 $\pm$ 0,087	6,7
длины головы, %	16,21	20,21	18,61 $\pm$ 0,09	4,6
Масса икринки, мг	47,6	98,0	73,7 $\pm$ 1,11	14,4

Продолжение табл. 27

1	2	3	4	5
Плодовитость:				
рабочая, шт.	1677,0	11254,0	5124±156,60	29,1
относительная, шт/кг	818,0	3357,0	1855±41,70	21,4
Продуктивность, г/кг	68,0	250,0	156±3,20	19,5

В настоящее время основу стада форели Рофор составляют производители XII поколения селекции. Наилучшими показателями характеризовались рыбы генерации 1997 г. и 1998 г.

Так, четырехгодовалые самки в 2002 г. весили в среднем 2,7 кг, т.е. почти в 2 раза (на 92%) больше, чем предусмотрено стандартом породы. Чуть менее (на 84%) превосходство было по рабочей плодовитости (табл. 28). Плодовитость лучших рыб при этом превышала 11 тыс. икринок. Из относительных показателей в лучшую сторону от стандарта отличались рыбы по упитанности, относительной длине головы и продуктивности (отношение массы икры к массе тела за вычетом массы икры). Относительная плодовитость оказалась несколько ниже стандартной. Это обусловлено наличием довольно сильной отрицательной связи этого признака с массой тела.

Таблица 28

Характеристика четырехгодовалых самок форели Рофор (2002 г.)

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	1410,0	4540,0	2695±59,04	21,6
длина, см	46,0	65,0	56,3±0,37	6,4
высота, см	11,0	18,0	14,1±0,123	8,6
толщина, см	5,1	8,7	6,8±0,07	10,0
Длина головы, см	7,3	10,8	9±0,08	8,4
Коэффициент упитанности	1,2	1,9	1,5±0,01	9,0
Индекс:				
прогонистости	3,6	4,6	4±0,02	5,5
толщины тела, %	10,3	14,3	12±0,09	7,1
длины головы, %	14,2	18,5	16±0,08	5,1
Плодовитость:				

Продолжение табл. 28

1	2	3	4	5
рабочая, шт.	2495,0	11573,0	5914,7±173,88	28,9
относительная, шт/кг	900,0	4183,0	2230±58,70	25,9
Масса икринки, мг	42,0	83,3	60,4±0,85	13,8
Продуктивность, г/кг	45,0	259,0	154,2±4,10	26,2

Аналогичная ситуация наблюдалась и у пятигодовалых самок. По массе тела и рабочей плодовитости превосходство над стандартом породы было еще больше и составляло 114 и 123% соответственно (табл. 29). В пятигодовалом возрасте у рыб XII поколения все относительные показатели телосложения лучше, чем зафиксировано в стандарте породы. Как и у четырехгодовиков, наблюдалось превосходство по продуктивности и отставание по относительной плодовитости.

Таблица 29

Характеристика пятигодовалых самок форели Рофор

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	2682,0	5590,0	4202,1±99,05	14,1
длина, см	56,0	74,0	65,4±0,59	5,4
высота, см	14,0	19,5	16,6±0,17	6,0
толщина, см	6,8	9,5	8,1±0,11	8,2
Длина головы, см	9,0	13,4	11,3±0,15	8,2
Коэффициент упитанности	1,3	1,9	1,5±0,02	9,5
Индекс:				
прогонистости	3,2	4,5	3,9±0,04	6,0
толщины тела, %	10,58	15,1	12,4±0,19	9,0
длины головы, %	15,8	19,1	17,4±0,16	5,5
Плодовитость:				
рабочая, шт.	5245,0	12309,0	8481±264,20	18,7
относительная, шт/кг	1437,0	2981,0	2037,8±63,68	18,9
Масса икринки, мг	45,9	94,3	78,1±1,69	13,0
Продуктивность, г/кг	82,0	223,0	167±7,49	20,1

Основное внимание при выведении породы Рофор уделяли работе с самками. Это вполне естественно, так как их плодовитость — признак очень важный для племенных и даже товарных рыбоводных хозяйств. Вместе с тем все принципы отбора, описанные для самок, применялись в практической работе и с самцами. Динамика изменения массы тела и плодовитости самцов от поколения к поколению была аналогична описанной для самок. В результате плодовитость самцов в процессе создания породы (с V до XII поколения) возросла в 3 раза. Если в 1970-е годы объем единовременной порции спермы у четырехгодовалых самцов был 6,8 мл, а рабочая плодовитость — 51,7 млрд спермиев (см. табл. 5), то в 2002 г. эти показатели составляли 16,1 мл и 109,1 млрд шт. соответственно (табл. 30). Увеличение плодовитости самцов позволяет сократить их количество и тем самым повысить экономическую эффективность работы хозяйства.

Средняя масса тела четырехгодовалых самцов XII поколения селекции на 500 г меньше, чем самок. У них существенно большая относительная длина головы и несколько ниже упитанность. По индексам прогонистости и толщины тела различия незначительные (см. табл. 30).

Таблица 30

Рыбоводно-биологическая характеристика четырехгодовалых самцов форели Рофор (2002 г.)

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	1520,0	3650,0	2163,5 $\pm$ 115,70	29,3
длина, см	46,0	62,0	53 $\pm$ 0,81	8,4
высота, см	11,8	16,2	13,5 $\pm$ 0,27	11,0
толщина, см	5,0	7,5	6,1 $\pm$ 0,13	11,5
Длина головы, см	9,0	14,6	12,2 $\pm$ 0,25	11,2
Коэффициент упитанности	0,9	1,7	1,4 $\pm$ 0,03	11,4
Индекс:				
прогонистости	3,4	4,5	3,9 $\pm$ 0,04	6,1
толщины тела, %	9,8	12,8	11,4 $\pm$ 0,13	6,5
длины головы, %	19,1	25,9	23 $\pm$ 0,27	6,5

Продолжение табл. 30

1	2	3	4	5
Концентрация спермиев, млн шт/мм ³	1,7	11,5	6,5 $\pm$ 0,48	40,9
Объем эякулята, см ³	4,9	33,8	16,1 $\pm$ 1,52	51,8
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	15,0	311,0	109,1 $\pm$ 14,33	72,0
относительная, млрд шт/кг	10,0	194,0	54,1 $\pm$ 7,75	78,4

В процессе выведения породы форели Рофор многократно проводились производственные проверки в различных условиях выращивания. Ее высокие рыбоводные кондиции подтверждены при товарном выращивании в холодноводных хозяйствах с ключевым водоснабжением, холодноводных озерных фермах и тепловодных рыбхозах. Во всех условиях рыбы этой породы показывают хорошую скорость роста, высокую выживаемость и плодовитость. Ремонтно-маточные стада форели, сформированные из икры, закупленной в Ропше, успешно использовались в холодноводных рыбоводных хозяйствах Северо-Запада России, Сибири и Прибалтики, а также в крупнейших тепловодных рыбхозах — Волгореченском и Нарвском.

Преимущества форели Рофор особенно сильно проявляются при выращивании ее в хозяйствах с неблагоприятным абиотическим фоном: загрязненная вода, сильные колебания температуры и гидрохимических показателей, наличие естественных очагов заболеваний, бактериальный пресс. В таких условиях проявляется высокая жизнеспособность форели Рофор при сохранении хорошего темпа роста.

Высокие показатели плодовитости производителей форели Рофор позволяют существенно снизить затраты на содержание ремонтно-маточного стада. Так, для холодноводного озерного хозяйства мощностью 100 т при двухлетнем цикле выращивания товарной рыбы достаточно иметь около 200 «работающих» самок.

Направления использования

Форель Рофор рекомендуется использовать в рыбоводных хозяйствах разных типов. Основное направление использования —

садковые озерные хозяйства. Источником водоснабжения хозяйств этого типа являются поверхностные воды (реки, ручьи, озера, водохранилища и т.д.) с естественным температурным режимом. Эта форма форелеводства получила широкое распространение благодаря сравнительно невысоким затратам на создание и эксплуатацию хозяйств, что обусловлено самотечной системой водоснабжения и относительно небольшой стоимостью рыбоводного оборудования.

Весь процесс выращивания сеголеток, годовиков и двухлеток, а также ремонтно-маточного стада проходит в условиях открытого водоема, для которого характерны значительные колебания гидрохимического и гидрологического режимов как в течение сезона, так и в разные годы. Особенно значительно варьирует температура воды: зимой — 0,1-2°C, летом — 15-20°C, а в отдельные периоды может даже превышать пороговые значения. Столь же существенными могут быть и изменения химизма воды в периоды весеннего и осеннего паводков, во время бурного развития водорослей или ледостава. Кроме того, в открытых водоемах обитают аборигенные виды, являющиеся переносчиками заболеваний.

Таким образом, для садкового выращивания характерны непостоянные, меняющиеся условия внешней среды. Следовательно, радужная форель при разведении в озерных холодноводных хозяйствах должна отличаться эврибионтностью, т.е. большим биологическим (генетическим) разнообразием и высокой жизнеспособностью. Такой тип хозяйств является основным, для которых предназначена порода форели Рофор. Высокая приспособленность форели Рофор к условиям озерных хозяйств подтверждена результатами ее разведения во множестве рыбоводных хозяйств России, расположенных в Ленинградской и Тверской областях, республиках Карелия и Хакасия, т. е. в самых разнообразных природно-климатических зонах.

Дополнительное направление использования — тепловодные хозяйства. В полносистемных форелевых хозяйствах этого типа наиболее распространен комбинированный способ выращивания форели (Крупкин и др., 1978а, б; Крупкин, 1982). С октября по май рыбу содержат на сбросных теплых водах температурой: в октябре-ноябре от 20 до 15°C, декабре-марте — от 15 до 8°, апреле-мае — от 15 до 20°C. Летом рыбу выращивают в садках, установленных в естественных водоемах (15-20°C).

Таким образом, при выращивании рыб на теплых водах значительно увеличивается суммарное количество тепла, что является определяющим фактором быстрого роста и ускоренного развития рыб. Характерная особенность тепловодного рыбоводства — постоянное воздействие повышенных температур на организм рыб. Вследствие этого у рыб повышен общий уровень обмена, активизируется деятельность ферментов, происходят изменения в нормальном функционировании иммунологической системы. Рыбы быстрее растут, но в результате физиологической перестройки организма становятся более чувствительными к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды; у них отмечаются предрасположенность к возникновению массовых заболеваний и, как следствие, повышенная смертность.

Основным направлением селекции в тепловодном форелеводстве должно быть создание таких пород и породных групп, которые отличаются высоким темпом роста и хорошей выживаемостью в условиях длительного воздействия высоких температур. Такие породы форели в настоящее время отсутствуют. Однако разработанная методика и первые практические результаты работы (Голод, 1988) позволяют говорить о возможности их выведения. Высокая пластичность породы Рофор, подтвержденная при выращивании в ряде тепловодных рыбхозов, позволяет предложить ее в качестве исходной формы. Местная группа ропшинской форели (в настоящее время — форель Рофор) использовалась при формировании маточных стад в таких тепловодных хозяйствах, как Волгореченское, Кадуйское и Нарвское (Чаплыгин, Рассказова, 1982).

Перспективное направление использования — морские садковые хозяйства. В ряде стран мира широкое распространение получило выращивание форели в морских садках. В России, несмотря на большое количество морей, нет особенно благоприятных условий для морского садкового форелеводства. Лучшим является район Баренцева моря на границе с Норвегией. Возможно также выращивание форели в садках, установленных в Белом, Каспийском и Черном морях. В наших южных морях основной проблемой являются шторма и сильный прогрев поверхностных слоев воды летом. Решением этих задач могло бы стать использование погружных садков.

Большинство исследований по морскому форелеводству в России выполнено в Заполярье. Рыбоводными базами исследований послужили садки, установленные в Баренцевом и Белом морях. Результаты опытного выращивания позволяют утверждать, что радужная форель наряду с семгой является перспективным объектом культивирования в таких хозяйствах (Пестрикова, 2000, 2002; Воробьева, 2001, 2002). По экспертным оценкам, на акваториях губ и заливов, пригодных для размещения ферм, можно выращивать 20-25 тыс. т форели.

Баренцево и Белое моря имеют ряд особенностей. Среднемесячная температура воды за сезон выращивания (июнь-ноябрь) составляет 7-9°C при солености 30-35‰. Количество накопленного тепла достигает лишь 1200-1300 градусо-дней. Зарыбление садков можно осуществлять в середине июня, и за шесть-семь месяцев выращивания товарная форель достигает массы 1200-1300 г.

Главным фактором, сдерживающим развитие форелеводства в Мурманской области, является недостаточное количество посадочного материала нужной навески (Воробьева, 2001). Наряду с техническими проблемами обеспечения морских ферм посадочным материалом имеются и задачи биологического порядка. Главное — это подбор наиболее подходящих форм форели, устойчивых к высокой концентрации солей и хорошо растущих при низкой температуре. Однако развитие отечественной марикультуры должно сопровождаться созданием специализированных пород. Исходя из общебиологических представлений (форель Рофор не выращивалась в морских садках), можно рекомендовать ее для сравнительного выращивания и в качестве исходного материала для выведения специализированной породы.

Направления дальнейшей работы

Программа дальнейшей селекционной работы с форелью Рофор включает в себя несколько разделов.

Поддержание породы. Работы по поддержанию породы Рофор планируется вести методами и приемами селекции, использованными при создании породы. Они включают в себя подбор производителей по размерно-весовым и репродуктивным показателям, по-

становку массовых скрещиваний, массовый отбор по массе тела напряженностью 15% на молоди средней массой 1-2 г.

Совершенствование структуры породы. Высокая гетерогенность породы форели Рофор позволяет использовать ее в качестве исходной формы для создания новых, специализированных пород. В качестве первого шага планируется создание внутривидовых типов со светлой окраской кожных покровов и улучшенной конвертацией корма.

Рыбохозяйственная оценка межпородных помесей. Проведенные опытные работы по выращиванию реципрокных гибридов форели Рофор и Дональдсона позволяют предположить, что гибрид F₁ является перспективным объектом товарного рыбоводства. Исследования по гибридизации с использованием породы Рофор будут продолжены.

Заключение

Таким образом, при создании породы радужной форели Рофор в соответствии с поставленной задачей была достигнута высокая продуктивность рыб при сохранении присущей виду пластичности. Это позволяет успешно разводить ее в рыбоводных хозяйствах разных типов (в первую очередь, холодноводных озерных), а также использовать ее в качестве исходного селекционного материала при создании других, более специализированных пород.

Высокую степень гетерогенности рыб достигали отбором производителей по признакам приспособленности (массе тела и плодовитости) и осуществлением аутбредных скрещиваний не менее 30 пар производителей разного возраста. Масса тела служила ведущим селекционным признаком, поскольку она является главным показателем хозяйственной ценности форели, показателем способности особей использовать соответствующим образом задаваемый корм. Она тесно коррелирована с такими селекционно важными признаками, как скорость созревания, плодовитость, выживаемость и др.

На молоди проводили массовый отбор по темпу роста. До начала 1980-х годов использовали методику двухступенчатого отбора, а в настоящее время — одноэтапный отбор на молоди средней массой 1-3 г, напряженностью 10-15%. У рыб старших возрастов проводили корректирующий отбор.

Раздел 2. Порода радужной форели Росталь

Для современных промышленных форелевых хозяйств характерна интенсивная технология содержания и разведения рыб. Их выращивание осуществляется в специальных рыбоводных сооружениях с высокой плотностью посадки и применением искусственных кормов. Очевидно, что такой технологии должны соответствовать специализированные породы, наиболее полно проявляющие свои потенциальные возможности в конкретных условиях разведения. Наиболее распространенные в настоящее время методы селекции в большей мере соответствуют экстенсивным формам рыбоводства. Создание пород для индустриального разведения требует применения других, более совершенных методов (Moav, Wohlfarth, 1963, 1968; Donaldson, 1970; Никандров, 1982; Kincaid, 1985; Кирпичников, 1987; Андрияшева, 1988; Голод 1988; Алendorф, Риман, 1991). Кроме того, перспективы рыбоводства расширяет введение в аквакультуру новых объектов, так как их успешное освоение позволяет с большей эффективностью использовать природные и производственные ресурсы (Дрягин, 1953; Бурмакин, 1963; Карпевич, 1968; Кудерский, 1973; Карпевич, Горелов, 1975; Слуцкий, 1987; Виноградов, 1995; Александров и др., 1995).

Одним из таких объектов стал для России в 1970-е годы стальноголовый лосось (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, ранее — *Salmo gairdneri* *gairdneri* Richardson, английское — steelhead trout). Свойственная этому виду экологическая пластичность сделала возможным использование его в качестве объекта разведения в различных географических зонах страны и различных технологических условиях (Котова, 1972; Кязимов, Сафаров, 1973; Агрба, 1974; Савостьянова, Терентьева, 1977; Терентьева, 1978; Чечун и др., 1979; Чечун, Стоматова, 1979; Новокшенов, Безруков, 1981; Исаков, 1982). Однако известно, что для успешного введения в аквакультуру новых объектов необходима селекционная работа с ними (Слуцкий, 1987). Особенно актуально это в тех случаях, когда выращивание рыб происходит в индустриальных условиях.

В ходе выведения породы Росталь (сокращение от «ропшинский стальноголовый») разрабатывались биологические и методические основы создания породы форели методами семейной селекции. При этом решались следующие задачи:

формирование исходного маточного стада стальноголового лосося и изучение разнообразия рыб по рыбоводно-биологическим признакам;

обоснование и разработка методов семейной селекции при создании породы форели;

изучение влияния близкородственных скрещиваний в ряду поколений на рост и развитие рыб;

изучение возможности использования создаваемой породы для промышленной гибридизации;

разработка методов поддержания породы, выведенной методами семейной селекции;

обоснование направлений использования породы Росталь.

Одновременно с проведением исследований велись практические работы по созданию породы. Методами массового отбора были получены первое и второе селекционные поколения. Среди производителей второго поколения селекции были выбраны основатели близкородственной отводки. Методом семейной селекции с использованием близкородственных скрещиваний были получены третье-шестое поколения селекции.

Испытание селекционного достижения проходило на рубеже веков, и в 2002 г. ему был присвоен статус породы. Авторами породы Росталь являются Е.Г.Терентьева и В.М.Голод (Голод, Терентьева, 2001). Заявитель (патентовладелец), оригинатор и племенной завод по разведению форели Росталь — ФГУП ФСГЦР. Созданная порода широко используется в базовых хозяйствах ФСГЦР. Ее отличительные особенности: повышенная жизнеспособность и хороший темп роста молоди в условиях холодноводных хозяйств со стабильными температурными условиями, а также высокая плодовитость производителей.

Материал и методика

Стальноголовый лосось (*Oncorhynchus mykiss* Walb.) — проходная хищная рыба, образующая множество жилых разновидностей. Он распространен вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки от Калифорнии до Аляски. Это форма, хорошо переносящая высокую (до 28°C) температуру воды. В то же время при низких температурах стальноголовый лосось не уступает по скорости

роста радужной форели. Основным морфологическим систематическим признаком является количество позвонков (Schaperclaus, 1961; Withler, 1966; MacGregor, MacCrimon, 1977 a,b).

В реках Западного побережья Северной Америки стальноголовый лосось нерестится с января по май. Икра крупная (до 6 мм), богатая каротиноидами. Нерест многократный. На втором году жизни молодь из рек скатывается в море. При морском нагуле масса рыб достигает 20 кг, в среднем 5-6 кг. По качеству мяса стальноголовый лосось близок к семге.

Эта порода успешно акклиматизирована в целом ряде внутренних водоемов США и Канады, включая Великие озера. В реках и озерах средняя масса жилых форм составляет 3-4 кг. Отмечается, что она менее подвержена болезням, чем ручьевая форель и паляя. У гибридов стальноголового лосося и радужной форели проявляется эффект гетерозиса по скорости роста (Scott, Crossman, 1975; Терентьева, 1980, 1983).

В 1960-х годах были разработаны биологические обоснования для акклиматизации стальноголового лосося в водоемах СССР (южных морях и водохранилищах). В них отмечалось, что культивируемая у нас радужная форель, происходящая от жилых форм этого вида, значительно уступает проходным: ее икра мельче, темп роста ниже, она больше подвержена обменным и инфекционным заболеваниям (Ильин, 1960; Карпевич, 1968). В связи с этим в 1965-1970 гг., в порядке научного обмена с США в СССР были завезены четыре партии оплодотворенной икры стальноголового лосося из штата Орегон (Богданов и др., 1967). Часть икры из этих партий была доставлена в Чернореченское форелевое хозяйство. Кроме того, в 1973-1974 гг. икру стальноголового лосося завозили из Финляндии.

Экспериментальные и опытно-производственные работы проводили на базе ФСГЦР (ранее — базе ГосНИОРХ) «Ропша» (Ломоносовский район Ленинградской области), а также в Отраденском рыбхозе (Приозерский район Ленинградской области) с 1973 г. Первоначально работали с двумя формами стальноголового лосося, полученными из Чернореченского форелевого хозяйства и Финляндии, а в дальнейшем — только с «финской» группой.

В 1970-е годы маточное стадо содержали в садках, установленных в Фабричном (летом) и Горском (зимой) прудах, в дальнейшем

— в бетонных бассейнах Фабричного участка (летом) и бассейнах цеха № 1 Мельничного участка (зимой). Молодь выращивали в пластиковых бассейнах площадью 4 м², установленных на Кировском участке, в цехах № 1 и 2 Мельничного участка. Ремонтное стадо содержали в бассейнах Фабричного участка.

Среднегодовая температура воды в Ропше при содержании ремонтного стада составляет 6°, маточного — 8°C, зимние температуры на Фабричном участке — 1-4°C, летние — 11-17 °C, на Мельничном участке — 4-6 и 10-14°C соответственно.

Кормление рыб осуществляли гранулированными кормами: до 1993 г. отечественного производства (преимущественно марки РГМ), затем финской фирмы «Рехурайсио» и в настоящее время фирмы «БиоМар» (Дания).

Для обеспечения сравнимости результатов при оценке семей и гибридных форм применяли не менее чем трехкратные повторности. При совместном выращивании применяли серийное мечение рыб с помощью проционовых красителей и отрезания плавников. Производителей, используемых при постановке парных скрещиваний, метили индивидуально.

При изучении рыбоводно-биологических признаков производителей определяли массу тела, длину тела по Смитту и до конца чешуйного покрова, максимальную высоту и толщину тела. Вычисляли коэффициент упитанности по Фультону, индекс прогонистости, относительные толщину тела и длину головы. У самок определяли среднюю массу икринок, рабочую и относительную плодовитость, продуктивность (отношение массы икры к массе тела без учета массы икры); у самцов — объем единовременной порции спермы, концентрацию спермиев и время их подвижного состояния, рассчитывали рабочую и относительную плодовитость. Материалом для морфометрических исследований послужил стальноголовый лосось «финской» группы исходного стада в двухгодовалом возрасте. Морфометрический анализ проводили по 50 экземплярам каждого возраста с одинаковым соотношением самцов и самок.

При статистической обработке материалов пользовались стандартными методиками. Число исследуемых образцов в выборках составляло, как правило, не менее 50 экземпляров. Все материалы обработаны с помощью специально созданной программы для ПК «Электронный бонитировочный журнал».

В ходе наблюдения за ростом и развитием рыб измеряли диаметр и массу икринок, массу их с желтком и без него, рассчитывали коэффициент использования личинками запасных питательных веществ. Коэффициент использования желтка вычисляли по формуле (Терентьева, Голод, 1985):

$$Кж = (Жн - Жк) / (Тк - Тн),$$

где Кж — коэффициент использования желтка;

Жн и Жк — начальная и конечная масса желтка;

Тк и Тн — конечная и начальная масса тела личинки без желтка.

Контрольные обловы проводили на личинках 1 раз в неделю, на молоди — 2 раза в месяц, затем — 1 раз в месяц. На определенных этапах выращивания (молодь средней массой 1 г, сеголетки, годовики и т.д.) осуществляли индивидуальное измерение и взвешивание рыб.

При выборе семей для дальнейшего разведения использовали ранговую (балльную) оценку. Под семьей понимается потомство одной пары производителей. Баллы присваивали по следующим критериям: численность семьи; выживаемость эмбрионов, личинок, молоди до средней массы 1 г и сеголеток, а также суммарная выживаемость за все этапы; средняя масса рыб в возрасте одного месяца и средняя масса сеголеток; количество фенотипических отклонений; выживаемость эмбрионов при внутрисемейном скрещивании впервые нерестящихся самок. Лучшая семья получала высший ранг — один балл. По всем критериям рассчитывался средний балл, и для разведения выбиралась семья, имеющая самый высокий ранг (наименьший балл).

При определении белкового полиморфизма брали пробы сыворотки крови, печени и белых скелетных мышц. С использованием стандартных электрофоретических методик в крахмальном и полиакриламидном гелях (Davis, 1964; Peacock et al., 1965) были исследованы 8 белковых систем, кодируемых 15 генными локусами: альфа-глицерофосфатдегидрогеназа (GPDH-1), аспартатаминотрансфераза (AAT-3*), изоцитратдегидрогеназа (IDH-1, 2, 3*, 4), малатдегидрогеназа (MDH-1, 2, 3, 4), супероксиддисмутаза (SOD-1*), фосфоглюкомутаза (PGM-1*), альбумин (ALB-1, 2) и трансферрин (TF*). Для характеристики породных групп использовали 6 полиморфных локусов с выясненной системой кодирования (отмечены звездочками).

Для анализа популяционно-генетических параметров методом ДНК-фингерпринтинга у рыб брали пробу крови. ДНК выделяли фенольным методом после инкубирования лизированных ядер в растворе протеиназы К, которая избирательно разрушает белки. Анализ распределения гибридизационных фрагментов проводили методом ДНК-фингерпринтинга с олигонуклеотидным зондом (ГГАТ) 4, меченым диоксигенином, который является лучшим зондом при изучении геномной ДНК рыб (Терлецкий и др., 2002; Дементьева и др. 2005; Дементьева и др., 2006). Детектировали фрагменты с помощью цветной реакции. Расчет популяционно-генетических параметров (коэффициент сходства, средняя гетерозиготность и т.д.) по распределению фрагментов ДНК на фильтрах осуществляли с помощью программы Gelstatstm.

Формирование исходного стада

Выращивание стальноголового лосося в различных хозяйствах СССР подтвердило его высокую эврибионтность: его успешно выращивали в самых различных термических условиях и на разных кормовых рационах. От созревших в прудовых условиях особей было получено полноценное потомство (Шатуновский и др., 1970). Свойственная стальноголовому лососю экологическая пластичность позволила использовать его в качестве объекта разведения в различных районах нашей страны и с применением разнообразных приемов биотехники.

Вместе с тем проведенный анализ исследований, посвященных росту и развитию стальноголового лосося в отдельных регионах страны, позволил сделать заключение о том, что, учитывая перспективность культивирования этой породы в нашей стране, необходима планомерная селекционно-племенная работа с этим объектом, направленная на повышение рыбохозяйственных результатов в конкретных условиях рыбоводных хозяйств. Первым этапом селекции было создание исходного маточного стада стальноголового лосося в Ропше.

Сопоставление рыбоводно-биологических показателей стальноголового лосося «чернореченской» (икрой, завезенной из Чернореченского форелевого хозяйства) и «финской» (икрой, завезенной из Финляндии) групп показало, что в условиях ропшинского хозяйст-

ва они имеют свои особенности. «Чернореченский» лосось имел более растянутый нерестовый сезон — самки этой группы участвовали в нересте в среднем на месяц дольше, чем «финского». Четырехгодовалые самки обеих групп достоверно не различались по размеру икринок (51-53 мг) и рабочей плодовитости (2600-2900 икринок), жизнеспособность же эмбрионов и личинок была выше у «финского» стальноголового лосося: выживаемость эмбрионов «чернореченского лосося 70%, личинок — 96, «финского» — соответственно 84 и 98%.

На основе анализа полученных результатов было принято решение об использовании в качестве основателей породы производителей стальноголового лосося «финской» группы. В связи с этим в настоящей работе приводится описание только «финского» стальноголового лосося.

Массовое созревание самок произошло в трехгодовалом возрасте при средней массе тела около 700 г. Их рабочая плодовитость была достаточно высокой — почти 2 тыс. икринок на самку. По основным рыбоводным показателям пятигодовалые самки стальноголового лосося исходного стада не уступали разводимой в Ропше радужной форели: масса тела стальноголового лосося 1450 г, плодовитость — 3350 шт., масса икринок — 60,9 мг, радужной форели — соответственно 1500 г, 3400 шт. и 60,2 мг.

С возрастом показатели постепенно увеличивались, и к шестигодовалому возрасту средняя масса тела достигла 1800 г, а рабочая плодовитость — 3760 икринок. Упитанность самок на всем протяжении выращивания оставалась стабильной, а относительная плодовитость закономерно снижалась (таблица 31).

Таблица 31

Характеристика самок стальноголового лосося исходного стада

Признак	Трехгодо- вики	Четырехго- довики	Пятигодовики	Шестигодо- вики
1	2	3	4	5
Длина тела, см:				
X±mx	36,3±0,32	42,5±0,45	47,4±0,37	50,3±0,64
V, %	7,4	7,4	5,9	9,1
Масса тела, г:				

Продолжение табл. 31

1	2	3	4	5
X±mx	688±25,30	1080±40,40	1449±41,70	1841±68,80
V, %	27,8	25,8	21,5	28,2
Упитанность:				
X±mx	1,4±0,02	1,4±0,02	1,3±0,02	1,4±0,02
V, %	13,5	12,1	11,7	12,0
Плодовитость рабочая, шт.:				
X±mx	1860±106,40	2610±124,00	3347±109,10	3757±168,50
V, %	42,4	33,0	24,4	33,1
Относительная плодо- витость, шт/кг:				
X±mx	2703±123,70	2480±120,60	2340±63,40	2065±68,40
V, %	32,4	33,7	20,3	25,6
Масса икринок, мг:				
X±mx	44,3±1,00	51,0±1,14	60,9±0,97	65,9±1,11
V, %	15,8	15,5	11,9	12,5

Изучение взаимосвязи исследованных признаков показало следующее. Стабильно высокий уровень корреляций был обнаружен лишь между массой и длиной тела ($r = 0,8-0,9$). Взаимосвязь среднего уровня во всех возрастных группах рыб была отмечена между массой и диаметром икринок ($r = 0,6-0,8$), а также между рабочей и относительной плодовитостью ($r = 0,5-0,7$). Слабая связь наблюдалась между массой тела и коэффициентом упитанности ($r = 0,3-0,5$).

Корреляции между размерно-весовыми и репродуктивными признаками менялись в зависимости от возраста рыб: положительная зависимость рабочей плодовитости от массы ($r = 0,38$) и длины тела ($r = 0,35$) у трехгодовалых самок возрастала до $r = 0,73$ и у пятигодовалых до 0,59 соответственно. У этих же рыб уровень отрицательной взаимосвязи относительной плодовитости с массой тела снижался от $r = -0,33$ до $r = -0,18$, а с длиной тела — от $r = -0,27$ до $r = -0,14$ (связь отсутствует при $r =$ менее 0,26).

Самцы были существенно мельче самок. Например, их средняя масса тела в четырехгодовалом возрасте была около 680 г. Они были также и менее упитанными. Средний объем единовременной порции спермы 4,5 мл (табл. 32).

Таблица 32

Характеристика четырехгодовалых самцов стальноголового лосося исходного стада

Признак	lim	Х _{ср.} ±Мх	V, %
Размеры тела:			
масса, г	490-870,0	681±23,90	24,6
длина, см	33,2-41,0	36,4±0,42	8,1
Коэффициент упитанности	1,2-1,8	1,5±0,03	13,1
Объем эякулята, мл	2,5-12,5	4,5±0,37	57,8
Концентрация сперматозоидов, млн шт/мм ³	4-19,6	8,6±0,29	24,0
Время подвижного состояния, с	15-45,0	28±0,61	15,3
Рабочая плодовитость, млрд шт.	17,4-82,7	38,9±2,74	49,3

Известно, что многие признаки, характеризующие экстерьер рыб, определяются не только породной или видовой принадлежностью, но и условиями внешней среды и географической широтой местности (Needham, Gard, 1959). В связи с этим были исследованы некоторые морфологические признаки стальноголового лосося, выращенного в Ропше, для изучения их изменений в онтогенезе и проявления различий между самцами и самками, а также сравнения по этим признакам с радужной форелью как с близкородственной формой.

Средняя масса тела исследованных двухгодовиков стальноголового лосося составляла 268 г. Величина варьирования рыб по всем признакам находилась в пределах обычных для рыб, выращенных в искусственных условиях.

В двухгодовалом возрасте у стальноголового лосося было заметно проявление полового диморфизма. Прежде всего, он выражался в меньших размерах самцов, что вызвано началом их созревания, и несколько иных пропорциях тела: у них более длинная голова и рыло, больше относительная высота тела и упитанность (все различия достоверны при $P = 0,001$). О наличии полового ди-

морфизма свидетельствовала также более высокая вариабельность самцов по массе тела по сравнению с самками (табл. 33).

На третьем году жизни различия по размерно-весовым показателям между самцами и самками сглаживаются — начинается половое созревание самок, и темп их роста замедляется. Коэффициент вариации самок и самцов по массе тела становится сходным. Некоторые различия по пропорциям тела, однако, сохраняются (см. табл. 33).

Таблица 33

Морфологическая характеристика стальноголового лосося ремонтных групп исходного стада

Признак	2-годовики		3-годовики	
	X±mx	V, %	X±mx	V, %
Размеры тела:				
масса, г	<u>293±8,40</u>	<u>14,3</u>	<u>543±19,60</u>	<u>18,1</u>
	249±12,90	25,9	495±21,10	21,3
длина, см	<u>30,4±0,37</u>	<u>6,0</u>	<u>36,2±0,41</u>	<u>5,7</u>
	27,1±0,36	6,6	34,7±0,52	7,5
От длины тела, %				
Длина:				
головы	<u>20,1±0,14</u>	<u>3,4</u>	<u>19,6±0,19</u>	<u>4,9</u>
	22,9±0,23	5,2	22±0,20	4,5
рыла	<u>5,4±0,07</u>	<u>6,7</u>	<u>5,5±0,09</u>	<u>7,9</u>
	6,9±0,09	6,3	7,2±0,12	10,0
Высота тела:				
наибольшая	<u>22,8±0,21</u>	<u>4,7</u>	<u>22,5±0,20</u>	<u>4,6</u>
	24,3±0,27	5,5	24,3±0,22	4,4
наименьшая	<u>8,7±0,09</u>	<u>5,3</u>	<u>9,4±0,13</u>	<u>6,9</u>
	9,5±0,16	5,6	9,4±0,12	6,3
Коэффициент упитанности	<u>1,1±0,03</u>	<u>12,4</u>	<u>1,2±0,02</u>	<u>10,2</u>
	1,3±0,04	14,4	1,2±0,03	10,8

Примечание. Над чертой — самки (25 экземпляров), под чертой — самцы (25 экземпляров).

При сравнении стальноголового лосося и радужной форели ропшинского стада были выявлены достоверные различия по коли-

честву позвонков и пропорциям тела. У радужной форели среднее число позвонков 63,2, у стальноголового лосося — 59,5 (табл. 34), т. е. стальноголовый лосось в отличие от радужной форели является малопозвонковой формой, что соответствует данным литературы (Schaperclaus, 1961).

Таблица 34

Морфологическая характеристика двухгодовиков стальноголового лосося и радужной форели

Признак	Стальноголовый лосось		Радужная форель	
	$X \pm m_x$	V, %	$X \pm m_x$	V, %
Масса тела, г	268±8,50	22,4	420±17,60	22,2
Число:				
позвонков (общее)	59,5±0,21	2,5	63,2±0,16	1,7
жаберных тычинок	19,1±0,16	5,9	19,2±0,19	6,1
пилорических придатков	53,6±1,10	14,5	59,4±1,93	18,7
Длина тела по Смитту, см	28,7±0,35	8,5	30,9±0,46	7,7
<i>От длины тела, %</i>				
Длина:				
головы	21,2±0,20	6,7	20,6±0,15	4,6
рыла	6,1±0,12	13,7	6,2±0,08	8,2
заглазничного отдела головы	11,7±0,11	6,6	11,5±0,09	5,7
Высота:				
тела наибольшая	23,6±0,21	6,1	25,6±0,25	6,3
тела наименьшая	9,1±0,09	7,3	9,5±0,09	6,4
головы у затылка	16,0±0,20	9,0	17,8±0,17	6,0

Стальноголовый лосось по всем индексам высоты тела уступал радужной форели. Такая же закономерность была отмечена в Чернореченском форелевом хозяйстве (Сычев, 1977).

Разработка схемы селекции

Массовый отбор по массе тела, осуществлявшийся на рыбах первого и второго поколений селекции, не привел к улучшению

показателей роста и репродуктивных способностей производителей, а по плодовитости самцов даже произошло снижение (табл. 35). Для повышения эффективности селекции было решено использовать индивидуальный отбор. В основу разрабатываемой схемы положили семейную селекцию с применением близкородственных скрещиваний. Однако, понимая необходимость сохранения генетического разнообразия, в структуру породы было решено включить две субъединицы — аутбредную и инбредную отводки.

Таблица 35

Характеристика пятигодовалых самок и четырехгодовалых самцов стальноголового лосося первых поколений селекции

Признак, $X \pm m_x$	Поколение	
	первое	второе
<i>Самки</i>		
Размеры тела:		
длина, см	47,4±0,37	47,3±0,41
масса, г	1449±41,70	1440±134,00
Плодовитость:		
рабочая, шт.	3347±109,10	2900±216,30
относительная, шт/кг	2340±63,40	2013±65,80
Масса икринок, мг	60,9±0,97	60±2,34
<i>Самцы</i>		
Размеры тела:		
длина, см	36,4±0,42	36,6±0,51
масса, г	681±23,90	700±35,00
Плодовитость:		
рабочая, шт.	38,9±2,74	24,9±2,13
относительная, шт/кг	57,1±4,73	35,6±2,44

Работу с аутбредным стадом первоначально осуществляли по схеме двухступенчатого массового отбора по массе тела, разработанной на радужной форели (Савостьянова, 1969в, 1974). В соответствии с ней на первом этапе на племя оставляли 20-50% годовиков, на втором — 5-10% двухлеток. В дальнейшем проводили кор-

ректирующий отбор. Суммарная напряженность отбора, как правило, составляла 3-5%.

В 1980-х годах была предложена схема однократного отбора на молоди средней массой около 1 г с напряженностью 5-10% (Леманова, Слуцкий, 1982, 1984; Слуцкий, Леманова, 1987). Было проведено сравнительное исследование разных схем отбора.

Схема двухступенчатого отбора была модифицирована: сроки проведения отбора были привязаны не к возрасту, а к средней массе тела рыб. Первый этап отбора проводили на молоди массой около 5 г (в июне) с напряженностью 50%, второй — соответственно 30 г (в сентябре) и 10%. Таким образом, суммарная напряженность отбора составила 5%. Ранний однократный отбор осуществляли на молоди средней массой 1 г (в мае) с напряженностью 8 и 15%. Контролем служила молодь, выращиваемая без отбора. Изучение разнообразия по размерно-весовым и генетическим показателям проводили в ноябре. Генетическое разнообразие характеризовали белковым полиморфизмом по четырем локусам: аспартатаминотрансфераза (AAT-3*), супероксиддисмутаза (SOD-1*) и изоцитратдегидрогеназа (IDH-3* и IDH-4*).

К моменту исследования генетического разнообразия рыб средняя масса их тела в опытах составляла 50, в контроле — 35 г. Изменчивость сеголеток по массе тела во всех вариантах проведения отбора практически не различалась: коэффициент вариации колебался от 21 до 25% против 34% в контроле. Разнообразие же по белковому полиморфизму различалось существенно. Минимальным оно оказалось при проведении двухступенчатого и однократного отбора высокой напряженности. В этих случаях один локус (AAT-3*) был переведен в мономорфное состояние.

Таким образом, в тех случаях, когда снижение разнообразия нежелательно, целесообразно применять отбор с напряженностью не более 15%. Эта схема отбора используется при работе с аутбредной отводкой, начиная с 1992 г.

Для поддержания гетерогенности аутбредной отводки также используются массовые скрещивания (не менее 50 самок и 50 самцов) разновозрастных производителей. Эту же цель преследует подбор для постановки скрещиваний производителей с массой тела несколько выше средней (в пределах 1,5 σ) и плодовитостью выше средней по стаду.

Разработку схемы селекции и способов проведения отбора для инбредной отводки осуществляли на основе некоторых известных закономерностей (Кирпичников, 1960, 1966; Moav, Wohlfarth, 1962, 1968; Kincaid, 1976a,b, 1985; Никандров, 1982; Андрияшева, 1988):

индивидуальный отбор оказывается эффективнее массового по признакам с низкой наследуемостью (к ним относятся все хозяйственно-полезные признаки), так как снижение селекционного дифференциала перекрывается возрастанiem доли генотипической изменчивости;

применение индивидуального отбора приводит к снижению гетерогенности и, как отмечали многие авторы, возникновению инбредной депрессии. Вместе с тем имелись предположения, что жесткий и тщательный отбор по признакам приспособленности лучших особей перекрывает вред инбридинга;

оценка производителей по качеству потомства вызывает потерю темпа селекции, что делает более привлекательным методом индивидуального отбора семейную селекцию;

близкородственные скрещивания приводят к быстрой гомозиготизации, что, в свою очередь, способствует консолидации породы, а при ее дифференциации на отдельные линии возможен гетерозис при межлинейных промышленных скрещиваниях.

Таким образом, предположили, что максимальный эффект даст семейная селекция, а быстро закрепить успех селекции позволит применение близкородственных скрещиваний в ряду поколений, избежать негативных последствий инбридинга — жесткий отбор семей, лучших по признакам приспособленности.

Выбор основателей и формирование инбредной отводки

Как было установлено на начальных этапах исследований, наилучшими рыбоводно-биологическими показателями в условиях Ропши отличаются пятигодовалые самки и четырехгодовалые самцы. Поэтому выбор производителей-основателей инбредной отводки осуществляли среди рыб этих возрастов, относящихся ко второму поколению селекции.

До начала отбора провели бонитировку стада. Выбор проходил в несколько этапов.

Выбор производителей по размерно-весовым показателям.

Определяя границы отбора производителей по массе тела, исходили из того, что рабочая плодовитость положительно связана с этим признаком, т. е. для достижения прогресса по репродуктивным показателям на племя следует отбирать наиболее крупных производителей. Однако это приводит к снижению относительной плодовитости, что экономически не целесообразно (Никандров, 1981; Никандров и др., 1985). Поэтому отбирали рыб с массой тела выше среднего значения по стаду, но не самых крупных. Сопутствующим критерием оценки на этом этапе являлись пропорции тела: для дальнейшей работы выбирали более высокоспинных рыб (с меньшим индексом прогонистости).

Как следует из данных табл. 36, средняя масса самок второго поколения селекции составляла 1440, самцов — 700 г. В результате отбора по массе тела эти показатели увеличились до 1970 г у самок и 850 г у самцов. Одновременно возросла рабочая плодовитость самок с 2900 до 3200 шт. икринок, самцов — с 24,9 до 46,6 млрд шт. спермиев. Напряженность отбора на первом этапе составила 15% для самок и 14% для самцов.

Выбор производителей по репродуктивным признакам. Следствием выбора самок по рабочей плодовитости и средней массе икринок явилось увеличение этих показателей на 25 и 17% соответственно по сравнению с величинами, характеризующими производителей маточного стада. Вместе с тем несколько снизилась масса тела отобранных самок по сравнению с предыдущим этапом. Масса тела самцов осталась неизменной, но их рабочая плодовитость возросла на 200% (см. табл. 36).

Таблица 36

Характеристика производителей стальноголового лосося второго поколения селекции на различных этапах отбора*

Признак	1	2	3	4
1	2	3	4	5
Самки	n** = 22		n = 8	n = 1
Масса тела, г	1440	1970	1800	
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2900	3200	4100	3712
относительная, шт/кг	2013	1624	2278	2082

Продолжение табл. 36

1	2	3	4	5
Масса икринок, мг	60		70,4	74,5
Самцы	n = 70		n = 8	n = 1
Масса тела, г	700	850		860
Объем эякулята, см ³	5	8,1	10,8	10,6
Концентрация, млн шт/мм ³	4,98	5,83	6,79	11,5
Плодовитость, млрд шт.	24,9	46,6	74,7	121,9

* Показатели рыб: 1 — до отбора; 2 — отобранных по массе тела; 3 — отобранных по репродуктивным показателям; 4 — основателей инбредной отводки, отобранных по качеству потомства.

** n — количество отобранных рыб.

Таким образом, последовательный отбор по массе тела, а затем по репродуктивным показателям привел к желаемым результатам: самки и самцы, выбранные для дальнейшей оценки по качеству потомства, характеризовались высокой рабочей плодовитостью и отличались хорошими весовыми показателями. При этом возросла и относительная плодовитость.

Постановка скрещиваний и выбор лучшей семьи. Среди рыб, отобранных по массе тела и репродуктивным показателям, поставили парные скрещивания. Подбор пар был произвольным. На инкубацию заложили икру от восьми пар производителей.

Первым критерием оценки качества семей послужила выживаемость на ранних этапах развития. При этом семьи, выживаемость в которых была ниже нормативной, выбраковывали сразу по завершении этапа, а оставшиеся — получали соответствующий ранговый показатель (балл).

Выживаемость эмбрионов в разных семьях колебалась от 64 до 87%. Три семьи были выбракованы уже в этот период, так как отход икры превысил норматив. В период выдерживания и подращивания отбраковали еще две семьи с низкой выживаемостью. В оставшихся трех семьях отхода не наблюдали, и они были оставлены для последующей оценки.

Следующими критериями оценки были темп роста и выживаемость сеголеток. Средняя масса тела в октябре составляла в раз-

ных семьях от 9,5 до 10,5 г, выживаемость за сезон — 85-97%. По этим показателям семьи также получили соответствующие ранги. Одна семья, имевшая самый низкий ранг (максимальный средний балл), была выбракована, две оставлены для дальнейшей оценки.

При достижении рыбами годовалого возраста был проведен мягкий отбор по массе тела внутри двух выращиваемых семей. В связи с тем, что в процессе формирования следующего поколения необходимо иметь достаточное количество половозрелых рыб для их оценки и отбора, внутри каждой семьи было отбраковано около 30% отставших в росте особей.

На завершающем этапе оценки семей при первом созревании самок была проведена бонитировка по обычной схеме и поставлены массовые внутрисемейные скрещивания. Потомство оценивали по выживаемости на ранних этапах развития. Одна из семей существенно превосходила другую: выживаемость эмбрионов за инкубацию составила в ней 80%, что является очень высоким показателем для потомства, полученного от впервые нерестящихся самок.

Таким образом, по суммарным результатам ступенчатой оценки была выбрана семья для дальнейшего разведения. Основатели этой семьи не были самыми крупными и плодовитыми в стаде (см. табл. 36), однако их потомство отличалось высокими показателями выживаемости на всем протяжении выращивания. Хорошая жизнеспособность рыб этой семьи подтвердилась и при испытании следующего поколения, полученного при массовом внутрисемейном скрещивании впервые созревающих производителей.

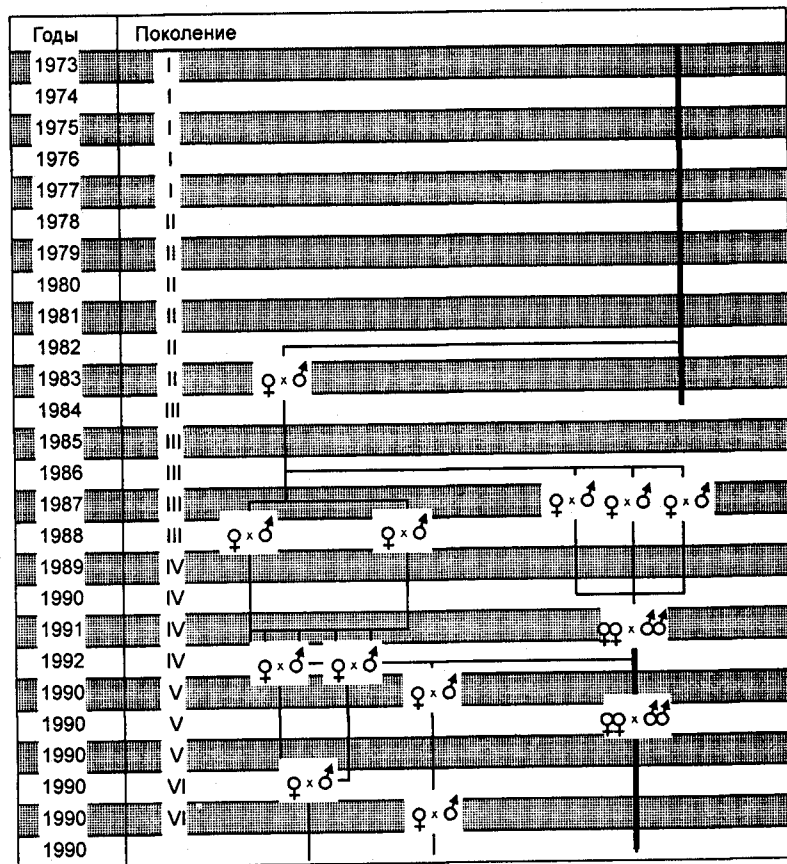
В результате проведения этих работ было получено около 1 тыс. половозрелых полных сибсов, относящихся к третьему поколению селекции.

Пятигодовалые самки этого поколения отличались гораздо более высокими рыбоводно-биологическими показателями, чем предыдущего: во втором поколении масса тела была 1440 ± 134 г, рабочая плодовитость $2900 \pm 216,3$ шт., масса икринки $60 \pm 2,34$ мг; в третьем поколении — соответственно $2038 \pm 86,9$ г, $5629 \pm 256,9$ шт. и $66,9 \pm 1,87$ мг.

Четырехгодовалые самцы третьего поколения селекции также были более крупными и плодовитыми, чем особи второго поколения: во втором поколении масса тела была 700 ± 35 г, плодовитость

$24,9 \pm 2,13$ млрд шт., в третьем поколении — соответственно $1040 \pm 47,5$ г и $84 \pm 6,6$ млрд шт.

Этих производителей использовали для получения четвертого селекционного (первого инбредного) поколения. Скрещивания осуществляли в 1987 г. и 1988 г. среди четырех- и пятигодовалых рыб соответственно (рис. 1).



♀ x ♂ — массовые скрещивания;
 ♀ x ♂ — парные скрещивания;
 — массовый отбор;
 — индивидуальный отбор

Рис. 1. Схема создания породы Росталь

Отбор сибсов для скрещиваний проводили по той же схеме, что и при выборе основателей инбредной отводки. Так, при получении второй генерации (в пятигодовалом возрасте) были использованы производители со следующими средними показателями: масса самок — 2,3, самцов — 1,5 кг, рабочая плодовитость самок — 6 тыс. икринок, самцов — 90 млрд спермиев. Отличие заключалось лишь в отсутствии жесткого отбора по средней массе икринок: для скрещиваний выбирали рыб, у которых этот показатель был выше среднего значения.

На инкубацию была заложена икра девяти вариантов парных скрещиваний. В ходе эмбрионального развития и выдерживания личинок по выживаемости отобрали шесть семей. Выживаемость эмбрионов в них составила 90-95%. Личинок с различными морфологическими нарушениями было не более 0,5%, что является очень низким показателем (Кирпичников, 1987).

Осенью выбраковали еще три семьи с наиболее низким рангом. До полового созревания довели три лучшие по выживаемости и темпу роста семьи.

Воспроизводство следующих поколений проводили по той же схеме: оценка семей по выживаемости эмбрионов при массовом внутрисемейном скрещивании и выбор лучшей из них; выбор производителей-продолжателей отводки в лучшей семье по размерно-весовым и репродуктивным показателям; постановка парных скрещиваний между родственниками; оценка семей по выживаемости и темпу роста и т.д.

При получении пятого селекционного поколения (второго инбредного) наряду с основной линией разведения была заложена и другая. В качестве одного из ведущих критериев при работе с ней был использован показатель устойчивости к возникновению аденокарцином. Это заболевание было весьма распространено в 1980-х и начале 1990-х годов и, предположительно, возникало из-за развития в кормах патогенной микрофлоры. Заболевание негативно отражалось, в первую очередь, на воспроизводительной системе, приводя к снижению плодовитости производителей и выживаемости их потомства.

В работе были использованы 17 пятигодовалых самок. Их масса колебалась от 1,4 до 3 кг, плодовитость — от 3600 до 9400 икринок. После бонитировки и постановки парных скрещиваний рыб

вскрывали и определяли состояние внутренних органов. У самки с худшими рыбоводными показателями в кишечнике имелись аденокарциномы диаметром до 2 см. Некоторые самки с хорошими рыбоводными показателями тоже имели аденокарциномы в той или иной степени развития, у других рыб карциномы отсутствовали полностью. Самцов использовали двухгодовалых из аутбредного стада (см. рис. 1). Дальнейшее выращивание и оценка семей шли по обычной схеме.

До возраста сеголеток были доведены шесть лучших по рыбоводно-биологическим показателям семей. Оказалось, что самки, давшие это потомство, имели немного маленьких, либо совсем не имели карцином. У этих семей исследовали белковый полиморфизм. Оказалось, что они сильно различаются по гетерогенности: снижение числа полиморфных белковых локусов составляло от 25 до 75% (табл. 37).

Таблица 37

Частоты аллелей полиморфных белковых локусов
в исследованных семьях

Лocus	Аллели	Номер семьи					
		64	71	65	66	73	70
AAT-3*	100	0,48	0,26	0,740	0,5	0,820	0,745
	86	0,52	0,74	0,260	0,5	0,180	0,255
SOD-1*	100		0,5	0,745	0	0,133	0
	59		0,5	0,255	1,0	0,867	1,000
IDH-3*	100	1,000	1,000	1,000	1,0	1,000	0,740
	76	0	0	0	0	0	0,260
IDH-4*	100	1,00	0,76		1	0,740	0,800
	52	0	0,24		0	0,260	0,200

Для дальнейшего разведения была выбрана семья, основательница которой не имела аденокарцином и обладала хорошими рыбоводными показателями. Необходимо отметить, что эта семья характеризовалась самым низким генетическим разнообразием (см. табл. 37, семья № 66): в мономорфном состоянии у нее находились три локуса, что также было учтено при выборе семьи — продолжателя карциноустойчивой отводки, так как полагаем, что выбор

наиболее генетически однородных семей при условии их высокой рыбоводной ценности позволяет ускорить темпы консолидации породы и избежать негативных последствий инбридинга. С переходом на качественные корма проблема возникновения аденокарцином у рыб исчезла, однако работа с этой отводкой была продолжена, так как сложная внутripородная структура является одним из способов борьбы с инбредной депрессией (Kincaid, 1977).

Несмотря на незавершенность работы по выведению резистентной линии, можно утверждать, что семейная селекция весьма перспективный способ создания пород с повышенной устойчивостью к неблагоприятным условиям среды (высокие температуры, дефицит кислорода, бактериальный пресс и т.п.).

Структура породы

Как видно из рис. 1, в ходе создания породы использовали разные виды близкородственных скрещиваний. В 1987 г. и 1988 г. скрещивали полных сибсов, 1992 г. — как полных сибсов, так и двоюродных самцов и самок. В 1993 г., когда закладывалась линия с повышенной устойчивостью к аденокарциномам, были использованы самцы из аутбредной отводки. В 1996 г. самцы и самки были взяты из разных семей: одна из них характеризовалась более высокой плодовитостью самок, а другая — самцов. Инбредная отводка, таким образом, состоит из двух линий: одна из них создавалась путем скрещивания сибсов, другая — с использованием возвратного скрещивания с самцами из аутбредного стада.

На схеме выведения породы (см. рис. 1) также видно, что гетерогенное стадо стальноголового лосося в середине 1980-х было утрачено. Учитывая возможность возникновения инбредной депрессии при близкородственном разведении (Gjerde et al., 1983; Андрияшева, Черняева, 1985; Черняева, 1986, 1987; Черняева, Мельникова, 1991), возникла необходимость воссоздания внутри породы субъединицы с повышенным генетическим разнообразием по сравнению с основной линией разведения. Для этого в 1991 г. было поставлено массовое скрещивание производителей трех семей: из каждой было взято по 50 самок и 30 самцов. Данные табл. 38 свидетельствуют о том, что полностью полиморфизм восстановить не удалось: по сравнению с гетерогенной ропшинской породой форели

ли Рофор отсутствовал быстрый аллель локуса IDH-4* и полиморфизм по трансферриновому локусу. Однако показатели гетерогенности аутбредной отводки форели Росталь, рассчитанные по 15 исследованным локусам, выше, чем инбредной, а также широко распространенной породы — форели Дональдсона, ведущей свое происхождение, как и форель Росталь, от стальноголового лосося (см. табл. 38).

Таблица 38

Частоты аллелей полиморфных белковых локусов, процент полиморфных локусов и количество аллелей на локус у ропшинских породных групп форели

Локус	Аллели	Росталь с отводкой		Дональдсон	Рофор
		аутбредной	инбредной		
AAT-3*	100	0,806	0,52	1,000	0,965
	86	0,194	0,48	0	0,035
PGM-1*	100	0,745	-	1,000	0,970
	69	0,255	-	0	0,030
SOD-1*	137	0,440	0,56	0,100	0,125
	100	0,460	0,44	0,900	0,775
IDH-3*	59	0,100		0	0,100
	100	0,940		1,000	0,880
	76	0,050		0	0,100
	65	0,010		0	0,020
IDH-4*	117	0	0	0	0,065
	100	0,780	1,00	0,630	0,525
	52	0,220	0	0,370	0,410
TF*	107	0	-	0,051	0,070
	100	1,000	-	0,949	0,930
Процент полиморфных локусов		33,000	15,00	20,000	40,000
Количество:					
аллелей на локус		1,470	1,15	1,200	1,600
исследованных рыб		98,000	100,00	100,000	100,000

Дальнейшая работа с аутбредной отводкой велась методами массового отбора, описанными в предыдущей главе. Исследования,

проведенные методом ДНК-фингерпринтинга в 2000-2002 гг., показали, что аутбредная отводка форели Росталь по всем показателям гетерогенности превзошла даже породу Рофор (табл. 39).

Таблица 39

**Показатели разнообразия отводок породы Росталь
в сравнении с породой Рофор**

Показатели	Росталь с отводкой		Рофор
	аутбредная	инбредная	
Число полос на дорожку			
$X \pm mx$	34,2±0,98	29,8±1,27	31,2±1,28
BS внутри породы	0,65	0,46	0,51
Доля полиморфных локусов:	1,00	0,75	1,00
H*	0,63	0,41	0,61
H**	0,74	0,49	0,72
H***	0,69	0,46	0,67

Примечание. BS — индекс сходства; H* — средняя гетерозиготность по Stephens; H** — скорректированная средняя гетерозиготность по Stephens; H*** — средняя гетерозиготность по Jin & Chakraborty.

Таким образом, порода Росталь состоит из двух отводок: аутбредной и инбредной, последняя, в свою очередь, имеет две линии. Все рыбы — потомки одной пары производителей-основателей породы.

ФСГЦР является одновременно хозяйством-оригинатором и племенным заводом по разведению пород форели. В связи с этим в Ропше формируется как селекционное, так и пользовательное стадо форели Росталь.

На схеме выведения породы (см. рис. 1) показаны только те семьи, которые использованы для получения нового селекционного поколения. Для воспроизводства породы из лучшей семьи отбирают около десяти самцов и десяти самок, но при этом до созревания доводятся две-три семьи. Остальные рыбы используются для производства посадочного материала для рыбоводных хозяйств. Общее количество повторно созревающих самок инбредной отводки после проведения корректирующего отбора при первом созревании, как правило, насчитывает не менее 2 тыс. Их средняя рабочая плодовитость составляет около 6 тыс. икринок. Аутбредная отвод-

ка также включает в себя около 2 тыс. «работающих» самок, но с плодовитостью 4 тыс. шт. Таким образом, мощность пользовательного стада форели Росталь превышает 10 млн шт. икры на стадии пигментации глаз в год.

Эффективность селекции

Если массовый отбор, проводимый при получении первого и второго селекционных поколений, не привел к улучшению рыбоводно-биологических показателей производителей второго поколения, то уже на первом этапе семейной селекции был получен весьма значительный эффект. Так, у пятигодовалых самок третьего поколения селекции средняя масса тела увеличилась на 42, рабочая плодовитость — на 93%. Масса четырехгодовалых самцов возросла на 49%, значительно увеличилась их плодовитость — на 236%. В целом за пять поколений селекции масса тела самок увеличилась на 73%, самцов — на 117, плодовитость самок — на 87, самцов — более, чем на 500%. Минимальным был результат селекции по массе икринок — около 13%. Это связано с тем, что жесткий отбор по этому признаку был проведен только при получении третьего поколения.

Эффективность селекции снижалась от поколения к поколению (рис. 2). Масса тела производителей и плодовитость самок к пятому поколению вышли на плато, и существенного увеличения этих признаков за счет селекционных мероприятий при дальнейшем использовании данной схемы селекции ожидать не приходится.

Специальный генетический анализ, позволяющий вычленив селекционную составляющую в общем увеличении рыбоводно-биологических показателей рыб создаваемой породной группы, не проводился. Несомненно, что не весь прирост по описанным показателям произошел за счет селекционных мероприятий. В то же время следует отметить, что улучшения биотехники выращивания форели в Ропше в период получения третьего поколения, когда наблюдалось основное увеличение параметров, не происходило. Совершенствование биотехники (внедрение импортных кормов, подогрев воды на ранних стадиях развития рыб) началось лишь с середины 1990-х годов, т.е. в период получения шестого поколения селекции.

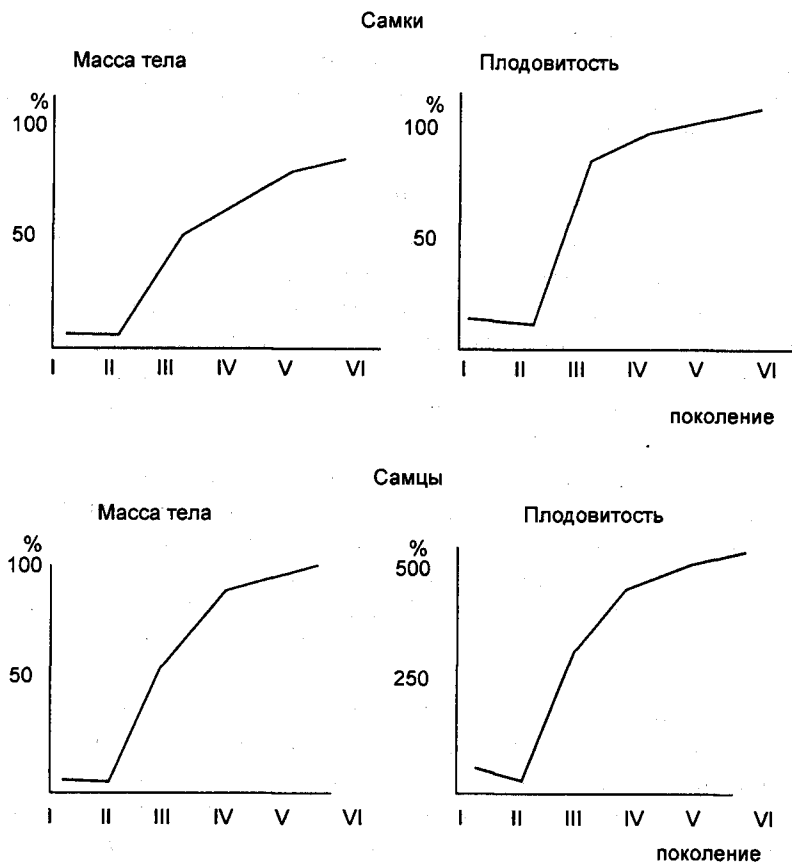


Рис. 2. Динамика эффективности селекции

Аутбредная отводка, являющаяся, по существу, генетическим резервом породы, также характеризуется заметным ростом рыболовных показателей в ряду поколений, но в целом уступает основной инбредной линии.

Благодаря отбору производителей, лучших по рыболовно-биологическим показателям, коэффициент использования желтка личинками закономерно снижался от поколения к поколению и достиг оптимального значения: первое поколение — 0,46, второе — 0,46, третье — 0,38, четвертое — 0,32, пятое поколение — 0,3.

Рыбоводно-биологическая характеристика рыб пятого поколения

Пятигодовалые самки аутбредной отводки пятого поколения селекции (середина 1990-х годов) при средней массе тела 2150 г имели рабочую плодовитость около 4000 икринок, четырехгодовалые самцы — массу тела 1420 г и плодовитость 150 млрд спермиев (табл. 40).

Таблица 40

Характеристика производителей форели Росталь пятого поколения селекции (аутбредная отводка)

Признак	Самки		Самцы	
	$X \pm m_x$	V, %	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	2154±49,5	16,1	1418±37,9	18,7
длина, см	52,1±0,38	5,1	47,6±0,4	5,9
Плодовитость:				
рабочая*	4053±117,5	20,3	151,3±14,81	68,5
относительная**	1880±49,7	18,5	108,4±10,16	65,6

*Плодовитость самок, шт. икринок; самцов, млрд спермиев;

**Относительная плодовитость, самок шт/кг; у самцов млрд/кг.

Производители основной линии инбредной отводки превосходили рыб из аутбредной отводки по всем основным рыболовным показателям: по массе тела самок — на 9, самцов — на 23%, по рабочей плодовитости — на 52 и 20% соответственно. Относительная плодовитость самок основной линии инбредной отводки выше на 31% (табл. 41 и 42).

Таблица 41

Характеристика пятигодовалых самок семьи-продолжателя отводки

Признак	Lim	$X \pm m_x$	σ	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	1920-3510,0	2515±50,70	355,0	14,1
длина по Смитту, см	49-61,0	55,1±0,35	2,4	4,4

Продолжение табл. 41

1	2	3	4	5
высота, см	14-17,0	14,9±0,11	0,8	5,4
толщина, см	6-7,8	6,8±0,07	0,7	6,7
Длина головы, см	9,4-12,0	10,7±0,09	0,7	6,1
Коэффициент упитанности	1,2-1,8	1,5±0,02	0,1	7,9
Индекс:				
прогонистости	3,5-3,9	3,7±0,02	0,1	3,9
толщины тела, %	11,7-14,1	12,5±0,09	0,7	5,3
длины головы, %	18,9-20,8	19,7±0,14	1,0	4,9
Масса икринки, мг	53,3-83,0	67,7±0,89	6,2	9,2
Плодовитость:				
рабочая, шт.	3639-9300,0	6180±172,10	1205,0	19,5
относительная, шт/кг	1596-3255,0	2472±60,00	420,0	17,0

Таблица 42

**Характеристика четырехгодовалых самцов
семьи-продолжателя отводки**

Признак	Lim	$\bar{X} \pm m_x$	σ	V, %
Размеры тела:				
масса, г	780-2010,0	1473±40,00	280,0	19,0
длина по Смитту, см	39,8-51,8	46,4±0,43	3,0	6,5
высота, см	10,2-14,0	12,5±0,13	0,9	7,3
толщина, см	4,5-6,0	5,4±0,05	0,3	6,1
Длина головы, см	9,5-12,5	11±0,09	0,7	5,9
Коэффициент упитанности	1,2-1,7	1,5±0,02	0,1	9,0
Индекс:				
прогонистости	3,4-4,2	3,7±0,03	0,2	5,3
толщины тела, %	10,4-12,4	11,7±0,07	0,5	4,4
длины головы, %	21,4-26,9	23,8±0,20	1,4	6,0
Концентрация, млн шт/мм ³	4,1-15,1	7,3±0,31	2,2	30,3
Объем эякулята, см ³	10-77,0	32,3±2,26	15,8	48,9
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	58-796,0	244±23,30	163,0	66,9
относительная, млрд шт/кг	42-590,0	170,4±16,60	116,0	68,2

Производители «карциномоустойчивой» линии мало отличались по рыбоводно-биологическим признакам от производителей основной линии: средняя масса пятигодовалых самок — около 2,7, четырехгодовалых самцов — почти 1,6 кг, рабочая плодовитость самок выше (7 тыс. икринок), а самцов ниже (203 млрд спермиев).

Изучение корреляционных связей между основными рыбоводно-биологическими признаками показало, что различий между исходным стадом и пятым поколением селекции по их силе и направлению не наблюдается. Не выявлено и существенных различий в корреляционных связях внутри инбредной и аутбредной отводок.

Использование в процессе отбора признаков экстерьера производителей в качестве сопутствующих привело к снижению индекса прогонистости у рыб пятого поколения относительно первого (все различия достоверны при $p=0,001$).

Первое поколение: двухгодовики — $4,24 \pm 0,017$, трехгодовалые самки — $4,52 \pm 0,017$, трехгодовалые самцы — $4,12 \pm 0,016$; пятое поколение — соответственно $3,85 \pm 0,016$; $3,95 \pm 0,016$ и $3,85 \pm 0,016$.

Семьи различались по эффективности конвертации эндогенных питательных веществ: коэффициент использования желтка колебался от 0,19 до 0,55. Связь между этим признаком и ранговым показателем семьи не носила прямолинейного характера. Низкими рыбоводно-биологическими параметрами характеризовались семьи как с максимальными, так и с минимальными коэффициентами конвертации, а лучшими были имевшие коэффициент около 0,3: ранг семьи — 1,3; 1,8; 3,2; 4; 5,3 и 5,3; коэффициент использования желтка — соответственно 0,32; 0,31; 0,38; 0,46; 0,55 и 0,19.

Наличие такой зависимости позволяет применять коэффициент использования желтка для экспресс оценки качества семей.

Стандарт породы

В период эксплуатации производителей пятого поколения селекции была начата подготовка к проведению породоиспытания. В первую очередь был разработан стандарт породы. При его составлении исходили из данных о величине и изменчивости признаков у пятигодовалых самок и четырехгодовалых самцов семьи-продолжателя основной линии инбредной отводки. В качестве нижней границы стандарта по размерно-весовым и репродуктив-

ным признакам использовали показатели, отклоняющиеся от среднего значения на минус 1 σ . С учетом того, что основным критерием отбора при создании породы Росталь была выбрана также жизнеспособность эмбрионов и молоди, стандарт породы выглядит следующим образом:

выживаемость эмбрионов за инкубацию — 90%, личинок при выдерживании — 95, молоди при подращивании до 0,5 г — 90%;

длина тела самок (пятигодовалых) — не менее 53, самцов (четырегодовалых) — не менее 43 см;

масса тела самок — не менее 2,2, самцов — не менее 1,2 кг;

рабочая плодовитость самок — не менее 5 тыс. шт., относительная — не менее 2 тыс.шт/кг;

масса икринок — не менее 60 мг;

плодовитость самцов — не менее 80 млрд шт.

Для генетической паспортизации использовали метод ДНК-фингерпринтинга. Сравнивая изучаемые породы форели, был проведен анализ частоты встречаемости полос. Были обнаружены полосы, частота встречаемости которых в одной породе значительно отличалась от частоты встречаемости в другой (табл. 43). Маркерных полос, которые могли бы характеризовать популяцию, обнаружено не было. Однако следует отметить, что имеются полосы с высокой частотой встречаемости в одной популяции, не встречающиеся в другой. Есть также множество редко встречающихся полос, что обуславливает высокий индивидуальный полиморфизм ДНК и дает возможность идентификации животных.

Таблица 43

Частоты встречаемости полос у форели Росталь

Номер полосы	Отводка	
	инбредная	аутбредная
1	2	3
1	2	3
3	0	0,2
6	0	0,4
25	0,3	0,1
27	0	
30	0,2	0,1

Продолжение табл. 43

1	2	3
32	0	0,3
33	0,1	0,3
36	0,6	0,9
39	0	0,3
40	0,9	0,6
42	0,3	0,4
43	0,5	0,3
44	1,0	0,3
46	1,0	0,7
53		0
54	0,9	0,5
55	0	0,2
56	0,9	0,7
59	0	0,6
66	0,5	0,8
67	0,7	0,2
70	0,4	0,3
71	0,9	0,2
72	1,0	0,7
75	0,9	0,3
77	0,4	0,3
81	1,0	0,9
82	0	0,1
88		0,3
89	1,0	0,8
90	0,7	0,2
92	0,4	0,2
95	0,6	0,2
1	2	3
98	0,9	0,8
100	0,5	0,1
105	0	0,1
106	0,9	0,7
109	0,9	0,1

Инбредная отводка имеет высокий коэффициент сходства между особями и низкую гетерозиготность, аутбредная — наоборот (см. табл. 39), что полностью соответствует ожидаемым в соответствии с задачами и использованными методами селекции результатам.

Соотношение между породами по показателям гетерогенности, рассчитанным на основании картин фингерпринтов и полученным методами классической биохимической генетики, хорошо согласуется. Так, средняя гетерозиготность, рассчитанная по 17 белковым локусам, составляет у инбредной отводки форели Росталь 0,054, форели Рофор — 0,095 и аутбредной отводки форели Росталь — 0,134. Оба метода показывают наличие достоверных генетических различий между породами форели, разводимыми в Ропше, и большее сродство между инбредной и аутбредной отводками породы Росталь, чем с форелью Рофор.

Современное состояние породы Росталь

Оценку производителей форели Росталь седьмого поколения селекции осуществляли в 2001 г. (Терентьева и др., 2002 а,б). Рыбы аутбредной отводки по всем параметрам, за исключением относительной плодовитости, существенно превосходили стандарт породы (табл. 44). Основной вклад в рост показателей относительно пятого поколения внесло, конечно, совершенствование технологии выращивания рыб. Благодаря подогреву воды в период инкубации икры и выращивания молоди, а также применению высоко энергетических кормов удалось увеличить среднюю навеску сеголеток с 10 до 50 г и более. В результате оказалось, что стандарту, разработанному для пятигодовалых самок, соответствуют рыбы на год моложе (табл. 45).

Таблица 44

Характеристика пятигодовалых самок аутбредной отводки

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	3192,0	6055,0	4465,9 $\pm$ 154,73	15,5
длина, см	61,0	75,0	66,9 $\pm$ 0,81	5,4
высота, см	15,0	18,8	16,9 $\pm$ 0,23	6,0

Продолжение табл. 44

1	2	3	4	5
толщина, см	6,7	9,3	8,2 $\pm$ 0,15	8,1
Длина головы, см	10,5	13,5	11,7 $\pm$ 0,16	6,3
Коэффициент упитанности	1,2	1,6	1,5 $\pm$ 0,02	7,4
Индекс:				
прогонистости	3,7	4,5	4 $\pm$ 0,04	4,8
толщины тела, %	10,6	13,4	12,2 $\pm$ 0,19	6,9
длины головы, %	15,7	18,6	17,4 $\pm$ 0,16	4,1
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4898,0	10694,0	8381 $\pm$ 330,90	17,7
относительная, шт./кг	1026,0	2484,0	1897 $\pm$ 74,30	17,5
Масса икринки, мг	54,3	90,9	75,7 $\pm$ 2,27	13,4
Продуктивность, г/кг	82,0	223,0	167 $\pm$ 7,49	20,1

Таблица 45

Характеристика четырехгодовалых самок аутбредной отводки

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1541,0	3613,0	2522,1 $\pm$ 48,20	16,3
длина, см	48,0	64,0	55,8 $\pm$ 0,33	5,0
высота, см	11,2	16,0	13,8 $\pm$ 0,11	6,9
толщина, см	5,3	8,0	6,6 $\pm$ 0,07	9,0
Длина головы, см	7,7	10,5	9,2 $\pm$ 0,06	6,0
Коэффициент упитанности	1,1	2,0	1,5 $\pm$ 0,021	10,6
Индекс:				
прогонистости	3,2	4,8	4,1 $\pm$ 0,03	6,3
толщины тела, %	9,5	13,9	11,8 $\pm$ 0,11	7,9
длины головы, %	14,7	18,6	16,5 $\pm$ 0,08	4,4
Плодовитость:				
рабочая, шт.	3097,0	10015,0	5425 $\pm$ 153,10	24,1
относительная, шт/кг	1244,0	3838,0	2162 $\pm$ 51,80	20,5
Масса икринки, мг	48,1	83,3	66,2 $\pm$ 0,86	11,1
Продуктивность, г/кг	87,0	335,0	165,2 $\pm$ 3,80	19,7

Иначе обстоит дело с инбредной отводкой породы Росталь. Данные, приведенные в табл. 46 и 47, позволяют утверждать, что использованные методы семейной селекции на фоне улучшившейся биотехники дают возможность добиться генетически обусловленного совершенствования рыбоводно-биологических показателей. Так, в одинаковых условиях выращивания по рабочей плодовитости рыбы инбредной отводки превосходили рыб аутбредной отводки и породы Рофор в четырехгодовом возрасте на 100 и в пятигодовом — на 25%. Средняя рабочая плодовитость самок превысила 10 тыс. икринок, а наиболее плодовитые рыбы дали по 13-14 тыс. икринок. По литературным данным, такие показатели отмечаются только у существенно более крупных рыб после морского нагула.

Таблица 46

Характеристика четырехгодовалых самок инбредной отводки

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	2610,0	4200,0	$3388 \pm 128,21$	15,6
длина, см	53,0	63,5	$57,5 \pm 0,79$	5,7
высота, см	14,0	16,8	$15,6 \pm 0,18$	4,7
толщина, см	6,8	8,2	$7,3 \pm 0,095$	5,4
Длина головы, см	8,0	11,0	$9,3 \pm 0,19$	8,5
Коэффициент упитанности	1,5	2,1	$1,8 \pm 0,04$	9,1
Индекс:				
прогонистости	3,3	4,0	$3,7 \pm 0,04$	5,1
толщины тела, %	11,8	13,7	$12,7 \pm 0,15$	5,1
длины головы, %	14,8	18,0	$16,1 \pm 0,23$	5,9
Плодовитость:				
рабочая, шт.	8447,0	13080,0	$10626 \pm 359,60$	14,0
относительная, шт/кг	2652,0	4252,0	$3164 \pm 96,40$	12,6
Масса икринки, мг	43,5	58,8	$51,4 \pm 1,17$	9,4
Продуктивность, г/кг	172,0	231,0	$192,5 \pm 3,70$	7,9

Таблица 47

Характеристика пятигодовалых самок инбредной отводки

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	3150,0	5108,0	$4054,4 \pm 107,04$	14,0
длина, см	57,0	66,0	$62,2 \pm 0,48$	4,1
высота, см	14,5	19,5	$16,9 \pm 0,22$	7,1
толщина, см	6,8	8,9	$7,7 \pm 0,11$	7,9
Длина головы, см	10,0	12,5	$11,2 \pm 0,11$	5,4
Коэффициент упитанности	1,3	2,4	$1,7 \pm 0,04$	12,3
Индекс:				
прогонистости	2,9	4,4	$3,7 \pm 0,05$	7,0
толщины тела, %	10,9	14,9	$12,4 \pm 0,18$	7,6
длины головы, %	15,6	19,7	$18 \pm 0,17$	4,9
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4541,0	14173,0	$10403 \pm 509,30$	25,9
относительная, шт/кг	979,0	4042,0	$2637 \pm 130,30$	24,2
Масса икринки, мг	40,0	68,5	$58 \pm 1,40$	12,7
Продуктивность, г/кг	63,0	285,0	$175,6 \pm 8,73$	26,3

Более высокая рабочая плодовитость форели Росталь позволяет повысить эффективность работы племенных рыбхозов за счет сокращения численности ремонтно-маточного стада. Однако для товарных хозяйств более важным является признак продуктивности, т.е. масса икры на единицу массы тела самки. Учитывая, что икра форели имеет на рынке высокую стоимость и пользуется хорошим спросом, экономически целесообразно до забоя самок получать от них икру. По этому показателю инбредная отводка форели Росталь также превосходит остальные породы. Так, средняя продуктивность самок породы Рофор в 2002 г. составила 155 г/кг, аутбредной отводки породы Росталь — 167, инбредной — 177 г/кг, т.е. продуктивность самок инбредной отводки форели Росталь на 10% выше, чем аутбредной, и на 20%, чем породы Рофор.

Кроме того, самки породы Росталь быстрее достигают своих лучших параметров: если сравнивать только четырехгодовалых

самок, то различия окажутся еще более существенными. В этом возрасте у самок форели Росталь и существенно меньшая вариативность по репродуктивным признакам: по рабочей и относительной плодовитости — вдвое, по продуктивности — втрое.

Из представленных данных видно, что у самок породы Росталь заметно мельче икринки. По выживаемости эмбрионов и молоди, однако, эта порода не только не уступает другим, но и зачастую превосходит их. Однако в настоящее время селекционная работа направлена на предотвращение дальнейшего уменьшения их средней массы.

По морфологическим признакам самки породы Росталь отличаются большей упитанностью и меньшей прогонистостью (большей относительной высотой тела), чем рыбы других пород.

Картина с рыбоводно-биологическими показателями самцов аналогична. Рыбы седьмого поколения селекции существенно превосходят стандарт породы, особенно по рабочей плодовитости (табл. 48, 49).

Таблица 48

Характеристика четырехгодовалых самцов аутбредной отводки

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1065,0	2990,0	1830,4 $\pm$ 84,42	25,3
длина, см	42,5	62,0	50,5 $\pm$ 0,76	8,3
высота, см	10,5	16,2	12,8 $\pm$ 0,26	11,3
толщина, см	4,2	7,0	5,7 $\pm$ 0,12	11,3
Длина головы, см	10,2	16,5	11,9 $\pm$ 0,26	11,8
Коэффициент упитанности	1,2	1,6	1,4 $\pm$ 0,02	7,4
Индекс:				
прогонистости	3,4	4,4	3,9 $\pm$ 0,04	6,2
толщины тела, %	9,3	13,2	11,3 $\pm$ 0,16	7,6
длины головы, %	20,6	26,9	23,5 $\pm$ 0,28	6,5
Концентрация спермиев, млн шт/мм³				
	1,6	12,0	7,4 $\pm$ 0,41	30,0
Объем эякулята, см³				
	4,8	77,8	25,7 $\pm$ 3,37	70,5
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	36,0	622,0	180,5 $\pm$ 26,21	78,2
относительная, млрд шт/кг	17,0	346,0	102,8 $\pm$ 15,29	80,1

Таблица 49

Характеристика четырехгодовалых самцов инбредной отводки

Показатели	Min	Max	$X \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	2180,0	3855,0	2706,7 $\pm$ 102,48	16,1
длина, см	50,0	63,0	54,7 $\pm$ 0,81	6,3
высота, см	12,5	17,2	14,8 $\pm$ 0,25	7,2
толщина, см	6,0	7,8	6,7 $\pm$ 0,10	6,6
Длина головы, см	10,5	13,0	12,1 $\pm$ 0,14	5,0
Коэффициент упитанности	1,4	2,1	1,7 $\pm$ 0,04	11,6
Индекс:				
прогонистости	3,1	4,4	3,7 $\pm$ 0,07	8,4
толщины тела, %	10,9	13,6	12,3 $\pm$ 0,17	5,9
длины головы, %	20,6	24,6	22,2 $\pm$ 0,26	5,0
Концентрация спермиев, млн шт/мм³				
	3,6	10,4	6,6 $\pm$ 0,47	30,1
Объем эякулята, см³				
	8,9	96,0	31,7 $\pm$ 5,52	74,0
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	59,0	517,0	202,2 $\pm$ 32,10	67,3
относительная, млрд шт/кг	16,0	205,0	74,7 $\pm$ 11,60	65,9

Самцы аутбредной отводки по основным признакам сходны с представителями породы Рофор. Самцы инбредной отводки заметно крупнее, и у них выше рабочая плодовитость. По относительной плодовитости они, однако, несколько уступают самцам аутбредной отводки, но обладают лучшими пропорциями тела (большей относительной толщиной тела, меньшей прогонистостью и относительной длиной головы) и более высокой упитанностью. Меньший коэффициент вариации указывает на большую консолидированность инбредной отводки форели Росталь.

Таким образом, разработанная и осуществленная схема создания породы, заключающаяся в применении близкородственных скрещиваний с жестким отбором лучших по хозяйственно-полезным признакам семей и рыб разного возраста внутри семьи, позволила добиться консолидации породы, избежав возникновения

инбредной депрессии. На это указывает то, что производители инбредной отводки характеризуются более высокими репродуктивными показателями, а их потомство — лучшими темпом роста и выживаемостью, чем рыбы гетерогенных породных групп. Повышение рыбохозяйственных показателей произошло в обеих линиях, входящих в породу (инбредную и аутбредную). Массовый отбор, осуществленный при формировании первого и второго селекционных поколений, не привел к улучшению рыбоводно-биологических показателей. Для поддержания высокой гетерогенности напряженность отбора не должна превышать 15%. Выбор производителей-основателей породы по разработанной схеме и применение близкородственных скрещиваний при получении третьего-пятого поколений привели к существенному повышению рыбоводных показателей: масса тела самок увеличилась на 73%, самцов — на 117, плодовитость самок — на 87, самцов — на 527%. Форель Росталь отличается от других пород по белковому полиморфизму и полиморфизму ДНК. Аутбредная отводка, основателем которой является та же пара производителей, что и инбредной, превосходит по гетерогенности не только ее, но и породу Рофор. Инбредная отводка характеризуется очень низким уровнем полиморфизма.

Направления совершенствования породы

Радужная форель очень пластичный вид. Почти за полтора века ее искусственного разведения было использовано множество технологических приемов, постоянно менялись условия выращивания. Одним из важных показателей, который менялся вместе с изменением условий содержания, является время наступления половой зрелости. Известно, что в естественных условиях радужная форель созревает на третьем-четвертом году жизни. В условиях холодноводного ропшинского хозяйства (среднегодовая температура воды 6-8°C) долгое время созревание рыб происходило в эти же сроки. Совершенствование в последние десятилетия технологии выращивания (подогрев воды на ранних стадиях развития, использование высококачественных кормов) привело к сдвигу созревания части рыб в более ранний срок. Порода должна быть консолидирована по сроку наступления половой зрелости, однако, вопрос о том, лучше порода с более ранним или более поздним созреванием, не является

очень простым. Очевидно, что более раннее наступление половой зрелости у самок увеличивает срок их использования, позволяет получать больше икры, что повышает экономическую эффективность работы хозяйства. Для селекционера — это возможность увеличить темп селекции. С другой стороны, раннее созревание замедляет рост рыб. Потребитель рыбоводной икры и посадочного материала должен иметь выбор, позволяющий подобрать объект, максимально подходящий к применяемой им технологии.

Для решения этой дилеммы необходимо сопоставить хозяйственную ценность рыб (самок), созревающих в двух- и трехгодовалом возрасте, с тем, чтобы в дальнейшем принять обоснованное решение по совершенствованию структуры ропшинских пород форели.

Возрастание доли самок, созревание которых происходит в двухгодовалом возрасте, отмечается в обеих ропшинских породах. Наибольшая доля таких рыб наблюдается в аутбредной отводке форели Росталь — до 30%. В инбредной отводке в двухгодовалом возрасте созревают лишь единичные самки. Это полностью соответствует имеющимся различиям между породами по гетерогенности. Как отмечалось, максимальное разнообразие рыб, обнаруженное методами биохимической генетики и ДНК-фингерпринтинга, наблюдается в аутбредной отводке породы Росталь. Наиболее консолидированной является инбредная отводка этой породы. В соответствии с этим, объектом настоящего исследования послужила аутбредная отводка форели породы Росталь.

В структуру маточного стада входят четырех-пятигодовалые самки и трех-четырегодовалые самцы выбраковываются, а на их место включаются трех- и двухгодовалые особи соответственно. Нерест производителей проходит с декабря по март, а самки ремонтных групп созревают в марте-апреле.

Задачей этой работы было дать сравнительную рыбоводно-биологическую оценку двух групп самок стальноголового лосося генерации 1998 г., различающихся возрастом полового созревания (ранняя — в двухгодовалом, поздняя — в трехгодовалом возрасте).

Рыбы исследуемой генерации выращивались совместно. Температура воды при выращивании молоди составляла летом 12-14°, зимой — 0,5-2°C, при содержании производителей — 5-6° зимой и 12-14°C летом. Кормление осуществляли кормами датского и фин-

ского производства. Плотность посадки рыб в рыбоводные емкости определяли из расчета 0,02 л/с на 1 кг ихтиомассы. В нерестовый период оценивали по 50-100 рыб каждой группы. Собранный материал обрабатывался статистически по общепринятой методике и с использованием специальной программы СУБД «Электронный бонитировочный журнал».

В двухгодовом возрасте созревшие самки значительно уступали по размерам тела «серебрянкам» (табл. 50, 51). Разница в размерах тела сохранялась и на следующий год, выравниваясь к четырех-пятигодовому возрасту.

Таблица 50

Характеристика двухгодовалых самок первого созревания (ранняя группа)

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	467,0	1031,0	$642,8 \pm 25,42$	21,7
длина, см	32,0	41,5	$35,9 \pm 0,41$	6,3
высота, см	7,8	11,0	$8,8 \pm 0,14$	8,5
толщина, см	3,8	5,4	$4,3 \pm 0,08$	9,6
Длина головы, см	6,2	7,5	$6,7 \pm 0,07$	5,4
Коэффициент упитанности	1,2	1,6	$1,4 \pm 0,017$	6,8
Индекс:				
прогонистости	3,6	4,6	$4,1 \pm 0,12$	5,8
толщины тела, %	11,0	14,2	$11,9 \pm 0,13$	6,0
длины головы, %	17,6	20,3	$18,6 \pm 0,09$	2,9
Плодовитость:				
рабочая, шт.	647,0	3333,0	$1851 \pm 119,80$	35,5
относительная, шт/кг	950,0	4778,0	$2966 \pm 202,00$	37,7
Масса икринки, мг	13,9	36,2	$25 \pm 1,08$	23,7
Продуктивность, г/кг	13,0	199,0	$85,2 \pm 8,13$	52,3

Таблица 51

Характеристика двухгодовалых самок, не достигших полового созревания (поздняя группа)

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	651,0	1196,0	$925,2 \pm 24,78$	14,4
длина, см	35,5	43,0	$39,2 \pm 0,34$	4,7
высота, см	8,6	11,5	$10,2 \pm 0,13$	6,8
толщина, см	4,5	5,8	$5 \pm 0,05$	5,1
Длина головы, см	6,1	8,0	$7,1 \pm 0,08$	4,9
Коэффициент упитанности	1,3	1,8	$1,5 \pm 0,03$	9,1
Индекс:				
прогонистости	3,4	4,3	$3,9 \pm 0,04$	6,2
толщины тела, %	11,8	14,2	$12,9 \pm 0,11$	4,8
длины головы, %	17,0	20,8	$18,1 \pm 0,16$	4,9

Изучаемые группы рыб оказались разными и по пропорциям тела. В трех-пятигодовом возрасте рано созревшие самки были более упитанными ($p < 0,001$) и высокоспинными ($p < 0,05-0,001$), с меньшей относительной длиной головы (табл. 52-57). По репродуктивным признакам сравниваемые группы рыб также не были одинаковыми. Средняя рабочая плодовитость у трехгодовиков поздней группы была значительно выше, чем ранней группы ($p < 0,001$), в старших возрастах преимущество по этому признаку перешло к рано созревшим рыбам ($p < 0,05-0,001$). По относительной плодовитости ранняя группа превосходила в трех-четырёхгодовом возрасте ($p < 0,001$) и сравнивалась в пятигодовом. Более высокая продуктивность отмечалась в ранней группе только при повторном нересте у трехгодовиков. У четырех-пятигодовалых самок преимущество по этому признаку было за поздней группой. По размеру икринок различия оказались наиболее устойчивыми: поздняя группа на всем протяжении исследования по массе икринок ($p < 0,05-0,001$) превышала раннюю (см. табл. 52-57).

Таблица 52

**Характеристика трехгодовалых самок второго созревания
(ранняя группа)**

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	721,0	2570,0	1434,3 $\pm$ 51,22	27,2
длина, см	37,0	53,0	43,8 $\pm$ 0,48	8,4
высота, см	9,0	14,1	11,8 $\pm$ 0,14	9,4
толщина, см	4,2	7,3	5,7 $\pm$ 0,08	10,9
Длина головы, см	5,5	8,3	6,9 $\pm$ 0,08	9,2
Коэффициент упитанности	1,3	2,0	1,7 $\pm$ 0,02	5,5
Индекс:				
прогонистости	3,9	4,2	3,7 $\pm$ 0,03	5,5
толщины тела, %	10,8	15,2	12,9 $\pm$ 0,13	7,4
длины головы, %	14,1	17,6	15,7 $\pm$ 0,11	5,3
Плодовитость:				
рабочая, шт.	1975,0	6393,0	3991 $\pm$ 137,80	26,3
относительная, шт/кг	1409,0	4114,0	2849 $\pm$ 77,80	20,8
Масса икринки, мг	36,0	63,3	50,4 $\pm$ 0,88	13,4
Продуктивность, г/кг	74,0	242,0	166,1 $\pm$ 4,74	21,7

Таблица 53

**Характеристика трехгодовалых самок первого созревания
(поздняя группа)**

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	1182,0	2800,0	1844,4 $\pm$ 47,74	19,4
длина, см	40,0	54,0	48,2 $\pm$ 0,37	5,7
высота, см	10,5	15,0	12,6 $\pm$ 0,13	7,9
толщина, см	4,9	8,0	5,9 $\pm$ 0,07	9,2
Длина головы, см	6,4	8,5	7,6 $\pm$ 0,07	6,5
Коэффициент упитанности	1,0	1,9	1,6 $\pm$ 0,02	10,3
Индекс:				

Продолжение табл. 53

1	2	3	4	5
прогонистости	3,5	4,7	3,9 $\pm$ 0,03	6,2
толщины тела, %	9,5	14,8	12,3 $\pm$ 0,13	8,0
длины головы, %	14,1	17,5	15,7 $\pm$ 0,09	4,5
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2975,0	7069,0	4510 $\pm$ 100,80	16,7
относительная, шт/кг	1351,0	3607,0	2500 $\pm$ 61,90	18,5
Масса икринки, мг	40,0	66,7	52,6 $\pm$ 0,70	10,0
Продуктивность, г/кг	76,0	231,0	150,6 $\pm$ 3,87	19,2

Таблица 54

**Характеристика четырехгодовалых самок третьего созревания
(ранняя группа)**

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1867,0	3525,0	2374,5 $\pm$ 74,10	15,3
длина, см	49,5	61,0	53,8 $\pm$ 0,61	5,5
высота, см	12,2	15,5	13,7 $\pm$ 0,16	5,7
толщина, см	5,5	7,5	6,3 $\pm$ 0,10	7,8
Длина головы, см	7,2	10,5	8,6 $\pm$ 0,15	8,5
Коэффициент упитанности	1,3	1,9	1,5 $\pm$ 0,03	8,7
Индекс:				
прогонистости	3,3	4,6	3,9 $\pm$ 0,04	5,8
толщины тела, %	10,7	14,0	11,8 $\pm$ 0,14	6,0
длины головы, %	14,4	18,8	15,9 $\pm$ 0,20	6,1
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4294,0	9005,0	6085 $\pm$ 293,70	23,7
относительная, шт/кг	1855,0	3614,0	2564 $\pm$ 97,80	18,7
Масса икринки, мг	44,6	56,2	50,8 $\pm$ 0,65	6,3
Продуктивность, г/кг	112,0	235,0	149,8 $\pm$ 6,35	20,8

Таблица 55

**Характеристика четырехгодовалых самок второго созревания
(поздняя группа)**

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1541,0	3613,0	2522,1 $\pm$ 48,23	16,3
длина, см	48,0	64,0	55,8 $\pm$ 0,33	5,0
высота, см	11,2	16,0	13,8 $\pm$ 0,11	6,9
толщина, см	5,3	8,0	6,6 $\pm$ 0,07	9,1
Длина головы, см	7,7	10,5	9,2 $\pm$ 0,06	6,0
Коэффициент упитанности	1,1	2,0	1,4 $\pm$ 0,02	10,6
Индекс:				
прогонистости	3,2	4,8	4,1 $\pm$ 0,03	6,3
толщины тела, %	9,5	13,9	11,8 $\pm$ 0,11	7,9
длины головы, %	14,7	18,6	16,5 $\pm$ 0,08	4,4
Плодовитость:				
рабочая, шт.	3097,0	10015,0	5425 $\pm$ 153,10	24,1
относительная, шт/кг	1244,0	3838,0	2162 $\pm$ 51,80	20,5
Масса икринки, мг	48,1	83,3	66,2 $\pm$ 0,86	11,1
Продуктивность, г/кг	87,0	335,0	165,2 $\pm$ 3,80	19,7

Таблица 56

**Характеристика пятигодовалых самок четвертого созревания
(ранняя группа)**

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	1722,0	4806,0	3329,4 $\pm$ 68,05	16,6
длина, см	50,0	69,0	60,8 $\pm$ 0,44	5,8
высота, см	11,5	17,5	15 $\pm$ 0,13	6,8
толщина, см	5,5	8,3	6,9 $\pm$ 0,07	7,9
Длина головы, см	8,8	12,5	10,4 $\pm$ 0,10	8,0
Коэффициент упитанности	1,2	1,8	1,5 $\pm$ 0,01	8,3
Индекс:				

Продолжение табл. 56

1	2	3	4	5
прогонистости	3,5	5,0	4 $\pm$ 0,02	5,2
толщины тела, %	9,6	13,5	11,4 $\pm$ 0,10	7,0
длины головы, %	14,3	19,2	17,1 $\pm$ 0,12	6,0
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4828,0	15314,0	8382 $\pm$ 266,90	25,9
относительная, шт/кг	1321,0	3612,0	2528 $\pm$ 63,00	20,2
Масса икринки, мг	38,5	67,6	54,2 $\pm$ 1,09	11,8
Продуктивность, г/кг	90,0	228,0	156,8 $\pm$ 4,59	18,3

Таблица 57

**Характеристика пятигодовалых самок третьего созревания
(поздняя группа)**

Показатели	Min	Max	$\bar{X} \pm m_x$	V, %
Размеры тела:				
масса, г	1821,0	4500,0	3122,9 $\pm$ 80,56	19,5
длина, см	52,0	68,0	60,9 $\pm$ 0,43	5,4
высота, см	10,3	17,0	14,8 $\pm$ 0,18	9,1
толщина, см	5,5	8,5	6,9 $\pm$ 0,10	10,4
Длина головы, см	9,5	12,3	11 $\pm$ 0,09	6,4
Коэффициент упитанности	0,9	1,7	1,4 $\pm$ 0,02	11,1
Индекс:				
прогонистости	3,7	5,94	4,1 $\pm$ 0,04	8,2
толщины тела, %	9,0	13,8	11,4 $\pm$ 0,13	8,8
длины головы, %	16,1	19,8	18 $\pm$ 0,13	5,3
Плодовитость:				
рабочая, шт.	4028,0	12135,0	7652 $\pm$ 254,60	25,1
относительная, шт/кг	1639,0	4674,0	2471 $\pm$ 69,70	21,3
Масса икринки, мг	44,2	79,4	61,2 $\pm$ 1,09	13,4
Продуктивность, г/кг	105,0	351,0	175,6 $\pm$ 4,56	19,7

Икра от впервые созревающих рыб в рыбоводных целях, как правило, не используется. Низкое качество ее, по-видимому, в основном обусловлено малым и несбалансированным содержанием питательных веществ. Это подтвердили результаты опытной инкубации икры двухгодовалых рыб. Средняя масса икринок у двухгодовалых ранней группы составляла 25 мг, и жизнеспособных эмбрионов получено не было. В трехгодовалом возрасте более жизнеспособными оказались эмбрионы повторно нерестящейся ранней группы (90% против 60%), несмотря на то, что средняя масса икринок была выше ($p < 0,01$) у впервые созревших самок поздней группы (см. табл. 52, 53).

Сравнивали также качество потомства, полученного от пятигодовалых самок, по выживаемости и темпу роста на ранних этапах развития. Выживаемость эмбрионов и личинок в обеих группах была сходной, а в дальнейшем — несколько выше в ранней группе. Стартовые различия между группами по массе тела личинок, предопределенные размером икринок, сохранялись как на личиночной, так и мальковой стадии развития. Так, в период перехода на смешанное питание личинки по средней массе в поздней группе были крупнее личинок ранней группы на 17,3% (125 и 106,6 мг), возрасте трех месяцев — на 19% (2,5 и 2,1 г).

Таким образом, ранняя и поздняя группы рыб довольно сильно различаются по рыбоводно-биологическим параметрам. Первая группа, созревая раньше на год, увеличивает срок эксплуатации самок, имея хорошие рыбоводные показатели уже в трехгодовалом возрасте. Вторая, созревая позже, имеет более высокий темп роста на втором году жизни. Такие различия позволяют разделить породу на две составляющие по возрасту созревания. Однако это станет только первым этапом совершенствования породы. Внутри рано созревающей группы имеется высокое разнообразие рыб по массе тела и репродуктивным показателям. В трехгодовалом возрасте варибельность по этим признакам на 30-50% выше, чем в поздно созревающей группе (см. табл. 52, 53). Это позволяет рассчитывать на достаточно высокую эффективность селекции внутри рано созревающей группы. Поскольку направлением использования этого подтипа может стать производство икры, главными селекционными признаками должны быть репродуктивные. В частности, увели-

чение размера икринок позволит улучшить показатели роста за счет получения более крупной молодежи.

Комбинационная способность форели Росталь

Как известно, при межвидовых и даже внутривидовых скрещиваниях в некоторых случаях проявляется эффект гетерозиса (Кирпичников, 1960, 1987; Андрияшева, 1971). Обнаруживался он и при скрещивании стальноголового лосося и радужной форели (Канидьев, Сычев, 1975).

Исследования по гибридизации стальноголового лосося с радужной форелью были проведены в период с 1979 г. по 1982 г. При этом была изучена сочетаемость двух форм радужной форели (так называемых «местной» и «датской») с двумя формами стальноголового лосося («финским» и «чернореченским»). Всего, таким образом, было исследовано восемь реципрокных гибридов и четыре материнские формы (Терентьева, 1980, 1983).

Оказалось, что эффект гетерозиса по темпу роста и выживаемости наблюдался только у гибрида «финского» стальноголового лосося с «датской» радужной форелью (ФЛ х ДФ). Выживаемость эмбрионов этой помеси была выше, чем у «финского» стальноголового лосося и «датской» радужной форели на 5 и 12% соответственно. Во время массового вылупления личинки гибрида ФЛ х ДФ превосходили по массе тела родительские формы и все остальные варианты скрещиваний, а также более экономно (на 15-30%) расходовали запасные питательные вещества.

Значительным было преимущество сеголеток гибрида ФЛ х ДФ по темпу роста — они превосходили по средней массе тела родительские формы на 15%.

Проявление гетерозиса у гибрида «финского» стальноголового лосося при скрещивании с радужной форелью подтвердило правильность выбора именно этой группы стальноголового лосося в качестве объекта для дальнейшей работы.

В 1990-е годы наряду с ремонтно-маточным стадом форели Росталь в ФСГЦР содержались стада форели Рофор и Дональдсона. При созревании производителей форели Росталь пятого поколения селекции были изучены комбинационные способности всех породных групп. На инкубацию заложили икру чистых форм (здесь и

далее: Росталь — СС, Рофор — ФФ, Дональдсон — ДД) и реципрокных гибридов (первыми указаны материнские формы): Росталь х Рофор (СФ), Росталь х Дональдсон (СД), Рофор х Росталь (ФС), Рофор х Дональдсон (ФД), Дональдсон х Росталь (ДС) и Дональдсон х Рофор (ДФ). Группы оценивали по выживаемости на разных этапах онтогенеза и темпу роста сеголеток.

Эмбрионы и личинки помеси СФ отличались стабильно высокой выживаемостью, большей, чем материнских форм и остальных помесей. Хорошей выживаемостью характеризовались также помеси ФД и ФС. В результате выход сеголеток (от заложенной на инкубацию икры) гибрида СФ более чем на 30% превысил показатель худшей группы (форель Дональдсона). На втором месте по этому показателю находился гибрид Рофор х Росталь (табл. 58).

Таблица 58

Рост и выживаемость форели Росталь, Рофор, Дональдсона и их реципрокных гибридов

Показатели	СС	ФФ	ДД	СФ	СД	ФС	ФД	ДС	ДФ
Выживаемость, %:									
эмбрионов	83	86	71	88	84	89	79	73	
личинки	86	87	85	92	88	90	91	84	89
молоди	89	91	89	92	91	90	92	90	89
сеголеток	96	94	85	96	89	95	89	93	94
за весь период	61	64	46	72	60	68	66	56	54
Масса сеголеток, г	42	41	43	51	45	47	38	41	43

Лучший темп роста также был выявлен у рыб помеси СФ (рис. 3). В результате выращивания сеголетки этой группы были на 9-34% крупнее остальных (см. табл. 58).

Производственная проверка полученных результатов была проведена в условиях рыбхоза «Отрадное». Испытывали гибрид форели Росталь на Рофор. Контролем служила форель Рофор как традиционный объект рыбоводства.

По массе тела сеголетки гибрида превосходили радужную форель на 30, по выживаемости — на 6% (табл. 59).

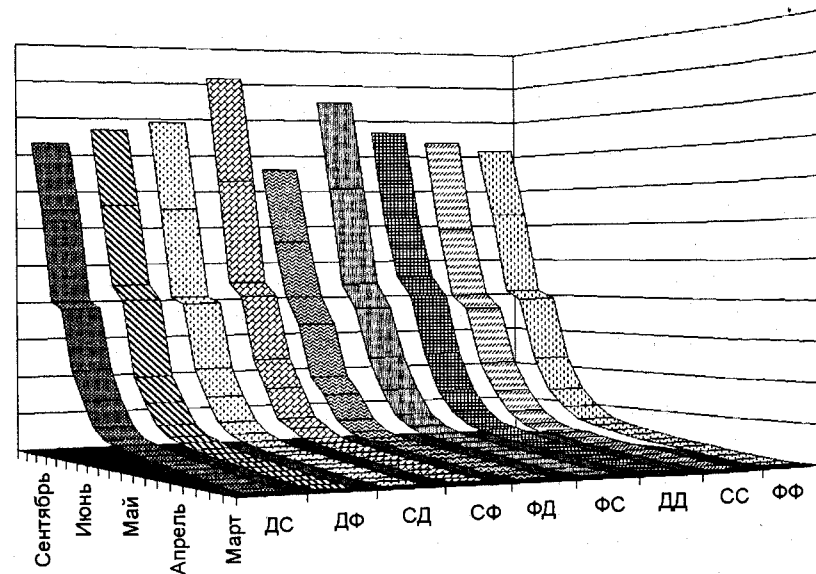


Рис. 3. Темп роста сеголеток форели Росталь (С), Рофор (Ф), Дональдсона (Д) и их реципрокных гибридов

В двухлетнем возрасте средняя масса тела помесных рыб достигла 200 г, тогда как у форели Рофор этот показатель составил лишь 150 г.

Таблица 59

Характеристика сеголеток радужной форели и гибрида (СФ)

Группа	Длина тела		Масса тела		Упитанность		Среднесуточные приросты, %	Выживаемость, %
	$\bar{X} \pm m_x$, см	V, %	$\bar{X} \pm m_x$, см	V, %	$\bar{X} \pm m_x$, см	V, %		
Крупная группа								
Гибрид	9,6+0,20	15	10,5+0,62	40	1,3+0,02	9	6,5	84
Форель	8,2+0,24	17	8+0,53	54	1,2+0,02	12	5,3	81
Мелкая группа								
Гибрид	7,2+0,14	14	5,4+0,28	40	1,3+0,01	8	6,0	78
Форель	6,8+0,12	12	4,2+0,25	42	1,3+0,03	16	5,8	72

В целом за выращивание выживаемость рыб помесной группы оказалась на 10, а средняя масса тела — на 30% выше, чем у форели.

ли Рофор, т.е. использование в качестве посадочного материала 100 тыс. шт. молоди гибрида средней массой около 1 г при товарном выращивании даст дополнительно 7,5 т товарной продукции.

Направления использования

Структура породы позволяет использовать ее по двум направлениям. Для товарного выращивания в холодноводных хозяйствах с преимущественно подземным водоснабжением целесообразно применять чистопородный посадочный материал. К подземным источникам водоснабжения относятся ключи, родники, почвенно-грунтовые воды и артезианские скважины. В качестве рыбоводных емкостей, как правило, используются пруды и бассейны различной конструкции. Характерными для таких хозяйств являются незначительные колебания температуры воды в пределах физиологического оптимума для радужной форели (8-14°). Кроме того, как правило, эти воды свободны от взвесей, они не являются источниками паразитарных и инфекционных заболеваний. При относительно устойчивом температурном режиме рост форели не прекращается в течение всего года. В отличие от озерных холодноводных хозяйств этого типа характеризуются относительной стабильностью условий внешней среды. В этом случае, как показывает опыт животноводства, разводимые объекты могут отличаться меньшим разнообразием, но хорошо выраженной специализацией.

В рыбоводстве такой породой является форель Росталь. В таких условиях она имеет преимущество по темпу роста и выживаемости перед другими более гетерогенными породами. Особенно заметно преимущество породы Росталь при выращивании крупной, половозрелой рыбы благодаря ее высокой плодовитости. У созревших самок 18-19% от массы тела составляет икра, тогда как у беспородных рыб этот показатель равен 14-15, а у породы Рофор — 16-17%. При выращивании чисто самоцельного посадочного материала добавочные 2% означают, что производство 100 т товарной рыбы дополнительно дает 2 т товарной икры. В стоимостном выражении это соответствует 20 т рыбы.

В случаях, когда колебания абиотических факторов (температуры воды, ее газового и химического состава) более существенны, что характерно для наиболее распространенных в России садковых

озерных хозяйств, предпочтительнее использовать помеси между породами Росталь и Рофор. Наличие эффекта гетерозиса по темпу роста, особенно по выживаемости, подтверждает опыт выращивания гибрида в рыбоводных хозяйствах Ленинградской области.

В настоящее время ФСГЦР поставляет товарным форелевым хозяйствам исключительно гибридный посадочный материал (Росталь х Рофор и Рофор х Росталь). Ежегодно реализуется 1-2 млн шт. икры на стадии пигментации глаз (в том числе чисто самоцельное потомство) и около 2 млн шт. молоди.

Заключение

Анализ данных литературы и результатов первого этапа собственных исследований показал, что стальноголовый лосось — перспективный объект индустриального рыбоводства. Он отличается высокими потенциями роста и хорошей жизнеспособностью, производители — высоко плодовиты. При скрещивании стальноголового лосося с радужной форелью наблюдается эффект гетерозиса. Были изучены морфобиологические особенности стальноголового лосося исходного стада и показана перспективность его использования в качестве объекта индустриального рыбоводства. Вместе с тем оказалось, что его генетические потенции не всегда реализовались из-за низкого уровня племенного дела и биотехнических мероприятий в рыбоводных хозяйствах. Это предопределило необходимость проведения с ним селекционно-племенной работы и выбор в качестве основных селекционных признаков темпа роста, общей жизнеспособности, плодовитости (так называемых хозяйственно-полезных признаков) и комбинационной способности.

При работе с исходным стадом выяснилось, что массовый отбор по выживаемости, плодовитости и темпу роста позволяет поддерживать высокую гетерогенность стада, но не приводит к прогрессу по этим признакам. Это связано с их полигенной природой и, как следствие, низкой наследуемостью. В связи с этим в основу создания новой породы — Росталь (ропшинский стальноголовый) был положен один из методов индивидуального отбора — семейная селекция. Схема создания породы методом семейной селекции с применением близкородственных скрещиваний в ряду поколений и жестким отбором лучших по хозяйственно-полезным признакам

семей и рыб разного возраста внутри них была разработана и осуществлена в форелеводстве впервые. Одновременно была уточнена методика проведения массового отбора по массе тела.

Проведенная работа показала высокую эффективность индивидуального отбора при создании породы форели. Было выявлено, что наиболее важными селекционными признаками при этом являются темп роста, выживаемость на разных стадиях онтогенеза и плодовитость производителей. Эти признаки одновременно являются хозяйственно-полезными и фитнес-признаками (показателями приспособленности к условиям обитания). Отбор на племя семей, лучших по выживаемости и темпу роста молоди, а также отбор внутри семей производителей с высокими показателями репродуктивности предотвращают появление негативных последствий близкородственных скрещиваний при создании породы форели методом сиб-селекции.

Изучение динамики эффективности селекции в ряду поколений показало, что максимальный скачок параметров происходит у потомства выбранных в стаде производителей-основателей отводки. В дальнейшем от поколения к поколению эффект селекции уменьшается.

Экспериментальные исследования и опыт товарного выращивания межпородных помесей Росталь х Рофор и Рофор х Росталь показали наличие эффекта гетерозиса по выживаемости и скорости роста.

Таким образом, в результате многолетней селекционной работы в Ропше создана порода форели Росталь, характеризующаяся высокими рыбоводными показателями при разведении в холодноводных хозяйствах с подземным водоснабжением (темпом роста и выживаемостью). Высокая пластичность нехарактерна: оптимальный температурный режим выращивания — 6-15°C. Порода требовательна к соблюдению биотехники. По возрасту и сроку созревания в нерестовом сезоне не отличается от породы Рофор (январь-март). Отличительной особенностью является очень высокая плодовитость, поэтому лучше всего ее использовать в хозяйствах, специализирующихся на производстве посадочного материала (в качестве материнской формы кросса), а также икры для промышленной переработки.

Литература

1. Агрба М. А. Рыбоводное освоение стальноголового лосося на Чернореченском форелевом хозяйстве// Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — Т. 97. — С. 183-186.
2. Александров А. К., Карпевич А. Ф., Строганова Н. З. Основные итоги и перспективы акклиматизации гидробионтов в водоемах страны// Результаты работ по акклиматизации водных организмов. — СПб., 1995. — С. 15-27.
3. Алendorф Ф. У., Риман Н. Генетическое управление воспроизводством рыбных стад// Популяционная генетика и упр. рыбным хозяйством. — М.: Агропромиздат, 1991. — С. 177-198.
4. Андрияшева М. А. Проявление гетерозиса у рыб и его использование в рыбоводстве // Изв. ГосНИОРХ. — 1971. — Т. 75. — С. 100-113.
5. Андрияшева М. А. Актуальные проблемы разведения и селекции сиговых рыб// Биология сиговых рыб. — М.: Наука, 1988. — С. 192-204.
6. Андрияшева М. А., Черняева Е. В. Последствия инбридинга у пеляди (*Coregonus peled* Gm.)// Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, 1985. — Вып. 228. — С. 23-33.
7. Арнольд И. Н. Основы прудового хозяйства. — Л., Сельхозиздат, 1931.
8. Бабушкин Ю. П. Продуцирование спермы самцами радужной форели разных групп и возрастов// Изв. ГосНИОРХ, 1974а. — Т. 97. — С. 115-121.
9. Бабушкин Ю. П. Сравнительная морфологическая характеристика самцов разных породных групп радужной форели// Вопр. ихтиологии. — 1974б. — №14, 5 (88).
10. Бабушкин Ю. П., Савостьянова Г. Г., Чапская М. К. Качество спермы у производителей различных групп радужной форели// Изв. ГосНИОРХ, 1971. — Т. 74.
11. Богданов А. С., Дорошев С. И., Карпевич А. Ф. Опытная перевозка *Salmo gairdneri* Richardson и *Roccus saxatilis* из США для акклиматизации в водоемах СССР// Вопр. ихтиологии. — 1967. — 7, 1 (42).
12. Боровик Е. А. Радужная форель. — Минск, Наука и техника, 1969. — 156 с.
13. Бурмакин Е. В. Акклиматизация пресноводных рыб СССР// Изв. ГосНИОРХ, 1963. — Т. 53. — С. 3-7.
14. Виноградов В. К. Основные аспекты проблемы освоения представителей североамериканской ихтиофауны в рыбном хозяйстве внутренних водоемов СНГ// Результаты работ по акклиматизации водных организмов. — СПб., 1995. — С. 85-89.

15. **Воробьева Н. К.** Аквакультура лососевых в Заполярье// Тез. докл. 8 съезда Гидробиологического о-ва РАН. — Калининград, 2001. — С. 24-25.
16. **Воробьева Н. К.** Технология форелевого фермерства в прибрежных водах Белого моря// Пробл. воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях. — Материалы науч. конф. — Петрозаводск, 2002. — С. 202-205.
17. **Голод В. М.** Задачи и пути селекционной работы с радужной форелью в тепловодном рыбоводстве// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1988. — Вып. 274. — С. 82-89.
18. **Голод В. М.** Форель Рофор// Выведение новых пород рыб. — 2001. — С. 24-41.
19. **Голод В. М.** Предпосылки селекции форели// Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. — М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2005. — С. 26-110.
20. **Голод В. М., Терентьева Е. Г.** Форель Росталь// Выведение новых пород рыб. — 2001. — С. 113-132.
21. **Голод В. М., Никандров В. Я., Терентьева Е. Г., Шиндавина Н. И.** Селекционно-племенная работа с радужной форелью. — СПб., 1995. — 29 с.
22. **Грачева М. Н.** Современное состояние и перспективы развития форелевого хозяйства в СССР// Труд. совещ. по вопр. прудового рыбоводства. — М., 1952. — С. 107-116.
23. **Грачева М. Н.** Основные принципы выращивания радужной форели// Труд. совещ. по рыбоводству. — М., 1954а. — С. 381-385.
24. **Грачева М. Н.** Метод выращивания товарной радужной форели в два года// Фонды ГосНИОРХ, 1954б.
25. **Грачева М. Н.** Биологические основы выращивания радужной форели// Автореф. дис... канд. наук. — М., 1955.
26. **Грачева М. Н.** Перспективы форелеводства в Ленинградской области// Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ. — Л., 1956. — № 1-2. — С. 34-36.
27. **Дементьева Н. В., Терлецкий В. П., Тыщенко В. И., Белаш Д. Э., Голод В. М., Терентьева Е. Г.** Генетическое разнообразие и дивергенция некоторых видов и пород лососевых рыб// Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. — М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2005. — С. 188-195.
28. **Дрягин П. А.** Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР// Изв. ВНИОРХ, 1953. — Т. 32. — С. 10-98.
29. **Ильин Б. С.** Ихтиофауна Северной Америки как источник рекрутов для акклиматизации// Тр. ВНИРО, 1960. — Т. 43. — Вып. 1. — С. 31-65.
30. **Исаков А. А.** Рыбоводно-биологическая характеристика самок ремонтно-маточного стада стальноголового лосося (*Salmo gairdneri* Rich) в

условиях тепловодного хозяйства// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1982. — Вып. 187.

31. **Канидьев А. Н., Сычев Г. А.** Жизнестойкие гибриды радужной форели и стальноголового лосося// Рыболовство и рыбоводство, 1975. — № 1. — С. 12-13.

32. **Карпевич А. Ф.** Теория и практика акклиматизации водных организмов. — М., 1968. — 432 с.

33. **Карпевич А. Ф., Горелов В. К.** Некоторые теоретические аспекты и результативность акклиматизации гидробионтов// Результаты работ по акклиматизации водных организмов. — СПб., 1975. — С. 5-15.

34. **Кирпичников В. С.** Организация племенного дела в карповодстве// Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ, 1960. — Вып. 11. — С. 38-40.

35. **Кирпичников В. С.** Методы проверки производителей по потомству в карповых хозяйствах// Изв. ГосНИОРХ, 1966. — Т. 61.

36. **Кирпичников В. С.** Генетика и селекция рыб. — М., 1987. — 520 с.

37. **Кожин Н. И.** Теоретические основы искусственного рыборазведения// Теорет. основы рыбоводства. — М.: Наука, 1965. — С. 85-91.

38. **Котова Н. И.** Выращивание молоди стальноголового лосося (*Salmo gairdneri* Richardson) до стадии сеголетка с целью акклиматизации в водоемах Прибалтики// Тез. докл. к совещ. по обмену опытом в форелеводстве. — Л., 1972.

39. **Крупкин В. З.** Биотехнические основы комбинированного выращивания форели и карпа в условиях тепловодных хозяйств// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1982. — Вып. 187.

40. **Крупкин В. З., Перлова И. Н., Серебрянников С. С., Сулимов А. С., Чаплыгин В. М.** Выращивание маточного стада и получение потомства радужной форели в условиях Волгореченского тепловодного хозяйства// Тез. докл. совещ. по пробл. «Научн. основы и перспективы рыбоводства в садках и бассейнах». — Л., 1978.

41. **Крупкин В. З., Перлова И. Н., Сулимов А. С., Черевко К. П.** Комбинированный метод товарного выращивания садковой форели в условиях тепловодных хозяйств// Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. — Л., 1978. — С. 22.

42. **Кудерский Л. А.** О биологических основах и эффективности акклиматизационных работ во внутренних водоемах// Изв. ГосНИОРХ, 1973. — Т. 84. — С. 5-17.

43. **Кязимов И. Б., Сафаров Д. И.** Выращивание молоди стальноголового лосося в Азербайджане// Рыбное хоз-во. — 1973. — № 10.

44. **Леманова Н. А., Слуцкий Е. С.** Сроки массового отбора радужной форели// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1982. — Вып. 183. — С. 141-147.

45. Леманова Н. А., Слуцкий Е. С. Методические указания по проведению раннего массового отбора при формировании ремонтно-маточных стад радужной форели. — Л., 1984.

46. Никандров В. Я. Выбор и оценка элитных самцов радужной форели по качеству их потомства// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1982. — Вып. 188. — С. 27-37.

47. Никандров В. Я. Характеристика самцов радужной форели ропшинского стада// Тез. докл. к совещ. «Биологические ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера». — Петрозаводск, 1981. — С. 131-132.

48. Никандров В. Я., Слуцкий Е. С., Образцов А. Н. Методические указания к отбору самцов радужной форели по размерам тела, показателям сперматокрита и относительной плодовитости при рыбоводной и селекционно-племенной работе. — Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1985. — 5 с.

49. Новокшенов Ю. Д., Безруков Н. П. Экспериментальное выращивание двухлеток стальноголового лосося в зоне Среднего Поволжья// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1981. — Вып. 166. — С. 28-31.

50. Паавер Т. К. Внутривидовая генетическая изменчивость карпа и радужной форели по биохимическим маркерам// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1987. — Вып. 261. — С. 51-59.

51. Паавер Т. К. Электрофоретическая изменчивость белков и генетические особенности выращиваемых в СССР породных групп и стад радужной форели// Вопр. ихтиологии. — 1988. — Т. 28. — Вып. 4. — С. 595-603.

52. Пестрикова Л. И. Выращивание форели и особенности ее адаптации в прибрежной зоне Баренцева моря// Марикультура в прибрежной зоне сев. морей. — Сб. ст. Поляр. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океаногр. — Мурманск, 2000. — С. 50-57.

53. Пестрикова Л. И. Особенности форелеводства в прибрежной зоне Баренцева моря// Пробл. воспр-ва, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях. — Материалы научн. конф. — Петрозаводск, 2002. — С. 211-213.

54. Савостьянова Г. Г. Сравнительная характеристика различных групп радужной форели// Генетика, селекция и гибридизация рыб. — М., 1969а. — С. 243-251.

55. Савостьянова Г. Г. Рыбохозяйственная оценка различных групп радужной форели// Рыбохозяйственное изучение внутр. водоемов. — Л., 1969б. — С. 25-27.

56. Савостьянова Г. Г. Массовый отбор в форелеводстве// Генетика. — 1969в. — Т. 5 — № 7.

57. Савостьянова Г. Г. Сравнение нескольких племенных групп радужной форели по их рыбохозяйственной ценности// Изв. ГосНИОРХ, 1971. — Т. 74. — С. 87-103.

58. Савостьянова Г. Г. Методические указания по проведению селекционно-племенной работы в форелеводстве. — Л., 1974.

59. Савостьянова Г. Г. Происхождение, разведение и селекция радужной форели в СССР и за рубежом// Изв. ГосНИОРХ, 1976. — Т. 117. — С. 3-13.

60. Савостьянова Г. Г., Терентьева Е. Г. Характеристика производителей стальноголового лосося, выращенного в садках// Тез. докл. X сес. ученого совета по пробл. «Биологические ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера». — Сыктывкар: Изд. Коми фил. АН СССР, 1977. — С. 138-139.

61. Слуцкий Е. С. Одомашнивание рыб// Сб. науч. тр. ГосНИОРЗ, 1987. — Вып. 258. — С. 29-36.

62. Слуцкий Е. С., Леманова Н. А. Ранний массовый отбор в селекции форели// Тез. докл. Всесоюз. семинара по интенсификации форелеводства. — М., 1987. — С. 55-56.

63. Степанова Г. А. Характеристика производителей форели по некоторым рыбоводно-физиологическим показателям// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979. — Вып. 139. — С. 130-137.

64. Сычев Г. А. Сравнительный анализ гибридной молодежи стальноголового лосося и радужной форели по некоторым биологическим признакам// Тр. ВНИРО, 1977. — Т. 126. — С. 85-88.

65. Терентьева Е. Г. Рыбохозяйственная характеристика самок различных групп стальноголового лосося// Тез. докл. совещ. по пробл. «Науч. основы и перспективы рыбоводства в садках и бассейнах». — Л.: ГосНИОРХ, 1978. — С. 69-70.

66. Терентьева Е. Г. Опыт гибридизации стальноголового лосося и радужной форели// Рыбохозяйственное изучение внутр. водоемов. — ГосНИОРХ, 1980. — Сб. 28. — С. 22-27.

67. Терентьева Е. Г. Сравнительная характеристика стальноголового лосося, радужной форели и их реципрокных гибридов// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1983. — Вып. 195. — С. 19-26.

68. Терентьева Е. Г., Голод В. М. Товарное выращивание гибрида стальноголового лосося и радужной форели в условиях рыбоводства «Отрадное»// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1985. — Вып. 235. — С. 128-135.

69. Терентьева Е. Г., Агибайлов В. В., Цыкунов А. В. Рыбоводно-биологическая характеристика самцов ропшинских пород форели// Докл. Первой Всерос. конф. «Генетика, селекция и воспр-тво рыб». — СПб, 2002а. — С. 67-69.

70. Терентьева Е. Г., Пенкова Е. П., Голенко Л. П. Рыбоводно-биологическая характеристика самок ропшинских пород форели//Докл. Первой Всерос. конф. «Генетика, селекция и воспр-во рыб». — СПб, 2002б. — С. 63-66.

71. Терлецкий В. П., Дементьева Н. В., Тыщенко В. И., Белаш Д. Э., Голод В. М., Терентьева Е. Г., Яковлев А. Ф. Использование метода фингерпринтинга ДНК для изучения генетического разнообразия популяций и пород радужной форели// Докл. Первой Всерос. конф. «Генетика, селекция и воспр-во рыб». — СПб., 2002. — С. 43-46.

72. Чаплыгин В. М., Рассказова И. Е. Рыбоводно-биологическая характеристика самцов радужной форели в условиях тепловодных хозяйств// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1982. — Вып. 187.

73. Черняева Е. В. Последствия инбридинга у пеляди. I. Выживаемость потомства инбридных самок первого и второго поколений инбридинга в эмбриогенезе// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1986. — Вып. 253. — С. 119-130.

74. Черняева Е. В. Инбридинг у пеляди// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1987. — Вып. 261. — С. 21-30.

75. Черняева Е. В., Мельникова Е. Л. Последствия инбридинга у пеляди *Coregonus peled* Gm. III. Рыбоводно-биологическая характеристика самок третьего поколения инбридинга// Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1991. — Вып. 307. — С. 105-115.

76. Чечун Т. Я., Стоматова Е. Д. Сравнительные данные по росту и плодовитости стальноголового лосося *Salmo gairdneri gairdneri* Rich. на экспериментальном кефалевом заводе и в Чернореченском форелевом хозяйстве// Тр. ВНИРО, 1979. — Т. 138. — С. 82-91.

77. Чечун Т. Я., Агрба М. А., Голышева Е. А. Характеристика роста стальноголового лосося и радужной форели// Рыбное хоз-во. — 1979. — № 7. — С. 29-30.

78. Шатуновский М. И., Агрба М. А., Котова Н. И. Перевозка и акклиматизация стальноголового лосося в СССР// Тр. ВНИРО, 1970. — Т. 76.

79. Allendorf F. W., Utter F. M. Gene duplication in the family Salmonidae. III. Linkage between two duplicated loci coding for aspartate aminotransferase in the cutthroat trout (*Salmo clarki*)// Hereditas. — 1976. — № 8. — P. 19-24.

80. Allendorf F., Utter F. Population genetics of fish// Fish Physiology. — 1979. — V. 8. — P. 407-454.

81. Aulstad D., Kittelsen A. Abnormal body curvatures of a rainbow trout (*Salmo gairdneri*) inbred fry// J. Fish. Res. Bd. Can., 1971. — V. 28. — P. 1918-1920.

82. Ayles G. B. Influence of the genotype and the environment on growth and survival of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in central Canadian aquaculture lakes// Aquaculture. — 1975. — № 6(2). — P. 181-188.

83. Chakraborty R., Jin L. A unified approach to study hypervariable polymorphisms: statistical considerations of determining relatedness and population distances // In: DNA fingerprinting: state of the science. — 1993. — Basel. — Birkhauser Verlag. — 567 p.

84. Davis B. C. Disc-electrophoresis. II. Method and application to human serum protein// Ann. N.Y. Acad. Sci. — 1964. — № 121. — P. 404-427.

85. Dolan J. J., Piper R. G. Hatchery and field evaluation of four strains of rainbow trout, *Salmo gairdneri*// U.S. Fish Wildl. Serv. — Bozeman Inform. Leaflet., 1979. — № 10. — 17 p.

86. Dollar A. M., Katz M. Rainbow trout brood stocks and strains in American hatcheries as factors in the occurrence of hepatoma// Prog. Fish-Cult., 1964. — № 26 (4). — P. 167-174.

87. Donaldson L. R. Selective breeding of salmonid fishes// Marine aquaculture. — 1970. — P. 147-181.

88. Donaldson L. R. and Olson P. R. Development of rainbow trout brood stock by selective breeding // Trans. Am. Fish. Soc. — 1955. — V. 85. — P. 93-101.

89. Embury G. C., Hayford C. O. The advantage of rearing brook trout fingerlings from selected breeders// Trans. Am. Fish. Soc. — 1926. — № 55. — P. 135-148.

90. Flick W. A., Webster D. A. Production of wild, domestic, and inter-strain hybrids of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in natural ponds// J. Fish. Res. Board Can. — 1976. — № 33 (7). — P. 1525-1539.

91. Gall G.A.E., Gross S. J. A genetics analysis of the performance of three rainbow trout brood stocks// Aquaculture. — 1978. — № 15 (2). — P. 113-127.

92. Gjerde B., Gunnes K., Gjerdem T. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout// Aquaculture. — 1983. — V. 34 (3-4). — P. 327-332.

93. Greene C. W. Results from stocking brook trout of wild and hatchery strains at Stillwater Pond// Trans. Am. Fish. Soc. — 1951. — № 81. — P. 43-52.

94. Haskell D. C. Comparison of the growth of lake trout fingerlings from eggs taken in Seneca, Saranac, and Raquette Lakes// Prog. Fish-Cult. — 1952. — № 14. — P. 15-18.

95. Kincaid H. L. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*)// J. Fish. Res. Bd. Can. — 1976a. — V. 33 (11). — P. 2420-2426.

96. Kincaid H. L. Effects of inbreeding on rainbow trout population// Trans. Amer. Fish. Soc. — 1976b. — V. 105 (2). — P. 273-280.

97. Kincaid H. L. Rotational Line Crossing: an approach to the reduction inbreeding accumulation in trout brood stocks// The Progr. Fish Culturist. — 1977. — V. 39 (4). — P. 179-181.

98. Kincaid H. L. Trout strain registry// National fisheries center-Leetown. — U.S. Fish and wildlife service, 1981. — Route 3, box 40. — 118 p.

99. **Kincaid H. L.** Inbreeding in fish population used for aquaculture// Aquaculture. — 1985. — V. 33. — P. 215-227.

100. **Kincaid H. L.** Development of strain registry for trout species used in the management of United States fisheries // Pros. Word Symp. on Selection. — Hybridization, and Genetic Engineering in Aquaculture, Bordeaux. 27-30 May, 1986. — Vol. II. — Berlin, 1987. — P. 417-430.

101. **MacCrimmon H. R.** World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*)// J. Fish. Res. Board Can. — 1971. — № 28 (5). — P. 663-704.

102. **MacCrimmon H. R.** World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): further observations// J. Fish. Res. Board Can. — 1972. — № 29 (12). — P. 1788-1791.

103. **MacGregor R. B., MacCrimmon H. R.** Meristic variation among world hatchery stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson// Environ. Biol. Fishes. — 1977a. — V. 1 (2). — P. 127-143.

104. **MacGregor R. B., MacCrimmon H. R.** Evidence of genetic and environmental influence on meristic variation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*// Environ. Biol. Fishes. — 1977a. — V. 1 (2). — P. 25-33.

105. **Moav R., Wohlfarth G.** Breeding schemes for the genetic improvement of edible fish// Progr. Report, 1962. — Jerusalem, 1963. — P. 1-40.

106. **Moav R., Wohlfarth G.** Genetic improvement of yield in carp. — In.: FAO Fish. Repts (44). — Rome, 1968. — V. 4. — P. 12-29.

107. **Moav R., Brody T., Wohlfarth G., Hulata G.** Application of electromagnetic genetic markers to fish breeding. Part I. Advantages and methods// Aquaculture. — 1976, № 9 (3). — P. 217-228.

108. **Needham P. R., Behnke R. J.** The origin of hatchery rainbow trout// Prog. Fish-Cult. — 1962. — № 24 (4). — P. 156-158.

109. **Peacock A. C., Bunting S. L., Quenn K. G.** Serum protein electrophoresis in acrilamide gel: patterns from normal human subjects// Science, 1965. — № 147. — P. 1451-1452.

110. **Piper R., Osborne M.** Evaluation of selected strains of rainbow trout// U.S. Fish Wildl. Serv. — Prog. Rep. Fish Cult. Develop. Center. — Bozeman, 1976. — 27 p.

111. **Reinitz G. L., Orme L. E., Lemm C. A., Hitzel F. N.** Differential performance of four strains of rainbow trout reared under standardized conditions// Prog. Fish-Cult. — 1978. — № 40 (1). — P. 21-23.

112. **Schaperclaus W.** Lehrbuch der Teichwirtschaft. — Berlin, 1961.

113. **Scott W. B., Crossman E. T.** Freshwater fishes of Canada // J. Fish. Res. Bd of Can. — 1975. — V. 184.

114. **Terletski V. P., Tycshenko V. U., Dementieva N. V., Belash D. E., Terentieva E. G., Golod V. M.** Molecular genetic analysis of population pa-

rameter in selected breeds of Salmon// Vortragstagung der DGfZ/und der GfT am 17/18, September 2003 in Göttingen, D 25.

115. **Utter F. M., Hodgins H. O.** Biochemical genetic variation at six loci in four stocks of rainbow trout// Trans. Am. Fish Soc. — 1972. — № 101 (3). — P. 494-502.

116. **Utter F. M., Allendorf F. W., Hodgins H. O.** Genetic variability and relationships in Pacific salmon and related trout based on protein variations// Syst. Zool. — 1973. — № 22 (3). — P. 257-270.

117. **Wales J. H.** General report of investigation on the McCloud River Drainage in 1938// Calif. Fish Game. — 1939. — № 25 (4). — P. 272-309.

118. **Withler G. L.** Variability in the life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) along the Pacific coast of North America// J. Fish. Res. Bd of Can. — 1966. — V. 23, № 3. — P. 360.

119. **Wolf L. E.** Development of disease-resistant strains of fish// Trans. Am. Fish. Soc. — 1954. — № 83. — P. 342-349.

СОЗДАНИЕ, СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ И ПОДДЕРЖАНИЕ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ В ПЛЕМЕННЫХ ХОЗЯЙСТВАХ

В.Я. Никандров, Н.И. Шиндавина

Р а з д е л 1. Некоторые вопросы методологии селекционной работы в племенных хозяйствах

Племенным заводам принадлежит ведущая роль в развитии аквакультуры нашей страны. Крупные племзаводы служат главным источником не только племенного, но и посадочного материала, и от их деятельности зависит эффективность работы товарных хозяйств. Маточные стада, входящие в их состав, составляют наиболее ценную часть генофонда разводимых рыб и одновременно являются основными ресурсами селекции. В этой связи именно на этих предприятиях научное обеспечение комплекса рыбоводных и селекционных работ приобретает ведущее значение (Никандров, 2002).

Основные задачи организации селекционно-племенной работы в племенных хозяйствах могут быть сформулированы следующим образом:

- разведение маточных стад пород, линий и породных типов в «чистоте» с сохранением генетического разнообразия, присущего каждому селекционному достижению, на стабильном уровне. Поддержание признаков, определяющих однородность, отличимость и стабильность селекционного достижения согласно его описанию;

- совершенствование селекционных достижений;

- выведение новых селекционных достижений;

- перспективное планирование селекционно-племенной работы с большим массивом племенного поголовья для получения высококачественного посадочного материала, удовлетворяющего потребностям товарных хозяйств;

- совершенствование биотехники содержания рыб.

При обосновании планов селекционной работы в условиях крупных племенных хозяйств в зависимости от количества разводимых пород, их численности и структуры маточных стад необхо-

димо определить цели и задачи, связанные с поддержанием, или совершенствованием селекционного достижения, или планами выведения новой породы.

Другим не менее важным аспектом организации селекционного процесса является перспективное планирование использования имеющихся пород в качестве единого рыбоводного комплекса. Необходимо особо подчеркнуть, что несомненным преимуществом создания комплекса пород в одном хозяйстве является возможность удовлетворения потребности товарных хозяйств в разные сезоны года, а также применения генетического потенциала селекционных достижений и для других целей, например, получения эффекта гетерозиса при скрещивании производителей разных пород, выведения новых селекционных достижений с желательными свойствами и т. д.

Селекционно-племенная работа в условиях крупных племенных хозяйств на примере племзавода «Адлер»

При составлении перспективного плана селекционно-племенной работы форелеводческого племзавода «Адлер» были выбраны главные цели селекционного процесса — разработка и внедрение схемы крупномасштабной селекции (КМС) как способа наиболее эффективного использования наследственного потенциала высокопродуктивных пород и промышленных кроссов в форелеводстве Российской Федерации. В ходе реализации намеченной программы была обоснована возможность осуществления КМС в форелеводстве; проведен поиск объектов разведения и изучены их биологические особенности; разработана методология разведения форели в условиях крупномасштабного производства; созданы маточные стада пород радужной форели, биологические особенности которых наиболее полно соответствуют задачам КМС; предложена концепция качественного улучшения генофонда культивируемой форели (Никандров и др., 2002а,б; Никандров, Шиндавина, 2005).

Определяющими факторами успешного функционирования всех звеньев КМС на племзаводе были признаны создание и функционирование такой организации племенного дела, которая в максимальной степени учитывала бы потребности товарных форелевых хозяйств разных типов. В этом случае при планировании селекци-

онных мероприятий особое внимание уделяли созданию или совершенствованию таких отводок, линий или пород, которые соответствовали технологической специфике конкретных товарных хозяйств или отвечали меняющимся потребностям рынка. Очевидно, что подобная задача могла быть решена только при наличии в племенном хозяйстве ресурсов селекции в виде сбалансированной и внутренне соподчиненной системы пород и крупных субпородных образований.

Для формирования необходимых ресурсов селекции был осуществлен поиск пород и форм радужной форели. На этом этапе исследований был обобщен весь доступный материал, опубликованный по характеристике пород и маточных стад радужной форели, имеющийся в стране. Для апробации выбрали импортные формы форели, завезенные в 1970-1980 гг., а также аборигенные породные формы, прошедшие длительный путь разведения в разных хозяйствах нашей страны, но происхождение которых установить уже невозможно.

Апробация этих пород и форм форели в условиях племзавода «Адлер» показала, что лучшими рыбоводными показателями отличались производители форели Дональдсона, Камлоопс, форели племзавода «Адлер» и стальноголового лосося. Они характеризовались лучшими показателями скорости роста и рабочей плодовитости, отличались скороспелостью.

Наличие комплекса породных групп вызвало необходимость сформулировать единую концептуальную рыбоводно-селекционную задачу, в основу которой был положен принцип наиболее полного использования биологического потенциала культивируемых объектов с целью получения максимального экономического эффекта (Никандров, Шиндавина, 1995). Основные принципы реализации такой задачи были сформулированы следующим образом.

С производственной точки зрения ведущей задачей является выращивание за максимально короткие сроки крупной, достигшей половой зрелости форели массой не менее 1,5-2 кг, так как рыбы такого размера пригодны для дальнейшей переработки, а известно, что переработанная продукция существенно повышает экономические показатели производства. Кроме того, от созревших самок можно получать не только племенную, но и пищевую икру — сба-

лансированный диетический и деликатесный продукт, стоимость которого превышает стоимость мяса рыбы. В этом случае экономическая эффективность выращивания форели может быть увеличена почти в 1,5 раза при тех же расходах кормов и использовании рабочей силы. Следовательно, методология селекции форели должна быть основана на сопряженном отборе по массе тела и рабочей плодовитости. В качестве сопутствующих направлений были выбраны ускорение полового созревания самок для сокращения сроков получения товарной продукции и сохранение высокого уровня выживаемости потомства как критерия качества производителей. Биотехника содержания форели должна способствовать наиболее полной реализации генетических потенциалов рыб к ускоренному росту и повышению плодовитости.

Второе, не менее важное направление деятельности крупного племенного хозяйства связано с разнообразием природных и технологических условий работы товарных форелевых хозяйств — потребителей посадочного материала. Форелевые хозяйства в Российской Федерации расположены в контрастных климатических зонах и почти во всех регионах страны. Они используют воду из озер, рек, водохранилищ, морских заливов, грунтовых и подземных горизонтов, водоемов-охладителей тепловых объектов. Начальные этапы рыбоводного цикла в хозяйствах различных типов приходится на разные сезоны, и поэтому посадочный материал требуется практически в течение всего года. В связи с этим одна из основных задач, стоящих перед племзаводами и хозяйствами-репродукторами, заключается в круглогодичном производстве посадочного материала и, следовательно, разведении пород с чередующимися друг за другом нерестовыми циклами для планомерно-го обеспечения товарных хозяйств племенной икрой, личинками и молодь в сроки, совпадающие с оптимальным технологическим режимом конкретного хозяйства. Применение таких схем выращивания способствует повышению скорости роста рыб, выживаемости и устойчивости к заболеваниям за счет того, что ранние и последующие этапы развития проходят на фоне благоприятных для данного хозяйства температур. Не менее важным является и то, что выращивание пород форели со следующими друг за другом сроками полового созревания обеспечивает наиболее полную загрузку рыбоводного оборудования и служит предпосылкой для организа-

ции непрерывного производства товарной продукции. В этом случае главным направлением селекции следует признать отбор производителей по срокам созревания в нерестовом сезоне. Как видно, результаты селекции по технологическому признаку — срок нереста в нерестовом сезоне — вполне сопоставимы с решением задач увеличения общей продуктивности. Такое селекционное направление являлось новым для отечественного форелеводства, в связи с чем были разработаны научно-методические и практические способы ее осуществления (Никандров и др. 2001; Никандров, 2002).

Если рассматривать организационный аспект такого селекционного направления, то наиболее простым решением, казалось бы, является разведение пород с различными сроками нереста в разных племенных хозяйствах. Однако с точки зрения использования научного потенциала и материальных ресурсов подобное решение нерационально. Несомненно, что максимального эффекта можно достичь в случае их концентрации в крупном племенном хозяйстве, производственные и технические возможности которого должны отвечать следующим требованиям:

иметь в наличии маточные стада разных пород, численность и биологические особенности которых позволяют осуществить намеченные программы селекции;

располагать рыбоводными сооружениями и оборудованием для производства посадочного материала в количествах, необходимых для обеспечения потребностей товарных хозяйств сразу нескольких регионов;

использовать источники водоснабжения, которые исключают возможность возникновения и распространения эпизоотий.

Таким образом, для осуществления программы КМС была сформулирована общая задача селекции, которая заключается в формировании маточных стад пород форели, производители которых характеризуются высокими показателями массы и рабочей плодовитости. Кроме того, время созревания рыб этих пород должно соответствовать началу технологического цикла товарных хозяйств разных типов.

При реализации намеченных работ два основных метода селекции — отбор и скрещивание — остаются главенствующими, однако в зависимости от конкретной цели методические приемы и способы их осуществления могут отличаться. Важнейшими элемента-

ми селекционного процесса остаются оценка, отбор и подбор пар производителей для их последующего скрещивания.

Обоснование критериев оценки рыб

Систематическая оценка особей маточного стада является основополагающим элементом селекционного процесса. Данные, полученные в ходе исследования, позволяют выявить уровень изменчивости рыб, составляющих породу, определить границы отбора производителей при формировании маточных стад и их подбора для скрещиваний. Оценку проводят по количественным и качественным признакам.

К количественным относят большинство хозяйственно-полезных признаков, определяющих общую продуктивность, а также ряд технологических признаков. Они характеризуются полигенным наследованием. Их проявление в значительной мере обусловлено влиянием внешней среды. Для характеристики породы по количественным признакам чаще всего применяют биометрические параметры: среднюю арифметическую, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации.

Качественные признаки четко выражены в фенотипе, и их проявление вызвано одним или несколькими генами. К ним относят окраску тела, группы крови, белковые полиморфные системы и т. д. На фенотипические проявления качественного признака мало влияют условия внешней среды. Для характеристики пород по этим признакам используют частоты генов и генотипов, а также специальные методы биологической статистики.

Благодаря целенаправленному искусственному отбору в процессе создания селекционных достижений производители маточных стад племенных хозяйств являются носителями уникальной генетической информации, и ее сохранение — ведущая задача селекционеров. Поэтому систематический мониторинг маточных стад по комплексу признаков отличимости, однородности и стабильности каждого селекционного достижения является обязательным элементом племенной работы, связанной с поддержанием породы. В структуру мониторингового изучения должны быть включены периодическая генетическая паспортизация и, что особенно важно, оценка производителей по качеству потомства, так как это наибо-

более надежный критерий оценки племенной ценности производителей разводимых маточных стад.

Следует особо подчеркнуть, что при разработке общей схемы селекционно-племенной работы обоснованный выбор обязательных критериев оценки и отбора производителей необходим не только для рационального подбора родительских пар и постановки скрещиваний, но и для выявления различий между породами. Последнее особенно важно в случае создания комплекса пород в одном хозяйстве, так как дифференцированная информация о породах позволяет с наибольшей эффективностью использовать каждую из них в товарном рыбоводстве.

В ряде случаев набор признаков, подлежащих оценке, необходимо расширить с целью углубленного изучения динамики роста в онтогенезе, особенностях нереста, развития воспроизводительной системы, адаптации к условиям искусственного разведения и т.д. Анализ данных, полученных в ходе систематических исследований, позволит получить необходимую информацию о биологической структуре сообщества разводимых рыб и выделить потенциальные объекты селекции: отводки, линии или отдельные группы рыб. Таким образом, появляется возможность наметить пути совершенствования или выведения новых селекционных достижений. Кроме того, привлекая методы смежных дисциплин, таких как эмбриология, физиология, биохимия и т. д., можно расширить число ведущих факторов, определяющих методологию разведения на конкретных этапах рыбоводного процесса.

Результат селекции в значительной степени зависит от числа признаков, по которым ведется селекция. Практика животноводства показывает, что чем меньше признаков учитывается при отборе, тем быстрее достигается цель селекции. Однако односторонняя оценка, связанная с ограничением числа признаков при проведении отбора, может привести к отрицательным последствиям — снижению жизнеспособности животных. Чтобы избежать селекционной депрессии отбор проводят по нескольким признакам, опираясь на результаты бонитировки, т. е. комплексной оценки животных по совокупности признаков и распределения их на классы или группы в соответствии с этой оценкой.

Для систематической оценки рыб были выбраны признаки, наиболее важные как с точки зрения изучения биологии объекта раз-

ведения, так и с позиций экономической перспективности селекции по какому-либо признаку.

Для определения интервалов отбора производителей в рыбоводной практике используют, главным образом, нормативные показатели, т. е. конкретные величины, содержащиеся в инструкциях и рекомендациях. Между тем опыт показывает, что в отдельных хозяйствах вследствие разных условий содержания рыбы могут существенно различаться по массе тела, плодовитости, срокам созревания и т.д. Поэтому предложили использовать не фиксированные нормативные величины, а показатели, которыми определяется характер распределения рыб по данному признаку в конкретных условиях выращивания, а именно: среднюю величину ($\bar{x}$) и стандартное отклонение (σ). Благодаря использованию безразмерных величин оценка производителей приобретает универсальный характер и может быть применена для характеристики производителей независимо от особенностей биотехники выращивания маточных стад (Шиндавина, 1995).

Хозяйственно-полезные признаки

Масса тела — интегрирующий показатель, отражающий прирост биомассы в конкретных условиях содержания. Именно масса тела служит общепринятым критерием оценки и отбора при селекции животных на ускорение темпа роста. Темп роста в значительной степени зависит от внешних факторов, составляющих среду обитания. Из них наиболее существенными являются температурный режим, количество и качество пищи, плотность посадки рыб (Cho, 1992; Hörstgen-Schwark, 1993).

Наследуемость массы тела у рыб невысока и составляет в среднем $h^2=0,23$, изменяясь в пределах от 0,14 до 0,38. При этом у самцов она оказалась выше, чем у самок (Gjedrem, 1992; Hörstgen-Schwark, 1993; Su, 1996; Su et al., 2002). В ряде исследований было показано, что даже при низкой наследуемости этого признака возможна достаточно эффективная селекция рыб по массе тела. Примером может служить создание быстрорастущей породы форели Дональдсона (Donaldson and Olson, 1955). Увеличение массы тела рыб в возрасте 2,5 года на 4,3% каждый год наблюдали в результате селекции в двух генерациях рыб (Gjerde, 1986). Положительная

селекция по массе тела была продемонстрирована при выведении отечественных пород радужной форели Адлер, Рофор и Росталь, у которых высокий темп роста закреплен в ряду поколений (Голод, 2001; Голод, Терентьева, 2001; Никандров и др., 2002б).

Перспективность отбора по массе тела у радужной форели была подтверждена рядом исследований, в которых были выявлены генетические корреляции между массой тела рыб в разном возрасте. Довольно слабые корреляции на ранних этапах развития (от 0,2 до 0,6) усиливались с возрастом рыб (от 0,7 до 0,9) и достигали высокого уровня при наступлении половозрелости (Gall and Gross, 1978; McKay et al., 1986; Su et al., 2002). Кроме того, селекция рыб по массе тела в молодом возрасте способствовала более раннему созреванию, а также улучшению их продуктивных качеств (Tveranger, 1985; Crandell and Gall, 1993а,б; Su et al., 2002).

При установлении границ отбора производителей по этому признаку руководствовались следующим. Во-первых, отбор особей-рекордистов редко приводит к успеху, так как быстрый рост может быть обусловлен не высоким обменом, а агрессивным характером поведения и, в этом случае, наследуемость высокой скорости роста может быть ниже, чем в среднем по популяции. Отбор «минус-вариант» быстро приводит к измельчению стада и противоречит общей цели селекции. Наиболее предпочтителен отбор из модального класса. Он носит стабилизирующий характер и сохраняет необходимое генетическое разнообразие. Селекция по этому признаку возможна до наступления нереста. Учитывая то обстоятельство, что оценку самок и самцов проводят по комплексу признаков, на этом этапе следует установить такие границы отбора, которые позволили бы сохранить необходимое число рыб для дальнейшей селекции и по другим критериям. Такому условию удовлетворяет интервал от $x-1,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$, поскольку после проведения отбора для дальнейшей работы остается около 70% рыб (Кирпичников, 1979; Рокицкий, 1974, Никандров и др., 1984, 1985).

Линейные параметры тела. Прирост массы сопровождается изменением линейных параметров тела. Наиболее тесная взаимосвязь отмечается между массой и длиной тела: с массой рыб коррелируют высота и толщина тела, а также длина головы (Бабушкин, 1974; Слуцкий, 1978; Никандров, 1981). Абсолютные показатели пластических признаков меняются с ростом и возрастом рыб. Для

того, чтобы сравнивать особей между собой, используют относительные показатели — индексы тела. При отборе рыб по массе тела следует учитывать взаимосвязи морфологических признаков с тем, чтобы не нарушить соотношение между массой тела и экстерьерными показателями.

Поскольку экстерьерные признаки, как правило, тесно коррелируют с массой тела, отбор по линейным параметрам может быть ограничен мягкой отбраковкой особей с нежелательным экстерьером.

Плодовитость самок. Основным показателем, характеризующим репродуктивную способность самок при искусственном разведении, является рабочая плодовитость. Изменчивость ее у форели высока: у самок она колеблется от 20 до 50%, у самцов — от 40 до 70% (Бабушкин, 1974; Никандров, 1981; Яблоков и др., 1982; Образцов, Бабушкин, 1983). Наследуемость этого показателя у рыб составляет $h^2=0,18-0,37$ (Андрияшева, 1978; Кирпичников, 1979). По мнению большинства исследователей, рабочая плодовитость связана с массой тела (Gall, 1975; Савостьянова, Никандров, 1976; Ростовцев, 1991; Bromage et al., 1992; Su et al., 2002 и др.). Величина рабочей плодовитости возрастает с кратностью нереста производителей.

С увеличением возраста и массы тела у самок, как правило, снижается относительная плодовитость — количество икры, продуцируемое на единицу массы тела (Bagenal, 1973; Bromage et al., 1990; Шиндавина, 1995). Например, при исследовании зависимости относительной плодовитости от размера самок было показано, что у рыб, которые весили в среднем 500 г, число икринок относительно массы тела составляло 4000 шт/кг, а у самок с массой тела 3 кг плодовитость снижалась до 2000 шт/кг (Bromage and Sumaranatunga, 1988). Относительная плодовитость входит в число общепринятых в ихтиологии и рыбоводстве характеристик созревших самок и поэтому включена в систему оценки производителей. Однако этот показатель для самок является недостаточно информативным, поскольку не учитывает размер яйцеклеток, который для рыб с крупной икрой, к каким относятся лососевые, имеет существенное значение при оценке репродуктивных признаков.

С учетом поставленной селекционной задачи интервал отбора по плодовитости самок и самцов должен лежать выше средних по-

казателей. При этом принимали во внимание тот факт, что индивидуальная рабочая плодовитость самок, как правило, отрицательно коррелировала с размером икринок, и в случае проведения сопряженного отбора по плодовитости и величине яйцеклеток в число особей, оставленных для дальнейшего воспроизводства, могут войти не все самки с высокой рабочей плодовитостью.

Индекс репродуктивности. В качестве нового селекционного критерия был обоснован и применен в практической селекции индекс репродуктивности (ИР). Измеряется отношением общей массы продуцируемой икры к единице массы тела самки (Nikandrov, Shindavina, 1995). Это производная от массы тела, рабочей плодовитости и величины икринок, т. е. признаков, которые являются определяющими при отборе. Индекс репродуктивности более полно, чем относительная плодовитость, отражает соотношение генеративного и пластического обменов, т. е. биохимические процессы, ход и динамика которых детерминированы генетическими особенностями рыб. Индекс репродуктивности близок к гонадосоматическому индексу (ГСИ), но не является полным его аналогом, так как при вычислении ГСИ используется масса гонад или масса всей икры, находящейся в полости тела, а при определении ИР — масса икры, полученной при отцеживании самки. Между тем известно, что при проведении искусственного нереста, производители способны удерживать от 10 до 20% икры в полости тела (Bromage et al., 1992).

Проведенные исследования показали, что наименьшие значения ИР отмечены у самок, очень крупных по размеру, но с относительно невысокой плодовитостью, т. е. у особей с нежелательным преобладанием пластического обмена над генеративным. Численность таких рыб в стаде колеблется от 10 до 15%. Высокие значения индекса репродуктивности могут встречаться у производителей с большой или средней плодовитостью, но сильно отставших в росте. Количество таких тугорослых самок в стаде достигает 8-12%, и они также подлежат выбраковке. При моделировании схем отбора по ИР, пришли к выводу о том, что интервал отбора должен быть установлен в пределах от (х) и выше.

Масса овулировавших икринок. Этот признак является конечным в репродуктивной характеристике самок и исходным в оценке потомства. Величина зрелых яйцеклеток возрастает с каждой крат-

ностью нереста самок. Наследуемость размера икринок у радужной форели составляет 0,28-0,6 (Gall and Huang, 1988; Su, 1996).

С размером икры у лососевых рыб связывают рост зародышей и личинок (Галкина, 1968; Новоженин, 1972; Казаков, Мельникова, 1980; Стасюняйте, 1983; Donaldson, 1970; Beaham et al., 1985). После перехода личинок на внешнее питание эта взаимосвязь, как правило, утрачивается (Springate and Bromage, 1985; McKay et al., 1986). Некоторые авторы полагают, что уменьшение размера икры сопровождается увеличением смертности эмбрионов (Small, 1979; Pitman, 1979), в то время как другие отрицают влияние размера икры на ее жизнеспособность (Шиндавина, 1986; Glebe et al., 1979; Kato and Kamler, 1983; Thorpe et al., 1984; Springate and Bromage, 1985). Причиной разногласий в выводах могут быть различия в возрасте и размерах исследованных производителей, условиях их содержания и, что наиболее важно, различия во времени отцеживания икры относительно времени завершения созревания самок (Springate and Bromage, 1985; Bromage and Gurnaranatunga, 1988).

Многочисленные исследования показывают, что общая масса икры и масса тела рыб коррелируют между собой (Gall, 1975; Gall and Gross, 1978; Sprigate et al., 1985; Bromage et al., 1992; Huang, and Gall, 1990; Su., 2002). Очевидно, что величина икринки, плодовитость и масса рыб составляют комплекс взаимосвязанных признаков, и при отборе рыб на племя следует помнить, что изменение одного из них может повлечь за собой изменение других. Вместе с тем было показано, что в некоторых линиях и породах форели, особенно у впервые нерестящихся рыб, размер икринок не был связан с размером самок (Bromage et al., 1992). Исходя из этого, было решено провести собственные исследования. При анализе большого фактического материала (53 выборки рыб различных пород и разного возраста) было выявлено, что у одновозрастных самок в 70% случаев масса икринок отрицательно коррелировала с рабочей плодовитостью и только в 40% случаев была положительно связана с массой тела самок. Четко прослеживалось влияние породной принадлежности на этот признак: например, за весь период наблюдений самки форели Камлоопс отличались самой мелкой, а стальноголового лосося — самой крупной икрой среди всех пород. Независимость величины икринок от размеров производителей продемонстрировал опыт с длительным голоданием самок, когда при

значительном снижении массы тела и плодовитости самки продуцировали икру обычного размера (Шиндавина, 2001). Оценка большого количества самок показала, что с величиной яйцеклеток не связаны ни оплодотворяемость, ни выживаемость потомства. Приведенные данные позволили сделать вывод, что изученные характеристики икры вызваны в большой мере эндогенными факторами, т.е. индивидуальными особенностями самок. Кроме того, размер икринок является отличительным признаком породы.

В связи с изложенным для сохранения высокой гетерогенности рыб каждого маточного стада целесообразно отбирать самок по массе икринок из модальной группы в широком интервале от $x-2\sigma$ до $x+2\sigma$, отбраковывая лишь особей с самой мелкой и самой крупной икрой.

Плодовитость самцов. Гонадосоматический индекс у самцов радужной форели составляет обычно 6-8, иногда — 10%. Общее количество сперматозоидов колеблется в пределах $3,5-4,5 \times 10^{10}$ (максимум 8×10^{12}) шт. на 1 кг массы тела. Было показано, что при первом созревании самцы продуцируют меньшее число сперматозоидов, чем в последующие циклы. В период спермации реализуется не вся продукция семенников. У радужной форели выход спермы составляет от 22 до $47 \pm 7\%$ (Billard, 1992).

По объему эякулята у радужной форели была отмечена большая вариабельность, связанная как с индивидуальными особенностями рыб, так и с их породной принадлежностью (Бабушкин, 1974; Gjerde, 1984; Baynes and Scott, 1985).

Рабочая плодовитость самцов вычисляется как произведение величины объема эякулята и концентрации сперматозоидов. Изменчивость рабочей плодовитости у самцов варьирует от 40 до 70% (Бабушкин, 1974; Никандров, 1981; Яблоков и др., 1982; Образцов, Бабушкин, 1983). По объему эякулята также была отмечена большая вариабельность, связанная как с индивидуальными особенностями рыб, так и с их породной принадлежностью (Бабушкин, 1974; Gjerde, 1984). Концентрация спермиев в семенниках радужной форели составляет $5,8 \times 10^{10}$ на 1 г семенника (Billard et al., 1971). Большое разнообразие по этому признаку было выявлено как среди отдельных самцов, так и среди пород и форм радужной форели (Бабушкин, 1974; Образцов, 1985). Концентрация спермиев

может изменяться в течение нерестового сезона, а также с возрастом самцов и кратностью их нереста, но, как правило, не связана ни с массо-размерными характеристиками рыб, ни с объемом эякулята. Вычисление концентрации сперматозоидов с применением камеры Горяева или электрофотокалориметра — трудоемкий и длительный процесс. Эти методы не позволяют за короткое время оценить достаточное количество рыб для постановки необходимых скрещиваний. Предложено использовать в процессе проведения нерестовой кампании более быстрый способ определения концентрации — центрифугирование спермы. Проведенные исследования позволили установить, что между величиной центрифугата (сперматокрита) и концентрацией сперматозоидов имеется тесная взаимосвязь: $r=0,88$ (Никандров и др., 1984, 1985).

Ведущим селекционным критерием у самцов является относительная плодовитость, т.е. рабочая плодовитость, отнесенная к единице массы тела самца. Поскольку при вычислении относительной плодовитости концентрация сперматозоидов выражается через величину сперматокрита, то относительную плодовитость заменили безразмерным показателем *относительной плодовитости*. Индивидуальная проверка производителей показала, что показатель относительной плодовитости не связан с оплодотворяющей способностью спермы (Никандров и др., 1984). Отбор самцов по показателю относительной плодовитости был положен в основу метода линейной селекции радужной форели. При формировании группы элитных самцов отбраковывают тех рыб, у которых величина сперматокрита ниже 15%, а у оставшихся вычисляют показатель относительной плодовитости. Для формирования стада оставляют особей, у которых этот показатель не менее 0,1. Количество таких рыб обычно составляет около 20% от числа всех самцов маточного стада (Никандров, 1985).

Время подвижного состояния, или активность сперматозоидов. По этому признаку оценивают качество спермы, учитывая процент подвижных сперматозоидов и продолжительность их поступательного движения.

Для радужной форели характерен короткий период активности спермиев (менее 30 с) как в пресной воде, так и в солевых растворах. Время подвижного состояния снижается с увеличением температуры воды: вращательное движение длится в среднем 27,5 с при

5° и 19 с при 15°C (Hamor, 1966). Подобные величины, хотя и несколько более высокие (22-25 с) были отмечены при 20°C (Cosson et al., 1985, 1989). На активность спермиев также влияют величина pH и концентрация ионов кальция в составе разбавителя спермы (Baynes et al., 1981; Cosson et al., 1989). Интенсивность движения сперматозоидов, а также их оплодотворяющая способность постепенно снижаются от начала к концу нерестового сезона (Yazbeck-Chemayel, 1975; Moccia and Munkittrik, 1987). Для того чтобы выявить индивидуальные различия самцов по качеству спермы, рекомендуют оценку на оплодотворяющую способность проводить при нескольких разбавлениях (между 10^{-3} и 10^{-5}), а избыток спермы удалять, так как он может снижать процент оплодотворения (Levanduski and Cloud, 1988).

Формирование племенных стад форели в условиях крупных племзаводов

Как уже отмечалось выше, несмотря на конкретность цели селекции она всегда носит комплексный характер, так как без учета проявления других признаков, не подлежащих отбору, ее последствия могут оказаться отрицательными. В этой связи представляются важными последовательность, очередность отбора по признакам, подлежащим изучению.

Эффективность применения *последовательного (тандемного)* отбора повышается, если имеется положительная генетическая корреляция между селекционируемыми признаками. Чаще всего, например, в ходе нереста, отбор проводят одновременно по нескольким признакам. В этом случае целесообразно использовать *метод отбора по независимым уровням*. При этом отборе для каждого признака устанавливаются определенные интервалы отбора. Особи, которые по какому-либо признаку не отвечают установленным требованиям, не допускаются к дальнейшему воспроизводству (Красота и др. 1990; Жебровский 2002).

При разработке схемы формирования ремонтно-маточных стад использовали данные, полученные при оценке производителей радужной форели на Адлерском племзаводе. Намеченные в предыдущих разделах интервалы отбора по ряду признаков и показателей теоретически обоснованы, но их границы должны быть, несомнен-

но, сужены для применения в практической работе. Для этого были рассмотрены некоторые варианты отбора с использованием данных бонитировки двух- и трехгодовалых самок и самцов.

Моделирование отбора двухгодовалых самок. На первом этапе рассматривались варианты отбора рыб по одному из признаков: массе тела, рабочей плодовитости, средней массе икринок. В табл. 1 представлены результаты отбора двухгодовалых, впервые созревших самок ремонтного стада.

Результаты отбора по массе тела показали, что отбор в пределах $x+1\sigma$ и $x+2\sigma$ способствовал увеличению средней массы тела самок на 8,8 и 12,9%, а рабочей плодовитости — на 5 и 7 соответственно (см. табл. 1). При этом значительно возросла средняя масса икринок: на 1,4-2,8%. В то же время вследствие такого отбора снижаются показатели относительной плодовитости на 6,5%. Отбор в интервале $x\pm 1\sigma$ практически не приводит к изменению исследуемых рыбоводных показателей. Таким образом, однократный отбор даже крупных самок сопряжен лишь с незначительным повышением рабочей плодовитости, а также снижает показатели относительной плодовитости, в связи с чем появляется необходимость проведения дополнительного отбора по этим показателям.

Отбор по рабочей плодовитости во всех трех интервалах приводит к росту рыбоводных показателей, за исключением массы икринок. Особенно эффективен отбор самок в интервале x и выше. Например, масса тела отобранных рыб увеличивается на 7,9%, рабочая плодовитость — на 17, относительная — на 10,6%. Однако при этом масса икринок у отобранных самок колеблется в пределах средних величин по стаду. Следовательно, после такого отбора остаются самки, продуцирующие мелкую икру. Возникает необходимость в дополнительном отборе по массе икринок. Поэтому однократный отбор только по рабочей плодовитости недостаточно эффективен.

При отборе по средней массе икринок в интервале $x+1\sigma$ рабочая плодовитость самок повышается на 6,6, а относительная — на 9,4%. Вместе с тем в этом случае масса икринок лишь на 2,8% превышает средние показатели. При отборе рыб в границах $x+2\sigma$ и x и выше рабочая плодовитость равна средней по стаду, и соответственно невысок показатель относительной плодовитости (см. табл. 1).

Анализируя полученные данные, можно прийти к заключению, что однократный отбор только по одному из исследованных признаков неэффективен.

Таблица 1

Рыбоводные показатели двухгодовалых самок форели при однократном отборе по разным признакам

Граница отбора	Количество отобранных рыб, %	Масса тела, г	Средняя масса икринки, мг	Плодовитость		Индекс репродуктивности, г/кг
				рабочая плодовитость, шт.	относительная плодовитость, шт/кг	
Отбор по массе тела ($x=871,25$; $\sigma=155,25$)						
$x + 1\sigma$	32	947	43, 0	3480	4390	187,3
$x + 2\sigma$	42	983	43, 6	3552	4320	186,6
$x + 3\sigma$	72	869	42, 8	3306	4570	194,1
Отбор по рабочей плодовитости ($x=3318,4$; $\sigma=739,09$)						
$x + 1\sigma$	36	908	42,2	3615	4890	204,7
$x + 2\sigma$	44	909	42,2	3782	5140	212,9
x и выше	48	940	42,1	3882	5110	212,0
Отбор по средней массе икринок ($x=42,4$; $\sigma=4,22$)						
$x + 1\sigma$	36	925	43,6	3537	4620	202,1
$x + 2\sigma$	52	906	45,1	3317	4410	198,2
x и выше	54	915	45,4	3298	4350	196,5

Очевидно, что необходим ступенчатый отбор по нескольким признакам. Моделирование такого отбора представлено в табл. 2.

В качестве первого критерия отбора может служить масса (размер) тела рыб, так как селекция по этому признаку возможна до наступления нереста. Учитывая то обстоятельство, что оценка самок будет проведена не по одному признаку, следует на первом этапе отбора по массе тела установить такие границы, которые позволили бы сохранить необходимое число рыб для дальнейшей селекции и по другим критериям. Этому условию удовлетворяет только интервал $x \pm 1\sigma$, который позволяет оставить не менее 70% рыб. Такой отбор отвечает также и общей задаче селекции, согласно которой необходима выбраковка как мелких самок, так и очень

крупных рыб при сохранении самок с рыбоводными показателями, близкими к средним по стаду. Однако при этом не увеличивается средняя масса тела рыб, что противоречит целям практической селекции. Дополнительный анализ данных показал, что целесообразно проводить отбор в интервале от $x-0,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$. В этом случае остается 70% рыб, масса тела которых возрастает на 5%, а репродуктивные признаки остаются близкими к средним значениям по стаду.

Таблица 2

Рыбоводные показатели двухгодовалых самок форели при ступенчатом отборе

Масса		Плодовитость		Индекс репродуктивности, г/кг
тела, г	средняя икринки, мг	рабочая, тыс. шт.	относительная, шт/кг	
До отбора				
870	42	3,3	4,6	194
Первый этап отбора: по массе тела в пределах от $x-0,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$ ($n=68\%$)				
915	43	3,5	4,5	194,7
Второй этап отбора: по рабочей плодовитости и массе икринок, превышающих среднее значение ($n=30\%$)				
960	44,4	3,8	4,9	218,3

Второй этап отбора проводят во время нереста. Отбирают самок, у которых показатели рабочей плодовитости и массы икринок превышают средние значения по стаду (x и выше). В результате отбора остается 30% рыб, у которых масса тела на 10,3%, средняя масса икринок — на 5,7, рабочая плодовитость — на 16,3, и относительная — на 7% превышают средние значения по стаду (см. табл. 2).

Таким образом, формируется элитная группа двухгодовалых самок, оставляемых для воспроизводства в будущем нерестовом сезоне. Этих рыб метят серийной меткой.

Моделирование отбора трехгодовалых самок. Предварительный отбор по массе тела, проведенный среди двухгодовалых рыб, позволяет ограничиться бонитировкой и выбраковкой трехлетних

особей с видимыми дефектами и повреждениями, отставших в росте и мало упитанных рыб. Напряженность отбора может при этом достигать 80%. Результаты отбора представлены в табл. 3.

Таблица 3

Результаты отбора трехгодовалых самок форели

Масса тела, г	σ	CV, %
<i>До отбора</i>		
2580	470,8	18,2
<i>После отбора</i>		
2775	313,7	6,2

После проведенного отбора средняя масса тела увеличилась на 7,6, а разнообразие их по этому признаку снизилось на 6,2%.

Отбор самок по рабочей плодовитости в интервале $x+1\sigma$ приводит к росту репродуктивных показателей на 14,3-17,3% и некоторому снижению массы тела — на 1%. В результате отбора в интервалах $x+2\sigma$ и x и выше увеличиваются все рыбоводные показатели (табл. 4).

Таблица 4

Рыбоводные показатели трехгодовалых самок форели по рабочей плодовитости

Граница отбора	Количество отобранных рыб, %	Масса тела, г	Плодовитость		Индекс репродуктивности, г/кг
			рабочая, тыс. шт.	относительная, шт/кг	
$x+1\sigma$	19	2770	2,8	2,3	168,4
$x+2\sigma$	31	3020	5,8	2,4	174,8
x и выше	34	3000	6,1	2,6	183,8

Особенно значителен рост репродуктивных признаков (на 27,6-30,6%) при отборе рыб в интервале от x и выше. Следовательно, отбор самок в этом интервале рабочей плодовитости очень эффективен после предварительного отбора по массе тела.

Отбор трехгодовалых самок по средней массе икринок не имеет практического значения, так как они продуцируют крупную, полноценную в племенном и рыбоводном отношении икру. Однако

нельзя оставлять на племя таких самок, у которых плодовитость тесно коррелирует с мелкой икрой.

Таким образом, для трехгодовалых рыб целесообразна следующая двухступенчатая схема отбора самок:

перед нерестом необходимо осуществить бонитировку рыб по массе тела, размерам, рабочей плодовитости и отобрать около 80% самок в интервале от $x-0,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$. Во время отбора следует обратить внимание на экстерьерные особенности самок. Согласно данным, приведенным далее, высота и толщина их тела коррелирует с рабочей плодовитостью. Поэтому отбору подлежат высокоспинные, хорошо упитанные особи;

для воспроизводства оставляют особей, рабочая плодовитость которых превышает средние значения по стаду. Эти рыбы составят элитную группу производителей, из числа которых путем дополнительной оценки по относительной плодовитости и индексу репродуктивности будет осуществлен подбор пар для племенной работы.

Моделирование отбора самцов. При проведении отбора среди самцов исходили из задачи формирования группы элитных производителей, некрупных по размеру, но с высокой рабочей плодовитостью (Никандров и др., 1984). Анализ данных бонитировки самцов позволил обосновать схему ступенчатого отбора, представленную в табл. 5.

Таблица 5

Рыбоводные показатели двухгодовалых самцов форели при ступенчатом отборе

Масса тела, г	Объем эякулята, мл	Концентрация спермиев, млн/мм ³	Плодовитость	
			рабочая, млрд шт.	относительная, млрд шт/кг
До отбора (n=100)				
800	8,9	12,2	105,3	145,6
Первый этап отбора: по массе тела $0,5\sigma - x + 1,5\sigma$ (n=68)				
816	8,4	12	96,9	129,8
Второй этап отбора: по объему эякулята выше среднего значения (n=22)				
863	11,4	11,3	125,8	150,3

На первом этапе отбраковывают мелких и крупных самцов (около 30%) и на племя оставляют рыб, масса тела которых не выходит за пределы $x-0,5\sigma$ и $x+1,5\sigma$. При этом происходит снижение рабочей плодовитости (на 8,4%) в основном за счет уменьшения объема эякулята (на 6%). Второй этап отбора по объему эякулята позволяет оставить на племя около 20% самцов, у которых рабочая и относительная плодовитость выше средней по стаду (на 19,5%). В связи с уменьшением средних показателей концентрации спермиев (на 9,3%) в ходе проведения работ самцов визуально оценивают по степени густоты спермы и дополнительной отбраковкой удаляют особей с жидкой спермой. После отбора группу племенных производителей метят серийной меткой и многократно используют для воспроизводства в течение нерестового сезона.

Возрастной подбор производителей. Анализ данных показал, что с возрастом у производителей увеличивается рабочая и снижается относительная плодовитость. Эту важную биологическую закономерность необходимо учитывать при обосновании возрастного подбора производителей маточного стада. Рассмотрим это на примере. Допустим, что плановый сбор икры определен в 10 млн шт. Согласно полученной оценке производителей наиболее высокие показатели относительной плодовитости отмечены у двухлетних самок. Учитывая рабочую плодовитость и среднюю массу тела рыб, можно рассчитать, что для выполнения плана потребуется вырастить около 2,5 т рыб. Однако следует иметь в виду, что не вся икра от двухлетних самок пригодна для рыбоводных целей. Анализ данных показал, что лишь у 40% самок масса икринок превышает среднее значение по всей генерации и может быть использована в рыбоводстве. Таким образом, оставив 40% рыб, потребуется вырастить 6,5 т двухгодовалых самок, на содержание которых будет израсходовано около 6,5 т кормов. В случае эксплуатации трехгодовалых рыб повторного нереста необходимо создать стадо из самок общей массой около 6 т с расходом кормов 6 т. В результате снижения относительной плодовитости у четырехгодовалых самок потребуется уже 8 т рыб и соответственно 8 т кормов. Таким образом, можно прийти к заключению об экономической целесообразности эксплуатации трехгодовалых самок. Кроме того, рыбы этого возраста отличаются высокими рыбоводными показателями, и

именно среди них следует проводить отбор для формирования маточного стада.

Технологические признаки. Им отводят важную и надлежащую роль зарубежные селекционеры, в то время как в отечественном форелеводстве они редко применяются при характеристике маточных стад и еще реже в качестве селекционного критерия.

Скорость полового созревания. Возраст созревания рыб в значительной мере сопряжен с темпом их роста, а также зависит от условий выращивания, в первую очередь, от температурного режима источников водоснабжения (Кирпичников, Шарт, 1974; Проссер, 1977; Новоженин, Сычев, 1980; Зимакова, Кузнецов, 1983; Morrison, Smith, 1986). В холодноводных озерных хозяйствах с сильными сезонными колебаниями температур самки форели достигают половой зрелости обычно не раньше трехгодовалого возраста, а самцы — в двухгодовалом. На год раньше наблюдается нерест у рыб в тепловодных хозяйствах, а также в холодноводных с мало меняющимся температурным режимом, где используются подземные (грунтовые) воды со средней температурой около 10°C (Титарев, 1980; Рыжков, 1982; Gall and Crandell, 1992). Многочисленные исследования показали, что заметное влияние на созревание рыб оказывает также режим кормления (Рекубратский, 1982; Хон и др., 1986; Алешин, Чмилевский, 1987; Jones and Bromage, 1987; Bromage and Cumaranatunga, 1988; Silverstein and Shima, 1994). Наследуемость возраста созревания, установленная из оценки отцовской компоненты, составляет около $h^2=0,2$ (Gjerde and Gjedrem, 1984; McKay et al., 1986). Процесс созревания у лососевых сопровождается снижением скорости роста, и рыбы могут начать нерест раньше, чем достигнут оптимального товарного размера. Однако потери в массе компенсируются получением товарной икры, кроме того, возможна успешная селекция как по темпу роста, так и по времени полового созревания (Никандров и др., 2002б; Donaldson and Olson, 1955). Раннее созревание производителей позволяет сократить интервал между поколениями, что ускоряет темп селекции.

При выращивании сеголеток, годовиков и двухлеток ремонтной группы создают такие условия, при которых возможна наиболее полная реализация потенциалов к ускоренному созреванию и росту (Шиндавина и др., 2000). Количество самок и самцов, созревших в

раннем возрасте, должно составлять 75-85%. Из этих рыб в ремонтное стадо отбирают самок и самцов согласно породному стандарту.

Срок нереста в нерестовом сезоне у радужной форели отличается большим разнообразием как в природных популяциях, так и в маточных стадах при искусственном разведении. О высокой пластичности радужной форели по этому признаку свидетельствует тот факт, что среди существующих форм можно найти рыб, нерестящихся в любом месяце года (Busack and Gall, 1980). Вместе с тем, срок нереста у форели генетически закреплен и является отличительным признаком для каждой популяции или породной группы. Коэффициент повторяемости срока сезонного созревания составляет 0,72-0,73 (Щербенок и др., 1982), а уровень реализуемой наследуемости — 0,5-0,55 (Siitonen and Gall, 1989). Высокий уровень изменчивости и повторяемости по срокам нереста обуславливает эффективную селекцию по этому признаку (Drecun, 1973; Siitonen and Gall, 1989; Sadler et al., 1992). У радужной форели он отличается большим разнообразием как в природных, так и искусственно созданных популяциях. Вместе с тем, этот признак у форели генетически закреплен и является отличительным для каждой популяции или породной группы.

Отбор производителей осуществляют в соответствии с описанием породы или целями селекции по этому признаку. При обосновании интервала отбора производителей по сроку нереста следует учитывать тот факт, что особи, созревшие во время, близкое к масовому нересту, наиболее многочисленны и характеризуются устойчивыми рыбоводными показателями. Кроме того, они отличаются высокой гетерогенностью, поэтому отбор самок и самцов в середине нерестового сезона поддерживает генетический гомеостаз и тем самым однородность, стабильность и отличимость каждой породы. Такая методика отбора применяется в тех случаях, когда благодаря селекции признак «срок нереста в нерестовом сезоне» уже является атрибутом породы. При выведении новых пород требуется обоснование специальных методических приемов.

Отбор самок и самцов в самом начале или конце нереста приведет к уменьшению генетического потенциала маточного стада, что нежелательно в условиях работы крупного племенного хозяйства.

Отбор производителей, относящихся к модальной группе, во второй половине нереста может привести к смещению сезона созревания на более поздние сроки, что не соответствует поставленной селекционной задаче. Следовательно, в целях консолидации производителей по сроку полового созревания необходимо проводить отбор в первой половине нереста. При этом следует выполнить два условия. Во-первых, оценку и отбор производителей надо проводить в сжатые сроки, т. е. разница между закладками первой и последней партий икры для воспроизводства не должна превышать пяти-семи дней, с тем, чтобы избежать разнокачественности племенного потомства по массе и размерам рыб, обусловленной стартовыми различиями. Во-вторых, группа рыб, созревших в нужный срок, должна быть достаточно многочисленной для проведения дальнейших селекционных мероприятий, связанных с оценкой, отбором и формированием семей для воспроизводства.

Оценка племенной ценности производителей. Исследование племенной ценности производителей проводится обычно по качеству их потомства. У рыб смертность наиболее велика на ранних стадиях онтогенеза, с возрастом она снижается. Поэтому в рыбоводстве наиболее распространена оценка на ранних этапах онтогенеза по выживаемости эмбрионов личинок и молоди (Яблоков и др., 1982; Мانتельман, 1983; Шиндавина, 1983; Giedrem, 1983; Linder et al., 1983; Кирпичников, 1987; Шиндавина, Никандров, 1987). Наследуемость выживаемости невысока и колеблется в пределах 0,1-0,2 (Kanis et al., 1976; Giedrem, 1976). Тем не менее жизнеспособность потомства является важнейшим количественным признаком, определяющим племенную ценность производителей и характеризующим уровень генетического гомеостаза в разводимой популяции. Исследование рыб по этому признаку позволяет получать косвенную оценку степени влияния близкородственных скрещиваний, так как инбридинг, в первую очередь, снижает уровень общей жизнестойкости (Кирпичников, 1987; Aulstad et al., 1972; Kincaid, 1976a,b; Gjedre et al., 1983; Leary et al., 1983, 1985). Селекция производителей по выживаемости их потомства позволяет увеличивать конечный выход рыбной продукции и тем самым повышать рентабельность производства.

Осемененную икру от каждой семьи или пары производителей инкубируют отдельно. Оценку семей проводят в два этапа: вначале

по оплодотворяемости икры, а затем по выживаемости эмбрионов. Границы отбора устанавливают на базе нормативных показателей и в соответствии с данными многолетней оценки самок, самцов и семей по качеству потомства. Минимальный уровень оплодотворяемости икры в семьях, оставленных для воспроизводства, должен быть (согласно нормативам) не менее 80-90, а выживаемости эмбрионов — 80-85%. После отбора для дальнейшего воспроизводства должно оставаться 30-35 семей, что достаточно для получения необходимого количества потомства в племенных целях. Такое количество пар производителей обеспечивает минимизацию эффекта генетического дрейфа. Этому же способствует тождественность вклада каждой особи в эффективную численность популяции, так как в семьи отбирают самок со сходными показателями плодовитости и выживаемости потомства (Риман, Аттер, 1991). Кроме того, для снижения негативного влияния инбридинга при скрещиваниях желательно использовать самцов другой генерации, так как такого рода спаривания снижают возможность возникновения генетического дрейфа.

Моделирование отбора семей по качеству потомства. Отбор лучших семей проводили по оплодотворяемости икры и выживаемости эмбрионов. Дальнейший отбор по темпу роста и жизнеспособности потомства невозможен в условиях промышленного производства из-за отсутствия специального рыбоводного оборудования. Границы отбора были установлены на базе нормативных показателей и в соответствии с данными многолетней оценки самок по качеству потомства. Минимальный уровень оплодотворяемости икры в семьях, оставленных для воспроизводства, составляет 90, а выживаемости эмбрионов — 85%.

Анализ результатов скрещиваний показал, что напряженность отбора семей по качеству потомства в значительной мере может зависеть от породной принадлежности рыб, поскольку производители разных пород форели даже в одинаковых условиях содержания различались по показателям жизнеспособности потомства. Таким образом, при постановке скрещиваний и обосновании исходного количества семей, необходимых для воспроизводства каждой породы, следует учитывать как нормативные показатели качества потомства, так и племенную оценку производителей.

Схема формирования ремонтно-маточных стад форели. Обоснованные критерии и границы отбора позволили разработать схему индивидуальной оценки самок и самцов для подбора пар производителей, а также семей с целью формирования племенных стад форели:

самок и самцов оценивают по скорости полового созревания в двухгодовалом возрасте. Отбору в ремонтное стадо подлежат только особи, созревшие в этом возрасте;

рыб оценивают по сроку созревания в нерестовом сезоне. Отбору подлежат самки и самцы, созревшие в начале второй четверти нереста;

рыб оценивают по массе тела. Отбирают самок и самцов с показателями массы тела не ниже $x-0,5\sigma$ и не выше $x+1,5\sigma$. Сопутствующими являются показатели высоты и толщины тела;

самок и самцов оценивают по рабочей плодовитости. Отбору подлежат наиболее плодовитые особи с показателями массы икринок, равными и выше средних по стаду. Кроме того, учитывают показатели относительной плодовитости и индекса репродуктивности;

оценку семей проводят в два этапа — сначала по оплодотворяемости икры, а затем по выживаемости эмбрионов.

Предварительно отобранных по массе тела самцов визуально оценивают по объему эякулята и концентрации сперматозоидов.

Комбинационная способность производителей. Оценка производителей по комбинационной способности позволяет выявить наиболее удачные “гетерозисные” сочетания производителей. Различают два типа комбинационной способности: общую и специфическую. Под общей комбинационной способностью понимают среднюю ценность определенной группы во всех возможных ее сочетаниях с другими группами. Специфическая комбинационная способность характеризует продуктивность конкретных гибридных сочетаний. Подбирая отдельных особей или группы рыб по их комбинационной способности, можно получить значительный гетерозисный эффект, повышающий эффективность товарного рыбоводства (Андрияшева, 1966, 1971; Николюкин, 1972; Кирпичников, 1976; Терентьева, 1983; Катасонов, Гомельский, 1991).

Генетические особенности пород. Формирование породы путем последовательного отбора по одному или нескольким призна-

кам и закрепление их в ряду поколений неизбежно сопровождаются изменением генетической структуры селекционируемой группы особей. Необходим генетический контроль, который, во-первых, позволяет избежать нежелательных эффектов, связанных со снижением генетической гетерогенности ремонтно-маточных стад; во-вторых, генетические исследования дают представление о том, в какой момент селекционируемая группа рыб достигает должной степени отличия от родительских форм и других групп особей, позволяющей присвоить ей статус породы. Оценку рыб проводят с помощью различных методов молекулярно-генетического анализа (Барминцев и др., 2003; Davis, 1964). Характеристика генетической структуры пород должна быть представлена в генетическом паспорте.

Статистическая оценка и ведение племенной документации. Ежегодно оценку самок и самцов всех пород и всех возрастных групп, содержащихся в хозяйстве, проводили по экстерьерным и репродуктивным показателям и индексам тела, применяя корреляционный анализ для мониторинга взаимосвязи важнейших признаков в процессе разведения пород. Обширный фактический материал требовал статистической обработки уже в ходе нереста при формировании групп производителей для воспроизводства. С этой целью была разработана компьютерная программа «Электронный бонитировочный журнал», которая после ввода полученных данных за короткий срок позволяет получить оперативную информацию, содержащую все необходимые статистические показатели, а также корреляционную матрицу. Результаты оценки использовали по мере необходимости в текущей работе, а также включали их в банк данных, используемых для мониторинга маточных стад и совершенствования схем селекции.

Биотехника выращивания форели

Для стабилизации достигнутого уровня селекционных показателей все этапы рыбоводного процесса должны проходить на фоне благоприятных условий выращивания и соответствовать технологической специфике хозяйства. В связи с этим был проведен цикл исследований, посвященный биотехнике содержания и организации процессов воспроизводства.

Для более полного раскрытия биологического потенциала производителей были разработаны и успешно апробированы переменные режимы кормления. Суть их заключается в чередовании повышенных и пониженных рационов на разных этапах формирования репродуктивной системы. Поскольку плодовитость самок закладывается в первые месяцы годового репродуктивного цикла, усиленное кормление именно в этот период приводит к быстрому росту рыб (в 1,3 раза) и увеличению плодовитости (в 1,2 раза). Кроме того, возрастает число рыб, созревающих впервые (на 10-12%), а самки характеризуются более дружным нерестом. Уменьшение рациона за три-четыре месяца до нереста не оказывает негативного влияния на качество производителей. Эти данные послужили основой выбора режима кормления рыб старшего ремонта и производителей: их усиленно кормят четыре-шесть месяцев в начале годового репродуктивного цикла (125% от нормы) и сокращают рацион до 75% за три-четыре месяца до начала нереста. При этом суммарное потребление кормов за репродуктивный цикл остается равным нормативному количеству. Предложенная схема кормления имеет важное значение при реализации основной цели селекции, так как позволяет получать максимально возможное количество созревающих и крупных рыб уже на втором году жизни.

Замена естественного нереста искусственным воспроизводством неизбежно связана с потерями в живом материале. Чтобы свести эти потери до минимума, необходима правильная организация работ, учитывающая специфику конкретного предприятия. В хозяйствах с подземными источниками водоснабжения, к которым относится племзавод «Адлер», нерест рыб проходит на фоне сравнительно высоких преднерестовых температур — от 8 до 14°C. Исследования показали, что при обычном просмотре рыб каждые семь-десять дней возможно перезревание части самок причем на ранних стадиях, трудно различимых визуально. Участие таких самок в нересте сопровождается снижением оплодотворяемости икры. Проверка самок не реже 1 раза в три-четыре дня оказалась оптимальной (для данных температурных условий) в условиях Адлерского хозяйства.

Другим фактором, вызывающим снижение процента оплодотворения икры, являются нарушения процесса ее осеменения. Особенно это касается процесса получения оплодотворенной икры для

товарных хозяйств, когда работа ведется с большим количеством производителей. При отцеживании рыб вручную, а также при перемешивании значительных объемов икры может происходить разрушение части икринок. Из поврежденной яйцеклетки выделяется желток, который коагулирует в воде и блокирует спермии. Следствием этого является резкое снижение количества оплодотворенных икринок. Опытным путем было установлено, что, во-первых, объем икры, используемой одновременно (в одной емкости) для осеменения, не должен превышать 2-2,5 л (икра от трех-пяти самок); во-вторых, применение вместо воды специальных оплодотворяющих растворов с оптимальной рН и минеральным составом способно свести до минимума негативные последствия биотехники. Для наших работ лучшим оказался раствор Хамора.

Разрушение оболочки икринок при отцеживании самок наблюдалось также в случае, когда для производителей использовали корма с повышенным содержанием жира — до 20-22%, обычным для зарубежных рецептов. Быстрый рост рыб сопровождался увеличением жира в полости тела и накоплением его в гонадах. Овулировавшие яйцеклетки имели истонченную оболочку и в большом количестве разрушались в процессе осеменения. Оплодотворяемость икры снижалась на 10-30%. При уменьшении содержания жира в этих же кормах до 12-14% количество неоплодотворенных икринок резко сокращалось и достигало нормативного уровня. Было установлено, что содержание жира в кормах, используемых для производителей, не должно превышать 12-14%.

Для инкубации икры применяют различные модификации установок горизонтального типа. Основные их недостатки: небольшая мощность и значительные площади для размещения. Внедрен прогрессивный метод инкубации икры для производственных целей — аппараты вертикального типа (аппараты Вейса) вместимостью 120 л. Загрузка в аппарат составляет 200-250 тыс. икринок. Эти аппараты установлены непосредственно в инкубационно-личиночном цехе, занимают мало места и позволяют одновременно инкубировать 8-10 млн шт. икры, а за нерестовый сезон — около 30-35 млн шт. икринок.

Характеристика хозяйства и условия проведения исследований

Форелеводческий племзавод «Адлер» был создан в 1964 г. Он расположен в долине реки Мзымта, в 12 км от места ее впадения в Черное море. Характерными для климатических условий, определяющих жизнедеятельность рыб этого региона, являются относительная стабильность температурного режима воды, а также значительная продолжительность светового дня в весенне-летние и осенние месяцы года. Водоснабжение осуществляется из артезианских скважин общим дебетом 1-1,2 м/с. Вода полностью соответствует требованиям, предъявляемым к источникам водоснабжения форелевых хозяйств (Титарев и др., 1991). Температура воды в выростных и нагульных прудах меняется в течение года от 8-9 до 15°C. Инкубация икры, выдерживание личинок и выращивание молоди проходят при температуре воды на 1-1,5°C ниже, чем в прудах (табл. 6).

Таблица 6

Температура воды в выростных сооружениях
на Адлерском племзаводе

Рыбовод- ный уча- сток	Среднемесячная температура воды, °C											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Пруды	10,4	10,2	9	8,9	9,6	11,3	13,6	15	14,3	13,2	11,7	10,7
Инкубатор	9,5	9,3	8	8,2	8,7	-	-	-	12,2	10,7	9,7	9,6

Среднемесячная температура воды составляет 11,4°C и является оптимальной для разведения форели. Температурный режим инкубации в период с октября по май, т. е. сезон последовательного созревания самок всех пород и получения от них потомства, благоприятен для развития эмбрионов и личинок (Привольнев, 1969; Игнатьева, 1979; Титарев, 1980).

Ремонтно-маточное стадо содержат в нагульных прудах двух типов. Площадь первых — 600 м², объем воды — около 700 м³, расход воды — 12-14 л/с. Плотность посадки начальная — 2-2,5, конечная — 4,5-5 т. Площадь нагульных прудов второго типа — 900 м² с объемом водной массы около 1000 м³ и расходом воды 14-16 л/с. В них высаживают 2-3 т, а вылавливают 5-6 т рыбы.

Икру от каждой племенной самки инкубируют отдельно в аппаратах Шустера. В них же происходят вылупление личинок и выдерживание их в начальный период эндогенного питания. Переход к активному питанию и выращивание мальков до средней массы тела 1,5-2 г осуществляют в проточных бетонированных бассейнах размерами 7×0,6×0,5 м с плотностью посадки 20-30 тыс. шт/м³. Следующий этап выращивания молоди проводят в выростных прудах площадью 150 м², объемом воды около 150 м³ и расходом воды 8-10 л/с. Плотность посадки не превышает 10 кг/м². После того, как племенная рыба достигнет массы тела в среднем 100 г, ее дальнейшее выращивание осуществляют в нагульных прудах площадью 600 или 900 м² при проточности воды 16 л/с и плотности посадки 5-6 кг/м².

Всех рыб выращивают при соблюдении одинаковых условий биотехники: плотность посадки, температура и проточность воды, режим и нормы кормления.

На племзаводе используют гранулированные форелевые корма финской фирмы «Реху-Райсио» и датской «Биомар». Режим и нормы кормления корректируют в зависимости от температуры воды, возраста и размера рыб в соответствии с нормативами, разработанными фирмами-поставщиками кормов.

Общая численность маточных стад — около 25 тыс. производителей.

Таким образом, производственная база племзавода «Адлер» позволяет реализовать основное положение КМС — организацию племенной работы для обеспечения в необходимых объемах потребности товарных хозяйств в посадочном и племенном материале. Выполняется и другое требование: природные условия и биотехника содержания позволяют выращивать физиологически полноценную и свободную от заболеваний рыбу.

Методы исследования

В связи с тем, что одной из ведущих целей селекционной работы являлось создание комплекса пород с чередующимися сроками созревания производителей в нерестовом сезоне, особое внимание было уделено методике оценки рыб по этому признаку.

Оценку производителей по срокам нереста в нерестовом сезоне проводили исходя из следующих положений. Характер созревания

самок и самцов радужной форели имеет существенные различия. В нерестовом сезоне самцы, как правило, созревают раньше самок, характеризуются более продолжительным нерестом и способны многократно продуцировать сперму. Самкам свойственно одноразовое икрометание, поэтому исследование динамики нереста проводили на основании данных об их созревании. Для оценки различий в сроках нереста исходили из предпосылки, что все рыбы, созревшие в условиях Адлерского хозяйства, подвержены в течение года одинаковым температурным воздействиям. Следовательно, разница в сроках нереста определялась биологическими различиями между породами, а не условиями содержания. Для этого была разработана методика статистической оценки различий пород по срокам нереста в нерестовом сезоне с применением метода средневзвешенной совокупности и условной точки отсчета начала нереста для всего массива исследуемых рыб (Никандров и др., 2001). В качестве условной точки отсчета сроков созревания в каждом году была принята самая ранняя дата нереста за годы наблюдений. Все самки, которые созрели позже, характеризовались некоторой величиной, измеряемой в сутках, которая представляет собой разность между реальным сроком нереста каждой рыбы и условной точкой отсчета. Эта величина может рассматриваться как индивидуальная характеристика особи. По совокупности этих характеристик для каждой породы были вычислены среднее значение (M), его ошибка (m_x) и дисперсия (σ). Величина среднего значения отражает время массового созревания самок какой-либо породы в нерестовом сезоне, что позволяет характеризовать рыб маточных стад по отличиям, однородности и стабильности исследуемого признака, а также объективно сравнить породы по сроку нереста на протяжении ряда лет. В связи с тем, что продолжительность срока нереста может зависеть не только от физиологического состояния, но и от численности нерестовой популяции рыб, оценку этого признака можно получить путем сравнения средних величин срока массового созревания рыб в конкретном нерестовом сезоне. В этом случае также использовали условную точку отсчета, принимая за нее дату появления первых созревших рыб.

Анализ морфометрических признаков выполняли по схеме Правдина (1966), используя 20 пластических и 4 меристических признака, а также количество пилорических придатков.

Оценку самок и самцов по морфометрическим и репродуктивным признакам проводили во время нереста. Каждая выборка рыб состояла не менее чем из 50 самок, что считается достаточным для характеристики селекционированной популяции (Павлов, 1981).

Массо-размерная характеристика самок и самцов включала в себя: массу тела, P ;

длину тела от кончика рыла до конца чешуйного покрова, L ;

длину тела по Смитту — от кончика рыла до развилки на хвостовом плавнике, $L(Sm)$;

длину головы от кончика рыла до конца жаберной крышки, C ;

наибольшую высоту тела, H ;

наибольшую толщину тела, B .

По данным измерений и взвешиваний рассчитывали селекционные индексы: коэффициент упитанности ($K_u=100 P/L$), относительную длину головы ($C/L, \%$), относительную высоту ($H/L, \%$) и относительную толщину тела ($B/L, \%$).

Для репродуктивной оценки самок измеряли рабочую плодовитость Q и среднюю массу икринки $P(eg)$, определяли относительную плодовитость $Q(o)$ и индекс репродуктивности.

Для характеристики самцов использовали значения объема эякулята единовременной порции спермы V , концентрации сперматозоидов (K) и время сохранения ими подвижности, а также вычисляли величины рабочей Q и относительной $Q(o)$ плодовитости. Концентрацию сперматозоидов определяли по показателю сперматокрита (Никандров и др., 1985).

На основании полученных данных методом корреляционного анализа изучали взаимосвязь исследованных экстерьерных и репродуктивных признаков.

Для индивидуальной оценки самок по качеству потомства икру от каждой самки осеменяли спермой пяти-восьми самцов и инкубировали отдельно. Определяли оплодотворяемость икры по количеству развивающихся зародышей в период гастрюляции (%) и выживаемость эмбрионов к моменту вылупления личинок (%).

Весь полученный материал был подвергнут статистической обработке с помощью специально разработанной компьютерной программы. При сравнительной оценке производителей разных пород применяли критерий Стьюдента, при оценке связей признаков —

выборочный коэффициент корреляции (Рокицкий, 1974). В качестве уровня значимости во всех статистических анализах принят 0,05.

При исследовании комбинационной способности производителей осуществляли массовые скрещивания с использованием 25-40 самок и 15-20 самцов каждой породы. Потомство помесей оценивали по выживаемости и скорости роста рыб. Оценку комбинационной способности самок и самцов, принадлежащих к какой-либо породе, проводили с применением формулы модельного отклонения, предложенной Н.Н. Колесником (1964):

$$A = (X/M - 1) \times 100,$$

где A — модельное отклонение, %;

X — значение признака;

M — модельное значение признака.

При расчетах за значение модельного признака принимали среднюю величину, характеризующую случайную выборку исследуемой группы рыб.

Генетическое разнообразие особей маточного стада было изучено с помощью электрофоретического анализа гомогенатов тканей мышц, печени и глаз. Исследованы 300 образцов (по 75 рыб из каждой породы). Были проанализированы 7 белковых локусов: аспартат-аминотрансферазы (AAT-3), глицерофосфатдегидрогеназы (GPD-1), изоцитратдегидрогеназы (IDHP-3, IDHP-4), лактатдегидрогеназы (LDH-5), фосфоглюкомутазы (PGM-1), супероксиддисмутазы (SOD-1). Исследование проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Davis, 1964).

Р а з д е л 2. Порода радужной форели Адлер

История создания породы

Работы по созданию породы радужной форели Адлер были начаты в 1975 г. Исходным материалом послужили три формы радужной форели, завезенные в Адлерское хозяйство в 1967 г.: двухлетки из Чернореченского форелевого хозяйства (Абхазия), икра на стадии пигментации глаз из эстонского рыбхоза «Пылула» и икра так называемой «датской» форели, которая была импортирована в СССР из Дании в 1967 г. С 1973 г. набор объектов разведения в хозяйстве пополнился стальноголовым лососем, который являлся проходной формой форели с быстрым темпом роста и высокой

плодовитостью. Несколько партий оплодотворенной икры стально-голового лосося были получены из американского штата Орегон в 1970-х годах с целью акклиматизации этого вида в естественных водоемах (Шатуновский и др., 1970). В первые годы деятельности рыбхоза при разведении форели в основном использовали метод гибридизации исходных форм. Для воспроизводства отбирали наиболее крупных особей из товарного стада. Селекционную работу в рамках создания породы проводили в два этапа.

На первом этапе была поставлена задача выведения новой формы форели с высокими продуктивными качествами и адаптацией к условиям выращивания. Через три поколения методом воспроизводительного скрещивания было создано исходное маточное стадо. По ведущему рыбоводному показателю — массе тела — производители маточного стада соответствовали принятым в то время нормативам (Савостьянова, 1974), о чем свидетельствуют данные в табл. 7.

Таблица 7

Масса тела производителей исходного маточного стада

Возраст, годы	Масса тела, г	
	самки	самцы
3	1153	1094
4	2328	2227
5	3313	3271

Плодовитость самок была несколько ниже нормативной и составляла от 0,7 до 1,4 тыс. шт. икринок на самку в зависимости от возраста рыб. Большинство производителей созревало на третьем году жизни. Самки характеризовались большим разнообразием по срокам нереста в нерестовом сезоне, который длился четыре месяца — с ноября по март.

Второй этап работ был связан с селекцией на скорость полового созревания и консолидацией исходного маточного стада по признаку — срок нереста в нерестовом сезоне. При обосновании интервала отбора производителей по сроку нереста руководствовались следующими соображениями. Отбор самок и самцов в самом начале или конце нереста приведет к уменьшению генетического потенциала маточного стада, что нежелательно в условиях работы

крупного племенного хозяйства. Использование рыб из модальной группы наиболее целесообразно в связи с тем, что отбор самок и самцов в середине нерестового сезона сохранит устойчивую изменчивость рыб по этому признаку, уровень которой весьма значителен. Отбор производителей, относящихся к модальной группе, во второй половине нереста приведет к смещению сезона созревания на более поздние сроки, что не соответствует поставленной селекционной задаче. Следовательно, для консолидации производителей по сроку полового созревания необходимо проводить отбор в первой половине нереста. При этом следует выполнить два условия. Во-первых, оценку и отбор производителей необходимо проводить в сжатые сроки, т. е. разница между закладками первой и последней партий икры для воспроизводства не должна превышать 5-7 дней, чтобы избежать разнокачественности племенного потомства по массе и размерам рыб, обусловленной стартовыми различиями. Во-вторых, группа рыб, созревших в нужный срок, должна быть достаточно многочисленной для проведения дальнейших селекционных мероприятий, связанных с оценкой, отбором и формированием семей для воспроизводства. Общая численность трехгодовалых самок маточного стада форели Адлер колеблется от 6 до 7 тыс. экз. Анализ распределения частот созревающих самок по срокам нереста в пределах одного сезона показал, что в первой его четверти созревает около 35% самок. После ступенчатого отбора производителей по массе тела и репродуктивным показателям для последующей оценки и подбора пар остается около 30% самок, или 600-700 экземпляров, что является вполне достаточным для поддержания эффективной численности популяции. Следовательно, отбирая рыб в первой четверти нереста, выполняются поставленные условия для успешной оценки и последующего подбора самок и самцов. Вместе с тем необходим контроль за динамикой численности созревающих рыб в этот период для проведения нереста в наиболее ранние сроки в пределах установленного временного интервала.

Ремонтное стадо формировали из рыб, созревших в двухгодовалом возрасте. Для воспроизводства отбирали самок повторного нереста, созревших в первой декаде декабря в промежутке, не превышающем семь дней. Сопутствующим направлением селекции оставался отбор по ведущим хозяйственно полезным признакам (масса тела, рабочая плодовитость, средняя масса икринок и выжи-

ваемость потомства). При формировании маточного стада были использованы методы массового отбора и семейной селекции.

Вполне вероятно, что селекция на ранние сроки созревания в нерестовом сезоне может сопровождаться коррелированным отбором и по некоторым другим признакам, обуславливающим продуктивные качества производителей. В ряде работ было отмечено, что качество производителей, созревающих в начале нерестового сезона, лучше, чем поздно созревающих. Так, Х. Дэвис (1931) указывает на лучшие рыбоводные качества производителей форели, созревающих в начале нерестового периода. Французские исследователи выявили ухудшение качества икры, полученной в конце нерестового сезона в одной из трех исследованных популяций радужной форели (Escaffre, Billard, 1979). В связи с изложенным были исследованы основные рыбоводные показатели у двух- и трехгодовалых самок и самцов форели Адлер, нерестующих в начале, середине и конце сезона.

Сравнительная оценка производителей (табл. 8) показала, что самки, созревающие в начале нереста, не отличались от самок, созревающих в пик нереста, ни по массе тела, ни по рабочей и относительной плодовитости, но несколько уступали им по показателям средней массы икринок ($p < 0,05$) и индексу репродуктивности ($p < 0,05$). В конце нереста созревали самые мелкие самки маточного стада, которые были достоверно меньше по массе тела ($p < 0,001$), но также значительно превышали обе сравниваемые группы по всем репродуктивным показателям ($p < 0,001$). К концу нерестового сезона заметно увеличивалось разнообразие рыб по массе тела и средней массе икринок. Учитывая полученные данные, при селекции рыб на ранние сроки созревания в нерестовом сезоне следует обращать особое внимание на массу икринок, с показателями которой связан также индекс репродуктивности.

Как правило, при воспроизводстве радужной форели для скрещиваний отбирают повторно созревающих самок. Однако в некоторых случаях для ускорения темпа селекции используют двухгодовалых самок во время их первого созревания, если качество икры позволяет получать полноценное потомство. Была проведена сравнительная оценка двухгодовалых самок, созревающих в начале нерестового сезона и во время массового созревания рыб. Результаты представлены в табл. 9.

Таблица 8

Характеристика трехгодовалых самок форели Адлер в разные сроки нерестового сезона

Показатели	Нерест					
	начало n=44		пик n=50		окончание n=17	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Масса:						
тела, г	1725±35,3	13,4	1826±38,2	14,8	1398±70,7	20,7
средняя икринки, мг	74,8±1,22	10,9	79,2±1,14	10,2	56,9±2,25	16,2
Плодовитость:	3138±103,9	22,0	3299±93,9	20,1	4247±201,9	19,5
рабочая, шт.						
относительная, шт/кг	2114±85,0	26,7	2147±68,1	22,4	3803±217,1	23,3
Индекс репродуктивности, г/кг	152±4,1	17,6	168±4,5	19,1	210±6,1	11,9

Примечание. Здесь и далее n — количество исследованных рыб.

Таблица 9

Характеристика двухгодовалых самок форели Адлер в разные сроки нерестового сезона

Показатели	Нерест			
	начало n=38		пик n=50	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Масса:				
тела, г	886±16,0	11,1	888±17,2	13,7
средняя икринки, мг	47,5±0,84	10,9	50,4±0,62	8,7
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2455±92,7	23,3	2708±80,3	21,0
относительная, шт/кг	3161±119,5	20,5	3627±102,8	20,0
Индекс репродуктивности, г/кг	149±4,9	20,5	182±4,9	19,2

Согласно полученным данным двухгодовалые самки в начале и во время массового нереста не различались между собой по массе тела. Вместе с тем по всем репродуктивным показателям рыбы, относящиеся к модальной нерестовой группе, достоверно ($p < 0,05$) превосходили особей, созревших в начале нерестового сезона. Вариабельность рыб при этом ни по одному из исследованных признаков существенно не менялась.

Самцы форели Адлер начинали созревать одновременно с самками. Однако в начале нереста рыбы характеризовались низкими показателями объема эякулята и рабочей плодовитости. Наибольшее количество спермопродукции самцы давали не в пик нереста самок, а в конце нерестового цикла. Следует отметить, что подобное свойство не является характерной особенностью самцов этой породы, оно характерно для самцов всех пород, разводимых на племзаводе «Адлер».

Результаты сравнительной оценки самцов представлены в табл. 10 и 11. Во время нерестовой компании одни и те же самцы использовались многократно, поэтому масса их тела, а также изменчивость этого признака существенно не менялись, различия, очевидно, определялись лишь составом и количеством особей в выборке. В то же время изменения репродуктивных показателей в ходе нереста были значительными. У двухгодовалых самцов наименьший уровень спермопродукции, отмеченный в начальный период их созревания, существенно возрастал к середине нереста и достигал максимальных значений к концу репродуктивного цикла (см. табл. 10). Различия между этими показателями статистически достоверны ($p < 0,05$). Особенно был замечен рост объема эякулята, рабочей и относительной плодовитости (в 2,5-6,1 раза). Вместе с тем в начале нереста самцы продуцировали наиболее концентрированную сперму. Кроме того, объем эякулята в начале нерестового сезона у 50% рыб превышал средний показатель, а у отдельных особей достигал 10 мл, что дает возможность отобрать в этот период достаточное количество рыб для скрещиваний. Время подвижного состояния сперматозоидов было достоверно ниже в конце нереста ($p < 0,05-0,01$).

Аналогичные исследования были проведены на трехгодовалых самцах, поскольку в холодноводных хозяйствах самцы, как правило, созревают не раньше, чем в три года. Результаты оценки, представленные в табл. 11, также свидетельствуют об увеличении суммарной спермопродукции от начала к концу нереста. Как и у двухгодовалых рыб, был особенно замечен рост объема эякулята, рабочей и относительной плодовитости, однако наибольшая концентрация спермиев отмечена не в начале, а в конце нерестового сезона. В это же время наблюдалось сокращение времени активного движения сперматозоидов. Таким образом, самцы, необходимые для

скрещивания с самками в первой половине нереста, характеризовались умеренными показателями спермопродукции, что необходимо учитывать при подборе пар для формирования семей. Коэффициенты вариации всех исследованных признаков у самцов сохранялись на уровне, характерном для радужной форели.

Таблица 10

Характеристика двухгодовалых самцов форели Адлер в разные сроки нерестового сезона

Показатели	Нерест					
	начало n=43		пик n=50		окончание n=50	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Масса тела, г	950±23,40	16,2	936±24,50	17,4	948±17,10	16,8
Спермии:						
активность, с	26±0,45	11,6	27±0,40	8,6	23±0,40	13,0
концентрация, млн/мл	15,3±0,54	23,0	12,6±0,43	24,0	12,1±0,96	56,3
Плодовитость:						
рабочая, млрд шт.	54,2±4,94	43,8	85,9±6,15	50,7	214,1±19,20	63,4
относительная, млн шт/кг	57,0±5,35	44,2	98,4±8,17	58,7	310,7±22,20	50,6
Объем эякулята, мл	3,4±0,39	76,4	6,9±0,47	49,2	17,6±0,74	30,0

Таблица 11

Характеристика трехгодовалых самцов форели Адлер в разные сроки нерестового сезона

Показатели	Нерест					
	начало n=43		пик n=50		окончание n=50	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Масса тела, г	1863±40,10	14,0	1941±43,90	16,0	1795±61,30	25,6
Спермии:						
активность, с	26,4±0,51	12,6	26,6±0,42	11,4	22±0,47	15,3
концентрация, млн/мл	11,9±0,72	39,8	10,3±0,49	33,6	13,3±0,75	39,9
Плодовитость:						
рабочая, млрд шт.	91,2±10,49	74,5	121,9±11,34	65,8	274,2±32,87	84,8
относительная, млн шт/кг	50,2±5,58	71,0	68,1±7,59	78,9	156,3±17,13	77,5
Объем эякулята, мл	6,2±0,73	76,0	11,6±0,84	51,6	18,9±1,56	58,3

К началу 1990-х годов в результате селекционной работы у адлерской форели был достигнут и закреплён ранний возраст наступления полового созревания: 75-85% самок и более 95% самцов созревали на втором году жизни. Нерестовый сезон был сокращён с четырёх до двух с половиной месяцев. Начиналось созревание рыб во второй половине ноября, а завершалось в конце декабря. Пик нереста наблюдали во второй половине декабря.

Отличительные особенности, однородность и стабильность породы форель Адлер

В связи с тем, что самки и самцы породы Адлер характеризовались ранним возрастом полового созревания, и при этом количество созревающих двухлетних рыб мало менялось от года к году, можно сделать вывод о том, что порода однородна и стабильна по этому признаку.

Для проведения сравнительной оценки форели Адлер по срокам созревания в нерестовом сезоне были проанализированы данные о сроках нереста форели в хозяйствах разных типов. Результаты, представленные в табл. 12, показали, что для пород, породных групп и форм радужной форели, разводимых в Российской Федерации и ближнем зарубежье, характерно большое разнообразие по срокам созревания, которое определялось не только внешними факторами и условиями содержания, т. е. биотехнической компонентой, но и биологическими особенностями рыб. Например, форель Камлоопс, относящаяся к формам с ранним нерестом, на Адлерском племзаводе созревала в октябре, а в Кисловодском форелевом хозяйстве с таким же типом водоснабжения — в январе. Нерест рыб в Конаковском тепловодном хозяйстве по срокам совпадал с созреванием производителей в Нальчикском холодноводном хозяйстве. Данные, полученные из рыбхозов с неодинаковым уровнем биотехники, различающихся температурным режимом и содержащих разные формы форели, с трудом поддавались систематизации и, следовательно, не позволяли сделать надёжные выводы. Очевидно, корректную сравнительную оценку производителей разных пород форели по срокам созревания возможно проводить лишь в том случае, если они содержатся в одинаковых условиях одного хозяйства.

С 1984-1985 гг. на Адлерском племзаводе начали разводить форель Дональдсона, форель Камлоопс и стальноголового лосося. При этом новые объекты по срокам нереста распределились следующим образом: массовое созревание форели Камлоопс происходило в первой половине ноября, форели Дональдсона — в начале января, а стальноголового лосося — в конце января. Были проведены сравнительные исследования всех форм радужной форели по срокам нереста в нерестовом сезоне в период с 1987 г. по 1996 г. (табл. 13). В результате появилась возможность оценить форель Адлер по отличимости, однородности и стабильности основного селекционного признака, по которому создавали породу.

Таблица 12

Сроки созревания радужной форели в хозяйствах разных типов

Место разведения, тип хозяйства, источник водоснабжения	Порода или форма форели	Срок созревания	Литературный источник*
1	2	3	4
Племзавод «Адлер», холодноводное, подрусловые воды	Камлоопс	Октябрь-ноябрь	1
Чернореченское, холодноводное, подземные воды	Стальноголовый лосось	Ноябрь-декабрь	2
Племзавод «Адлер»	Форель Адлер	-«-	1
Нальчикское, холодноводное, подземные воды	Радужная форель	Декабрь-январь	3
Ростовское, холодноводное, поверхностные воды, ключевые	Камлоопс	-«-	4
Конаковское, тепловодное	Радужная форель	-«-	5,7,8
Племзавод «Адлер»	Форель Дональдсона	-«-	1
Чернореченское	-«-	-«-	6
Кисловодское, холодноводное, подрусловые воды	Форель Камлоопс	Январь-февраль	9
Племзавод «Адлер»	Стальноголовый лосось	-«-	1
Ропша, холодноводное, поверхностные воды, ключевые	-«-	Февраль-апрель	10
Пылула, холодноводное, ключевые	Радужная форель	-«-	11

Продолжение табл. 12

1	2	3	4
Белоруссия, холодноводное, поверхностные воды, ключевые	-«-	-«-	12
ВНИИПРХ, холодноводное, ключевые	-«-	Март-апрель	13
Алтай, холодноводное, ключевые	-«-	-«-	14
Пермское, холодноводное, поверхностные воды, ключевые	-«-	Апрель-май	15

* Литературные источники: 1 — Никандров, 2002; 2,3,9,11,12,14 — Титарев, 1980; 4 — Тоненкова, Борисенко, 1986; 5 — Титарев, Шмаков, 1975; 6 — Титарев, 1989; 7 — Шмаков и др., 1977; 8 — Крупкин, Чаплыгин, 1980; 10 — Терентьева, 1979; 13 — Титарев, 1986; 15 — Щербенок и др., 1982.

Таблица 13

Характеристика созревания самок разных пород радужной форели

Продолжительность нереста, сутки	Срок массового созревания, сутки		Изменчивость по срокам массового созревания, %
	в общем нерестовом сезоне всех пород	в нерестовом сезоне породы	
Форель Камлоопс			
<u>44-87</u> 67	<u>38-76</u> 51	<u>24-51</u> 36	<u>30,4-53,4</u> 40,5
Форель Адлер			
<u>53-96</u> 73	<u>60-89</u> 75	<u>26-55</u> 36	<u>28-62,7</u> 44,8
Форель Дональдсона			
<u>51-81</u> 60	<u>93-105</u> 97	<u>27-36</u> 32	<u>33,4-67,3</u> 46,4
Стальноголовый лосось			
<u>47-82</u> 62	<u>96-127</u> 110	<u>22-43</u> 30	<u>47,1-69,0</u> 53,8

Примечание. Над чертой — минимальное и максимальное значения, под чертой — среднее значение показателя.

Самцы форели Адлер созревали одновременно с самками. Однако, как видно из данных табл. 10 и 11, в начале нереста рыбы характеризовались низкими показателями объема эякулята и рабочей плодовитости. Наибольшее количество спермопродукции самцы давали не в пик нереста самок, а в конце нерестового цикла. Такая же особенность полового созревания присуща самцам других пород, разводимых на племзаводе. Как правило, в природных популяциях лососевых рыб готовность самцов к нересту полностью совпадает с заходом самок на нерестовые участки. При описании полового созревания форели подчеркивается, что самцы созревают на 1-1,5 месяца раньше самок. Благодаря этому была разработана оценка самцов по показателям спермопродукции в начале нерестового сезона (Никандров, 1983; Никандров и др., 1985; Казаков, Образцов, 1990). Отличительная особенность самцов форели Адлер — продуцирование максимального количества спермы во второй половине нерестового цикла самок — может быть объяснена двумя взаимосвязанными причинами. Во-первых, у самцов новый цикл сперматогенеза начинается лишь после окончательного завершения предыдущего и выведения остатков спермы из протоков. По наблюдениям, самцов форели Адлер с текущими половыми продуктами можно встретить в конце февраля — середине марта. В это же время гонады у самок находятся уже на второй-третьей стадиях зрелости, следовательно, репродуктивный цикл самцов начинается гораздо позже, чем у самок. Во-вторых, имеется ряд экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что световое излучение является важнейшим фактором внешней среды, которое воздействует на эндокринные и физиологические изменения, в том числе, связанные с размножением рыб. В природе зрелые производители нерестятся ежегодно примерно в одни и те же сроки в зависимости от видовой принадлежности. Комбинируя продолжительность светового дня на определенных стадиях гаметогенеза, можно существенно сдвинуть нерест рыб (на три-пять месяцев). Длительный фотопериод в начале гаметогенеза инициирует начальные этапы гаметогенеза, связанные с ростом гонад: период трофоплазматического роста у самок и сперматогониев первого порядка у самцов. Ускорение процесса созревания наблюдается только после уменьшения фотопериода (Bromage et al., 1982; 1992). Первые этапы сперматогенеза у самцов форели Адлер начинаются поздно — в

первой половине марта и совпадают с постепенным удлинением светового дня; рост гонад происходит во время наибольшей освещенности (июнь-август). Однако завершающий этап — созревание гонад — протекает также на фоне длительного фотопериода (сентябрь-октябрь), который вызывает не ускорение, а замедление процесса окончательного созревания.

Проведенные исследования динамики полового созревания самок и самцов позволили сделать следующие заключения.

Отличительной особенностью производителей форели породы Адлер является ранний нерест — селекционный признак, закрепленный отбором самок и самцов каждой генерации. Основная часть самок созревает в ноябре. Средняя продолжительность нерестового сезона — 50 суток. По среднему значению срока полового созревания форель Адлер достоверно отличается от смежных с ней групп форели Камлоопс (очень ранний нерест) и форели Дональдсона (средний срок нереста): $p < 0,001$.

Однородность по этому селекционному признаку подтверждается тем, что изменчивость срока полового созревания самок в нерестовом сезоне за весь период оценивается $C_v = 44,8\%$ и практически не отличается от среднего значения исследуемого признака по породам, используемым для сравнения.

О стабильности исследуемого признака свидетельствуют многолетние данные о динамике нереста форели Адлер.

В 1997 г. форель Адлер была утверждена в качестве селекционного достижения, и ей был присвоен статус породы (А.с. №29738 от 25.06.97 г.).

Селекцию рыб по срокам созревания продолжали проводить и после регистрации породы. Учитывая повышенный спрос на ранний посадочный материал, было принято решение сместить нерест форели Камлоопс и Адлер на более ранние сроки, сохраняя их очередность, и одновременно продолжать консолидацию форели Адлер по продолжительности нереста. С 1994 г. отбор самок для воспроизводства и постановку скрещиваний начали проводить в один день в конце второй декады ноября. Результаты оценки рыб по срокам созревания до и после проведения селекции на примере трехгодовалых самок шести генераций приведены в табл. 14.

В первых трех генерациях рыб, представленных в табл. 14 (с 1993 г. по 1996 г.), самки начинали созревать во второй половине

ноября, а заканчивался нерестовый сезон в январе. Наибольшее количество созревших рыб наблюдали в декабре, а в одном случае — в первых числах января. Начиная с 2001 г., первые зрелые самки появлялись уже в конце октября — начале ноября, заканчивался нерест в декабре, а пик созревания сместился на вторую половину ноября. Итоговые данные приведены в табл. 15.

Таблица 14

Динамика нереста самок форели Адлер в разные нерестовые сезоны

Дата	Количество созревших самок маточного стада, %					
	1993-1994 гг.	1994-1995 гг.	1996-1997 гг.	2001 г.	2002 г.	2003 г.
24-30 октября				2		2
1-7 ноября				10	6	13
8-14 ноября			2	5	16	14
15-21 ноября	1	2	6	16	32	18
20-28 ноября	2	3	12	17	28	32
29 ноября —						
5 декабря	5	9	17	18	11	12
6-12 декабря	9	10	28	14	3	7
13-19 декабря	12	13	30	11	4	
20-26 декабря	18	13	3	8		
27 декабря —						
3 января	18	12	2			
4-10 января	21	12				
11-17 января	9	12				
18-24 января	4	8				
25-31 января	2	6				

Таблица 15

Характеристика самок по срокам созревания в разные нерестовые сезоны

Показатели	Нерестовый сезон, год					
	1993- 1994 гг.	1994- 1995 гг.	1996- 1997 гг.	2001 г.	2002 г.	2003 г.
Продолжительность нереста, сутки	75	78	61	57	43	49
Срок массового созревания, сутки	66±1,6	70±1,8	49±1,1	33±1,5	29±0,9	31±1,1

Примечание. При определении срока массового созревания ($M \pm m$) во всех случаях за точку отсчета принята дата 24 октября.

Результаты исследований демонстрируют высокую эффективность селекции форели по срокам нереста в нерестовом сезоне. В трех генерациях рыб, созревших в 1993-1996 гг., срок массового созревания значительно варьировал в разные годы: от 49 до 70 суток, а в среднем достигал 62 суток от принятой условной точки отсчета. Продолжительность нереста в среднем составляла 71 сутки. Более жесткая селекция по срокам созревания, начатая в 1994 г., при которой отбор производителей и осеменение икры проводили строго в начале третьей декады ноября и в течение одного дня, привела к тому, что уже в 2000 г. у рыб второго поколения селекции продолжительность нерестового сезона сократилась до 57 суток, а массовое созревание наступало на 33 сутки. В среднем у самок трех генераций, две из которых являлись вторым поколением селекции, а рыбы, созревшие в 2003 г., — третьим поколением, продолжительность нереста составляла 50 суток, а пик созревания происходил на 31 сутки.

Сравнительная оценка особенностей созревания рыб в зависимости от их возраста была проведена на пяти генерациях самок: с 1996 г. по 2001 г. (табл. 16).

Таблица 16

Характеристика самок форели Адлер разного возраста по срокам созревания

Возраст, год	Продолжительность нереста, сутки	Срок массового созревания, сутки	
		внутри каждой генерации рыб одного возраста*	каждой генерации относительно других**
2	<u>51-77</u> 61	<u>26-40</u> 30	<u>32-43</u> 37
3	<u>43-60</u> 51	<u>18-37</u> 29	<u>29-38</u> 33
4	<u>33-71</u> 53	<u>20-44</u> 31	<u>26-59</u> 46

* За точку отсчета принята дата начала нереста рыб каждой генерации.

** За единую точку отсчета принята дата начала самого раннего нереста за весь период исследований. Над чертой — минимальное и максимальное значения, под чертой — среднее значение показателя.

Результаты исследований показали, что сроки нереста могут меняться в зависимости от возраста рыб. Самый продолжительный нерест был отмечен у самок при первом созревании в возрасте двух лет, у остальных рыб он длился меньше двух месяцев. В среднем пик нереста у рыб всех возрастных генераций наступал примерно в одни и те же сроки: на 29-31 сутки после начала созревания рыб в этих генерациях. Однако при общей точке отсчета начала нерестового сезона оказывалось, что раньше всех созревали трехгодовики, несколько позже — двухгодовики и значительно позже — четырехгодовалые самки. Кроме того, последние отличались большим разнообразием по всем признакам: их максимальные значения больше, чем в 2 раза превышали минимальные.

Таким образом, селекция по строго фиксированным срокам созревания является эффективным методом изменения сроков и продолжительности нереста.

Рыбоводно-биологическая оценка рыб ремонтно-маточного стада породы форели Адлер

Характеристика самок и самцов до полового созревания. Результаты оценки двухлетних рыб по основным пластическим и меристическим признакам представлены в табл. 17.

Таблица 17

Морфометрическая характеристика рыб ремонтной группы

Признак	Самки (n=30)			Самцы (n=34)		
	lim	M ± m	CV, %	lim	M ± m	CV, %
1	2	3	4	5	6	7
Масса тела, г	320-615	447±14,8	18,1	325-720	534±19,1*	20,8
AC, см	28,8-36,1	31,9±0,30	5,2	28,8-37,4	33,5±0,38*	6,6
Пластические признаки, % AC						
c	18,6-26,3	20,4±0,36	9,8	16,6-22,4	19,5±0,20**	5,7
ao	4,3-5,8	5,1±0,08	8,1	4,9-6,7	5,7±0,08***	8,2
lmd	8,1-9,7	8,9±0,07	4,5	7-12,2	9,6±0,16***	9,4
o	3,6-4,6	4,3±0,04	5,7	3,7-4,6	4,1±0,05	6,7
op	8,1-12,5	11,1±0,15	7,5	10,4-12,6	11,7±0,09*	4,6

1	2	3	4	5	6	7
<i>io</i>	5,9-7,3	6,6±0,07	5,5	6,1-7,5	6,9±0,05	4,5
<i>hcz</i>	12,8-17,3	15,1±0,21	7,5	14-17,6	15,6±0,07	6,3
<i>H</i>	22,7-28,4	25,3±0,23	5,0	22,9-28,8	26,2±0,28**	6,2
<i>h</i>	8,3-10,5	9,2±0,09	5,4	7,1-11,3	9,4±0,12	7,2
<i>aD</i>	40,9-45,8	43,6±0,20	2,5	42,4-45,8	44,1±0,16	2,1
<i>pD</i>	35,5-43,7	38,7±0,27	3,8	36,5-42,3	38,7±0,22	3,3
<i>aV</i>	47,1-50,3	48,5±0,13	1,5	44,5-52,0	48,9±0,22	2,7
<i>PV</i>	29-32,5	30,8±0,16	2,9	28,5-33,0	30,4±0,19	3,7
<i>pl</i>	15,6-19,8	18,2±0,17	5,0	15,5-20,4	17,8±0,16	5,4
<i>lD</i>	11,9-14,8	13,1±0,13	5,3	12-14,4	13,2±0,11	4,8
<i>hD</i>	6-9,9	8±0,20	13,7	5,6-8,4	6,8±0,12***	10,0
<i>lA</i>	8,7-11,7	9,8±0,12	6,8	7,1-11,1	9,7±0,15	9,2
<i>hA</i>	7,5-10,3	9,1±0,13	8,0	7,4-10,2	9±0,14	9,2
<i>lP</i>	8,1-12,3	11,3±0,16	7,5	7,6-13,4	11,4±0,19	9,9
<i>lV</i>	8,8-11,2	9,8±0,10	5,8	8,3-11,5	9,8±0,14	8,3
<i>Меристические признаки</i>						
<i>sp.br</i>	19-23	21±0,25	6,6	20-23	21±0,17	4,7
<i>vert.</i>	59-63	61±0,20	2,0	59-63	61±0,20	1,9

Примечание. Обозначения признаков: *AC* — длина тела по Смитту, *c* — длина головы; *ao* — длина рыла; *o* — диаметр глаза; *op* — заглазничное расстояние; *io* — ширина лба; *hcz* — высота головы у затылка; *lmd* — длина нижней челюсти; *H* — высота тела; *h* — высота хвостового стебля; *pl* — длина хвостового стебля; *aD*, *pD*, *aA*, *PV* — антедорсальное; постдорсальное; антеанальное и пектрентральное расстояние; *lD* и *hD* — длина и высота спинного плавника; *lA* и *hA* — длина и высота анального плавника; *lP* и *lV* — длина грудного и брюшного плавников; *sp.br* — число жаберных тычинок; *vert.* — число позвонков; *n* — число рыб; $M \pm m$, *lim* — среднее значение; его ошибка и пределы варьирования признака; *CV* — коэффициент вариации. Различия между средними значениями признака у самок и самцов достоверны при * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$; *** $p < 0,001$.

Оценку рыб проводили в середине июня, т. е. за четыре-пять месяцев до начала их созревания. В это время самцы превосходили самок по массе и длине тела ($p < 0,01$), а также по высоте тела ($p < 0,05$). Достоверные различия, связанные с половым диморфиз-

мом, были выявлены у самцов по признакам, определяющим строение головы. У них были больше длина головы ($p < 0,05$), рыла и нижней челюсти ($p < 0,001$), а также заглазничный отдел головы ($p < 0,01$). Среди всех исследованных признаков наибольшей изменчивостью отличались размеры плавников, особенно высота спинного плавника, которая была значительно больше у самок по сравнению с самцами ($p < 0,001$). По всем остальным показателям коэффициенты вариации носили умеренный характер.

По меристическим признакам различий между самками и самцами не наблюдалось. Количество позвонков у рыб менялось незначительно, в среднем насчитывался 61 позвонок. Согласно В. Шеперклаусу (цит. по Савостьяновой, 1976), для жилой формы форели характерно в среднем 63, а для проходной формы — 60 позвонков. Наши данные показывают, что форель Адлер по количеству позвонков стоит ближе к проходному стальноголового лосося. Количество пилорических придатков при большом разнообразии как у самок — от 36 до 72 шт., так и у самцов — от 40 до 71 шт. в среднем было почти одинаковым: $54 \pm 1,36$ и $55 \pm 1,2$ шт. соответственно.

Характеристика самок по массо-размерным и репродуктивным признакам. Результаты оценки самок ремонтно-маточного стада представлены в табл. 18. Полученные данные свидетельствуют о том, что двухгодовалые самки по массе тела и изменчивости этого признака полностью соответствовали нормативным требованиям. Разнообразие самок по пластическим признакам было умеренным: коэффициенты вариации колебались от 4,2% до 6,3%. Трехгодовалые особи по массе тела в 1,4 раза превосходили нормативные требования. Уровень изменчивости большинства пластических признаков этих рыб был невысоким: $CV = 4,7-5,9\%$. Четырехгодовалые самки по массе тела соответствовали самым высоким рыбоводным требованиям, превосходя более чем в 2 раза установленные нормативы. Изменчивость рыб по пластическим признакам была незначительной и колебалась от 4,9 до 5,3%.

С возрастом происходило увеличение линейных размеров и массы тела. За год выращивания масса тела трехгодовиков возросла в 3,1, а четырехгодовиков — в 1,9 раза. Анализ возрастной динамики индексов тела самок указывает на то, что наибольшей упитанностью отличались четырехгодовалые особи. С возрастом сни-

жался индекс прогонистости. Индекс толщины был достоверно выше у четырехгодовиков по сравнению с трехгодовиками ($p < 0,05$), а индексы головы существенно не менялись и характеризовались самой низкой изменчивостью.

Таблица 18

Характеристика самок ремонтно-маточного стада

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики		Четырехгодовики	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Размеры тела:						
масса, г	888±17,20	13,7	2738±46,70	12,0	5184±86,40	11,8
длина по Смитту, см	40,9±0,25	4,2	57,4±0,41	5,0	73,5±0,51	4,9
длина головы, см	8,5±0,05	4,4	12±0,10	5,9	15,2±0,11	5,3
высота, см	8,9±0,08	6,2	14±0,09	4,7	17,4±0,13	5,3
толщина, см	4,6±0,04	6,3	6,3±0,04	5,1	8,3±0,06	5,1
Индекс:						
упитанности	1,3±0,01	4,7	1,4±0,01	7,0	1,3±0,02	9,6
прогонистости	4,6±0,02	3,9	4,1±0,03	4,8	4,2±0,04	6,5
толщины	11,2±0,07	4,3	11±0,06	3,6	11,3±0,09	5,7
головы	20,8±0,09	3,2	20,9±0,10	3,5	20,7±0,09	3,1
Репродуктивные признаки						
Средняя масса икринок, мг						
	50,4±0,62	8,7	81,9±1,21	10,5	97,1±1,53	11,1
Плодовитость:						
рабочая, шт.	2708±80,30	21,0	4502±158,90	25,0	7356±217,70	20,9
относительная, шт/кг	3627±102,80	20,0	2037±67,30	23,4	1671±59,10	25,0
индекс репродуктивности, г/кг	182±4,90	19,2	165±4,80	20,6	160±4,90	21,9

Двухгодовалые самки отличались крупной для рыб этого возраста икрой: при среднем значении 50 мг масса икринок у отдельных самок достигала 59,5 мг, а самая мелкая икра весила 39,1 мг.

Высокие показатели рабочей и относительной плодовитости, а также индекса репродуктивности свидетельствовали о гармоничном сочетании пластического и генеративного обменов. Изменчивость самок по репродуктивным показателям была умеренной: CV=8,7-21. Трехгодовалые самки также отличались крупными яйцеклетками: средняя масса овулировавших икринок составляла 82, а у некоторых производителей достигала 100 мг. По этому признаку самки превышали нормативные требования в 1,1 раза. Рыбы отличались высокой плодовитостью: среднее значение этого признака в 1,4 раза превосходило нормативную величину. Уровень разнообразия рыб по репродуктивным показателям был умеренным: CV=10,5-25%. Четырехгодовалые производители продуцировали очень крупные яйцеклетки: минимальное значение средней массы овулировавших икринок достигало 79,4 мг, максимальное — 125, при средней величине 97,1 мг. По рабочей плодовитости самки этого возраста в 1,8 раза превышали нормативные показатели. Вариабельность рыб по репродуктивным показателям с возрастом не увеличилась, оставаясь на уровне CV=11,1-25%. С увеличением возраста и кратности нереста у самок наблюдали закономерное изменение массы тела и репродуктивных показателей: рост рыб и увеличение рабочей плодовитости сопровождались постепенным снижением относительной плодовитости и индекса репродуктивности.

Анализ взаимных связей исследованных признаков у самок показал следующее. У рыб всех возрастов наиболее сильные корреляции были установлены между массой тела — длиной тела и головы, высотой и толщиной тела ($r=0,59-0,88$); длиной тела — длиной головы, высотой и толщиной тела ($r=0,56-0,77$); высотой тела — толщиной тела ($r=0,55-0,69$); рабочей плодовитостью — относительной плодовитостью ($r=0,67-0,83$). При этом у четырехгодовалых самок по сравнению с двух- и трехгодовальными снижался уровень взаимосвязи между длиной головы и высотой тела с $r=0,68$ до $r=0,43$. Слабые или средние уровни корреляций были установлены между репродуктивными и пластическими признаками тела. Средняя масса икринок была взаимосвязана с коэффициентом упитанности у двухгодовалых самок — $r=0,56$, а также с массой и длиной тела у четырехгодовалых особей — $r=0,3-0,31$. Рабочая плодовитость двух- и трехгодовалых самок коррелировала с массой и

длиной тела ($r=0,51$; $0,48$), длиной головы ($r=0,47$; $0,36$), высотой ($r=0,57$; $0,66$) и толщиной тела ($r=0,52$; $0,38$). Взаимосвязей подобного характера, достигающих достоверного уровня, у четырехгодовалых самок не было установлено. У всех исследованных самок увеличение рабочей плодовитости сопровождалось снижением массы икринок ($r=-0,28$; $0,31$). Слабый и средний уровень отрицательных корреляций был обнаружен также между относительной плодовитостью — массой тела и массой икринок у двухгодовалых самок: $r=-0,28$, $r=-0,48$ соответственно. Таким образом, для самок форели Адлер характерен существенный уровень корреляций массы тела с пластическими признаками тела; пластических признаков между собой, а также между рабочей и относительной плодовитостью. У двух- и трехгодовалых рыб рабочая плодовитость связана с признаками телосложения, а масса икринок у самок всех возрастов — с рабочей и относительной плодовитостью.

Характеристика самцов по массо-размерным и репродуктивным признакам. Результаты оценки рыб (табл. 19) показывают, что двухгодовалые самцы по массе тела в 1,12 раза превышали нормативные показатели. Изменчивость самцов по этому признаку была умеренной. Разнообразие особей по другим пластическим признакам было незначительным: коэффициенты вариации колебались от 7,2 до 10%. Несколько более изменчивой была толщина тела рыб ($Cv=12\%$). При исследовании индексов тела двухгодовалых самцов наибольший уровень изменчивости был установлен по индексу упитанности: $Cv=11,4\%$. Разнообразие самцов по другим индексам тела было умеренным: $Cv=4,1-4,5\%$. Трехгодовалые самцы отличались крупными размерами тела, превышающими в 1,5 раза принятые нормативы. Масса тела рыб за год выращивания увеличилась в 2,2 раза, линейные и экстерьерные показатели — в 1,2-1,4, варибельность этих признаков — в 1,2-1,5 раза. Трехгодовалые самцы достоверно превосходили двухгодовалых рыб по индексам прогонистости, толщины и головы ($p<0,01-0,001$) и достоверно уступали по индексу упитанности ($p<0,001$). Изменчивость самцов этого возраста по индексу упитанности и головы была несколько ниже, а по индексу толщины и прогонистости выше, чем у двухгодовалых рыб.

Таблица 19
Характеристика самцов ремонтно-маточного стада

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики	
	$M \pm m$	$CV, \%$	$M \pm m$	$CV, \%$
Размеры тела:				
масса, г	$801 \pm 18,80$	24,6	$1756 \pm 36,80$	23,9
длина тела по Смитту, см	$40,7 \pm 0,47$	7,7	$53,1 \pm 0,50$	10,7
длина головы, см	$9,6 \pm 0,12$	8,2	$13,5 \pm 0,13$	11,3
высота, см	$10,7 \pm 0,12$	8,3	$12,4 \pm 0,12$	11,3
толщина, см	$4,1 \pm 0,06$	12,0	$5,7 \pm 0,05$	9,3
Индекс:				
упитанности	$1,2 \pm 0,02$	11,4	$1,1 \pm 0,01$	9,1
прогонистости	$3,8 \pm 0,02$	4,5	$4 \pm 0,04$	6,0
толщины	$10 \pm 0,06$	4,2	$10,3 \pm 0,09$	5,9
головы	$23,7 \pm 0,14$	4,1	$25,7 \pm 0,14$	3,8
Репродуктивные признаки				
Спермии:				
концентрация, млн/мл	$12,1 \pm 0,66$	56,3	$12,5 \pm 0,44$	40,3
время активности, с	$22 \pm 0,30$	13,0	$23 \pm 0,30$	17,1
Объем эякулята, мл	$8,6 \pm 0,22$	29,5	$17,1 \pm 0,92$	61,3
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	$104,1 \pm 6,39$	63,4	$236,7 \pm 17,16$	83,3
относительная, млн шт/кг	$145,8 \pm 5,55$	38,5	$134,6 \pm 10,07$	85,3

Концентрация сперматозоидов, объем эякулята и время подвижного состояния спермиев двухгодовалых производителей соответствовали требованиям, принятым при разведении форели. Суммарный объем спермопродукции позволил сделать вывод о возможности рыбоводного использования самцов этого возраста. Изменчивость рыб по объему эякулята и относительной плодовитости была умеренной ($Cv=29,5-38,5\%$); наиболее изменчивыми оказались концентрация сперматозоидов и рабочая плодовитость ($Cv=56,3-63,4\%$). Общий объем спермопродукции трехгодовалых самцов вырос в 1,88 раза за счет увеличения в 2 раза объема эяку-

лята. Концентрация сперматозоидов и время подвижного состояния спермиев остались на прежнем уровне, относительная плодовитость снизилась незначительно — в 1,1 раза. Трехгодовалые производители отличались высоким уровнем изменчивости по объему эякулята, рабочей и относительной плодовитости ($C_v=61,3-85,3\%$) и более низкой вариабельностью по концентрации сперматозоидов ($C_v=40,3\%$).

Анализируя показатели репродуктивных признаков самцов, представленные в табл. 19, необходимо отметить, что концентрация спермиев и время их подвижного состояния у рыб разного возраста практически оставались неизменными. Увеличение объема спермопродукции у рыб старшего возраста достигалось за счет увеличения объема эякулята. Изменчивость рыб по концентрации сперматозоидов с возрастом снизилась, однако по всем другим репродуктивным показателям наблюдалось увеличение их вариабельности у трехгодовалых самцов.

Изучение взаимосвязи основных рыбоводных признаков у самцов позволило установить следующее. У двух- и трехгодовалых рыб наиболее значительный уровень корреляций обнаружен между массой тела — длиной тела и головы, высотой, толщиной тела ($r=0,81-0,92$); длиной головы — высотой и толщиной тела ($r=0,75-0,82$); высотой — толщиной тела ($r=0,81-0,83$); рабочей — относительной плодовитостью ($r=0,83-0,96$). Характерным для всех самцов было наличие слабой отрицательной взаимосвязи между коэффициентом упитанности и длиной тела ($r=-0,35-0,36$). Рыбы разного возраста различались тем, что у трехгодовиков коэффициент упитанности в значительной степени коррелировал с массой тела ($r=0,64$), длиной головы ($r=-0,37$), высотой и толщиной тела — $r=-0,68$, $-0,53$ соответственно, а у двухгодовалых рыб был слабо взаимосвязан с концентрацией сперматозоидов — $r=-0,31$. Рабочая и относительная плодовитость в большей степени зависели от объема эякулята ($r=0,67-0,9$) и в значительно меньшей — от концентрации сперматозоидов — $r=0,35-0,45$ у трехгодовиков, у двухгодовалых рыб корреляции не достигали достоверного уровня. Относительная плодовитость двухгодовиков коррелировала с массой тела ($r=-0,47$), длиной тела ($r=-0,4$), высотой и толщиной тела — $r=-0,3$, $-0,34$ соответственно.

Таким образом, у самцов форели Адлер наиболее сильными являлись взаимосвязи массы тела и экстерьерных показателей, а также рабочей и относительной плодовитости. Рабочая плодовитость не коррелировала с размерами и массой тела, а определялась в основном объемом эякулята и в гораздо меньшей степени концентрацией сперматозоидов.

Оценка племенных качеств самок. Обобщенные данные индивидуальной оценки самок по качеству потомства представлены в табл. 20. У исследованных рыб масса тела, рабочая плодовитость, средняя масса овулировавших икринок, а также изменчивость особей по этим признакам в целом соответствовали показателям, характеризующим производителей маточного стада (см. табл. 18). Хорошее рыбоводное качество самок сопровождалось высоким уровнем выживаемости потомства: среднее количество оплодотворенных икринок колебалось в пределах 93,4-97,7, а выживаемость эмбрионов — от 89 до 92%. Наилучшим качеством потомства отличались трех- и четырехгодовалые самки: оплодотворяемость икры этих рыб была равной 96,4 и 97,7, а выживаемость эмбрионов — 91 и 92% соответственно.

Таблица 20

Характеристика самок, отобранных для оценки по качеству потомства

Статистические показатели	Масса тела, г	Рабочая плодовитость, шт.	Средняя масса икринок, мг	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
1	2	3	4	5	6
<i>Двухгодовики (n=20)</i>					
min	600	2560	32,7	70	58,3
max	1100	4590	48,5	100	95,1
x	834	3253	40,4	93,4	89,0
Cv, %	15,8	16,3	9,4	8,9	13,3
<i>Трехгодовики (n=36)</i>					
min	1900	1768	51,0	86	74,1
max	3200	7647	84,7	100	96,0
x	2485	3836	74,3	96,4	91,0
Cv, %	13,7	34,8	12,2	10,3	17,3

1	2	3	4	5	6
<i>Четырехгодовики (n=29)</i>					
min	2150	2464	79,4	82	67,3
max	5400	7770	119,0	100	97,0
x	4414	7976	97,2	97,7	92,0
Cv,%	15,0	34,8	10,4	3,8	9,4

Данные, приведенные в табл. 21, свидетельствуют об отсутствии взаимосвязи между основными рыбоводными признаками самок разного возраста и качеством их потомства. Статистически достоверные и высокие корреляции были установлены у самок всех возрастов между количеством оплодотворенных икринок и выживаемостью эмбрионов ($r=0,67-0,87$).

Комбинационная способность производителей. Для оценки общей и специфической комбинационной способности самок и самцов форели Адлер были осуществлены массовые скрещивания с производителями других пород по диаллельной схеме. Гибриды, полученные при разных комбинациях скрещиваний, сравнивали по количеству развивающихся эмбрионов, массе тела молоди, сеголеток и годовиков.

Таблица 21

**Взаимосвязь рыбоводных признаков самок
и выживаемости потомства**

Показатели	Коэффициент корреляции (r)	
	оплодотворяемость икры	выживаемость эмбрионов
1	2	3
<i>Двухгодовики</i>		
Масса тела	0,35	0,44
Рабочая плодовитость	0,12	0,34
Средняя масса икринки	-0,15	-0,04
Выживаемость эмбрионов	0,75*	
<i>Трехгодовики</i>		
Масса тела	0,06	0,10
Рабочая плодовитость	0,08	0,16

1	2	3
Средняя масса икринки	-0,04	-0,11
Выживаемость эмбрионов	0,87*	
<i>Четырехгодовики</i>		
Масса тела	0,06	0,03
Рабочая плодовитость	0,07	0,01
Средняя масса икринки	-0,20	-0,04
Выживаемость эмбрионов	0,67*	

* Корреляции достоверны при $P=0,01$.

Результаты исследований показали, что самки форели Адлер по среднему количеству развивающихся эмбрионов незначительно уступали стальноголовому лососю, а самцы — форели Дональдсона. Модельное отклонение составило $A=+0,4\%$ для самок и $A=+0,1\%$ для самцов. Наиболее высокий уровень специфической комбинационной способности был отмечен при скрещивании самок форели Адлер с самцами форели Дональдсона ($A=+2,1\%$), а самцов форели Адлер — с самками форели Камлоопс ($A=+1\%$). В связи с тем, что величины модельных отклонений незначительны, можно сделать заключение о том, что комбинационная способность производителей не оказывала существенного влияния на количество развивающихся эмбрионов.

Уровень общей комбинационной способности самок форели Адлер, оцененный по массе тела молоди, был выше, чем у форели Камлоопс и Дональдсона, но ниже, чем у стальноголового лососа. Самцы форели Адлер по комбинационной способности уступали самцам форели Дональдсона и стальноголовому лососю, но вместе с тем средний показатель их потомства был близок к общему среднему значению. Оценивая специфическую комбинационную способность, можно выделить скрещивания самок форели Адлер с самцами стальноголового лососа ($A=+13,2\%$), а самцов этой породы — с самками форели Камлоопс ($A=+1,9\%$).

Оценка сочетаемости производителей по массе тела сеголеток показала, что самки форели Адлер отличались хорошим уровнем общей комбинационной способности (табл. 22). По величине модельного отклонения ($A=+2,1\%$) они уступали лишь самкам форели Дональдсона. Средние показатели помесей самцов форели Адлер были несколько меньше общего среднего значения ($A=-0,94\%$). Для самок форели Адлер наиболее высокая специфическая комбинационная способность была характерна при скрещивании с самцами стальноголового лосося ($A=+6,4\%$) и форели Дональдсона ($A=+3,9\%$), а для самцов — с самками форели Дональдсона ($A=+11,2\%$).

Таблица 22

Влияние комбинационной способности производителей разных пород на массу тела сеголеток и годовиков

Самки	Самцы				Среднее по самкам
	К	А	Д	С	
Масса тела сеголеток, г					
К	33,8	31,4	30,5	-	31,9
А	31,3	34,0	34,3	35,1	33,7
Д	33,3	36,7	34,2	35,2	34,8
С	29,3	28,8	33,7	32,7	31,2
Среднее по самцам	31,9	32,7	33,2	34,3	Общая средняя=33,0
Масса тела годовиков, г					
К	94,6	93,8	91,6	-	93,3
А	91,1	98,0	102,9	107,8	99,9
Д	99,6	114,0	98,7	109,6	105,5
С	91,0	91,1	104,0	95,0	95,3
Среднее по самцам	94,1	99,2	99,3	104,1	Общая средняя=98,8

Показатели массы тела годовиков свидетельствовали о том, что по уровню сочетаемости самки форели Адлер превышали форель Камлоопс и стальноголового лосося. Самцы форели Адлер превосходили лишь только производителей форели Камлоопс. Оценивая специфическую комбинационную способность, можно выделить

скрещивания самок форели Адлер с самцами стальноголового лосося ($A=+9,1\%$) и самцами форели Дональдсона ($A=+4,1\%$), самцов форели Адлер — с самками форели Дональдсона ($A=+15,4\%$).

Таким образом, по результатам испытаний можно отметить хороший уровень комбинационной способности форели Адлер. Наиболее предпочтительны скрещивания самок форели Адлер с самцами стальноголового лосося и самцами форели Дональдсона, а также самцов форели Адлер — с самками форели Дональдсона.

Генетический паспорт породы форели Адлер. Генетический паспорт включает в себя данные о частотах аллелей полиморфных белковых локусов, уровне гетерозиготности, доле полиморфных локусов, количестве аллелей на локус и результаты анализа на соответствие наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот аллелей (табл. 23-24). Эти данные в полной мере описывают особенности генетической структуры породы и могут быть в дальнейшем использованы для контроля чистоты породы и мониторинга возможных генетических изменений.

Таблица 23

Частоты аллелей белковых локусов и показатели генетического разнообразия особей породы Адлер

Аллели	Локусы (объем выборки=75)						
	AAT-3	PGM-1	SOD-1	GPD-1	LDH-5	IDHP-3	IDHP-4
А	1,000	.760	.213	.000	.993	.980	.067
В	.000	.240	.747	1,000	.007	.020	.313
С	.000	.000	.040	.000	.000	.000	.620
Н т.о.*	.000	.367	.398	.000	.013	.039	.516
Н наб.	.000	.480	.333	.000	.013	.040	.627

* Н — гетерозиготность по локусу: Н т.о. — теоретически ожидаемая; Н наб. — наблюдаемая.

Средний уровень гетерозиготности на локус: теоретически ожидаемое значение = .191 (.086)**, наблюдаемое = .213 (.100).

Количество аллелей на локус = 2,00 (.31).

Процент полиморфных локусов = 71,43:

для критерия 99% = 57,14,

для критерия 95% = 42,86.

** В скобках приведены значения стандартной ошибки.

Таблица 24

χ^2 -критерий соответствия наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот фенотипов полиморфных белковых локусов
(тест на соответствие распределению Харди-Вайнберга-Кастла)

Локус	Фенотип	Частота		χ^2	DF	P
		наблюдаемая	ожидаемая			
PGM-1	A-A	39	43,228	7,238	1	.007
	A-B	36	27,544			
	B-B	0	4,228			
SOD-1	A-A	5	3,329	5,038	3	.169
	A-B	19	24,054			
	A-C	3	1,289			
	B-B	45	41,718			
	B-C	3	4,510			
LDH-5	C-C	0	0.101	.000	1	1,000
	A-A	74	74,000			
	A-B	1	1,000			
IDHP-3	B-B	0	0.000	.021	1	.886
	A-A	72	72,020			
	A-B	3	2,960			
IDHP-4	B-B	0	0.020	5.516	3	.138
	A-A	0	0.302			
	A-B	4	3,154			
	A-C	6	6,242			
	B-B	3	7,255			
	B-C	37	29,336			
	C-C	25	28,711			

Порода генетически гетерогенна, доказательством чему являются средний уровень гетерозиготности по изученным полиморфным локусам, равный $0,191 \pm 0,086$, и достаточно высокий процент полиморфных локусов — 71,4%. Но крайне важно, что распределение частот генотипов по большинству локусов соответствует теоретически ожидаемому при равновесных состояниях популяции (породы). Соответствие распределению Харди-Вайнберга установлено

по локусам PGM-1, SOD-1, LDH-5, IDHP-3, IDHP-4 (см. табл. 29). Ни в одном из случаев величина χ -квадрат, полученная при сопоставлении эмпирического и теоретически ожидаемого распределения, не достигла стандартного значения для 1%-ного уровня значимости. Равновесное состояние породы означает, что ее структура устойчиво воспроизводится в поколениях и мало подвержена действию факторов динамики популяций. Для искусственных популяций рыб (пород) основными факторами являются дрейф генов и естественный отбор. Отсутствие заметных эффектов дрейфа означает, что принятая система воспроизводства пород обеспечивает сохранность структуры, созданной в результате селекции; отсутствие эффектов отбора — о высоком уровне адаптации породы к условиям ее эксплуатации.

Нормативы отбора и стандарт породы. На основании изучения биологических особенностей самок и самцов форели Адлер, а также анализа динамики их изменений за несколько лет выращивания были обоснованы нормативы отбора рыб в ремонтное стадо и стандарт породы, которые представлены в табл. 25 и 26.

Таблица 25

**Рыбоводно-биологические признаки и нормативы отбора
двухгодовалых самок и самцов в ремонтное стадо**

Показатели	min-max	Нормативы отбора
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2-3(2)	2(2)
Срок созревания в нерестовом сезоне самок (самцов), месяцы	Ноябрь-декабрь (ноябрь)	Ноябрь (ноябрь)
Размеры тела:		
масса самок (самцов), г	748-871(557-800)	750(700)
длина самок (самцов), см	40,3-50,0(37,4-40,7)	45(39)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,14-1,17(1,06-1,18)	1,15(1,12)
высоты самок (самцов)	3,8-4,1(3,8-3,9)	3,9(3,8)
толщины самок (самцов)	9,45-9,97(9,45-9,97)	9,8(9,8)
головы самок (самцов)	18,4-19,2(22,1-23,7)	18,4(22)

1	2	3
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	42,4-46,9	43,0
икры от одной самки, г	109,7-140,5	120
Плодовитость:		
рабочая, шт.	2340-3310	2500
относительная, шт/кг	3720-4610	4000
Индекс репродуктивности, г/кг	172,3-193,4	180
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	9,5-14,9	10,0
подвижность, с	21-23	22
Объем эякулята, мл	8,6-20,1	15
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	104,1-300,0	150
относительная, млрд шт/кг	148,8-379,6	200

Таблица 26

**Рыбоводно-биологические признаки рыб маточного стада
и стандарт породы форели Адлер**

Показатели	min-max	Стандарт по- роды
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2(2)	2(2)
Срок созревания самок (самцов) в нерестовом сезоне, месяцы	Ноябрь (ноябрь)	
Масса тела самок (самцов), г	2238-2804(1357-2020)	2240(1360)
Длина тела самок (самцов), см	58,5-61,3(46,8-58,3)	58,5(47)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,11-1,21(1,02-1,32)	1,15(1,15)
высоты самок (самцов)	3,6-4,2(4,2-4,2)	3,8(4,2)
толщины самок (самцов)	10,79-10,94(10,3-11,1)	10,85(10,8)
головы самок (самцов)	19,1-20,5(25,5-25,7)	19(25,6)

1	2	3
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	72,8-78,1	73
икры от одной самки, г	342,4-375,8	345
Плодовитость:		
рабочая, шт.	4428-4704	4450
относительная, шт/кг	1955-2337	2300
Индекс репродуктивности, г/кг	143,9-174,6	175
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	11,5-16,9	12
подвижность, с	20,9-23,3	22
Объем эякулята, мл	11,5-24,0	20
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	132,7-410	250
относительная, млрд шт/кг	100,8-209,6	150
Выживаемость эмбрионов, %	75-96	85

Воспроизводство маточного стада

Поддержание и воспроизводство маточного стада породы форели Адлер осуществляют следующим образом. Среди сеголеток и годовиков проводят массовый отбор по массе тела с конечной напряженностью 50-60%. Большая часть, около 85% самок и самцов форели Адлер, созревает в двухгодовалом возрасте. Среди них отбирают крупных и плодовитых рыб. Конечная напряженность такого отбора 10-15%. Икра от двухгодовалых впервые созревших самок для селекции не используется. Отобранные рыбы составляют элитную группу маточного стада.

Среди трехлетних самок проводят мягкую браковку особей с дефектами развития и отставших в росте с напряженностью 3-5%

Первый этап воспроизводства маточного стада связан с отбором самок и самцов по признаку ранний нерест. Для этого отбирают не менее 200-250 трехгодовалых самок, созревших во второй четверти нерестового сезона в промежутке, не превышающем 5-7 дней. Их

оценивают по массе и размерам тела, рабочей плодовитости, средней массе икринок, а также индексам телосложения и репродуктивным индексам. Данные обрабатывают методами статистического анализа. Определяют средние показатели признаков и величины их дисперсии. Подбор родительских пар проводят среди самок и самцов, которые характеризуются массой тела в пределах от $x-0,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$, рабочей плодовитостью — от средней и выше. На племя оставляют самок со средней массой икринок, близкой или выше средней, с высокими показателями относительной плодовитости и индекса репродуктивности. Сперму от самцов отбирают в мерную пробирку и визуально оценивают ее концентрацию. Отбору подлежат самцы с большим объемом эякулята и нормальной густотой спермы.

Каждую из отобранных самок скрещивают с пятью-восемью самцами. Осемененную икру от каждой самки инкубируют отдельно. Потомство семей, у которых оплодотворяемость икры не ниже 90%, а выживаемость эмбрионов и личинок превышает 85%, оставляют в качестве племенного материала для дальнейшего выращивания.

Таким образом, основной формой селекции при формировании маточных стад в условиях крупного племенного хозяйства является массовый отбор. Семейную селекцию по выживаемости потомства применяют на начальных этапах онтогенеза. Для стабилизации достигнутого уровня селекционных показателей отбор по фенотипам (массовый отбор) необходимо проводить на фоне благоприятных условий содержания и выращивания. В связи с этим биотехнике содержания ремонтно-маточного стада должно быть уделено пристальное внимание.

Хозяйственно-полезные признаки породы

В число хозяйственно-полезных признаков, отнесенных к основным при создании породы Адлер, входят масса тела, рабочая плодовитость, средняя масса икринок и количество икры, продуцируемой самкой, так как икра может быть реализована в качестве товарной пищевой и племенной продукции.

Высокая изменчивость хозяйственно-полезных признаков самок и самцов в значительной степени определяется условиями содержания и выращивания рыб. Например, массо-размерные характе-

ристики самок, которых выращивают в хозяйствах холодноводного типа, значительно уступают таковым для самок, содержащихся в тепловодных хозяйствах или в марикультуре. В то же время, усредненные показатели хозяйственно-полезных признаков по рыбхозам всех типов близки к нормативным (Титарев и др., 1991). В этой связи становится очевидным, что сравнительная оценка производителей породы форели Адлер с рыбами каких-либо конкретных хозяйств не представляется логичной. Столь же затруднительна сравнительная оценка породы с формами форели, которые разводят в однотипных (холодноводных) хозяйствах, так как показатели роста существенно различаются и по отдельным хозяйствам. Остается лишь возможность сопоставления результатов выращивания с нормативными данными.

Двух- и трехгодовалые самки форели Адлер по массе тела превышали нормативы в 1,37 раза, по средней массе овулировавших икринок — в 1,07 и рабочей плодовитости — в 1,43 раза. Двухгодовалые самцы форели Адлер по массе тела и показателям спермопродукции полностью удовлетворяли нормативным требованиям (см. табл. 18 и 19).

В условиях Адлерского племзавода маточные стада наиболее распространены в нашей стране пород содержат при соблюдении одинаковой биотехники выращивания. В этом случае сравнительная оценка породы форели Адлер с другими породами вполне правомерна и позволяет более полно выявить ее биологические особенности.

Сравнительный анализ средних показателей хозяйственно-полезных признаков пород форели племзавода «Адлер» (табл. 27) показал, что по массе тела самки форели Адлер в двухгодовом возрасте уступали только форели Камлоопс. Форель Адлер продуцировала яйцеклетки, средняя масса которых была выше, чем у форели Камлоопс, но несколько меньше, чем у форели Дональдсона и стальноголового лосося. Рабочая плодовитость, индекс репродуктивности и масса икры, полученной от одной самки, у форели Адлер были выше, чем у самок других пород.

Трехгодовалые самки форели Адлер превосходили остальные породы по массе тела, рабочей плодовитости и массе икры. Средняя масса овулировавших икринок самок форели Адлер выше, чем у форели Камлоопс, но меньше, чем у форели Дональдсона и стальноголового лосося.

Таблица 27

Показатели хозяйственно-полезных признаков разных пород форели

Порода	Масса тела, г	Средняя масса икринки, мг	Рабочая плодовитость, шт.	Индекс репродуктивности, г/кг	Масса икры от одной самки, г
<i>Двухгодовики</i>					
Адлер	826	44,1	2986	185,6	132
Камлоопс	922	37,0	2463	110,4	91
Дональдсон	748	46,9	2340	172,3	110
Стальноголовый лосось	737	46,6	2321	171,7	108
<i>Трехгодовики</i>					
Адлер	2465	75,1	4582	166,5	344
Камлоопс	1687	62,0	3584	149,1	222
Дональдсон	2203	78,6	4027	166,7	316
Стальноголовый лосось	2050	78,5	3759	166,4	295

Двухгодовалые самцы форели Адлер по сравнению с рыбами других пород племзавода «Адлер» характеризовались массой тела, превосходящей таковую у форели Дональдсона и стальноголового лосося, но были меньше форели Камлоопс. По общему объему спермопродукции самцы форели Адлер уступали рыбам других пород. Трехгодовалые производители по массе тела и комплексу репродуктивных показателей превосходили нормативные требования. При сравнении с самцами других пород можно отметить их высокую массу тела, а также удовлетворительные показатели спермопродукции. Рабочая плодовитость самцов форели Адлер выше, чем у форели Камлоопс, но несколько ниже, чем у форели Дональдсона и стальноголового лосося.

Данные (табл. 28) позволяют рассчитать выход товарной рыбы и товарной икры на одну самку. При расчетах принимается, что суммарная выживаемость за время выращивания двухлеток (включая инкубацию икры) составляет 60%. Отход трехлеток равен 5% от количества двухлеток. Средняя масса товарных двухлеток 250 г, трехлеток — 1,5 кг.

Таким образом, при выращивании двух- и трехгодовиков форель Адлер по выходу товарной рыбы на одну самку превосходит форель Камлоопс в 1,28 раза, форель Дональдсона и стальноголового лосося — в 1,14 и 1,22 раза соответственно.

Таблица 28

Выход товарной рыбы на самку

Порода форели	Рабочая плодовитость, шт.	Выход, кг	
		двухлеток	трехлеток
Адлер	4582	687	3918
Камлоопс	3584	538	3064
Дональдсона	4026	604	3442
Стальноголовый лосось	3759	564	3214

Икра форели может быть реализована как в качестве племенного материала, так и сырья для деликатесной пищевой продукции. При расчете выхода товарной икры на самку в первом случае при сравнительной оценке самок разных пород использовали показатели рабочей плодовитости, во втором — среднюю массу икры, полученной от одной самки (см. табл. 27).

По выходу икры как племенного материала на одну самку форель Адлер превосходила форель Камлоопс в 1,28 раза, стальноголового лосося — в 1,22 и форель Дональдсона — в 1,14 раза, по выходу икры как пищевой продукции — соответственно в 1,55; 1,17 и 1,09 раза.

Благодаря раннему сроку нереста, а также способности к быстрому росту форель средней массой 250 г можно получить, начиная с конца первого — начала второго года выращивания, а средней массой 500 г — в конце второго года, т. е. на 2-2,5 месяца раньше, чем при разведении других форм форели (Титарев и др., 1991).

Как следует из данных, приведенных в табл. 22, потомство, полученное при скрещивании самок форели Адлер с самцами стальноголового лосося и форели Дональдсона, а также самцов форели Адлер с самками форели Дональдсона, отличается ускоренным темпом роста. Приняв за основу эти данные, можно рассчитать увеличение товарной продукции за счет выращивания этих помесей (табл. 29).

Таблица 29

Результаты товарного выращивания гибридов разных пород форели

Вариант скрещивания	Прирост массы тела, %	Дополнительная продукция при выращивании 100 т, кг
♀А x ♂Д	4,1	410
♀А x ♂С	9,1	910
♀Д x ♂А	15,4	1540

Направление использования породы

Создание породы с признаками, соответствующими поставленной селекционной задаче, является решающим, но не окончательным этапом работы с породой. Не менее важным представляется обоснование направления ее использования. При этом необходимо иметь в виду не только рациональное хозяйственное использование, но и дальнейшее генетическое совершенствование.

Данные исследования свидетельствуют о том, что поставленная главная селекционная задача выполнена — создана порода форели Адлер, которая отличается от других ранним созреванием, и этот признак характеризуется однородностью и стабильностью. Несомненно, что при дальнейшей работе с породой направление и интенсивность отбора должны способствовать константности породы по этому признаку. Вместе с тем селекционные мероприятия должны быть направлены на совершенствование хозяйственно-полезных качеств, в первую очередь, на темп роста, рабочую плодовитость и выживаемость потомства. Учитывая равноценность с экономических позиций первых двух признаков, они должны быть сопряжены в процессе отбора. Основная задача селекции в этом случае должна состоять в отборе особей с гармоничным сочетанием пластического и генеративного обмена с целью получения максимально возможного количества как мяса, так и товарной икры от каждой самки. Этого результата можно добиться, прежде всего, увеличением селекционного дифференциала при отборе рыб по массе тела с обязательным учетом индекса репродуктивности и относительной плодовитости. Кроме того, установленные корреляции между рабочей плодовитостью и показателями телосложения вызывают необходимость отбора рыб по комплексу пластических

признаков: массе и длине, высоте и толщине тела. Следует обратить внимание также на возможность проведения селекции по уменьшению размеров головы. Сопутствующий отбор по пластическим признакам тела и размерам головы может быть полезен в связи с решением проблемы увеличения количества мяса, получаемого в среднем от одной особи.

Особое внимание следует уделить работе с самцами. Учитывая существенную вариабельность рыб по рабочей плодовитости, необходимо проводить целенаправленный отбор особей, которые характеризуются наиболее высокими репродуктивными качествами в первой половине нерестового сезона. В связи с этим предстоит уточнить методику формирования группы элитных самцов с целью получения достаточного количества спермы для осеменения икры самок на протяжении всего нереста.

Основное направление хозяйственного использования форели Адлер заключается в производстве племенного посадочного материала для форелевых хозяйств разных типов, а также получении деликатесной рыбной продукции. Основной селекционный признак породы — ранний нерест — позволяет, во-первых, получать оплодотворенную икру, личинок или крупную молодь в сроки, совпадающие с началом технологического цикла в товарных хозяйствах различного типа: холодноводных, тепловодных, озерных, садковых и др.; во-вторых, выращивание пород форели с чередующимся друг за другом временем полового созревания создает возможность наиболее полной загрузки рыбоводного оборудования и служит предпосылкой для организации непрерывного производства товарной продукции.

При выращивании форели Адлер в холодноводных хозяйствах с мало меняющимся температурным режимом инкубация икры и выращивание личинок проходят при благоприятных температурах в осенние месяцы. Тем самым потомство рано нерестящихся рыб получает существенное стартовое преимущество перед поздно нерестящимися формами, что позволяет в более короткие сроки получать товарную продукцию.

Крупная молодь форели Адлер может быть использована для зарыбления в апреле-мае садковых линий в холодноводных форелевых хозяйствах с переменным температурным режимом, что яв-

ляется основной предпосылкой для ускоренного выращивания товарной форели в хозяйствах этого типа.

Внедрение рано нерестующей формы форели в культуру тепловодных форелевых хозяйств имеет решающее значение, так как позволяет в течение осенне-зимнего периода наиболее полно использовать благоприятные условия выращивания. Температура воды в этот период колеблется в пределах 10-15°, что является определяющим фактором для получения товарной форели массой 350-400 г в течение одного года.

Форель Адлер с успехом может быть использована в марикультуре, так как сеголетки и годовики этой породы по своим размерам и массе тела наиболее пригодны для зарыбления морских погружаемых садков в осенне-зимнее время с целью получения товарной продукции весной следующего года.

Преимущество раннего нереста в сочетании с быстрым ростом и высокой плодовитостью существенно увеличивает товарную ценность этой породы, так как позволяет сократить сроки выращивания порционной форели и рыбы укрупненной навески на 2-2,5 месяца, а также получать больший выход товарной рыбы и пищевой икры на самку по сравнению с другими формами форели.

Благодаря высокому уровню общей комбинационной способности форель Адлер может выступать как удачный компонент скрещивания для получения продуктивных помесей. Обладая рядом важных селекционно-ценных признаков, эта порода может выступать как донор при выведении других пород форели. Широкое внедрение помесей форели Адлер с другими породами в культуру товарного форелеводства позволяет увеличить его экономическую эффективность.

Р а з д е л 3. Породы радужной форели Камлоопс

История создания породы

Радужная форель Камлоопс, природные популяции которой обитают во внутренних водоемах Британской Колумбии (Канада), является типичной озерной формой: производители нерестятся в притоках, где молодь проводит разное время перед тем, как мигрировать в озеро. В первой половине XX века началось рыбово-

енное освоение этой разновидности радужной форели. Ее распространили на всем побережье западных Соединенных Штатов, а в 1950 г. завезли в Калифорнию (Wales, 1950), где форелеводство к тому времени было наиболее развито. Первые этапы освоения Камлоопса были связаны с зарыблением водоемов для повышения их продуктивности, а также в целях спортивного рыболовства. При изучении экономики рыбоводства проводили сравнительную оценку результатов интродукции нескольких пород или линий форели. При этом во многих случаях Камлоопс показал себя наиболее выгодным объектом рыбоводства: эти рыбы при вылове имели более высокую суммарную массу, а также характеризовались лучшей выживаемостью (Borgesson, 1966; Cordone, Nicola, 1970; Rawstron, 1972, 1973).

Доместикация дикой формы Камлоопса в форелевых хозяйствах США сопровождалась в некоторых случаях гибридизацией с другими формами радужной форели и привела к образованию новых пород. Так, из девяти пород форели, разводимых в Калифорнии в конце XX столетия, по крайней мере, две были созданы с участием форели Камлоопс. Во-первых, это порода Coleman Strain, ее родоначальником является дикая форма Камлоопс, которую вначале содержали в «чистом» виде, а затем скрестили со стальноголовым лососем и радужной форелью из реки Сакраменто. Во-вторых, порода Junction Kamloops Strain, исходные формы которой предположительно являются результатом смешения в природных условиях самок Камлоопса, интродуцированных в водоем с самцами аборигенной радужной форели. Эти две породы различались по срокам созревания между собой и среди остальных семи пород форели, благодаря чему общий нерестовый сезон маточных стад длился девять месяцев — с августа до конца апреля (Busack and Gall, 1980).

На начальных этапах подготовки реестра пород форели, разводимых в США, были представлены данные по характеристике 50 одомашненных маточных стад в 21 штате Америки (Kincaid, 1987). Автор оговаривает, что приведенные данные не могут служить эталоном или характеристикой породы, поскольку являются результатом суммы оценок одного маточного стада в один год в отдельном хозяйстве. Каждый признак мог варьировать в зависимости от генетических различий между стадами и внешних факторов, кон-

кретных в каждом хозяйстве. Но тем не менее данные могут быть использованы в качестве отправной точки при сравнении маточных стад. Данные по форели Камлоопс, которую разводят в штате Коннектикут, свидетельствовали о том, что порода отличалась скороспелостью: около 95% рыб созревало в двухгодичном возрасте. Нерест происходил в сентябре. Выживаемость эмбрионов до стадии пигментации глаз — 69, личинок — 95% (Kincaid, 1987).

В Европейских странах форель Камлоопс начали разводить с конца 50-х годов XX столетия. Впервые она была завезена в Данию, где эту породу содержали в «чистом» виде, исключив смешивание с производителями местных промышленных стад (Schmidt, 1985). Из Дании Камлоопс распространился в Польшу, Чехословакию, Францию и другие страны. При доставке икры в Чехословакию была отмечена чрезвычайно высокая гибель эмбрионов и личинок (99,5%) из-за биотехнических нарушений в создании условий на раннем этапе онтогенеза (Zobel, 1979). Однако при дальнейшем разведении эта форма продемонстрировала более высокий темп роста по сравнению с местной радужной форелью. Период выращивания до порционной массы у форели Камлоопс составлял 10-16, а у местной породы — 17-24 месяца. В целом средний прирост у импортированной формы оказался на 24,6% выше, чем местной форели (Zobel, 1979). К началу 1990-х годов форелеводство Чехословакии базировалось на разведении двух пород форели: местной, которая нерестилась с марта по апрель, и форели Камлоопс, созревающей осенью — в ноябре-декабре (Marcel, 1979; Steffens, Spangerberg, 1981). Созревание форели Камлоопс наступало в три-четыре, местной (чехословацкой) — в три года. Срок эксплуатации маточного стада достигал восьми лет. Оплодотворяемость икры у форели Камлоопс, выращиваемой в хозяйстве «Вецов» (вблизи от г. Карловы Вары), составляла 90, а выживаемость эмбрионов за период инкубации при температуре 6°C — 85%. Скрещивание местной форели и форели Камлоопс приводило к образованию гибридов, которые росли на 30% лучше, чем исходные формы (Marcel, 1979).

В марте 1974 г. икра форели Камлоопс на стадии глазка в возрасте примерно 270 градусо-дней была завезена из Чехословакии в Германию (тогда Германскую Демократическую Республику). Исследования по изучению импортированной породы проводили в центре по разведению форели «Потсдам». Первые этапы работ по-

казали, что при выращивании в одинаковых условиях темп роста молоди форели Камлоопс был на 11,5% выше, а степень усвояемости корма на 8% лучше, чем у местной отводки радужной форели. При этом гибель рыб за весь период выращивания была незначительной в обоих случаях и не превышала 0,2% (Schmidt, 1985). Для созревания рыб было необходимо, чтобы температура воды в преднерестовый период не опускалась ниже 3°C, в противном случае нерест может задержаться на месяц и больше. Нерестовый сезон у форели Камлоопс начинался в середине или конце ноября, т. е. на четыре-пять недель раньше, чем у наиболее рано созревающих селекционных линий форели в центре по ее разведению. Эта особенность нового объекта оказалась ценной для форелеводства, поскольку содержание в одном хозяйстве маточных стад, различающихся по срокам созревания, позволило увеличить время получения посадочного материала и товарной продукции и тем самым повысить эффективность рыбохозяйственной деятельности. Благодаря форели Камлоопс оказалось возможным удовлетворить нехватку товарной продукции с марта по май (Schmidt, 1978). Результаты выращивания форели Камлоопс в различных хозяйствах Германии показали, что получение икры от рано созревающих производителей имело смысл там, где была возможность создания условий для успешного выращивания посадочного материала. В частности, при инкубации икры и выдерживании личинок необходимо, чтобы температура воды была выше 6°C, для того чтобы личинки были способны перейти к активному питанию. При благоприятных условиях мальки в конце февраля — начале марта имели массу около 1 г. Таким образом, появлялась возможность в феврале-марте повторно использовать полную мощность инкубационного оборудования для икры, полученной от весенне нерестящихся маточных стад. Применяя комбинированный метод выращивания форели Камлоопс и радужной форели, в 1977 г. на предприятии «Гота» смогли вырастить до 283 кг молоди с 1 м³ бассейнов (Wendler, 1978).

Из Германии форель Камлоопс завезли в СССР в 1982 г. Икра на стадии пигментации глаз была передана из форелевого центра «Потсдам» в начале декабря и распределена следующим образом: «Челябинскрыбпрому» — 0,8 млн шт., «Куйбышеврыбпрому» — 1 млн, «Донрыбкомбинату» — 0,4 млн, «Ставропольрыбпрому» — 0,1 млн шт.

К сожалению, не все хозяйства должным образом подготовили материально-техническую базу для выращивания нового объекта, а к научному изучению его биологии и адаптационных способностей приступили лишь с 1983 г. К этому моменту в хозяйствах «Челябинскрыбпрома» икра полностью погибла. В «Куйбышеврыбпроме» выращивание рыб осуществляли в зимовальном комплексе и садках. В условиях рыбхоза «Сускан» форель Камлоопс созревала в январе-феврале, поэтому в дальнейшем работу с этим объектом здесь прекратили, а часть ремонтного материала передали Ташкентскому форелевому хозяйству. В «Донрыбкомбинате» с использованием теплых вод Мироновской ГРЭС было выращено 95 тыс. шт. годовиков средней массой 150 г. Из них сформировали ремонтную группу в количестве 11 тыс. шт. средней массой 200 г и перевели в форелевое хозяйство «Нитриус», где к концу сезона осталось 10 тыс. двухлетков средней массой 700 г. Из «Донрыбкомбината» 1500 годовиков передали Ростовскому форелевому хозяйству и из них сформировали ремонтное стадо. В Кисловодском хозяйстве «Ставропольрыбпрома» наблюдали сверхнормативные отходы в период до инкубации икры, выдерживания личинок и подращивания молоди до 1 г. Всего до возраста сеголеток выжили 21 тыс. экземпляров. Двухлетки к октябрю достигали средней массы 416 г, а максимальная навеска составила 700 г. В январе у них были обнаружены признаки полового диморфизма, поэтому был осуществлен отбор самок и самцов и сформировано ремонтное стадо. В 1985 г. от производителей форели Камлоопс, созревших в октябрь-ноябре, стали получать икру и приступили к производству товарной продукции (Новоженин, 1985а; Экспертное заключение о состоянии племенной работы в форелеводстве России и состоянии маточных стад новых форм форели. Фонды ФСГЦР, 1994).

На Адлерский форелеводческий племзавод икра форели Камлоопс была доставлена в 1986 г. из Кисловодского хозяйства.

Совершенствование породы форели Камлоопс по срокам нереста в нерестовом сезоне

В 1988 г. в исходном стаде форели Камлоопс созрел 61% самок двухгодовалого возраста. Их нерест начался с середины октября и закончился в первой половине декабря. Продолжительность его

составила 56 суток. Пик нереста наблюдали в середине ноября, но массовое созревание рыб началось уже с первых чисел ноября, больше половины самок (58%) созрело в период с 7 по 21 ноября.

В то время, когда форель Камлоопс начали разводить на племзаводе, продолжали проводить селекцию форели Адлер на смещение сроков созревания, в результате чего эти породы могли впоследствии в значительной степени совпадать по срокам нереста. Для сохранения очередности нереста пород было решено сместить срок массового созревания самок форели Камлоопс на конец октября.

Для того чтобы проверить, не влияет ли отбор самок этой породы по срокам нереста на изменение других признаков, провели исследование рыб, созревающих в начале нерестового сезона и во время массового нереста. Результаты оценки рэндомной выборки трехгодовалых самок представлены в табл. 30.

Таблица 30

Характеристика трехгодовалых самок форели Камлоопс в разные сроки нерестового сезона

Показатели	Нерест			
	начало n = 20		пик n = 20	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Масса:				
тела, г	1167±48,6	18,6	1270±58,8	20,7
средняя икринки, мг	65,8±0,9	6,1	76,3±2,02*	9,0
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2581±112,8	19,6	2354±115,6	21,9
относительная, шт/кг	2600±79,6	13,7	2197±103,5**	21,1
Индекс репродуктивности, г/кг	170±3,9	10,2	166±7,0	18,9

Примечание. Различия между средними значениями признака достоверны при: * p < 0,001; ** p < 0,01.

Различия самок исследуемых групп по массе тела, рабочей плодовитости и индексу репродуктивности не достигали достоверного уровня. У самок, созревающих в пик нереста, была значительно крупнее икра, что, в свою очередь, по-видимому, привело к досто-

верному снижению у них относительной плодовитости. Учитывая результаты проведенных исследований, при селекции трехгодовалых рыб на ранние сроки нереста проводили сопутствующий отбор по массе икринок, отбраковывая самок с очень мелкой икрой.

Аналогичные исследования были проведены на четырехгодовалых самках, поскольку рыб этого возраста в ряде случаев использовали для скрещиваний при воспроизводстве породы. Результаты оценки приведены в табл. 31.

Таблица 31

Характеристика четырехгодовалых самок форели Камлоопс в разные сроки нерестового сезона

Показатели	Нерест			
	начало n = 30		пик n = 30	
	M ± m	CV, %	M ± m	CV, %
Масса:				
тела, г	2431±57,5	14,4	2745±91,0*	18,4
средняя икринки, мг	96,1±1,87	11,9	101,5±2,25	12,3
Плодовитость:				
рабочая, шт.	3238±173,9	32,7	3555±188,0	29,4
относительная, шт/кг	1528±76,1	30,3	1518±79,9	29,3
Индекс репродуктивности, г/кг	143±5,0	21,2	150±5,9	21,8

Примечание. Различия между средними значениями признака достоверны при: $p < 0,01$.

У самок этого возраста достоверные различия были выявлены по массе тела, которая была больше у особей, созревающих в пик нереста. Это вызывало необходимость корректировки интервалов отбора рыб по массе тела в процессе подбора пар среди группы рыб с более ранним созреванием. Кроме того, средняя масса икринок характеризовалась большим уровнем изменчивости, пределы варьирования этого признака составляли от 57 до 116 мг в начале созревания и от 76 до 128 мг у самок в пик нереста. Коэффициенты вариации достигали более высоких значений по сравнению с результатами оценки трехгодовалых самок (см. табл. 30). Поэтому,

несмотря на отсутствие достоверных различий по величине икринок у рыб исследованных выборок, посчитали необходимым контролировать этот признак при отборе самок.

Уже в исходном стаде для воспроизводства оставляли только созревших рыб двухгодовалого возраста. Скрещивания самок и самцов проводили в последней декаде октября. Данные об изменении сроков созревания трехгодовалых самок маточного стада в процессе селекции представлены в табл. 32.

В результате систематического отбора преобладающая часть рыб этой породы (75-85%) созревала на втором году жизни, а срок нереста производителей стабилизировался уже в третьем поколении селекции с 2001 г. Самки начинали созревать в конце сентября, т. е. на месяц раньше рыб исходного стада, массовое созревание наступало во второй половине октября. Данные табл. 33 являются результатами исследования четырех генераций с 1999 г. по 2002 г. Самки третьего и четвертого поколений были более консолидированы по срокам созревания, нерест продолжался от 63 до 52 суток, пик нереста рыб разного возраста колебался в незначительных пределах.

Таблица 32

Динамика нереста самок форели Камлоопс разных поколений селекции

Дата	Количество созревших самок маточного стада, %		
	исходное стадо	поколение селекции	
		третье	четвертое
17-23 сентября		6	1
24-30 сентября		5	4
1-7 октября		7	11
8-14 октября		14	19
15-21 октября	1	17	24
20-28 октября	5	13	16
29 октября — 4 ноября	19	12	10
5-11 ноября	18	10	9
12-18 ноября	22	5	4
19-25 ноября	18	5	2
26 ноября — 2 декабря	11	5	
3-9 декабря	4	1	
10-16 декабря	2		

Таблица 33

Характеристика самок форели Камлоопс разного возраста по срокам созревания

Возраст, годы	Продолжительность нереста, сутки	Срок массового созревания, сутки	
		внутри каждой генерации рыб одного возраста*	каждой генерации относительно других**
2	<u>37-63</u> 52	<u>17-38</u> 31	<u>53-62</u> 58
3	<u>42-78</u> 63	<u>23-44</u> 37	<u>40-48</u> 44
4	<u>41-71</u> 55	<u>22-37</u> 27	<u>23-54</u> 42

*За точку отсчета принята дата начала нереста рыб каждой генерации.

**За единую точку отсчета принята дата начала самого раннего нереста за весь период исследований. Над чертой — минимальное и максимальное значения, под чертой — среднее значение показателя.

Таким образом, в процессе совершенствования породы удалось сместить сроки массового созревания самок почти на месяц, т. е. на середину октября. Сроки нереста меняются незначительно, что свидетельствует о стабильности этого признака у рыб породы Камлоопс. Сравнивая время массового созревания производителей пород, разводимых в хозяйстве, можно заключить, что форель Камлоопс следует отнести к породам с ранним возрастом достижения половой зрелости и очень ранним сроком полового созревания в нерестовом сезоне.

**Рыбоводно-биологическая оценка
рыб ремонтно-маточного стада**

Характеристика самок и самцов до полового созревания. В табл. 34 представлены результаты оценки рыб ремонтного стада за четыре месяца до начала их созревания.

Таблица 34

Морфометрическая характеристика рыб ремонтной группы форели Камлоопс

Признак	Самки (n = 30)			Самцы (n = 30)		
	lim	M ± m	CV, %	lim	M ± m	CV, %
Масса тела, г	300-570	417±12,60	16,5	265-700,0	466±17,20*	20,0
АС, см	29,5-36,3	32,1±0,27	4,6	26-36,9	32,7±0,43	7,2
<i>Пластические признаки, % АС</i>						
c	18,8-21,3	20±0,11	2,9	19,7-22,5	20,8±0,12*	3,2
ao	3,9-5,7	5±0,07	8,0	4,9-6,4	5,5±0,07**	7,3
lmd	7,8-10,2	9,1±0,10	6,2	8,5-11,8	9,8±0,12**	6,5
o	3,9-4,6	4,2±0,04	5,4	3,8-5,0	4,3±0,05	6,6
op	10,6-12,9	11,5±0,11	5,1	10,8-12,8	11,6±0,09	4,2
io	5,8-7,3	6,6±0,07	5,7	6,2-7,7	6,8±0,07	5,1
hcz	13,8-18,2	15,9±0,23	8,0	13,5-18,4	16,3±0,22	7,4
H	19,7-26,3	23,9±0,22	5,0	23-27,6	25±0,23***	5,0
h	8,5-10,2	9,2±0,07	4,4	8,8-10,0	9,4±0,06*	3,7
aD	38,6-47,1	44,3±0,28	3,4	43,1-49,1	45,3±0,21***	2,6
pD	35,8-39,7	37,9±0,18	2,5	34,4-38,7	36,8±0,19**	2,9
aV	33,6-51,3	49±0,56	6,2	47,5-52,5	50,1±0,22	2,4
PV	27,7-33,9	31,5±0,23	4,1	28,2-33,1	31,4±0,18	3,2
pl	15,8-19,3	17,6±0,17	5,1	15,8-18,5	17,3±0,12	3,8
ID	11,9-15,0	13,6±0,16	6,4	12-17,0	13,9±0,18	7,0
hD	6-11,3	7,9±0,20	14,0	6,7-10,9	8,1±0,17	11,2
lA	9-10,9	10±0,10	5,5	8,7-12,2	9,9±0,14	7,5
hA	6-9,8	8±0,15	10,2	7-9,9	8,1±0,12	8,4
lP	9-11,7	10,3±0,13	7,2	7,7-12,7	10,3±0,22	11,7
IV	8,1-10,5	9,3±0,11	6,5	8,3-11,2	9,6±0,13	7,3
<i>Меристические признаки</i>						
sp.br	19-23	21±0,2	5,3	18-23	21±0,2	5,9
vert.	59-63	61±0,2	1,6	59-63	61±0,2	1,6

Примечание. Обозначения признаков: АС — длина тела по Смитту; с — длина головы; ao — длина рыла; o — диаметр глаза; op — заглазничное расстояние;

io — ширина лба; hcz — высота головы у затылка; lmd — длина нижней челюсти; H — высота тела; h — высота хвостового стебля; pl — длина хвостового стебля; aD, pD, aA, PV — антедорсальное, постдорсальное, антеанальное и пектроевентральное расстояние; lD и hD — длина и высота спинного плавника; lA и hA — длина и высота анального плавника; lP и lV — длина грудного и брюшного плавников; sp.br — число жаберных тычинок; vert. — число позвонков; n — число рыб; $M \pm m$, lim — среднее значение, его ошибка и пределы варьирования признака; CV — коэффициент вариации. Различия между средними значениями признака у самок и самцов достоверны при: * $p < 0,05$, ** $p < 0,001$, *** $p < 0,01$.

Самцы несколько превосходили самок по массе тела ($p < 0,05$), но были сходны по длине тела. У самцов были достоверно больше длина головы, рыла и нижней челюсти ($p < 0,001$), а также наибольшая и наименьшая высота тела, больше антедорсальное и меньше постдорсальное расстояния. Наибольшая изменчивость была характерна для размеров плавников ($CV = 6,4-14\%$), в то время как по всем остальным размерным показателям коэффициенты вариации носили умеренный характер: $CV = 2,4-8\%$. По меристическим признакам различий между самками и самцами не наблюдали. По количеству позвонков у рыб обоего пола также не было различий, а вариабельность этого признака была незначительной.

Количество пилорических придатков было одинаковым у самок и самцов: $20,6 \pm 0,2$ и $20,6 \pm 0,22$ соответственно.

Характеристика самок по массо-размерным и репродуктивным признакам. Данные табл. 35 свидетельствуют о том, что масса тела двухгодовалых самок превосходила нормативные требования в 1,37 раза. Изменчивость рыб по этому признаку невысока — 16,6%. Исследованные особи отличались умеренным разнообразием по пластическим признакам: коэффициенты вариации колебались от 6 до 7,6%. Большинство индексов тела также относилось к мало изменчивым признакам ($CV = 4,1-4,6\%$). Исключение составлял коэффициент упитанности: его вариабельность достигала 8,8%.

Самки продуцировали яйцеклетки среднего размера — средняя масса икринок у большей части рыб составляла около 40 мг. Рабочая и относительная плодовитость самок находилась на высоком рыбоводном уровне. Изменчивость репродуктивных показателей была умеренной и колебалась незначительно: от 21,2 до 23,3%.

Масса тела трехгодовалых самок в 1,41 раза превышала нормативные показатели. Темп роста рыб следует признать высоким —

за год выращивания масса их тела увеличилась в 2,19 раза. Разнообразие особей по этому признаку невелико — 14,2%. Наряду с увеличением массы тела возросли абсолютные показатели пластических признаков, при этом их изменчивость несколько снизилась — до 5-5,8%. Показатели вариабельности коэффициента упитанности остались на прежнем уровне, разнообразие рыб по другим индексам тела изменилось также несущественно.

Таблица 35

Характеристика самок ремонтно-маточного стада форели Камлоопс

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики		Четырехгодовики	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
Размеры тела:						
масса, г	962±22,60	16,6	2112±42,50	14,2	3822±100,20	17,6
длина по Смитту, см	42,7±0,36	6,0	53,6±0,38	5,0	63,3±0,49	5,2
высота, см	11,7±0,11	6,4	12,1±0,10	5,8	15,1±0,15	6,5
толщина, см	4,6±0,04	6,6	6,4±0,05	5,6	7,7±0,08	6,8
Длина головы, см	8±0,09	7,6	10,6±0,07	5,0	13,2±0,10	5,2
Индекс:						
упитанности	1,2±0,02	8,8	1,4±0,01	7,8	1,5±0,02	10,8
прогонистости	3,6±0,02	4,6	4,4±0,03	4,6	4,2±0,03	4,9
толщины	10,8±0,06	4,1	11,9±0,09	5,3	12,1±0,09	5,3
головы	18,7±0,12	4,5	19,7±0,09	3,3	20,8±0,12	3,7
<i>Репродуктивные признаки</i>						
Средняя масса икринок, мг	38,6±0,81	14,9	63,5±1,28	14,2	89,3±1,65	12,4
Плодовитость:						
рабочая, шт	2699±84,50	22,1	3971±139,60	24,9	5356±190,40	23,8
относительная, шт/кг	3190±95,80	21,2	2165±79,50	26,0	1623±57,00	23,6
Индекс репродуктивности, г/кг	123±4,00	23,3	134±3,80	20,0	143±4,30	20,4

Масса икринок у самок этого возраста увеличилась в 1,64 раза. Большая часть рыб продуцировала икринки средней массой 63,5 мг. Рабочая плодовитость трехгодовалых рыб возросла в 1,47 раза по сравнению с двухгодовальными и в 1,32 раза превысила нормативный уровень. Увеличился также (в 1,1 раза) индекс репродук-

тивности. В то же время относительная плодовитость снизилась в 1,47 раза. Изменчивость самок по репродуктивным признакам не претерпела значительных изменений.

Четырехгодовалые самки по массе тела превышали нормативные показатели в 1,93 раза. Производители отличались высоким темпом роста — за год выращивания масса их тела увеличилась в 1,81 раза. Изменчивость самок по этому признаку была незначительной — 17,6%. По пластическим признакам самки характеризовались умеренным разнообразием: $CV = 5,2-6,8\%$. Абсолютные значения индексов тела и уровень их изменчивости у четырехгодовалых рыб по сравнению с трехгодовыми остались почти без изменений ($CV = 3,3-10,8\%$).

Масса икринок и рабочая плодовитость исследованных рыб за год выращивания увеличились в 1,12 и 1,33 раза соответственно. По этим признакам четырехгодовалые самки отвечали самым высоким рыбоводным нормативам. Вместе с тем у рыб этого возраста было отмечено снижение относительной плодовитости в 1,33 раза. Индекс репродуктивности возрос в 1,1 раза. Изменчивость самок по средней массе икринок и рабочей плодовитости осталась практически на прежнем уровне: $CV = 12,4$ и $CV = 23,8\%$ соответственно. Коэффициенты вариации относительной плодовитости и индекса репродуктивности достоверно не изменились.

Характеристика самцов. Как следует из данных табл. 36, двухгодовалые самцы по массе тела превосходили нормативные требования. Уровень изменчивости рыб по этому признаку был невысоким: $CV = 18,7\%$. Разнообразие самцов по пластическим признакам тела следует признать умеренным, коэффициенты вариации составляли 6,7-8,6%. Изменчивость исследованных особей по индексам тела находилась на среднем уровне: $CV = 4-4,4\%$. Исключение составляла вариабельность коэффициента упитанности ($CV = 7,7\%$).

Показатели объема эякулята, концентрации сперматозоидов и времени активного состояния спермиев соответствовали нормативным требованиям. Суммарная спермопродукция позволяла судить о хороших рыбоводных качествах самцов этого возраста. Исследованные самцы отличались высоким уровнем изменчивости по рабочей и относительной плодовитости, а также объему эякулята ($CV = 58,4-60,6\%$). Разнообразие рыб по концентрации сперматозоидов

и времени их активного состояния находилось на среднем уровне: $CV = 32,4$ и $35,9\%$ соответственно.

Таблица 36

Характеристика самцов ремонтно-маточного стада форели Камлоопс

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
Размеры тела:				
масса, г	848±22,30	18,7	1738±40,30	13,1
длина по Смитту, см	43,3±0,42	6,7	52±0,42	4,6
высота, см	11,4±0,11	7,0	11,4±0,14	7,2
толщина, см	4,2±0,04	6,5	5,6±0,05	5,3
Длина головы, см	10,1±0,12	8,6	12,2±0,12	4,9
Индекс:				
упитанности	1±0,01	7,7	1,2±0,02	6,9
прогонистости	3,8±0,02	4,0	4,6±0,04	5,1
толщины	9,8±0,06	4,4	10,8±0,11	5,6
головы	23,3±0,14	4,4	23,5±0,12	2,9
<i>Репродуктивные признаки</i>				
Спермии:				
концентрация, млн/мл	8,4±0,43	32,4	10,2±0,48	26,7
время активности, с	24,6±1,40	35,9	26,4±0,62	13,2
Объем эякулята, мл	7,9±0,76	60,6	11,4±49,70	49,7
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	64,5±6,17	60,5	115,6±10,80	53,0
относительная, млн шт/кг	80,5±8,63	58,4	67,5±6,30	52,8

Масса тела трехгодовалых самцов соответствовала высоким нормативным требованиям. Темп роста рыб можно признать высоким — за год выращивания их масса увеличилась почти в 2 раза. Изменчивость самцов этого возраста по массе тела была незначительной: $CV = 13,1\%$. Уровень разнообразия производителей по пластическим признакам составлял $CV = 4,6-7,2\%$ и мало отличался от вариабельности двухгодовалых рыб. Разнообразие по индексам тела было умеренным, в большинстве случаев коэффициенты

вариации составляли $CV = 2,9-5,6\%$. Наиболее высокой была изменчивость индекса упитанности: $CV = 6,9\%$.

Объем эякулята, концентрация сперматозоидов и время их подвижного состояния у трехгодовалых самцов соответствовали принятым нормативам. Общий объем спермопродукции указывал на хорошее рыбоводное качество самцов этого возраста. В то же время необходимо отметить снижение относительной плодовитости рыб в 1,19 раза. Наиболее высокий уровень изменчивости самцов был установлен по показателям рабочей и относительной плодовитости: $CV = 52,8$ и $CV = 53\%$ соответственно, а также объема эякулята: $CV = 49,7\%$. Разнообразие рыб по концентрации сперматозоидов было умеренным, а по времени подвижности сперматозоидов невысоким: $CV = 26,7$ и $CV = 13,2\%$ соответственно. У трехгодовалых самцов по сравнению с двухгодовальными коэффициенты вариации большинства репродуктивных признаков снизились на 6-10%.

Корреляции признаков. У исследованных самок форели Камлоопс разного возраста неизменно высокими оставались взаимосвязи между массой тела — длиной, толщиной и высотой тела, длиной тела — длиной тушки, высотой тела; высотой тела — толщиной тела; рабочей плодовитостью — относительной плодовитостью ($r = 0,98-0,75$). Сохранялись связи средней силы между массой тела — длиной головы и пластическими признаками ($r = 0,74-0,53$). Средние и слабые взаимосвязи между массой икринки — рабочей и относительной плодовитостью были характерны для самок всех возрастов, а корреляции между массой тела и массой икринки наблюдались лишь только у двух- и четырехгодовалых рыб ($r = 0,58-0,27$).

Анализ корреляций изученных признаков у самцов форели Камлоопс позволил установить наличие устойчивых сильных связей между массой тела — размерами и пропорциями тела; экстерьерных признаков между собой; рабочей плодовитостью — относительной плодовитостью, а также между объемом эякулята — рабочей и относительной плодовитостью ($r = 0,98-0,63$). Стабильная взаимосвязь среднего уровня была отмечена между концентрацией спермиев — рабочей и относительной плодовитостью ($r = 0,53-0,48$).

Оценка племенных качеств самок. Результаты индивидуальной проверки самок по качеству потомства представлены в табл. 37.

Таблица 37

Результаты индивидуальной проверки самок по качеству потомства

Возраст	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
Двухгодовики	68	63
Трехгодовики	93	87
Четырехгодовики	89	84

Анализ данных табл. 37 позволяет сделать заключение о том, что племенная ценность двухгодовалых впервые нерестящихся рыб невысока, и их не следует использовать в племенной работе. Выживаемость потомства трех- и четырехгодовалых самок соответствует высоким рыбоводным требованиям, и их наиболее целесообразно применять для воспроизводства.

Комбинационная способность производителей. Как уже было указано, для производителей форели Камлоопс характерен очень ранний нерест. Поэтому во время массового нереста или начала созревания рыб других пород самки и самцы исследуемой породы уже заканчивают нерест, в связи с чем не представлялось возможным осуществить необходимые скрещивания.

Генетический паспорт породы. Данные генетических исследований породы форели Камлоопс представлены в табл. 38 и 39.

Результаты проведенного исследования показывают, что всем полиморфным локусам у рыб породы форели Камлоопс наблюдалось соответствие законам Харди-Вайнберга-Кастла, на основании чего можно сделать предположение о генетической однородности особей этой породы.

Таблица 38

Частоты аллелей белковых локусов и показатели генетического разнообразия особей породы Камлоопс

Аллели	Локусы (объем выборки = 75)						
	AAT-3	PGM-1	SOD-1	GPD-1	LDH-5	IDHP-3	IDHP-4
A	1,000	.307	.027	1.000	.647	.027	
B	.000	.620	.973	.000	.033	.727	
C	.000	.073	.000		.320	.247	
H т.о.*	.000	.520	.052	.000	.482	.413	
H наб.	.000	.507	.053	.000	.520	.440	

* H — гетерозиготность по локусу; H т.о. — теоретически ожидаемая; H наб. — наблюдаемая.

Средний уровень гетерозиготности на локус: теоретически ожидаемое значение = .210 (.094)**, наблюдаемое = .217 (.097).

Количество аллелей на локус = 2,00 (.38).

Процент полиморфных локусов = 57,14: для критерия 99% = 57,14, для критерия 95% = 42,86.

** В скобках приведены значения стандартной ошибки.

Таблица 39

χ^2 -критерий соответствия наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот фенотипов полиморфных белковых локусов (тест на соответствие распределению Харди-Вайнберга-Кастла)

Локус	Фенотип	Частота		χ^2	DF	P
		наблюдаемая	ожидаемая			
1	2	3	4	5	6	7
SOD-1	A-A	9	6,946	4,217	3	.239
	A-B	27	28,711			
	A-C	1	3,396			
	B-B	28	28,711			
	B-C	10	6,866			
	C-C	0	.369			
GPD-1	A-A	0	.040	.042	1	.838
	A-B	4	3,919			
	B-B	71	71,040			
IDHP-3	A-A	29	31,248			
	A-B	5	3,255			
	A-C	34	31,248			

Продолжение табл. 39

1	2	3	4	5	6	7
IDHP-4	B-B	0	.067	3,060	3	.382
	B-C	0	1,611			
	C-C	7	7,570			
	A-A	0	.040			
	A-B	4	2,926			
	A-C	0	.993			
	B-B	38	39,503			
	B-C	29	27,067			
	C-C	4	4,470			
				1,672	3	.643

Порода генетически гетерогенна, доказательством чему являются средний уровень гетерозиготности по изученным полиморфным локусам, равный $0,217 \pm 0,097$, и относительно высокий процент полиморфных локусов — 57,14.

Оценка генетической структуры, включающая в себя данные о частотах аллелей полиморфных локусов, уровне гетерозиготности, доле полиморфных локусов, количестве аллелей на локус и анализ на соответствие наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот аллелей, свидетельствует о генетическом своеобразии рыб, составляющих эту породу.

Нормативы отбора и стандарт породы

Данные представлены в табл. 40 и 41.

Таблица 40

Рыбоводно-биологические признаки и нормативы отбора двухгодовалых самок и самцов в ремонтное стадо

Показатели	Min – max	Нормативы отбора
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2-3 (2)	2 (2)
Срок созревания самок (самцов) в нерестовом сезоне, месяцы	Октябрь-ноябрь (октябрь)	Октябрь (октябрь)
Масса тела самок (самцов), г	750-960 (660-900)	900 (800)
Длина тела самок (самцов), см	39,5-43 (37,4-42)	41 (39)

Продолжение табл. 40

1	2	3
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,13-1,2 (1,06-1,15)	1,17 (1,12)
высоты самок (самцов)	3,1-3,6 (3-3,9)	3,6 (3,7)
толщины самок (самцов)	9,4-10,8 (9,3-10,2)	10,8 (10,2)
головы самок (самцов)	16,4-18,7 (22-23,6)	18,4 (22,5)
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	30,4-39,3	38,5
икры от одной самки, г	109,7-140,5	120
Плодовитость:		
рабочая, шт.	1800-2850	2700
относительная, шт/кг	250-3200	3100
Индекс репродуктивности, г/кг	110-135	120
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	5,5-8,5	7
подвижность, с	21-23	22
Объем эякулята, мл	3,5-10,1	8
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	18,9-80,3	70
относительная, млрд шт/кг	31,6-108,4	95

Таблица 41

Рыбоводно-биологические признаки рыб маточного стада и стандарт породы форели Камлоопс

Показатели	Min – max	Нормативы отбора
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2 (2)	
Срок созревания самок (самцов) в нерестовом сезоне, месяцы	Октябрь-ноябрь (октябрь)	
Масса тела самок (самцов), г	1860-2610 (1357-2020)	2200 (1750)
Длина тела самок (самцов), см	58,5-61,3 (46,8-54,3)	54 (52)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,11-1,43 (1,02-1,28)	1,4 (1,2)
высоты самок (самцов)	3,6-4,7 (4-4,7)	4,4 (4,6)
толщины самок (самцов)	10,4-12,3 (10,3-11,1)	12 (10,8)

Продолжение табл. 41

1	2	3
головы самок (самцов)	18,4-20,1 (20,5-25,7)	19,7 (23,6)
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	52,8-68,1	63
икры от одной самки, г	342,4-375,8	345
Плодовитость:		
рабочая, шт.	3428-4540	4000
относительная, шт/кг	1755-2340	2150
Индекс репродуктивности, г/кг	111,9-154,1	135
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	8,5-12,9	10,5
подвижность, с	20,9-24,3	22
Объем эякулята, мл	7,5-17,3	11,5
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	98-160	120
относительная, млрд шт/кг	100,8-209,6	150

Воспроизводство маточного стада

Отбор производителей форели Камлоопс в маточное стадо осуществляют путем последовательного отбора по следующим признакам:

по скорости полового созревания. Для воспроизводства отбирают только самок и самцов, созревших в двухгодичном возрасте;

срокам нереста в нерестовом сезоне. Производителей для постановки скрещиваний отбирают во второй-третьей декадах октября;

массе и размерам тела. Учитывая необходимость совершенствования породы по хозяйственно-полезным признакам, интервалы отбора по массо-размерным показателям могут составлять от $x-0,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$;

репродуктивным признакам. Для совершенствования породы, учитывая невысокую по сравнению с другими породами плодовитость и меньшие размеры икринок, интервалы отбора по этим признакам могут находиться в пределах от x до $x+2\sigma$;

способы подбора пар и оценка семей по качеству потомства. Формирование ремонтной группы рыб маточного стада осуществляется согласно положениям, изложенным в разделе 1.

Хозяйственно-полезные признаки породы

Скорость развития потомства, полученного от производителей разных пород, содержащихся в хозяйстве, в значительной степени зависела от температуры воды во время инкубации икры, выдерживания личинок и выращивания молоди. Среднемесячная температура воды составляет 11,4°C и является оптимальной для разведения форели. Температурный режим инкубации в период с октября по май, т. е. сезон последовательного созревания самок всех пород и получения от них потомства, благоприятен для развития эмбрионов и личинок (Привольнев, 1969; Игнатьева, 1979; Титарев, 1980).

Потомство рано созревающих производителей получало стартовое преимущество за счет более высокой температуры воды на первых этапах развития. Сочетание двух факторов — времени созревания и температурного режима — сказывалось таким образом, что форель разных пород достигала товарной массы 120-150 г в следующие сроки:

Камлоопс — через 15-16 месяцев выращивания;

Адлер — через 16-17 месяцев;

Дональдсон — через 17-18 месяцев;

стальноголовый лосось — через 18-19 месяцев.

Таким образом, благодаря оптимальному сочетанию раннего созревания и сезонного подъема температуры воды, сокращающей сроки инкубации икры и выдерживания личинок, а также способствующей быстрому росту молоди, форель Камлоопс отличалась несомненным преимуществом перед остальными породами в условиях Адлерского хозяйства. Благодаря раннему сроку нереста, а также способности к быстрому росту форель средней массой 250 г можно получать, начиная с конца первого — начала второго года выращивания, а массой 500 г — в конце второго года, т.е. на 2-2,5 месяца раньше, чем при разведении других форм форели (Титарев и др., 1991).

Приведенные данные, характеризующие самок и самцов ремонтно-маточного стада (см. табл. 35 и 36), позволяют рассчитать выход товарной рыбы и товарной икры на одну самку. При расчетах принимают, что суммарная выживаемость за время выращивания двухлеток (включая инкубацию икры) составляет 60%. Отход трехлеток равен 5% от количества двухлеток. Средняя масса товарных двухлеток 250 г, трехлеток — 1,5 кг. Выход товарной рыбы на одну самку при выращивании двухлеток составит 405, трехлеток — 2230 кг.

Икра форели может быть реализована как в качестве племенного материала, так и сырья для деликатесной пищевой продукции. При расчете выхода товарной икры на самку использовали показатели рабочей плодовитости самок разного возраста (см. табл. 35). Выход товарной икры на одну самку при выращивании двухлеток составит 104,2, трехлеток — 252,1 г.

Раздел 4. Выведение породного типа форели Камлоопс — Камлоопс летний

История создания породного типа

Исследование динамики созревания производителей породы форели Камлоопс позволило выявить группы рыб, нерест которых проходит в конце августа — начале сентября. Это создало предпосылки для обоснования и начала работ по селекции рыб в целях смещения нереста на ранние сроки, закрепления этого признака у производителей и в конечном результате создания нового породного типа.

Работы по созданию породного типа форели Камлоопс летний были начаты в 1997 г. В качестве производителей исходного стада была отобрана 41 самка, созревшая в самом начале нерестового сезона — 22 сентября. От них было получено потомство и в 1999 г. сформировано ремонтно-маточное стадо двухгодовалых рыб первого поколения селекции.

Сравнительную характеристику самок по срокам созревания в сезоне проводили на трехгодовалых рыбах, для которых характерен более стабильный нерест (табл. 42-45).

Таблица 42

Динамика нереста трехгодовалых самок породы Камлоопс (осенний)
и породного типа (летний)

Дата	Количество созревших рыб, %				
	1997 г.	2000 г.		2003 г.	
	осенний	летний F ₁	осенний	летний F ₂	осенний
25 августа		2,9		2,6	
1 сентября		3,9		11,3	
8 сентября		5,7	1,2	15,2	
15 сентября		6,7	1,2	16,3	
22 сентября	1,2	7,1	1,4	9,8	1,2
29 сентября	4,9	8,6	1,0	5,8	3,3
6 октября	5,5	9,0	4,7	8,3	4,3
13 октября	7,1	11,7	6,0	7,6	9,4
20 октября	6,4	12,2	9,4	4,6	18,8
27 октября	12,4	13,1	11,7	7,0	17,6
3 ноября	14,1*	12,8	15,2	6,4	13,6
10 ноября	16,1	3,9	20,4	3,9	13,2
17 ноября	12,8	2,0	12,0	1,1	13,6
24 ноября	7,4		12,7		2,8
1 декабря	7,1		3,1		2,1
8 декабря	3,7				
15 декабря	1,0				

* Жирным шрифтом отмечено наибольшее количество самок, созревших в данном нерестовом сезоне.

Таблица 43

Статистическая оценка созревания самок форели Камлоопс
(основное стадо)

Показатели	1997 г.	2000 г.	2003 г.
Продолжительность нереста, сутки	84		70
Пик нереста ($X \pm m_x$), сутки*	43+1,91	52,1+2,64	38+1,49
σ	19,11	26,43	14,89
CV, %	44,40	50,70	39,20

* Здесь и в табл. 44 за условную точку отсчета принята дата начала нереста рыб каждой генерации.

Таблица 44

Статистическая оценка созревания самок
породного типа Камлоопс летний

Показатели	2000 г., F1	2003 г., F2
Продолжительность нереста, сутки	84	
Пик нереста ($X \pm m_x$), сутки	45,7+2,14	33,7+2,22
σ	21,38	22,24
CV, %	46,80	66,00

Данные, приведенные в табл. 42-44, свидетельствуют о том, что рыбы основного стада характеризовались незначительными отличиями по продолжительности нереста, но вместе с тем существенными колебаниями времени наступления массового созревания, что нашло отражение в показателях вариальности. У самок первого и второго поколений селекции наблюдали смещение времени массового нереста на ранние сроки, но одновременно существенное возрастание изменчивости рыб по срокам нереста.

Статистический анализ динамики нереста самок основного стада и рыб двух поколений селекции с применением метода средне-взвешенной совокупности (см. табл. 45), позволил сделать следующие выводы:

смещение сроков массового созревания рыб основного стада и потомков первого и второго поколений селекции достигали двух и четырех недель соответственно, и эти различия достоверны при $p = 0,001$;

наблюдалось достоверное смещение сроков массового созревания самок второго поколения селекции по сравнению с особями первого поколения ($p = 0,001$), что свидетельствовало о правильной стратегии отбора при формировании селекционных стад;

было установлено достоверное превосходство рыб первого и второго селекционных поколений по уровню изменчивости самок по срокам нереста в сравнении с самками основного стада, что указывает на необходимость консолидации производителей последующих поколений по этому признаку.

Таблица 45

**Сравнительный статистический анализ динамики нереста рыб
основного стада и двух поколений селекции породного
типа форели Камлоопс**

Показатели	2000 г.		2003 г.	
	основное стадо	F ₁	основное стадо	F ₂
Продолжительность нереста, сутки	84		70	
Пик нереста ($X \pm m_x$), сутки	69,7 $\pm$ 1,75	45,7 $\pm$ 2,14	66 $\pm$ 1,48	33,7 $\pm$ 2,22
σ	17,54	21,38	14,81	22,24
CV, %	25,10	46,80	22,40	66,00

* За единую точку отсчета принята дата начала самого раннего нереста за весь период исследований — 25 августа.

Самцы форели Камлоопс созревали одновременно с самками. Однако в начале нереста рыбы характеризовались низкими показателями объема эякулята и рабочей плодовитости. Наибольшее количество спермопродукции самцы давали не в пик нереста самок, а в конце нерестового цикла. Следует отметить, что подобное свойство не является отличительной особенностью самцов этой породы, оно характерно для самцов всех пород, разводимых на племзаводе «Адлер».

**Характеристика производителей
породного типа по массо-размерным
и репродуктивным признакам**

Поскольку исходным материалом для создания нового породного типа послужила порода форели Камлоопс, была проведена сравнительная оценка производителей форели Камлоопс летний и Камлоопс осенний с целью выявления отличительных признаков между ними. Характеристика самок основного стада и самок первого и второго поколений селекции породного типа разных генераций представлена в табл. 46.

Таблица 46

**Основные рыбоводные показатели самок породы Камлоопс
осенний и породного типа Камлоопс летний**

Порода, породный тип, возраст, поколе- ние селекции	Масса		Плодовитость	
	тела, г	средняя ик- ринки, мг	рабочая, шт.	относительная, шт/кг
	X±m _x			
1999 г.				
Камлоопс, два года:				
летний, F ₁	840±25,41	37,7±0,73	2077,6±91,24	2733,5±100,33
осенний	428,2±13,85	41,7±0,79	1461,3±4,40	4027,2±127,62
2000 г.				
Камлоопс, три года:				
летний, F ₁	2589,5±43,17	54,9±1,05	4411,4±165,98	1895,1±75,33
осенний	1531,5±26,42	62,9±1,03	3598,1±64,80	2776,9±60,10
2001 г.				
Камлоопс, два года:				
летний, F ₂	1136,5±29,80	38,2±0,57	3041,4±101,48	3025,5±95,11
осенний	663,4±15,95	40±0,63	2054,2±67,80	36,01±123,31
2003 г.				
Камлоопс, два года:				
летний, F ₂	809,8±3,15	46,3±0,58	1911,9±82,61	2646,4±81,75
осенний	762,2±20,26	48,7±0,67	1752±69,25	2582±79,43
Камлоопс, три года:				
летний, F ₂	2547,1±41,49	67,4±1,34	4371±162,38	1930±67,73
осенний	1852,1±26,90	726±0,94	3310,3±91,23	2062,4±56,29

Результаты исследований показали, что почти во всех случаях (исключение составили двухгодовалые рыбы в 2003 г.) масса тела самок форели Камлоопс летний была достоверно больше, чем у осеннего ($p = 0,001$). Основной причиной этого были разные плотности посадки рыб при содержании маточных стад, многочисленных у основной породы и малочисленных у экспериментальных стад породного типа. Так, в 2000 г. в прудах одинаковой площади было выращено 1753 экземпляра трехгодовалых самок Камлоопса летнего и 4185 экземпляров особей Камлоопса осеннего, в результате масса тела рыб составляла 2540 и 1530 г соответственно. Таким образом, на этом этапе исследований нельзя провести коррект-

ную сравнительную оценку рыб по скорости роста, не имея данных о выращивании производителей в одинаковых условиях. Вместе с тем можно отметить, что показатели массы тела летнего Камлоопса свидетельствуют о высоких потенциях роста рыб этого породного типа.

Рабочая плодовитость коррелировала с массой тела самок, подчиняясь общепринятой закономерности: более крупные рыбы продуцировали большее количество икры. Относительная плодовитость у двухгодовалых самок летнего Камлоопса была достоверно ниже, чем у осеннего ($p = 0,001$) в 1999 г. и 2001 г., когда первые значительно превосходили вторых по массе тела. Если рыбы достигали примерно одинаковой массы тела, как в 2003 г., то достоверных различий в значениях относительной плодовитости не наблюдали. Это можно объяснить тенденцией, выявленной многими исследователями у радужной форели, состоящей в том, что относительная плодовитость снижается с увеличением размера самок (Шиндавина, 1995; Gall, 1975; Springate and Bromage, 1985; Bromage et al., 1990, 1992). У трехгодовалых самок первого поколения селекции различия в показателях относительной плодовитости также были достоверными. Несмотря на большие размеры и массу тела самок летнего Камлоопса, средняя масса икринок у них во всех исследованных выборках была достоверно меньше ($p = 0,05-0,01$), чем у Камлоопса осеннего (см. табл. 46).

Была проанализирована взаимосвязь признаков у самок внутри каждой выборки. Данные табл. 47 свидетельствуют о том, что у летнего Камлоопса почти во всех случаях масса тела положительно коррелировала с рабочей плодовитостью ($r = 0,33-0,76$; $p = 0,05-0,01$), т. е. с высокой долей вероятности сохранялась закономерная связь между этими признаками, которая у осеннего Камлоопса наблюдалась во всех выборках ($r = 0,4-0,75$; $p = 0,01$). Положительные корреляции между массой икринок и массой тела самок были у летнего Камлоопса в трех из шести выборок ($r = 0,34-0,59$; $p = 0,05-0,01$), а у осеннего — в двух из пяти ($r = 0,31-0,45$; $p = 0,05, 0,01$), т. е. примерно в 50% случаев. Отрицательные корреляции между массой икринок и рабочей плодовитостью наблюдали в двух выборках как у летнего, так и у осеннего Камлоопса ($p = 0,01$). Ни в одном случае масса икринок не была связана одновременно с массой тела самок и рабочей плодовитостью, несмотря на проявление

в некоторых случаях высокого уровня корреляций между двумя последними признаками.

Таблица 47

Корреляции (r) между признаками у самок породы Камлоопса осеннего и породного типа Камлоопса летнего

Порода, породный тип, возраст, поколение селекции	Пара признаков		
	масса тела — рабочая плодовитость	масса тела — средняя масса икринок	рабочая плодовитость — средняя масса икринок
1999 г.			
Камлоопс, два года:			
летний, F ₁	0,67	0,13	-0,30
осенний	0,66	0,12	-0,43
2000 г.			
Камлоопс, три года:			
летний, F ₁	0,20	0,22	-0,37
осенний	0,45	0,10	-0,19
2001 г.			
Камлоопс, два года:			
летний, F ₂	0,54	0,34	0,19
осенний	0,40	0,31	-0,18
2002 г.			
Камлоопс, летний, два года, F ₂	0,33	-0,11	-0,58
2003 г.			
Камлоопс, два года:			
летний, F ₂	0,76	0,59	0,22
осенний	0,75	0,45	0,20
Камлоопс, три года:			
летний, F ₂	0,46	0,33	-0,10
осенний	0,53	0,05	-0,49

Величина овулировавших икринок является важным признаком самок, поскольку служит одновременно характеристикой завер-

шающих этапов гаметогенеза самок и исходной характеристикой потомства. Хорошо известно, что рыбы демонстрируют значительное внутривидовое и межвидовое разнообразие по размеру икринок. Даже если рыбы принадлежат одной породе или линии и имеют сходную массу тела, то они могут существенно различаться по средней величине икринок. Вопрос о взаимосвязи размера икринок с другими экстерьерными и репродуктивными признаками самок, а также о влиянии внешних факторов в процессе гаметогенеза на дефинитивные размеры яйцеклеток до сих пор остается предметом дискуссии.

Проведенные исследования показали, что величина икринок существенно менялась с возрастом самок, но у одновозрастных особей не было выявлено устойчивых взаимосвязей этого признака с размерами рыб. В пользу изложенного свидетельствовали данные, полученные в экспериментах по длительному голоданию рыб. Через несколько месяцев предельно ограниченного режима кормления масса тела и плодовитость подопытных самок были в 2-2,5 раза ниже, чем в контроле, однако при этом почти во всех вариантах опыта рыбы продуцировали икру обычного размера, характерного для каждой породы и возраста (Шиндавина и др., 2002a; Nikandrov, Shindavina, 2004). Эти данные согласовались с выводами других авторов. Например, было показано, что при изменении рационов корма и режимов кормления менялись масса тела, плодовитость и скорость созревания подопытных рыб по сравнению с контрольными, но заметного влияния размера рыб или фактора кормления на величину икринок выявлено не было (Scott, 1962; Bromage et al., 1992). При селекции форели по некоторым хозяйственно-полезным признакам была отмечена существенная зависимость размера икринок от возраста самок, но не было обнаружено зависимости от размеров производителей в пределах одного возраста (Исаков, 1982; Kato, 1979). Следует отметить, что в этом вопросе есть и альтернативные мнения. При изучении уровня изменчивости репродуктивных признаков у самок радужной форели были получены положительные корреляции между величиной икринок и размерами самок (Ефимова, 1982; Стасюнайте, 1982).

Многолетние наблюдения показали, что средняя масса икринок зависела от породной принадлежности производителей и являлась одной из отличительных особенностей самок разных пород форели,

содержащихся на Адлерском племзаводе. Так, стальноголовый лосось характеризовался наибольшей величиной икринок, а форель Камлоопс — самой мелкой икрой. Отличие форели Камлоопс от других пород и форм радужной форели небольшими размерами и массой овулировавших яйцеклеток было отмечено и в других хозяйствах. Например, в немецком центре по выращиванию форели «Потстдам» (Schmidt, 1985), а также при выращивании Камлоопса осеннего и весеннего нереста в хозяйствах Югославии (Dresun, 1989).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что продуцирование сравнительно мелкой икры является отличительным признаком как породы форели Камлоопс, так и породного типа Камлоопс летний.

Оценка племенных качеств самок

У двухгодовалых рыб летнего Камлоопса оплодотворяемость икры составляла 85,6, а выживаемость эмбрионов — 61,9%. Для впервые созревающих самок эти значения свидетельствуют о хорошем качестве яйцеклеток. При повторном нересте трехгодовиков проводили сравнительную оценку Камлоопса осеннего и летнего. В 2000 г. у самок осеннего Камлоопса выживаемость эмбрионов достигала $91,3 \pm 0,95$, а у самок первого поколения селекции летнего Камлоопса — $85,3 \pm 2,09\%$. Различия были достоверными ($p = 0,01$). В 2003 г. провели индивидуальную проверку 36 самок второго поколения летнего Камлоопса по оплодотворяемости икры, которая составила в среднем $86,2 \pm 2,7\%$, у самок осеннего Камлоопса этот показатель был выше — $91,2 \pm 1,62\%$, но различия в этом случае не были достоверными. Таким образом, как молодые, впервые нерестящиеся самки, так и трехгодовалые рыбы, созревшие повторно, характеризовались высокими показателями качества половых продуктов и жизнеспособности потомства, согласно общепринятым нормативам для радужной форели (Титарев и др., 1991).

Было проведено исследование зависимости качества яйцеклеток от внутренних и внешних факторов для выяснения причин различий племенного качества самок Камлоопса разных сроков нереста. Прежде всего, можно было предположить, что полученные различия были обусловлены величиной икринок, достоверно более мел-

ких у летнего Камлоопса. По мнению некоторых авторов, недостаточная масса икринок может являться причиной повышенной гибели эмбрионов у радужной форели (Галкина, 1968; Gall, 1974; Pitman, 1979). Однако полученные данные не подтвердили это мнение. У одновозрастных самок летнего Камлоопса наблюдали существенные различия как по массе овулировавших икринок, так и по их фертильности и жизнеспособности. Так, в выборке из 34 трехгодовалых рыб первого поколения селекции средняя масса икринок менялась от 43,5 до 76,9 мг, а выживаемость эмбрионов — от 64 до 92,6%; у 36 самок второго поколения селекции, созревших в 2003 г., различия по массе икринок составляли от 50,5 до 80,6 мг, а по оплодотворяемости — от 36 до 100%. Значительное разнообразие по массе икринок наблюдали и у двухгодовалых самок — от 29,1 до 45 мг. При этом выживаемость зародышей варьировала еще в большей степени — от 6,5 до 99,6%. Однако ни в одном случае не обнаружено взаимосвязи величины икринок с их способностью к нормальному развитию. Эти данные согласуются с выводами других авторов об отсутствии влияния размеров икринок на показатели развития раннего потомства у лососевых рыб, в том числе и у радужной форели (Glebe et al., 1979; Thorpe et al., 1984; Springate and Bromage, 1985).

Сравнительно низкие показатели качества половых продуктов у рано созревающих самок форели Камлоопс могли быть обусловлены неблагоприятным температурным режимом воды в период созревания рыб и развития потомства. Согласно многолетним данным температура воды, поступающей из скважин, достигала максимальных значений в конце августа и составляла в разные годы от 14,2 до 15,7°C. В сентябре начиналось постепенное охлаждение воды до 13,8-15,4° к концу месяца. В конце октября температура воды снижалась до 13,1-14°C и лишь к концу ноября достигала 10-11,6°C, что благоприятно для инкубации икры.

Для радужной форели был установлен температурный предел, составляющий 12-13°C, после которого начинает снижаться выживаемость зародышей (MacGrimmon, 1971; Morrison and Smiht, 1986; Billard, 1992). Потомство самок осеннего Камлоопса, созревающих в октябре-ноябре, развивалось при более благоприятном температурном режиме по сравнению с летним Камлоопсом, и потому имело лучшие показатели выживаемости. Подтверждением этому

могут быть данные, полученные при оценке оплодотворяемости икры в разные сроки нереста самок при массовых скрещиваниях. В период с 3 по 10 октября был осуществлен 31 вариант скрещиваний. В этот период температура воды менялась от 13,7 до 11,8°C, а оплодотворяемость икры составила в среднем $71,4 \pm 3,4\%$. С 24 ноября по 8 декабря температура воды находилась в пределах от 10,2° до 9,8°C. Оплодотворяемость икры в 13 вариантах скрещиваний достигала среднего значения — $89,1 \pm 1,64\%$, что оказалось достоверно выше предыдущего показателя ($p = 0,001$). Таким образом, сравнительно низкие показатели племенных качеств самок летнего Камлоопса не объясняются породной принадлежностью, а обусловлены менее благоприятным температурным режимом для инкубации икры, характерным для Адлерского хозяйства в летне-осенний период.

Отличительные особенности породного типа

Отличительной особенностью производителей породного типа форели Камлоопс летний является нерест, происходящий в летне-осенний сезон: в августе-сентябре, т. е. на 3-4 недели раньше, чем у рыб исходной породы, и на 15-20 недель раньше, чем у следующей за ними породы форели Адлер. Это свойство производителей породного типа закреплено отбором самок и самцов каждой генерации, созревающих в августе на протяжении последних 6 лет. Основная часть самок созревает в конце августа — начале сентября. Средняя продолжительность нерестового сезона — 77 суток. По среднему значению срока полового созревания производителей породный тип Камлоопс летний достоверно отличается от рыб исходной породы ($p < 0,001$). Изменчивость срока полового созревания самок породного типа в нерестовом сезоне за весь период оценивается, как $CV = 56,4\%$, и превышает среднее значение исследуемого признака по породам, разводимым в хозяйстве ($CV = 44,8\%$), что свидетельствует о необходимости консолидации производителей с целью повышения уровня однородности по этому селекционному признаку.

О стабильности исследуемого признака свидетельствуют данные динамики нереста породного типа форели Камлоопс летний (см. табл. 42). На протяжении последних шести лет, т. е. в двух по-

колених селекции, большая часть самок созревала в августе-сентябре.

Особенности поддержания и воспроизводства

При выведении нового породного типа с летним созреванием ведущим селекционным признаком является срок нереста производителей в нерестовом сезоне, поскольку основная селекционная задача заключается в создании рано созревающего типа форели Камлоопс. Сохранение уровня хозяйственно-полезных признаков, присущих этой породе, также необходимо, в связи с чем сопутствующими направлениями селекции остаются темп полового созревания, масса тела и рабочая плодовитость, а также выживаемость потомства (Никандров, Шиндавина, 1995). Порядок проведения отбора, критерии и границы отбора производителей соответствуют положениям, изложенным в разделе 1.

Хозяйственно-полезные признаки породного типа

Как отмечалось выше, на этом этапе исследований нельзя провести корректную сравнительную оценку рыб основного стада и породной группы, так как их выращивали с разными плотностями посадки. Вместе с тем можно отметить, что показатели массы тела летнего Камлоопса свидетельствуют о высоких потенциях роста рыб этого породного типа.

Несомненным преимуществом нового породного типа перед другими породами и основным маточным стадом форели Камлоопс является удовлетворение повышенного спроса на посадочный материал пород с ранним сроком нереста. Анализ данных о реализации посадочного материала за последние три года показывает, что продажа племенной икры форели Камлоопс в целом составляла 29,2% от всей реализации, из которых около 50% пришлось на летние формы форели Камлоопс.

Направление использования породы и породного типа форели Камлоопс

Основное направление хозяйственного использования форели Камлоопс — производство племенного посадочного материала для товарных форелевых хозяйств. Потомство рано нерестующих рыб

получает существенное стартовое преимущество перед поздно нерестящимися формами, что позволяет в более короткие сроки получать товарную продукцию в хозяйствах разных типов:

крупная молодь форели Камлоопс может быть использована для зарыбления в апреле-мае садковых линий в холодноводных форелевых хозяйствах с переменным температурным режимом, что является основной предпосылкой для ускоренного выращивания товарной форели в хозяйствах этого типа;

внедрение рано нерестующей формы форели в культуру тепловодных форелевых хозяйств имеет решающее значение, так как позволяет в течение осенне-зимнего периода наиболее полно использовать благоприятные условия выращивания. Температура воды в этот период колеблется в пределах 10-15°, что является определяющим фактором для получения товарной форели массой 350-400 г в течение одного года;

форель Камлоопс с успехом может быть использована в марикультуре, так как сеголетки и годовики этой породы по своим размерам и массе тела наиболее пригодны для зарыбления морских погружаемых садков в осенне-зимнее время с целью получения товарной продукции весной следующего года.

Преимущество раннего нереста в сочетании с быстрым ростом и высокой плодовитостью существенно увеличивает товарную ценность этой породы, так как позволяет сократить сроки выращивания порционной форели и рыбы укрупненной навески на 2-2,5 месяца, а также получать больший выход товарной рыбы и пищевой икры на самку по сравнению с другими формами форели.

Р а з д е л 5. Порода радужной форели Дональдсона

История создания породы

Эта порода была выведена на базе Колледжа рыбного хозяйства Вашингтонского университета Дональдсоном и Ольсоном в результате почти 40-летней селекционной работы. В качестве основной была намечена следующая цель селекции: получение рано созревающих, быстро растущих, устойчивых к болезням рыб с высокой продукцией икры. Работы были начаты в 1932 г. с местными расами радужной форели, взятыми из различных питомников и

природных популяций. Масса тела четырехгодовалых производителей исходного маточного стада составляла 450-700 г, плодовитость — до 1 тыс. икринок. От созревших рыб было получено потомство, среди которого проводили отбор по фенотипу. Для последующей селекции оставляли только рано созревающих самых крупных и сильных особей. Массовый отбор применяли на протяжении десяти лет, в результате чего увеличилась скорость роста у рыб и сократился возраст их полового созревания. В дальнейшем наряду с массовым применяли индивидуальный отбор, который включал в себя семейную селекцию и оценку производителей по качеству потомства. На племя оставляли особей, которые созревали в желаемый сезон года, с максимальной плодовитостью и высоким процентом выживаемости потомства. Напряженность отбора от икры до производителей составляла около 1%. Большое внимание уделяли соотношению длины и массы тела. Температура воды во время выращивания составляла в январе-феврале 4°C, марте-мае 8-10, летом 20-23, осенью 10-15°C. Предельная температура, которую выдерживают рыбы этой породы, достигает 25°C. Сбор икры у самок начинался в январе-феврале. Для развития икры до стадии пигментации глаз требовалось 160, до перехода на внешнее питание — 310 градусо-дней (Donaldson and Olson, 1955; Donaldson, 1966).

Масса тела рыб в конце первого года достигала 400-500 г, в возрасте 21 месяца — 4-5 кг. Выращивание форели большей массы в Америке считают нерентабельным (Новоженин, 1983). После продолжительной селекции отдельные самцы форели Дональдсона созревали в возрасте одного года, большинство в возрасте двух лет. Половозрелость у самок наступала в двухгодовалом возрасте при достижении массы тела около 2 кг.

Средняя плодовитость трехлетних самок достигала 5-7 тыс. икринок, четырехлетних — 10 тыс. и более, максимальная плодовитость трехгодовалых самок превышала 25 тыс. икринок. При благоприятном температурном режиме возможно двукратное созревание самок. За три года выращивания размеры рыб составляли около 67 см, а отдельные особи достигали длины 85 см и массы 8,5 кг. Молодь массой около 2 г часто подвергалась вирусному заболеванию, вызывающему значительную гибель, но была относительно устойчива к грибковым заболеваниям. Кормили ее гранулированным кормом с высоким содержанием белка (43%) и низким содер-

жением жира — около 3%. Режим кормления: личинок — не менее 4 раз, товарной рыбы — 1-2 и производителей — 1 раз в день. Плотность посадки при выращивании до 1 г — 9,5-49 кг/м², до 5 г — 11-59 и до 10 г — 23-69 кг/м². Длительная селекция позволила сократить нерестовый цикл в 2 раза, увеличить среднюю плодовитость в 30-40, общую массу — в 100 раз. Средняя длина двухлетних самок возросла с 35,5 до 60,9 см, при этом рыбы стали более высокотелыми. Коэффициент упитанности в результате селекции достиг 1,9-2. Установлено также, что с увеличением длины тела на 2,54 см плодовитость в среднем возрастала почти на 2 тыс. икринок. Форель Дональдсона отличалась высоким качеством мяса, была устойчива к высоким температурам и некоторым видам загрязнений (Бардач и др., 1978).

Благодаря блестящему успеху селекции эта порода форели получила широкое распространение в рыбоводных хозяйствах всего мира. Икра форели Дональдсона на стадии пигментированных глаз была доставлена в Швецию, Норвегию, Данию, Финляндию, Великобританию, Германию, Польшу, Чили, Аргентину и другие страны.

Опыт культивирования этой породы свидетельствует о том, что она не везде достигала своих рекламных качеств. Хорошие результаты были получены в Норвегии при ее выращивании в морских садках: за 1-1,5 года масса рыб составляла 3-4 кг. В Швеции форель Дональдсона использовали для выращивания крупной «лососевой» форели. В Финляндии ее разводят как в чистом виде, так и качестве помеси со стальноголовым лососем под названием «Итамеренлохи», или форель «Супер» (Краузе, Паавер, 1988). В этих странах форель Дональдсона отвечает требованиям производителей и потребителей как «идеальный лосось» наряду с атлантическим лососем, кижучем, чавычей. В Польше форель Дональдсона не показала преимуществ в росте и развитии по сравнению с местной форелью. В Германии попытки культивирования форели Дональдсона окончились неудачей: потомство оказалось нежизнеспособным, а темп роста молоди довольно низким, в связи с чем немецкие ученые не рекомендовали использовать породу для воспроизводства. В Дании ее культивировали в небольших масштабах, так как датские породы форели не уступали форели Дональдсона по темпу роста, а некоторые породные группы датской форели превосходили породу Дональдсона по размерам икры (Бардач и др., 1978). Результаты культивирования форели

ли Дональдсона в Японии показали, что она не отличалась от местных форм по скорости и срокам полового созревания, но превосходила их по темпу роста и плодовитости. В то же время масса икринок у самок американской форели была на 8% ниже, чем у местных линий. Однако в целом в Японии форель Дональдсона не достигла рекламных показателей по массе тела и репродуктивным признакам (Новоженин, 1983). Японские ученые успешно проводили селекционную работу с форелью Дональдсона по выведению линий с повышенной плодовитостью и более крупной икрой, а также двукратным нерестом в течение года (Като, 1979)..

В СССР икра форели Дональдсона была доставлена в феврале и в марте 1982 г. по 50 и 100 тыс.шт. соответственно. Икринки отличались большим разнообразием по массе — от 25 до 138 мг, коэффициент вариации этого признака колебался от $CV = 24,8-26,1$. Средняя масса икринок в первой партии составила 64,5, во второй — 58,2 мг. Икринки характеризовались высоким содержанием жира — от 4,8 до 6,8%, что свидетельствовало о хороших условиях содержания и нагула производителей маточного стада. Икра форели Дональдсона была доставлена в прудовые и тепловодные форелевые хозяйства, а также рыбоводный модуль с замкнутым водоснабжением: Самарское (Украина), Ташкентское (Узбекистан), Волгореченское (Костромская область), рыбколхоз им. Кирова (Эстония), Тургенский форелевый питомник (Казахстан).

Анализ данных, представленных в отечественной литературе, посвященной результатам культивирования форели Дональдсона, позволил сделать некоторые наиболее существенные обобщения. Количество градусо-дней для нормального эмбрионального развития требовалось такое же, как и для местных форм форели (вылупление после 310-411 градусо-дней). У икры форели Дональдсона проявлялась повышенная чувствительность к механическим воздействиям, что выражалось в ряде случаев более высокой гибелью эмбрионов в период инкубации, чем у местной форели. Во время инкубации были отмечены икринки с нарушением эмбрионального развития (до 30%). Гибель эмбрионов наблюдалась вплоть до вылупления личинок (Новоженин, 1985б; Сергеева 1985; Паавер, 1986; Титарев, 1989, 1990). Американские исследователи связывали низкую выживаемость икры форели Дональдсона с ее заниженным уровнем генетической изменчивости (Allendorf F., Utter F. 1979). В

то же время, по данным Л. А. Осиповой и С. М. Рябовой (1987), качество икры и выживаемость эмбрионов у впервые нерестящихся самок форели Дональдсона были существенно выше, чем у местной формы форели, разводимой в Ташкентском форелевом хозяйстве. Разноречивость полученных результатов может быть объяснена отклонениями от оптимального температурного режима для развития эмбрионов. Так, стабильные условия инкубации (температура воды при инкубации 10°C с постепенным повышением до 15-16°C после вылупления) обеспечивали высокую выживаемость личинок и сеголеток: 81,5 и 71,8% соответственно (Аси и др., 1987).

Самцы форели Дональдсона созревали раньше самок, продуцируя сперму густой консистенции. Активность сперматозоидов составляла 15-35 с, объем эякулята — до 35,5 мл. Оплодотворяющая способность спермы колебалась от 50 до 95%.

Наблюдения за гаметогенезом показали, что развитие половых желез у форели Дональдсона проходит более интенсивно, чем у местной радужной форели. В связи с этим было высказано предположение о взаимосвязи скорости гаметогенеза и высокого темпа роста рыб американской породы (Мгеладзе, Осипова, 1985; Титарев, Сижажев, 2002).

При исследовании рыбоводно-биологических свойств форели Дональдсона были отмечены низкий уровень генетической изменчивости белков и ее отличие по генетическому профилю от других пород радужной форели. Сильно заниженный уровень изменчивости белков форели Дональдсона из хозяйства Вашингтонского университета был обнаружен уже в 1970-е годы (Allendorf F., Utter F. 1979). По их данным, полиморфными у радужной форели Дональдсона являются только МДГ и ИДГ, а СОД, ФГМ и Г-3-ФДГ, обычно полиморфные у радужной форели, оказались мономорфными. Средняя гетерозиготность этой популяции оказалась равной 2%, а в других стадах радужной форели американских хозяйств она колебалась от 5,5 до 8%. Исследование породы форели Дональдсона, которую выращивали на установке «Биорек», показало, что в сравнении с другими, распространенными в СССР породными группами радужной форели, она потеряла некоторые аллели печеночной эстеразы, супероксиддисмутазы мышечной МДГ и АДГ. Гетерозиготность форели Дональдсона была намного ниже обыкновенного

для радужной форели уровня и равнялась 3,3% (Паавер, 1986, Краузе, Паавер, 1986, 1988).

Результаты выращивания в различных климатических зонах, хозяйствах разных типов, отличающихся между собой по уровню биотехники, свидетельствуют о том, что во всех случаях темп роста форели Дональдсона оказался более высоким, чем у местных форм радужной форели. Все возрастные группы форели Дональдсона отличались более высокой пищевой активностью по сравнению с местными группами радужной форели при нормальных затратах корма. Наилучшие результаты получены при ее выращивании в рыбоводном модуле «Биорек» в условиях регулируемых оптимальных параметров среды, а также в некоторых хозяйствах с использованием теплых вод энергетических объектов. В этих хозяйствах масса тела двухгодовалых самок составляла от 0,7 до 2,1 кг, в прудовых хозяйствах — 0,8-1,5 кг (Новоженин, 1985б; Титарев, 1988; Сергеева, Титарев, 1990, 1991).

Рабочая плодовитость впервые созревших двухгодовалых самок варьировала от 2 до 3,8 тыс. икринок. Плодовитость отдельных особей при повторном нересте превышала 10 тыс. икринок (Файзулаев и др., 1983; Аси и др., 1984, 1987; Титарев, 1986, 1988; Сергеева, 1985; Сергеева, Титарева, 1989). В некоторых случаях более высокая плодовитость форели американской породы могла быть обусловлена продуцированием икринок более мелкого размера. Так, по данным Батраевой и Цой (1987), рабочая плодовитость трех- и четырехгодовалых самок форели Дональдсона была на 6,3 и 7,1% выше, чем тургенской форели (Казахстан), но в то же время масса икринок местной формы была на 8,3-8,6% больше, чем у форели Дональдсона.

Скорость и сроки полового созревания в существенной степени зависели от абиотических условий. При выращивании в тепловодных хозяйствах самки форели Дональдсона достигали половой зрелости в возрасте 20-25 месяцев при массе тела 0,7-2,1 кг (Сергеева, Титарев, 1990). Время созревания в нерестовом сезоне производителей этой породы зависело от температуры воды при ее содержании. В тепловодных хозяйствах нерест протекал в ноябре-декабре, холодноводных — в марте-апреле (Новоженин, 1985б).

Результаты исследования свидетельствуют о том, что культивирование форели Дональдсона может принести существенный ры-

боводный эффект только при соблюдении высокого уровня биотехники, выращивания в условиях оптимального температурного режима и соответствующего уровня кормления.

Рыбоводно-биологическая оценка рыб ремонтно-маточного стада

При разведении этой породы в условиях Адлерского племзавода количество рыб, созревающих в двухгодовалом возрасте, колебалось от 70 до 85%. Самки и самцы созревали одновременно. Сроки наступления нереста у рыб разного возраста почти не различались между собой. Данные многолетних наблюдений свидетельствуют о том, что в большинстве случаев первых зрелых самок можно обнаружить в начале декабря, а последних — в первой декаде февраля. Минимальная продолжительность нереста составляла 52 суток, максимальная — 63, средняя — 58 суток. Изменчивость срока созревания в нерестовом сезоне колебалась в довольно узких пределах: от 16,8 до 23,4%, или в среднем 19,8%. Созревание производителей форели Дональдсона наступало на два месяца позже форели Камлоопс и на месяц позже форели Адлер. Обобщая приведенные данные, можно сделать вывод о том, что форель Дональдсона следует отнести к скороспелым формам форели со средними сроками созревания в нерестовом сезоне.

Характеристика самок и самцов до полового созревания. Оценку проводили за пять месяцев до созревания. Данные табл. 48 показывают, что достоверные отличия по исследованным признакам между самками и самцами ремонтного стада форели Дональдсона не были установлены. Исключение составляет антедорсальное расстояние — по этому признаку самцы превосходили самок.

Таблица 48

Морфометрическая характеристика рыб ремонтной группы

Признак	Самки (n=30)			Самцы (n=30)		
	lim	M ± m	CV, %	lim	M ± m	CV, %
1	2	3	4	5	6	7
Масса тела, г	85-180,0	125±4,40	19,4	95-180,00	129±3,90	16,6
АС, см	19,1-24,4	21,5±0,25	6,5	19,7-0,25	21,6±0,19	4,9

1	2	3	4	5	6	7
<i>Пластические признаки, % AC</i>						
<i>c</i>	19,7-22,0	20,8±0,11	3,0	19,6-23,1	21,1±0,13	3,4
<i>ao</i>	4,1-6,0	5±0,07	7,8	4,6-6,1	5,2±0,07	7,7
<i>lmd</i>	7,8-10,5	9,2±0,11	6,5	8,1-10,4	9,1±0,10	6,0
<i>o</i>	4,1-5,5	4,8±0,05	6,3	4,1-5,2	4,6±0,05	5,8
<i>op</i>	10,8-13,1	11,8±0,09	4,1	11-13,6	11,8±0,10	4,5
<i>io</i>	6,6-8,1	7,2±0,07	5,4	6,2-8,3	7,3±0,09	6,4
<i>hcz</i>	13,8-17,7	15,2±0,16	5,8	12,9-17,2	15,1±0,18	6,5
<i>H</i>	22,5-27,0	24,2±0,19	4,4	21,2-27,1	24,1±0,27	6,1
<i>h</i>	8,2-10,2	9,1±0,08	4,8	8,6-10,1	9,2±0,06	3,8
<i>aD</i>	38,2-45,9	43,4±0,31	4,0	40,5-49,3	44,4±0,34*	4,1
<i>pD</i>	37,8-41,8	39,8±0,21	2,9	35,5-43,0	39,5±0,30	4,2
<i>aV</i>	45-51,5	49,2±0,24	2,6	44,7-55,2	49,3±0,41	4,5
<i>PV</i>	28,1-32,6	30,1±0,20	3,7	25,2-34,4	30,3±0,34	6,2
<i>pl</i>	16,1-20,0	18,1±0,17	5,2	15,8-19,8	17,9±0,20	6,0
<i>ID</i>	10,5-14,4	12,5±0,15	6,7	10,8-14,5	12,3±0,16	7,0
<i>hD</i>	6,4-9,3	7,9±0,14	9,8	6,3-9,0	7,6±0,12	8,6
<i>IA</i>	7-10,4	8,5±0,14	9,2	7,9-10,0	8,8±0,10	6,4
<i>hA</i>	6,7-9,2	8,1±0,14	9,4	6,6-9,0	7,9±0,12	8,0
<i>IP</i>	8,5-12,6	10,9±0,16	8,2	9,3-12,2	10,8±0,15	7,8
<i>IV</i>	8,4-10,4	9,5±0,10	5,7	7,7-11,1	9,2±0,16	9,5
<i>Меристические признаки</i>						
<i>sp.br</i>	18-22	20±0,2	5,9	17-21	20±0,2	5,4
<i>vert.</i>	59-62	60±0,1	1,4	58-62	60,3±0,2	1,8

Примечание. Обозначения признаков: AC — длина тела по Смитту; *c* — длина головы; *ao* — длина рыла; *o* — диаметр глаза; *op* — заглазничное расстояние; *io* — ширина лба; *hcz* — высота головы у затылка; *lmd* — длина нижней челюсти; *H* — высота тела; *h* — высота хвостового стебля; *pl* — длина хвостового стебля; *aD*, *pD*, *aA*, *PV* — антедорсальное, постдорсальное, антеанальное и пектривентральное расстояние; *ID* и *hD* — длина и высота спинного плавника; *IA* и *hA* — длина и высота анального плавника; *IP* и *IV* — длина грудного и брюшного плавников; *sp.br* — число жаберных тычинок; *vert.* — число позвонков; *n* — число рыб; $M \pm m$, $\lim$ — среднее значение, его ошибка и пределы варьирования признака; CV — коэффициент вариации. Различия между средними значениями признака у самок и самцов достоверны при: * — $p < 0,05$.

По количеству пилорических придатков — у самок $45 \pm 1,4$ (от 34 до 65), у самцов — $48 \pm 1,4$ (от 34 до 77) достоверных различий не обнаружено.

Характеристика самок по массо-размерным и репродуктивным признакам. Двухгодовалые особи по массе тела соответствовали нормативным требованиям. Изменчивость самок по этому признаку невелика: $C_v = 18,8\%$. Разнообразие рыб по другим пластическим признакам тела отличалось умеренным уровнем: $C_v = 5,6-9,6\%$. Вариабельность самок по большинству изученных индексов тела была незначительна: $C_v = 3,1-6,8\%$ (табл. 49).

Таблица 49

**Характеристика самок ремонтно-маточного стада
форели Дональдсона**

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики		Четырехгодовики	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
Размеры тела:						
масса, г	762±20,30	18,8	2561±46,90	12,9	4763±92,40	13,0
длина по Смитту, см	40±0,32	5,6	56,6±0,31	4,0	72,1±0,45	4,2
высота, см	8,6±0,09	7,6	13±0,10	5,4	13,5±0,14	7,1
толщина, см	4,1±0,06	9,6	6,7±0,05	5,2	19,6±0,19	6,4
Длина головы, см	8,1±0,07	6,2	12±0,08	4,8	67,2±0,45	4,5
Индекс:						
упитанности	1,2±0,01	5,6	1,4±0,01	5,8	1,3±0,01	7,3
прогонистости	4,7±0,02	3,8	4,4±0,02	4,1	3,7±0,03	5,2
толщины	10,3±0,10	6,8	11,8±0,07	4,1	10,5±0,08	5,3
головы	20,3±0,09	3,1	21,2±0,09	3,1	18,7±0,18	6,6
<i>Репродуктивные признаки</i>						
Средняя масса икринки, мг	48,7±0,67	9,7	81,5±1,40	12,6	105,6±1,98	12,6
Плодовитость:						
рабочая, шт	1752±69,25	27,9	4897±139,40	20,1	6671±232,30	23,4
относительная, шт/кг	2582±79,40	21,7	2299±78,40	24,6	1676±72,80	29,1
Индекс репродуктивности, г/кг	125,6±3,98	22,4	183,8±4,9	18,8	173±6,20	23,9

Самки этого возраста отличались крупной икрой: средняя масса овулировавших икринок составляла 48,7 мг, а максимальное значение приближалось к 60 мг. Изменчивость рыб по репродуктивным признакам была умеренной: уровень вариабельности по рабочей и относительной плодовитости и индексу репродуктивности составлял: C_v = от 18,8 до 24,6%.

Трехгодовалые самки по массе тела в 1,71 раза превышали нормативные показатели. Их изменчивость по этому признаку была умеренной — 12,9%. Самки отличались очень высоким темпом роста, за год их масса тела увеличилась в 3,36 раза. Уровень разнообразия особей по пластическим признакам тела был незначительным: C_v = 4-5,4%. Среди индексов тела наибольшей вариабельностью характеризовался индекс упитанности: C_v = 5,8%. Изменчивость рыб по другим индексам тела была невысокой — C_v = 3,1 = 4,1%.

Самки этого возраста отличались крупной икрой: средняя масса икринок — 81,5, максимальная — 100 мг. Рабочая плодовитость самок в 1,63 раза превышала нормативный уровень и в 2,79 раза показатели двухгодовалых рыб. Относительная плодовитость самок этого возраста снизилась, а индекс репродуктивности в 1,46 раза возрос по сравнению с двухгодовальными рыбами. Изменчивость самок по массе икринок была незначительной: C_v = 12,6%, а по остальным репродуктивным признакам она колебалась от 18,8 до 24,6% (см. табл. 49).

Четырехгодовалые самки по массе тела в 2,38 раза превосходили нормативные требования. Их отличал высокий темп роста — за год их масса возросла в 1,86 раза. Изменчивость пластических признаков и индексов тела существенных изменений не претерпела.

Самки этого возраста отличались очень крупной икрой, средняя масса которой превышала 100 мг. Рабочая плодовитость превосходила нормативные величины в 2,2 раза. За год выращивания величины этих признаков возросли в 1,29 и 1,36 раза соответственно. Наблюдалось снижение относительной плодовитости и индекса репродуктивности по сравнению с трехгодовальными рыбами (см. табл. 49).

У исследованных самок форели Дональдсона установлены устойчивые взаимосвязи между массой и длиной тела с пластическими признаками; высотой тела — толщиной тела, а также между ра-

бочей и относительной плодовитостью ($r = 0,99-0,4$). Отмечены отрицательные корреляции между средней массой икринок — рабочей и относительной плодовитостью ($r = 0,75-0,35$). Представляющая интерес для практической селекции взаимосвязь рабочей и относительной плодовитости с массо-размерными показателями, такими как длина тела и головы, высота и толщина тела, была характерна для двух- и трехгодовалых рыб ($r = 0,49-0,27$). В четырехгодовом возрасте большая часть этих корреляций у самок была утрачена.

Характеристика самцов по массо-размерным и репродуктивным признакам. Согласно данным табл. 50 исследованные рыбы по массе тела соответствовали нормативному уровню. Изменчивость рыб по этому признаку была невысокой: C_v = 16,1%. Разнообразие особей по пластическим признакам тела было на низком уровне — C_v = 5,5-6,9%. Вариабельность самцов по индексам тела была также незначительной — C_v = 3,5-6,5%.

Таблица 50

Характеристика самцов ремонтно-маточного стада

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики	
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$
Размеры тела:				
масса, г	721 $\pm$ 18,30	16,1	1793 $\pm$ 72,20	22,8
длина по Смитту, см	39 $\pm$ 0,34	5,5	54,7 $\pm$ 0,87	9,0
высота, см	9,83 $\pm$ 0,07	5,5	14,6 $\pm$ 0,24	9,2
толщина, см	4,1 $\pm$ 0,04	6,9	5 $\pm$ 0,07	8,0
Длина головы, см	9,3 $\pm$ 0,10	6,5	12,7 $\pm$ 0,21	9,5
Индекс:				
упитанности	1,2 $\pm$ 0,01	6,5	1,1 $\pm$ 0,01	8,2
прогонистости	4,7 $\pm$ 0,03	4,7	3,7 $\pm$ 0,03	4,8
толщины	10,6 $\pm$ 0,08	4,9	9,2 $\pm$ 0,09	5,8
головы	24 $\pm$ 0,14	3,5	23,3 $\pm$ 0,21	5,0
<i>Репродуктивные признаки</i>				
Концентрация спермиев,				
млн/мл	9,5 $\pm$ 0,44	22,2	10,3 $\pm$ 0,73	40,3
Объем эякулята, мл	8,2 $\pm$ 0,38	38,8	12,9 $\pm$ 0,84	36,5
Время активности спермиев, с	22,6 $\pm$ 0,49	13,6	23,1 $\pm$ 0,38	9,3
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	78,5 $\pm$ 5,32	42,8	132,5 $\pm$ 11,91	50,8
относительная, млн шт/кг	110,5 $\pm$ 7,40	42,1	80 $\pm$ 9,56	67,6

Двухгодовалые самцы по основным репродуктивным признакам — концентрации сперматозоидов, объему эякулята и времени подвижного состояния спермиев — соответствовали нормативным требованиям. Общий объем спермопродукции свидетельствовал о пригодности самцов этого возраста для рыбоводных работ. Изменчивость рыб по относительной и рабочей плодовитости находилась на высоком уровне: $C_v = 42,1-42,8\%$, также как и вариабельность объема эякулята — $C_v = 38,8\%$. Разнообразие самцов по концентрации сперматозоидов было несколько ниже — $C_v = 22,2\%$.

Трехгодовалые самцы по массе тела в 1,49 раза превышали нормативные требования. Темп роста самцов этого возраста был высоким: за год выращивания их масса увеличилась в 1,49 раза. Изменчивость рыб этого возраста по массе тела повысилась до $C_v = 22,8\%$, возросла также и вариабельность пластических признаков тела — $C_v = 8-9,5\%$.

Самцы этого возраста отличались хорошим уровнем репродуктивных показателей. Концентрация сперматозоидов и время их активного состояния соответствовали нормативным требованиям. Объем эякулята в 1,29 раза превышал стандартные величины. Рабочая плодовитость самцов удовлетворяла высоким рыбоводным требованиям. Изменчивость рыб по репродуктивным признакам была существенной, особенно по относительной и рабочей плодовитости — $C_v = 67,6$ и $50,8\%$ соответственно.

Характерным для самцов форели Дональдсона является сравнительно невысокий уровень взаимосвязи массы тела с экстерьерными признаками и экстерьерных признаков между собой у двухгодовалых рыб ($r = 0,75-0,53$). Степень корреляций этих признаков возрастает у трехгодовиков до значений $r = 0,99-0,52$. Стабильно высокая взаимосвязь была отмечена между рабочей и относительной плодовитостью двухлеток $r = 0,95$ и трехлетних рыб $r = 0,96$. У двухгодовалых самцов рабочая и относительная плодовитость была более тесно связана с объемом эякулята ($r = 0,76$ и $r = 0,66$ соответственно), у трехгодовалых производителей в большей мере определялась концентрацией сперматозоидов — $r = 0,76$ и $r = 0,79$ соответственно. У самцов этой породы признаки телосложения и репродуктивные показатели оказались независимыми друг от друга.

Оценка племенных качеств самок. Результаты индивидуальной проверки самок по качеству потомства представлены в табл. 51.

Таблица 51

Результаты проверки самок по качеству потомства

Возраст	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
Двухгодовики	67	55
Трехгодовики	98	94
Четырехгодовики	90	80

Анализ данных табл. 51 позволяет сделать заключение о том, что племенная ценность двухгодовалых впервые нерестящихся рыб невысока и их не следует использовать в племенной работе. Выживаемость потомства трех- и четырехгодовалых самок соответствует высоким рыбоводным требованиям, и их наиболее целесообразно применять для воспроизводства.

Комбинационная способность производителей. Оценка сочетаемости производителей по массе тела сеголеток показала, что самки и самцы форели Дональдсона отличались высоким уровнем общей комбинационной способности. Наиболее высокая степень специфической комбинационной способности была обнаружена при скрещивании самок форели Дональдсона с самцами стальноголового лосося и форели Адлер. Итоги выращивания годовиков свидетельствовали о высоком уровне общей комбинационной способности самок форели Дональдсона при скрещиваниях с производителями других пород. Специфическая комбинационная способность наиболее полно проявилась при скрещивании самок рассматриваемой породы с самцами стальноголового лосося и форели Адлер.

Таким образом, для товарного рыбоводства наиболее целесообразно использовать помеси самок форели Дональдсона с самцами стальноголового лосося и форели Адлер.

Генетический паспорт породы. По всем проанализированным полиморфным локусам в изученной выборке рыб форели Дональдсона наблюдали соответствие закону Харди-Вайнберга. На основании полученных результатов можно сделать предположение о генетической однородности рыб этой породы (табл. 52).

Показатели генетического разнообразия — количество аллелей на локус, процент полиморфных локусов и средний уровень гетерозиготности у форели Дональдсона оказались значительно ниже,

чем у рыб других пород, что, вероятно, является следствием интенсивной селекции при выведении этой породы (табл. 53).

Таблица 52

Частоты аллелей белковых локусов и показатели генетического разнообразия особей породы форели Дональдсона

Аллели	Локусы (объем выборки = 75)					
	AAT-3	PGM-1	SOD-1	GPD-1	LDH-5	IDHP-3
A	1,000	.233	.000	.957	1,000	.167
B	.000	.767	1,000	.033	.000	.260
C	.000	.000	.000	.000	.000	.580
Н т.о.*	.000	.360	.000	.065	.000	.574
Н наб.	.000	.307	.000	.067	.000	.600

* Н — гетерозиготность по локусу: Н т.о. — теоретически ожидаемая, Н наб. — наблюдаемая.

Средний уровень гетерозиготности на локус: теоретически ожидаемое значение = .143 (.087)**, наблюдаемое = .139 (.88).

Количество аллелей на локус = 1.57 (.30).

Процент полиморфных локусов = 42,86: для критерия 99% = 42,86, для критерия 95% = 28,57.

** В скобках приведены значения стандартной ошибки.

Таблица 53

χ^2 -критерий соответствия наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот фенотипов полиморфных белковых локусов (тест на соответствие распределению Харди-Вайнберга-Кастла)

Локус	Фенотип	Частота		χ^2	DF	P
		наблюдаемая	ожидаемая			
SOD-1	A-A	6	3,993	1,696	1	.193
	A-B	23	27,013			
	B-B	46	43,993			
LDH-5	A-A	70	70,067	.071	1	.790
	A-B	5	4,866			
	B-B	0	.067			
IDHP-4	A-A	1	1,852	.738	3	.864
	A-B	6	6,282			
	A-C	16	14,013			
	B-B	5	4,973			
	B-C	23	22,772			
	C-C	24	25,107			

Нормативы отбора и стандарт породы (табл. 54-55).

Таблица 54

Рыбоводно-биологические признаки и нормативы отбора двухгодовалых самок и самцов в ремонтное стадо форели Дональдсона

Показатели	Min — max	Нормативы отбора
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2-3 (2)	2 (2)
Срок созревания самок (самцов) в нерестовом сезоне, месяцы	Декабрь-январь (декабрь)	Декабрь (декабрь)
Масса тела самок (самцов), г	730-800 (700-750)	760 (720)
Длина тела самок (самцов), см	39,5-41 (38,5-39,5)	40 (39)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,18-1,21 (1,18-1,21)	1,2 (1,2)
высоты самок (самцов)	4,6-4,8 (4,6-4,8)	4,7 (4,7)
толщины самок (самцов)	10-10,4 (10,4-10,7)	10,3 (10,6)
головы самок (самцов)	20,1-20,4 (23,8-24,2)	20,3 (24)
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	48-49,5	48,5
икры от одной самки, г	80-92	85
Плодовитость:		
рабочая, шт.	1680-1850	1750
относительная, шт/кг	2500-2670	2600
Индекс репродуктивности, г/кг	120-135	125
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		

Продолжение табл. 54

1	2	3
концентрация, млн шт/мм ³	8,5-10,5	9,5
подвижность, с	21-23	22
Объем эякулята, мл	7,5-9,5	8,5
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	70-95	80
относительная, млрд шт/кг	100-120	110

Таблица 55

Рыбоводно-биологические признаки рыб маточного стада и стандарт породы форели Дональдсона

Показатели	Min — max	Нормативы отбора
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2 (2)	
Срок созревания самок (самцов) в нерестовом сезоне, месяцы	Декабрь-январь (декабрь)	
Масса тела самок (самцов), г	2500-2650 (1700-1850)	2550 (1800)
Длина тела самок (самцов), см	56-57 (53,8-55,6)	56,5 (54,5)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,1-1,3 (1,1-1,3)	1,2 (1,2)
высоты самок (самцов)	4,6-4,8 (3,6-3,8)	4,7 (3,7)
толщины самок (самцов)	10,2-10,4 (10,5-10,7)	10,3 (10,6)
головы самок (самцов)	20,2-20,5 (23,8-24,2)	20,3 (24)
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	79,8-83	82

Продолжение табл. 55

1	2	3
икры от одной самки, г	375-425	400
Плодовитость:		
рабочая, шт.	4700-5100	4900
относительная, шт/кг	2200-2380	2300
Индекс репродуктивности, г/кг	175-192	185
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	8,5-15,9	10,5
подвижность, с	22-24	23
Объем эякулята, мл	7,5-19,3	13
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	95-190	135
относительная, млрд шт/кг	70,8-102,1	85

Воспроизводство маточного стада

При обосновании схемы воспроизводства форели Дональдсона необходимо помнить, что эта порода является результатом длительной селекции по ведущим хозяйственно-полезным признакам. Подтвержден более низкий по сравнению с другими породами уровень генетического разнообразия, связанный с интенсивной селекцией. Следовательно, при формировании маточного стада необходимо применять методы и способы, позволяющие сохранить генетическое своеобразие рыб этой породы и в то же время совершенствовать ее хозяйственно-полезные качества.

Отбор производителей форели Дональдсона в маточное стадо осуществляют путем последовательного отбора по следующим признакам:

скорости полового созревания. Для воспроизводства отбирают только самок и самцов, созревших в двухгодовалом возрасте;

срокам нереста в нерестовом сезоне. Производителей для постановки скрещиваний отбирают в третьей декаде декабря — начале января. Особое внимание следует уделить методам отбора, подбора и скрещивания, способствующим сохранению эффективной численности производителей, отобранных для воспроизводства;

массе и размерам тела. Учитывая необходимость совершенствования породы по хозяйственно-полезным признакам, интервалы отбора по массо-размерным показателям могут составлять от $x - 0,5\sigma$ до $x + 1,5\sigma$;

репродуктивным признакам. Учитывая высокую плодовитость и крупные размеры икринок, интервалы отбора могут соответствовать стандартам породы (см. табл. 55);

способам подбора пар и оценке семей по качеству потомства. Формирование ремонтной группы рыб маточного стада осуществляется согласно положениям, изложенным в разделе 1.

Хозяйственно-полезные признаки породы

Данные, характеризующие самок ремонтно-маточного стада (см. табл. 49), позволяют рассчитать выход товарной рыбы и товарной икры на одну самку. При расчетах принимают, что суммарная выживаемость за время выращивания двухлеток (включая инкубацию икры) составляет 60%. Отход трехлеток равен 5% от количества двухлеток. Средняя масса товарных двухлеток 250 г, трехлеток — 1,5 кг. Выход товарной рыбы на одну самку при выращивании двухлеток составит 262, трехлеток — 4042 кг.

Икра форели может быть реализована как в качестве племенного материала, так и сырья для деликатесной пищевой продукции. При расчете выхода товарной икры на самку использовали показатели рабочей плодовитости самок разного возраста (см. табл. 42). Выход товарной икры на одну самку при выращивании двухлеток составит 85, трехлеток — 400 г.

Направление использования породы

Форель Дональдсона может быть использована для выращивания в хозяйствах разных типов при строгом соблюдении биотехнических нормативов и режимов кормления. Самки и самцы этой породы отличаются высоким уровнем общей и специфической комбинационной способности, в связи с чем для товарного рыбоводства, особенно для марикультуры, можно рекомендовать помеси самок форели Дональдсона с самцами стальноголового лосося и форели Адлер.

Раздел 6. Порода радужной форели Стальноголовый лосось

Стальноголовый лосось (американское название Steelhead trout) — проходная рыба-хищник. Образ жизни аналогичен атлантическому лосося, в океане нагуливается два-три года и не гибнет после первого нереста. Это самая южная форма, приспособившаяся к летней температуре около 28°C. Распространен вдоль всего тихоокеанского берега США, от реки Вентура на юге до реки Скагуэй на Аляске, поднимаясь до водопада Шошон и озера Кемплупс. Осваивает более теплые и медленные воды, чем ручьевая палия. Пища жилых форм лосося — преимущественно насекомые, их личинки, ракообразные, черви, а при их недостатке — мальки и другие рыбы. Хорошо живет в рыбоводных прудах и меньше подвержен болезням, чем ручьевая форель и палия. В реках запада США стальноголовый лосось откладывает икру с января по май, на востоке — во всякое время с начала зимы до весны. В реке может задерживаться до четырех лет, использовать для нереста такие притоки, которые потом мелеют, а затем на некоторое время обсыхают. Достигнув половой зрелости, нерестится ежегодно (Ильин, 1960).

В сообщении о биологии анадромного стальноголового лосося (*Salmo gairdneri*), распространенного вдоль североамериканского побережья Тихого океана, Withler (1966) описывает и зимние, и летние миграции в пределах большей части ареала. Кроме того, были отмечены различия в длительности обитания в пресной и соленой воде для популяций в различных реках, также как и в случаях повторного нереста в различных местах ареала.

Проходные формы стальноголового лосося достигают массы 20, средняя масса 5-6 кг. В реках и озерах средняя масса жилых форм — 3-4 кг, а в Великих озерах (озеро Верхнее), где лосось акклиматизирован, его масса достигает 6-7 кг (Шатуновский, 1970). Плодовитость жилой формы 0,5-3 тыс., проходной — более 12 тыс. икринок диаметром 5-7 мм (Титарев и др., 2002).

Этот лосось размножается в отрезанных от моря речках и озерах, верховьях гор, где образует форелевые морфы, имеющие самые разнообразные названия. В глубоких озерах обитают его глубоководные морфы.

Среди жилых популяций имеется много различий в особенностях жизненного цикла. Отмечены различия в длительности обитания в пресной и соленой воде для популяций в различных реках. Представители радужной форели в бассейне реки Орегон, пустынных и засушливых районах южного Орегона, западного Айдахо и северной Невады адаптировались к обитанию в чрезвычайно широких условиях, характеризующихся высокой температурой воды (27°C) и экстремальным течением (Behnke, 1979). Популяции этой рыбы, обитающие в геотермальных водах, приспособились нереститься осенью, а не весной, несмотря на то, что весенний нерест более типичен для этой рыбы (Behnke, 1979; Fisher et al., 1982). Известны случаи пищевой специализации, резистентности к возбудителям болезней, типичных для данной реки (Buchanan et al., 1983). Эти и другие примеры свидетельствуют о том, что радужная форель благодаря ее адаптационным возможностям характеризуется высоким уровнем фенотипического разнообразия. В североамериканских реках и озерах существует очень много близких разновидностей радужной форели: высокогорная форель, Камлоопс, форель Шаста, королевская, золотистые, изумрудные форели, форель Кларка и т. д., что говорит о высокой пластичности вида, его сложной внутривидовой структуре (Behnke, 1979).

Наличие множества внешне отличающихся форм привело к путанице в систематической классификации этого вида. Behnke (1979) сообщает, что начиная с 1836 г. было описано 47 видов и подвидов западной форели. Более поздние классификационные схемы включали в себя только 6 видов (Gold, 1977). Один из крупнейших специалистов по биологии форели предложил различать два вида: прибрежную — *Salmo gairdneri* и радужную форель внутренних вод — *Salmo newberryi* (Behnke, 1979). В середине XX столетия у большинства американских и европейских ихтиологов сформировалась единая точка зрения рассматривать радужную форель как жилую форму проходного стального лосося, описанного в 1836 г. Ричардсоном и названного им в честь американского натуралиста Гарднера *Salmo gairdneri*, а обе формы (жилую и мигрирующую) называли *Salmo gairdneri* Rich (Боровик, 1965). В 1988 г. Американским комитетом по рыбоводству было постановлено использовать общее название *Oncorhynchus* для всей тихооке-

анской форели и лосося, чтобы отделить их от атлантической форели и лосося (Smith and Stearly, 1989).

Первое наиболее упорядоченное исследование природных популяций форели внутри их природного ареала было выполнено Аллендорфом (Allendorf, 1975). Он проанализировал более 30 генных локусов у 38 популяций радужной форели на территории штатов Айдахо, Орегон и Вашингтон. Среди изученных были 32 дикие анадромные, две дикие постоянные и четыре постоянные заводские популяции. Первичный анализ этих данных обнаружил высокий уровень генетической изменчивости. Из 32 локусов 10 (31%) проявили полиморфизм в изученных популяциях. Кроме того, средняя гетерозиготность составляла 0,059, и это было самое высокое значение среди 9 изученных видов лососевых (Allendorf and Utler, 1979) и выше среднего значения (0,051) для 51 вида рыб, упоминаемых в сводке Nevo (1978).

Дальнейший анализ данных показал, что большинство генетических подразделений среди популяций состоит из локальных групп, обитающих в водоемах восточной и западной стороны гор Cascade, и образуют прибрежные группы и группы внутренних вод (Allendorf, 1975). Существование двух таксономических субъединиц подтверждалось морфологическими данными (Behnke, 1979) и могло быть объяснено географической изоляцией во время последнего оледенения около 10 тыс. лет назад (Allendorf, 1975). Последующая работа на расширенной географической площади подтвердила правильность восточно-западного разделения природных популяций (Utter and Allendorf, 1977). Таким образом, в макрогеографическом масштабе генетический анализ подтверждает существование значительных различий среди природных популяций в зависимости от того, обитают они в прибрежных или внутренних пресных водах.

Наряду с радужной форелью ее проходная форма — стального лосося (*S. gairdneri*) и близкородственный вид — озерная форель (*S. trutta*), относятся к наиболее распространенным объектам аквакультуры лососевых рыб. Мировой объем производства этих видов составляет около 300 тыс. т. Международными организациями по контролю за перевозками рыб и других водных объектов зафиксировано 29 межгосударственных перевозок радужной форели и 82 случая — стального лосося. Основной их объем при-

шелся на 1860-1910 гг. (Моисеев, 1994; Объекты и продукция мировой аквакультуры (методические рекомендации), 1994; — Welcomme, 1981). Во второй половине XIX века американские рыбоводы начали заниматься акклиматизацией форели в реках восточного побережья Америки, куда она перевозилась из Западной Америки, а также ее разведением в прудах. При акклиматизации не придавалось значения тому, что одни виды форели относятся к жилым, а другие — к проходным формам. В процессе разведения эти виды неоднократно скрещивали между собой, и тем самым современный генофонд пород радужной форели заводского происхождения представлен значительной долей совокупности генов стальноголового лосося.

В порядке научного обмена с США в Советский Союз (ВНИРО) в 1965 г., 1968 г., 1969 г. и 1970 г. были доставлены 4 партии оплодотворенной икры проходного стальноголового лосося из штата Орегон в количестве 100, 50, 50 и 50 тыс. икринок соответственно. Из них 165 тыс. икринок были доставлены в Чернореченское форелевое хозяйство (Абхазия), 85 тыс. — на 2 завода Балтрыбвода — «Томе» и «Пелчи». Около 60 тыс. сеголеток в возрасте 5 месяцев в 1965 г. были выпущены в низовья рек, впадающих в восточную часть Черного моря (Бзыбь, Белую, Черную, Псоу, Чорох) и в реку Псекупс — приток реки Кубань. В 1966 г. 7 тыс. годовиков были выпущены в низовья реки Белой (Шатуновский, 1970). Рыбоводное освоение этого вида в условиях Чернореченского хозяйства показало его высокую выживаемость по сравнению с радужной форелью, что свидетельствует о его большой адаптивной пластичности. При сопоставлении полученных данных с данными американских исследователей можно отметить, что сроки полового созревания и наступления половой зрелости совпадали с теми, что известны для стальноголового лосося в природном ареале (Агрба, 1974).

На Адлерский племзавод стальноголовый лосось был доставлен в 1985 г. из Чернореченского форелевого хозяйства.

Рыбоводно-биологическая оценка рыб ремонтно-маточного стада

Характеристика самок и самцов до полового созревания.
Оценку рыб проводили за шесть месяцев до начала их созревания.

Как видно из данных табл. 56, самцы достоверно превосходили самок по некоторым признакам, определяющим строение головы: длине рыла и верхней челюсти, величине заглазничного расстояния ($p=0,05-0,01$). Кроме того они характеризовались большим, чем у самок, антидорсальным расстоянием ($p=0,05$).

Количество пилорических придатков у самок составляло в среднем 60 ± 1 (от 51 до 75), у самцов — $63 \pm 1,8$ (от 43 до 84). Достоверных различий по этому признаку между самками и самцами не установлено.

Таблица 56

Морфометрическая характеристика рыб ремонтной группы

Признак	Самки (n=30)			Самцы (n=30)		
	lim	M $\pm$ m	CV, %	lim	M $\pm$ m	CV, %
1	2	3	4	5	6	7
Масса тела, г	70-140	96 $\pm$ 3,1	17,4	65-145	102 $\pm$ 3,50	18,9
AC, см	18,2-23	20,6 $\pm$ 0,2	5,2	18,7-23	20,9 $\pm$ 0,22	5,8
<i>Пластические признаки, % AC</i>						
C	19,8-22,3	21,0 $\pm$ 0,11	2,9	19,7-22,4	21,1 $\pm$ 0,11	2,8
Ao	4,1-5,3	4,8 $\pm$ 0,05	5,5	4,1-5,6	5 $\pm$ 0,06*	7,1
Lmd	7,1-10,2	8,9 $\pm$ 0,11	6,6	8,5-10,9	9,4 $\pm$ 0,10**	5,6
O	4,3-5,7	4,9 $\pm$ 0,07	7,8	4,4-5,7	4,9 $\pm$ 0,06	6,7
Op	10,1-13,3	11,4 $\pm$ 0,12	5,9	10,6-12,7	11,8 $\pm$ 0,10*	4,5
Io	6-8,7	7,6 $\pm$ 0,10	7,4	7-8,7	7,8 $\pm$ 0,09	6,1
Hcz	11,2-17,0	15,1 $\pm$ 0,21	7,7	11-17,4	15,3 $\pm$ 0,22	7,8
H	20,2-24,0	22,1 $\pm$ 0,17	4,3	19-24,3	22,4 $\pm$ 0,22	5,3
H	8,2-10,0	9,2 $\pm$ 0,08	4,9	8-10,0	9,1 $\pm$ 0,09	5,2
aD	39-46,0	43,2 $\pm$ 0,24	3,0	39,6-46,6	43,9 $\pm$ 0,24*	3,0
pD	36,6-41,0	39,2 $\pm$ 0,20	2,8	36,2-40,8	38,7 $\pm$ 0,20	2,9
aV	43,6-51,0	48,7 $\pm$ 0,25	2,8	45,4-52,0	49,1 $\pm$ 0,25	2,8
PV	25,3-31,3	28,8 $\pm$ 0,28	5,3	23,9-31,7	29,3 $\pm$ 0,31	5,7
Pl	17,2-20,3	18,4 $\pm$ 0,13	4,0	12,7-19,5	17,9 $\pm$ 0,23	7,1
ID	11,2-14,1	12,8 $\pm$ 0,13	5,4	9,2-14,5	12,9 $\pm$ 0,18	7,6
hD	6,3-9,7	7,7 $\pm$ 0,14	10,2	5,7-8,8	7,5 $\pm$ 0,15	11,0

1	2	3	4	5	6	7
<i>lA</i>	7,7-9,9	8,8±0,10	6,5	7-10,5	9,1±0,14	8,3
<i>hA</i>	6,6-10,3	8,1±0,17	11,7	6,4-9,4	8±0,13	9,1
<i>lP</i>	8,4-12,2	10,6±0,22	11,5	7,6-11,9	10,2±0,21	11,4
<i>lV</i>	6,9-10,5	8,9±0,14	8,6	7,2-10,7	9±0,13	8,2
<i>Меристические признаки</i>						
<i>sp.br</i>	17-22	20±0,18	5,0	18-22	20±0,19	5,3
<i>vert.</i>	59-62	61±0,18	1,6	59-62	61±0,18	1,6

Примечание. Обозначения признаков: *AC* — длина тела по Смитту; *c* — длина головы; *ao* — длина рыла; *o* — диаметр глаза; *op* — заглазничное расстояние; *io* — ширина лба; *hcz* — высота головы у затылка; *lmd* — длина нижней челюсти; *H* — высота тела; *h* — высота хвостового стебля; *pl* — длина хвостового стебля; *aD*, *pD*, *aA*, *PV* — антедорсальное, постдорсальное, антеанальное и пектровентральное расстояние; *ID* и *hD* — длина и высота спинного плавника; *lA* и *hA* — длина и высота анального плавника; *lP* и *lV* — длина грудного и брюшного плавников; *sp.br* — число жаберных тычинок; *vert.* — число позвонков; *n* — число рыб; *M ± m*, *lim* — среднее значение, его ошибка и пределы варьирования признака; *CV* — коэффициент вариации. Различия между средними значениями признака у самок и самцов достоверны при: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Характеристика самок по массо-размерным и репродуктивным признакам. При разведении этой породы в условиях Адлерского племзавода 45-65% самок и 75-85% самцов достигают половой зрелости на втором году жизни, а 35-55% самок — в трехгодовалом возрасте, причем такое соотношение нерестовых групп наблюдается ежегодно. Самки и самцы созревают в одни и те же сроки. Начало нереста рыб разного возраста совпадает по времени в нерестовом сезоне. Анализ данных многолетних наблюдений показывает, что первых созревших особей можно обнаружить в третьей декаде декабря, а последних — в первой декаде апреля. Чаще всего наибольшее количество созревших самок можно было наблюдать в конце января. Согласно имеющимся данным стальноголового лосося можно отнести к породам с поздним сроком полового созревания.

Как следует из данных табл. 57, масса тела двухгодовалых рыб соответствовала нормативным требованиям, изменчивость по массе тела была незначительной ($Cv=18,1\%$). По пластическим при-

знакам вариабельность рыб была незначительной: ($Cv=6,6-7,1\%$). Разнообразие исследованных особей по индексам тела было также невелико ($Cv=2,5-6,5\%$). Наибольший уровень изменчивости был установлен по коэффициенту упитанности (6,5%), а наименьший — по индексу головы (2,5%).

Таблица 57

**Характеристика самок ремонтно-маточного стада
стальноголового лосося**

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики		Четырехгодовики	
	$M \pm m$	$CV, \%$	$M \pm m$	$CV, \%$	$M \pm m$	$CV, \%$
Размеры тела:						
масса, г	513±9,40	14,5	2404±53,50	15,9	4330±126,30	16,0
длина по Смитту, см	33,7±0,23	5,4	55,6±0,41	5,3	68,7±0,63	5,0
длина головы, см	7±0,05	5,6	11,7±0,10	5,9	13,5±0,15	6,0
высота, см	7,3±0,06	6,3	12,8±0,11	6,0	19,3±0,22	6,3
толщина, см	3,7±0,03	6,5	6,2±0,06	7,3	7,7±0,09	6,1
Индекс:						
упитанности	1,3±0,01	6,2	1,4±0,01	5,7	1,3±0,01	6,0
прогонистости	4,6±0,03	4,5	4,3±0,03	4,7	3,6±0,02	3,6
толщины	11,1±0,06	4,2	11,2±0,07	4,6	11,2±0,07	3,6
головы	20,9±0,08	3,0	21,1±0,08	2,7	19,6±0,12	3,4
<i>Репродуктивные признаки</i>						
Средняя масса икринки, мг	53,1±0,73	10,9	101,5±1,59	11,2	124,7±1,40	7,9
Плодовитость:						
рабочая, шт.	1284±38,10	23,5	3998±122,70	21,9	6714±269,20	21,3
относительная, шт/кг	2947±98,90	26,6	2024±62,10	21,9	1590±70,04	20,0
Индекс репродуктивности, г/кг	154±4,20	21,6	202±4,90	17,2	192±5,00	14,6

Самки этого возраста продуцировали крупную икру — у большей части особей масса овулировавших икринок составляла 52-54

мг. Рабочая плодовитость рыб полностью соответствовала нормативным показателям. Уровень изменчивости самок по массе икринок был невысоким ($C_v=10,9\%$). Вариабельность других репродуктивных признаков была умеренной — от 16,8 до 22,1% по индексу репродуктивности и относительной плодовитости и до 24,3% по рабочей плодовитости (см. табл. 57).

Масса тела трехгодовалых самок в 1,6 раза превосходила нормативные показатели. Темп роста рыб был высоким — масса тела за год увеличилась в 3,27 раза. Изменчивость самок по этому признаку была умеренной — $C_v=15,9\%$. Пластические признаки тела отличались незначительным разнообразием — наименьшая вариабельность наблюдалась по длине головы (5,3%), а наибольшая — по толщине тела рыб (7,3%). Изменчивость рыб по индексам тела невысокая: коэффициенты вариации большинства индексов колебались от 4,6 до 5,7%, наименьший уровень изменчивости был отмечен по индексу головы — 2,7% (см. табл. 57).

Трехгодовалые самки стальноголового лосося продуцировали крупную икру, у большинства рыб масса овулировавших икринок приближалась к 100 мг. Рабочая плодовитость самок соответствовала самому высокому уровню нормативных требований и увеличилась в 2,22 раза за год выращивания. Относительная плодовитость снизилась за счет почти двукратного возрастания средней массы икринок. По этой же причине в 1,53 раза вырос индекс репродуктивности и достиг очень высоких показателей — около 200 г икры на 1 кг массы тела. Наибольшее разнообразие рыб было установлено по рабочей и относительной плодовитости: $C_v=21,9\%$. Изменчивость самок по средней массе икринок и индексу репродуктивности находилось на умеренном уровне: $C_v=11,2$ и $C_v=17,2\%$ соответственно (см. табл. 57).

Данные табл. 57 показывают, что масса тела четырехгодовалых рыб в 2,16 раза превышала нормативные величины. Темп роста самок был высоким: за год выращивания масса их тела увеличилась в 1,8 раза. Уровень изменчивости рыб по массе тела был умеренным ($C_v=16\%$). По пластическим признакам рыбы характеризовались невысоким уровнем разнообразия: коэффициенты вариации составляли 5-6,3%. Границы колебания изменчивости индексов тела были также умеренными ($C_v=3,4-6\%$).

Самки этого возраста отличались очень крупной икрой. Большая часть рыб продуцировала яйцеклетки массой около 120 мг. Рабочая плодовитость этих рыб в 1,68 раза превосходила нормативные показатели. Плодовитость за год выращивания увеличилась в 1,68 раза. Изменчивость самок по массе икринок была незначительной — $C_v=7,9\%$, а по рабочей и относительной плодовитости — на умеренном для этих признаков уровне: $C_v=20-21,3\%$.

Анализируя взаимосвязи исследуемых признаков у самок стальноголового лосося можно отметить устойчиво высокий уровень корреляций у самок всех возрастов массы и длины тела с пластическими признаками, а также рабочей плодовитости с относительной ($r=0,99-0,65$). Установлен неизменный уровень связей средней силы между массой тела и рабочей плодовитостью, а также длиной тела и длиной тушки с рабочей плодовитостью у самок двух- и трехгодовалого возраста ($r=0,58-0,38$). У самок всех возрастов средняя масса икринки отрицательно коррелировала с рабочей и относительной плодовитостью ($r=0,74-0,38$).

Характеристика самцов по массо-размерным и репродуктивным признакам. Данные табл. 58 свидетельствуют о том, что двухгодовалые самцы по массе тела соответствовали нормативным показателям. Изменчивость рыб по этому признаку была незначительной ($C_v=14,7\%$). Уровень вариабельности особей по пластическим признакам тела также был невысоким ($C_v=5,4-6,7\%$). Умеренные значения вариабельности были характерны для индексов тела — $C_v=4-5,8\%$.

Таблица 58

Характеристика самцов ремонтно-маточного стада стальноголового лосося

Показатели	Двухгодовики		Трехгодовики	
	$M \pm m$	$CV, \%$	$M \pm m$	$CV, \%$
1	2	3	4	5
Размеры тела:				
масса, г	$709 \pm 16,20$	14,7	$1293 \pm 43,50$	23,3
длина по Смитту, см	$39,5 \pm 0,34$	5,4	$48,3 \pm 0,53$	7,7
длина головы, см	$9,3 \pm 0,10$	6,7	$12,2 \pm 0,14$	7,7
высота, см	$8,1 \pm 0,08$	6,5	$10,6 \pm 0,15$	9,6

1	2	3	4	5
толщина, см	4± 0,04	6,5	4,8 ± 0,06	8,1
Индекс:				
упитанности	1,1 ± 0,01	5,8	1,1 ± 0,01	8,1
прогонистости	4,9± 0,03	4,4	4,6 ± 0,04	6,0
толщины	10,2 ± 0,07	4,1	10,1 ± 0,08	5,6
головы	23,6±0,15	4,0	25,2 ± 0,22	6,0
Репродуктивные признаки				
Спермии:				
концентрация, млн/мл	8,5 ± 0,43	32,4	14,7 ± 0,73	34,4
время активности, с	24,6 ± 1,40	10,9	27,6 ± 0,39	9,7
Объем эякулята, мл	7,9± 0,76	60,6	18,8 ± 1,65	60,9
Плодовитость:				
рабочая, млрд шт.	64,5± 6,17	60,5	270,4 ± 23,50	60,2
относительная, млн шт/кг	93,5 ± 8,65	58,4	210,0± 16,50	54,4

По комплексу репродуктивных показателей двухгодовалые самцы стальноголового лосося соответствовали нормативным требованиям. Общий объем спермопродукции и время подвижного состояния сперматозоидов свидетельствовали о возможности применения рыб этого возраста в рыбоводном процессе. Изменчивость самцов по объему эякулята, рабочей и относительной плодовитости находилась на высоком уровне — $C_v = 58,4-60,6\%$, а по концентрации сперматозоидов особи отличались умеренным для этого признака разнообразием — $C_v = 32,4\%$ (см. табл. 58).

Трехгодовалые самцы по массе тела соответствовали нормативным требованиям. Темп роста самцов был хорошим — за год выращивания масса их тела увеличилась в 1,83 раза. Изменчивость рыб по массе тела оказалась существенной ($C_v = 23,3\%$). Уровень разнообразия производителей по пластическим признакам вырос по сравнению с двухгодовальными рыбами на 2,7-3% и составлял от 7,6 до 9,6%. Изменчивость самцов по большинству индексов тела была умеренной — $C_v = 5,6-6\%$, наиболее высокая вариабельность наблюдалась по индексу упитанности — $C_v = 8,1\%$.

Объем эякулята в 1,22 раза и концентрация сперматозоидов в 1,88 раза превышали нормативные требования. Показатели этих

признаков за год выращивания выросли в 2,38 и 1,73 раза соответственно. Благодаря этому существенно (в 4,19 раза) увеличилась рабочая, а также в 2,25 раза относительная плодовитость. Общий объем спермопродукции и высокая активность сперматозоидов указывали на хорошее рыбоводное качество самцов этого возраста. Высокий репродуктивный потенциал самцов этой породы подтверждается также значительным увеличением относительной плодовитости, что не является характерным для рыб старших возрастов. Уровень разнообразия трехгодовалых самцов по репродуктивным признакам практически не изменился по сравнению с двухгодовальными рыбами.

У самцов стальноголового лосося выявлена тенденция усиления с возрастом рыб взаимосвязей между массой и размерами тела и признаков телосложения, а также экстерьерными признаками между собой: от $r=0,96-0,36$ — у двухгодовиков до $r=0,98-0,66$ — у трехгодовалых особей. Стабильно высокими остались взаимосвязи рабочей — относительной плодовитости. У трехгодовалых самцов были выявлены слабые корреляции между массой тела — концентрацией сперматозоидов и рабочей плодовитостью ($r=0,35-0,28$). Рабочая и относительная плодовитость самцов в сильной степени взаимосвязана с объемом эякулята и концентрацией сперматозоидов: $r=0,72-0,69$ — у двухгодовалых и $r=0,85-0,42$ — у трехгодовалых рыб.

Генетический паспорт породы. Показатели генетического разнообразия: количество аллелей на локус, процент полиморфных локусов и средний уровень гетерозиготности у стальноголового лосося оказались сходными с рыбами других пород. Порода генетически гетерогенна, доказательствами чему являются средний уровень гетерозиготности по изученным полиморфным локусам, равный 0,208, и высокий процент полиморфных локусов — 100% (табл. 59).

По всем проанализированным полиморфным локусам в изученной выборке рыб породы стальноголового лосося наблюдали соответствие закону Харди-Вайнберга за исключением локуса IDPH-4, что может быть объяснено стандартной статистической ошибкой первого порядка. На основании полученных результатов можно сделать предположение о генетической однородности рыб этой породы (табл. 60).

Таблица 59

Частоты аллелей белковых локусов и показатели генетического разнообразия особей породы стальноголового лосося

Аллели	Локусы (объем выборки=75)						
	AAT-3	PGM-1	SOD-1	GPD-1	LDH-5	IDHP-3	IDHP-4
A	.967	.973	.053	.007	.813	.947	.000
B	.033	.027	.947	.993	.187	.000	.513
C	.000	.000	.000	.000	.000	.053	.487
H т.о.*	.065	.052	.102	.013	.306	.102	.503
H наб.	.067	.053	.107	.013	.347	.107	.760

* H — гетерозиготность по локусу; H т.о. — теоретически ожидаемая, H наб. — наблюдаемая.

Средний уровень гетерозиготности на локус: теоретически ожидаемое значение = 163 (067)**, наблюдаемое = 208 (101).

Количество аллелей на локус = 2,00 (00)

Процент полиморфных локусов = 100,00:

для критерия 99% = 85,71,

для критерия 95% = 57,14

** В скобках приведены значения стандартной ошибки.

Таблица 60

χ^2 -критерий соответствия наблюдаемых и теоретически ожидаемых частот фенотипов полиморфных белковых локусов (тест на соответствие распределению Харди-Вайнберга-Кастла)

Локус	Фенотип	Частота		χ^2	DF	P
		наблюдаемая	ожидаемая			
1	2	3	4	5	6	
AAT-3	A-A-	70	70,067	.071	1	.790
	A-B	5	4,866			
	B-B	0	.067			
PGM-1	A-A	71	71,040	.042	1	.838
	A-B	4	8,919			
	B-B	0	.040			
SOD-1	A-A	0	.188	.207	1	.649
	A-B	8	7,624			
	B-B	67	67,188			

Продолжение табл. 60

1	2	3	4	5	6	7
GPD-1	A-A	0	.000	.000	1	1,000
	A-B	1	1,000			
	B-B	74	74,000			
LDH-5	A-A	48	49,537	1,391	1	.238
	A-B	26	22,926			
	B-B	1	2,537			
IDHP-3	A-A	67	67,188	.207	1	.649
	A-C	8	7,624			
	C-C	0	.188			
IDHP-4	B-B	10	19,638	19,845	1	.000
	B-C	57	37,725			
	C-C	8	17,638			

Оценка племенных качеств самок. Результаты индивидуальной проверки самок стальноголового лосося по качеству потомства представлены в табл. 61.

Анализ данных табл. 61 позволяет сделать заключение о том, что племенная ценность двухгодовалых впервые нерестящихся рыб невысока и их не следует использовать в племенной работе. Выживаемость потомства трех- и четырехгодовалых самок соответствуют очень высоким рыбоводным требованиям, и их наиболее целесообразно применять для воспроизводства.

Таблица 61

Результаты проверки самок стальноголового лосося по качеству потомства

Возраст	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
Двухгодовики	73	67
Трехгодовики	97	95
Четырехгодовики	98	94

Комбинационная способность производителей. Оценка сочетаемости производителей по массе тела сеголеток показала, что самцы стальноголового лосося отличались высоким уровнем общей

и специфической комбинационной способности. Наиболее высокая степень специфической комбинационной способности была обнаружена при скрещивании самцов стальноголового лосося с самками форели Дональдсона и форели Адлер.

Таким образом, с целью использования эффекта гетерозиса для товарного рыбоводства при разведении форели Адлер необходимо использовать помеси самок этой породы с самцами стальноголового лосося и форели Адлер.

Нормативы отбора и стандарт породы (табл. 62-63).

Таблица 62

**Рыбоводно-биологические признаки
и нормативы отбора двухгодовалых самок
и самцов в ремонтное стадо стальноголового лосося**

Показатели	Min-max	Нормативы отбора
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2-3(2)	2(2)
Срок созревания в нерестовом сезоне самок (самцов), месяцы	Январь (январь)	
Масса тела самок (самцов), г	715-760(680-740)	740(720)
Длина тела самок (самцов), см	34,5-42(38,5-40)	38(39)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,28-1,31(1,09-1,12)	1,3(1,1)
высоты самок (самцов)	4,2-4,4(4,8-4,9)	4,3(4,9)
толщины самок (самцов)	11-11,2(10,1-10,3)	10,2(10,3)
головы самок (самцов)	20,6-20,8(23,4-23,8)	20,7(23,6)
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	52,2-54	53
икры от одной самки, г	92-103	95
Плодовитость:		
рабочая, шт.	1710-1920	1800
относительная, шт/кг	2700-2900	2600
Индекс репродуктивности, г/кг	125-140	130

Продолжение табл. 62

1	2	3
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	8-9	8,5
подвижность, с	24-25	24
Объем эякулята, мл	7-9	8,5
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	55-70	65
относительная, млрд шт/кг	85-110	95

Таблица 63

**Рыбоводно-биологические признаки рыб маточного стада
и стандарт породы стальноголового лосося**

Показатели	Min-max	Стандарт породы
1	2	3
Возраст полового созревания самок (самцов), годы	2(2)	2(2)
Срок созревания в нерестовом сезоне самок (самцов), месяцы	Январь (январь)	
Масса тела самок (самцов), г	2300-2500(1250-1310)	2400(1290)
Длина тела самок (самцов), см	55,1-56,2(47,7-48,8)	55,5(48,3)
Индекс:		
упитанности самок (самцов)	1,38-1,48(1,08-1,13)	1,4(1,1)
высоты самок (самцов)	4,2-4,4(4,5-4,7)	4,3(4,6)
толщины самок (самцов)	11,1-11,3(10-10,2)	11,2(10,1)
головы самок (самцов)	21-21,3(25-25,5)	21(25)
<i>Репродуктивные показатели самок</i>		
Масса:		
средняя икринки, мг	99,5-104	100
икры от одной самки, г	470-500	480
Плодовитость:		
рабочая, шт.	3850-4150	4000
относительная, шт/кг	1950-2100	2050

1	2	3
Индекс репродуктивности, г/кг	195-210	200
<i>Репродуктивные показатели самцов</i>		
Спермии:		
концентрация, млн шт/мм ³	14-15,5	14,5
подвижность, с	27-28	27
Объем эякулята, мл	17-20,5	18,5
Плодовитость:		
рабочая, млрд шт.	250-300	270
относительная, млрд шт/кг	190-240	210

Воспроизводство маточного стада

Формирование маточного стада производителей стальноголового лосося осуществляют путем последовательного отбора по следующим признакам:

скорости полового созревания. В связи с тем, что среди двухгодовалых рыб имеется устойчивая группа особей, созревающих на третьем году жизни, для воспроизводства отбирают только самок и самцов, созревших в двухгодовом возрасте;

срокам нереста в нерестовом сезоне. Производителей для постановки скрещиваний отбирают во время массового нереста — во второй-третьей декаде января с целью сохранения интервала по срокам созревания с породой форели Дональдсона;

массе и размерам тела. Учитывая необходимость совершенствования породы по хозяйственно-полезным признакам, интервалы отбора по массо-размерным показателям могут составлять от $x-0,5\sigma$ до $x+1,5\sigma$;

отбор по репродуктивным признакам. Самки стальноголового лосося отличаются крупной икрой и высокими показателями индекса репродуктивности. Эти ценные качества породы должны поддерживаться отбором рыб по этим признакам в соответствии со стандартами породы;

способы подбора пар и оценка семей по качеству потомства. Формирование ремонтной группы рыб маточного стада осуществляется согласно схеме формирования маточных стад (см. раздел 1).

Хозяйственно-полезные признаки породы

Данные, характеризующие самок ремонтно-маточного стада (см. табл. 47), позволяют рассчитать выход товарной рыбы и товарной икры на одну самку. При расчетах принимают, что суммарная выживаемость за время выращивания двухлеток (включая инкубацию икры) составляет 60%. Отход трехлеток равен 5% от количества двухлеток. Средняя масса товарных двухлеток 250 г, трехлеток — 1,5 кг. Выход товарной рыбы на одну самку при выращивании двухлеток составит 270, трехлеток — 3420 кг.

Икра форели может быть реализована как в качестве племенного материала, так и сырья для деликатесной пищевой продукции. При расчете выхода товарной икры на самку использовали показатели рабочей плодовитости самок разного возраста (см. табл. 57). Выход товарной икры на одну самку при выращивании двухлеток составит 95, трехлеток — 480 г.

Направление использования породы

Благодаря позднему созреванию посадочный материал стальноголового лосося может быть с успехом использован для садкового рыбоводства в северных районах нашей страны, где вегетационный сезон начинается в апреле-мае. В пользу такого заключения можно сослаться на опыт стран Северной Европы, например, Финляндии, где товарное выращивание стальноголового лосося, форели Дональдсона, а также их помесей широко распространено (Краузе, Паавер, 1988).

Стальноголовый лосось может быть перспективным объектом марикультуры. Биотехника получения крупной «лососевой» форели в марикультуре имеет ряд особенностей. В морской воде форель отличается более высоким по сравнению с пресной водой темпом роста, что вызывает сокращение сроков полового созревания. Для морского форелеводства это явление крайне нежелательно, поскольку во время созревания снижается темп роста, а в период наступления половой зрелости из-за перестройки процессов осморегуляции наблюдается массовая (до 50-60%) гибель рыб, особенно самцов. Одним из путей, позволяющих решить эту проблему, является выведение пород форели с поздним половым созреванием. Как уже было показано, у стальноголового лосося имеется группа рыб,

которая постоянно созревает на третьем году жизни. Она могла бы послужить в качестве исходного маточного стада при выведении породного типа с целью использования в марикультуре для выращивания форели крупных размеров.

Р а з д е л 7. Порода радужной форели Адлерская янтарная

В последние годы отмечен интерес к эстетическим аспектам в рыбоводстве: становятся популярными разведение и выведение форм с оригинальной нетрадиционной окраской. Их спрос на потребительском рынке стабильно высокий. Кроме того, эти морфы являются также важным объектом научных исследований, связанных с пониманием генетики качественных признаков, особенностей обмена, пищевой активности, поведения и т. д.

Цветовые мутации — общий феномен у рыб. Окраска тела была использована в качестве основного признака при выведении золотых рыбок и декоративного японского карпа *koï*. Можно предположить, что с этих экспериментов начиналась осознанная селекция в рыбоводстве. Американский исследователь Смитт в описании истории культивирования золотой рыбки отмечает, что она была известна в Японии уже в 1500 г. (Smith, 1924). Дикая форма *Carassius auratus gibelio*, окрашенная в оливково-зеленый цвет, была преобразована в разновидности золотого, черного, белого, красного, голубого, пурпурного, бледно-лилового цветов. Цветовые варианты также описаны для других видов рыб, таких как канальный сомик, линь, карп (Tau et al., 1985; Кирпичников, 1987; Flajshans and Kvasnicka, 1997).

У радужной форели известны следующие варианты окраски: альбино, альбино-золотой, желтый, паломино, зеленый, металлический синий, кобальтовый (Oguri, 1974; Kincaid, 1975; Klupp, Kaufmann, 1979). Во многих случаях изменения в окраске тела связаны с проявлением других отличительных особенностей у рыб. Так, у форели золотистой окраски наблюдали меньшую активность и отрицательный фототаксис, рыбы металлического-синего оттенка отличались повышенной скоростью роста, для кобальтовой форели было установлено отсутствие сформированного гипофиза (Clark, 1970; Oguri, 1974; Kincaid, 1975; Dobosz et al., 2000). По-

прежнему остается открытым вопрос о причинах возникновения цветовой аномалии среди рыб, и каждый случай их появления привлекает внимание с точки зрения теоретических исследований и практического использования в рыбоводстве.

Форель золотистых тонов окраски встречается в двух формах, которые различаются, прежде всего, по своему происхождению. Это природные популяции *Oncorhynchus mykiss aguabonita* Jordan, обитающие в притоках реки Керн американского штата Калифорния. Золотая калифорнийская форель, или “golden trout” служит объектом многоплановых исследований с конца XIX века (Ewer-mann, 1906; Schreck and Behnke, 1971; Gold and Gall, 1975; Gold, 1977; Halliburton et al., 1983 и др.). Окраска этих рыб является видовым признаком и не рассматривается как генетическая мутация. Калифорнийская форель пользуется достаточно большой популярностью в аквакультуре США, вместе с тем широкого распространения в искусственном разведении в других странах не получила, поскольку вывоз ее из США с 1939 г. запрещен.

Начиная с середины XX столетия, все большую популярность приобретает в качестве объекта аквакультуры форель золотисто-желтой окраски мутантного происхождения. Родоначальниками маточных стад, состоящих из аномально пигментированных рыб, являлись единичные особи, которые изредка появлялись среди радужной форели (Clark, 1970; Strecker, 1986; Malishevski, 1987). Например, в американском штате Вирджиния линия форели золотистого цвета была получена в результате скрещивания самки ярко-желтого цвета с самцом обычной окраски (Clark, 1970), а в Польше исходное стадо сформировали из потомства пятнистой самки и желто-оранжевого самца (Malishevski, 1987). Эти примеры свидетельствуют о высокой наследуемости фенотипа золотистой окраски у радужной форели и служат предпосылкой для искусственного разведения этих рыб в промышленных масштабах.

Сведения о генетической природе золотой или желтой окраски у форели немногочисленны и противоречивы. Кларк считал, что золотистый цвет у рыб контролируется рецессивным аллелем (Clark, 1970). Другие авторы пришли к выводу о полной доминантной наследуемости желтых и альбино-желтых форелей (Klupp and Kaufman, 1979). Американский биолог Дуглас Тэйв провел генетические исследования четырех окрасок тела у радужной форели,

включая золотую и близкую к ней окраску паломино, которую автор описывает как смягченно-светло-желтую, примерно в половину менее яркую, чем золотая. На основании данных о наследуемости фенотипа окраски был сделан вывод о том, что нормальный, паломино и золотой фенотипы контролируются одним аутосомным геном с аддитивным действием: G-геном. Существуют два аллеля G-локуса. G-аллель продуцирует нормальных рыб, а G'-аллель сокращает число меланофоров, вырабатывающих пигмент нормальной окраски — меланин. Рыбы с генотипом GG нормально окрашены, G'G'-генотип вызывает появление золотой окраски, а рыбы с гетерозиготным GG'-генотипом окрашены в промежуточный цвет паломино. Как отмечает автор, генетика этого комплекса уникальна в том, что она является единственным примером аддитивного действия гена у рыб (Tave, 1988).

Исследования польских ученых привели к выводу о том, что генетика желтой форели польской линии более сложна. Желтый цвет тела контролируется двумя локусами гена. А-локус является эпистатическим доминантом к В-локусу. Дикий фенотип (фенотип обычной окраски) выражен в присутствии А-аллеля, а желтый фенотип — гомозиготы а-аллеля. В-локус смягчает выраженность желтой окраски, продуцируя паломино (в данном случае цвет паломино описан как коричневато-желтый) в присутствии В-аллеля и альбино при наличии гомозиготы по b-аллелю. В этой системе очевидно, что аллель А является полным доминантом к аллелю а, аллель В — к аллелю b (Dobosz et al., 1999).

Исследования Кларка показали, что форель золотой окраски растет хуже, чем обычная, она менее активна и более чувствительна к свету, т. е. обладает отрицательным фототаксисом. Автор также сообщил, что отставание рыб в росте довольно легко устранялось селекцией. Этот вывод важен для практического рыбоводства. Было высказано предположение о том, что ген окраски может быть связан и с другими признаками, кроме изученных в его работе (Clark, 1970). У темно-желтых (окраска паломино) гетерозиготных рыб рост ускорен примерно на 20% (Кирпичников, 1987). Плейотропный эффект генов окраски альбино и паломино был обнаружен у желтой линии форели в Польше. После пяти и девяти месяцев выращивания были выявлены достоверные различия рыб по массе тела: хуже всех росли альбиносы, самыми крупными оказались

обычно окрашенные особи, а рыбы окраски паломино занимали промежуточное положение. Схожие результаты были получены и по выживаемости. Влияние окраски на оба признака имело тенденцию к снижению с увеличением возраста рыб. На основании полученных данных авторы пришли к выводу о том, что аллели, контролирующие паломино и альбино фенотипы, не могут быть рекомендованы как генетические маркеры (Dobosz et al., 2000).

Что касается практического использования золотистой форели, интерес к разведению этих рыб в настоящее время не ослабевает. Форель золотой окраски — популярный объект спортивного рыболовства в некоторых штатах США (Tave, 1988). По мнению польского специалиста Малишевского, большими преимуществами окраски рыб являются их необыкновенная привлекательность в пруду и «аппетитный вид» готовой продукции (Malishevski, 1987).

Учитывая тот факт, что форель золотой окраски различается по своему происхождению, целесообразно внести ясность в терминологию, и при описании рыб мутантного происхождения избегать названия «золотая форель» (golden trout), которое используют для калифорнийской форели *Oncorhynchus mykiss aguabonita*. Такого же мнения, очевидно, придерживаются и польские ученые — авторы серии статей, посвященных изучению польской линии золотистой форели, которая ведет начало от желтой самки с большими темными пятнами и темно-желтого самца (Maliszewski, 1987). Эти особи были обнаружены среди рыб осеннерестящейся породы форели, импортированной в Польшу из Франции в 1965 г. В первом описании рыб их окраска была названа желто-оранжевой (Maliszewski, 1987), в последующих работах использовали термины золотая или желтая форма радужной форели (Czczuga, Czczuga-Semeniuk, 1998, Dobosz et al., 2000). Эта терминология сохранялась и при обсуждении польскими учеными литературных данных, в которых некоторые авторы употребляли название «золотистая форель». Это название наиболее корректно по отношению к мутантным цветовым морфам радужной форели золотого оттенка.

В России маточные стада золотистых форм форели имеются на Чегемском рыбзаводе, в Хакасском рыбокомбинате и, возможно, в других хозяйствах. К сожалению, до настоящего времени нет достоверной информации о происхождении этих стад, а также о рыбоводно-биологических особенностях и способах разведения рыб.

История создания породы

Исходным материалом для создания породы послужила икра, полученная с Чегемского рыбзавода в январе 1998 г. на стадии пигментации глаз. Годовики исходной генерации отличались большим разнообразием окрашивания рыб. Среди них было около 2% форели ярко-оранжевого цвета, 25% — золотисто-желтого, а также желто-коричневого, который генетики называют окраской паломино, и 73% рыб имели естественную окраску. С эстетической точки зрения наиболее привлекательными выглядели рыбы с оранжевой и золотисто-желтой окраской, поэтому главные направления дальнейшей работы были определены следующим образом: во-первых, селекция рыб именно с таким типом окрашивания; во-вторых, сведение до минимума частоты встречаемости особей обычной окраски.

Для успешной реализации этих задач необходимо было обосновать и разработать систему скрещиваний производителей, а также методику оценки семей и их потомства, что было связано, прежде всего, с изучением характера наследования различных типов окраски.

Первый этап селекции — отбор годовиков исходного стада, окращенных в золотистые и желтые цвета. Из них сформировали ремонтную группу. Напряженность отбора составляла около 20%.

В конце 1999 г. созрели 163 двухгодовалые самки и 160 самцов, что составило 81 и 100% от их численности соответственно. Факт созревания в двухгодовалом возрасте преобладающего количества рыб характеризует золотую форель как скороспелую форму. Однако эта оценка являлась предварительной, так как выращивание первой генерации форели было нетипичным: небольшое количество самок и самцов содержали при низких плотностях посадки, что обеспечило высокую скорость роста рыб. Масса тела самок ремонтной группы была намного выше, чем у одновозрастных самок радужной форели, выращенных при нормативных плотностях посадки (см. далее «Морфометрические и репродуктивные признаки самок»). Известно, что скорость роста рыб влияет на скорость их созревания, и крупные самки, как правило, начинают нереститься в более раннем возрасте (Kato, 1980; Crandell and Gall, 1993; Adams and Huntingford, 1997 и др.). Таким образом, окончательную оценку

золотой форели по скорости созревания смогли получить при изучении следующих генераций большей численности и при соблюдении биотехнических нормативов.

Данные о сроках и продолжительности нереста у самок золотистой форели разного возраста представлены в табл. 64.

Таблица 64

Срок и продолжительность нереста самок золотистой форели

Срок и продолжительность нереста	Возраст, годы		
	2	3	4
Время созревания, месяцы	Середина ноября – середина января	Начало ноября – конец января	Конец ноября – конец января
Длительность нереста, сутки	62	80	65

Двухгодовалые производители золотистой форели созревали почти в одно время с форелью Адлер, т. е. рыб этого возраста можно отнести к группе с ранним сроком нереста. Трехгодовалые самки начали созревать в первых числах ноября, а закончили нереститься в конце января. По сравнению с другими породами радужной форели нерест золотистых самок в сезоне был самым продолжительным и длился почти три месяца. Пик нереста трехгодовалых самок совпадал со сроками созревания форели Дональдсона, но при этом золотистые самки начинали созревать почти на месяц раньше. Четырехгодовики начали созревать позже, чем предыдущие возрастные группы, а пик их нереста совпадал с форелью Дональдсона.

Наибольшей продолжительностью нереста отличались трехгодовалые самки. Максимальные и минимальные значения этого признака не выходили за рамки значений, характерных для самок форели, содержащихся на племзаводе. Таким образом, самки исходного стада золотистой форели различались по срокам созревания в нерестовом сезоне в разном возрасте и были ближе всего к породам Адлер и Дональдсона. Для окончательной оценки новой формы форели необходимы были дальнейшие наблюдения за динамикой созревания последующих генераций.

В табл. 65 представлены сравнительные данные, характеризующие самок исходного стада золотистой форели и других пород, содержащихся на Адлерском племзаводе. Двухгодовалые самки золотистой форели по массе тела в 1,7-3 раза превышали остальных рыб. У трехгодовиков эти различия несколько снижались, но оставались по-прежнему значительными, составляя от 1,3 до 2,2 раза. Полученные данные, безусловно, являются результатом выращивания в благоприятных условиях, но в то же время свидетельствуют о высокой потенции скорости роста нового объекта. После нереста трехгодовиков золотистой форели содержали в течение года совместно с производителями форели Адлер, соблюдая нормативные плотности посадки. Несмотря на преимущество в размерах тела, темп роста золотистых рыб в условиях совместного выращивания снизился, так что к моменту созревания в четырехгодовалом возрасте они сравнялись по массе тела с быстрорастущей форелью Адлер и превосходили других рыб лишь в 1,1-1,4 раза. Можно предположить, что золотистая форель обладает меньшей конкурентной способностью по сравнению с рыбами обычной окраски. Совместное содержание может негативно влиять на рост мутантных особей, что следует учитывать при разработке биотехники разведения нового объекта.

Таблица 65

Морфометрические показатели самок

Порода форели	Масса тела, г	Индекс, %			
		упитанности	прогонистости	толщины	головы
1	2	3	4	5	6
<i>Двухгодовики</i>					
Золотистая	1537,9±27,60	1,34±0,010	4,32±0,030	11,4±0,07	19,6±0,09
Камлоопс	727,3±20,65	1,25±0,012	4,63±0,026	11±0,09	20,7±0,07
Адлер	888,4±17,18	1,29±0,009	4,58±0,025	11,2±0,07	20,8±0,09
Дональдсона	687,1±15,62	1,36±0,010	4,51±0,028	11,4±0,07	20,7±0,10
Стальноголовый лосось	512,7±9,40	1,34±0,010	4,6±0,030	11,1±0,06	20,9±0,08

Продолжение табл. 65

1	2	3	4	5	6
<i>Трехгодовики</i>					
Золотистая	3588±62,39	1,29±0,012	4,54±0,022	11,3±0,07	20±0,08
Камлоопс	1665,6±30,44	1,29±0,009	4,51±0,022	11,9±0,07	20,3±0,13
Адлер	2738,4±46,67	1,37±0,016	4,1±0,028	11±0,06	20,9±0,10
Дональдсона	2203,1±60,68	1,19±0,020	3,65±0,019	10,6±0,08	18,6±0,13
Стальноголовый лосось	2034,4±43,08	1,31±0,020	4,7±0,050	11,2±0,08	19,2±0,19
<i>Четырехгодовики</i>					
Золотистая	5203,2±144,39	1,34±0,124	4,43±0,023	11,3±0,08	21,1±0,12
Камлоопс	3822,4±100,25	1,5±0,024	4,21±0,031	12,1±0,09	20,8±0,12
Адлер	5184,2±86,36	1,31±0,018	4,24±0,039	11,3±0,09	20,7±0,09
Дональдсона	4763,3±92,38	1,26±0,014	3,69±0,028	10,5±0,08	18,7±0,18
Стальноголовый лосось	4330,0±126,28	1,32±0,014	3,56±0,023	11,2±0,07	19,6±0,12

Абсолютные значения экстерьерных признаков у золотистой форели соответствовали массе тела и были намного выше, чем у остальных рыб. Поэтому для сравнительной оценки использовали индексы тела. Полученные данные показывают, что, несмотря на большие размеры производителей золотой форели, пропорции их тела были сопоставимы с самками радужной форели. По индексам тела новый объект, как правило, не отличался крайними значениями этих признаков, превосходя самок некоторых пород, но уступая другим.

Среди репродуктивных признаков (табл. 66), можно выделить рабочую плодовитость самок золотой форели, по которой она превосходила всех остальных рыб: в 1,4-3 раза — в двухгодовалом возрасте, в 1,3-1,9 раза — у трехгодовиков, а также имела наибольшее значение среди четырехгодовалых производителей. Уровень различий по рабочей плодовитости примерно тот же, что и по массе тела самок. Таким образом, высокие значения рабочей пло-

довитости у золотой форели, очевидно, обусловлены крупными размерами рыб, так как известно, что количество овулировавшей икры находится в прямой и сильной зависимости от величины производителей. Соотношение рабочей плодовитости и массы тела у золотой форели сохранялось на уровне показателей одновозрастных самок радужной форели, о чем свидетельствуют данные по относительной плодовитости.

Таблица 66

Репродуктивные показатели самок

Порода форели	Средняя масса икринок, мг	Плодовитость	
		рабочая, шт.	относительная, шт/кг
12	2	3	4
<i>Двухгодовики</i>			
Золотистая	46,2±0,59	3879,6±101,61	2888,1±85,72
Камлоопс	41,4±0,45	2436,9±78,21	3904,8±81,32
Адлер	50,4±0,62	2707,7±80,35	3626,8±102,80
Дональдсона	48,5±0,61	1620,3±55,67	2698,2±91,17
Стальноголовый лосось	53,1±0,73	1284,3±38,08	2946,5±98,86
<i>Трехгодовики</i>			
Золотистая	73,2±1,26	6231,4±199,51	2025±83,45
Камлоопс	60,5±1,04	3827,9±116,45	2706,2±116,45
Адлер	81,9±1,21	4759,2±156,31	2036,8±67,34
Дональдсона	78,6±1,58	4026,6±154,43	2182,7±91,09
Стальноголовый лосось	80,8±1,30	3293±154,70	1860,6±76,60
<i>Четырехгодовики</i>			
Золотистая	93,8±1,83	7676,2±257,19	1742,3±65,15
Камлоопс	89,3±1,65	5355,9±190,43	1623,8±57,01
Адлер	97,1±1,53	7356,2±217,66	1671,4±59,11
Дональдсона	105,6±1,98	6670,5±232,29	1676,2±72,76
Стальноголовый лосось	99,23±2,40	6914±269,23	1915,7±70,04

Несмотря на значительное превосходство по массе тела, самки золотистой форели продуцировали икринки, величина которых не выходила за пределы значений, характерных для рыб каждого возраста, выращенных на Адлерском племзаводе. В каждой возрастной группе золотистая форель по величине икринок превосходила форель Камлоопс и уступала самкам остальных групп. Согласно результатам многолетних исследований, проведенных на Адлерском племзаводе, величина икринок в значительной степени определяется породной принадлежностью рыб. Поэтому можно ожидать, что средняя масса икринок золотой форели при выращивании последующих поколений рыб будет оставаться на том же уровне, который был отмечен в этой работе.

Масса тела самцов золотистой форели была в 1,2-1,9 раза больше массы тела рыб сравниваемых пород радужной форели (табл. 67). Индексы телосложения сопоставимы у всех исследованных производителей.

При изучении морфометрических признаков самцов обратили внимание на строение головы золотистых рыб. Верхняя часть рыла у них была довольно широкой и сильно вытянутой вперед, так что находилась вровень с нижней челюстью, в то время как у самцов радужной форели обычной окраски в период созревания нижняя челюсть заметно удлиняется по сравнению с верхней. При этом длина головы была сопоставима у самцов всех пород (см. табл. 67).

Таблица 67

Морфометрические показатели трехгодовалых самцов

Порода форели	Масса тела, г	Индекс, %			
		упитанности	прогонистости	толщины	головы
Золотистая	2402,7±81,12	1,19±0,019	4,57±0,046	10,3±0,09	25,2±0,18
Камлоопс	1370,7±31,33	1,06±0,011	3,98±0,020	9,9±0,07	24,3±0,13
Адлер	1940,6±54,87	1,18±0,013	4,51±0,036	10,9±0,09	24,5±0,17
Дональдсона	1793,4±72,20	1,08±0,026	3,75±0,032	9,2±0,09	23,3±0,21
Стальноголовый лосось	1293,8±43,55	1,13±0,010	4,57±0,040	10,1±0,08	25,2±0,22

Измерения длины и ширины рыла подтвердили визуальные различия (табл. 68).

Таблица 68

Данные о длине и ширине рыла форели

Форель	Длина, %		Ширина, %	
	$X \pm m_x$	t_{diff}	$X \pm m_x$	t_{diff}
Золотая	8,8 $\pm$ 0,10	5,6	6,5 $\pm$ 0,06	7,8
Радужная	7,9 $\pm$ 0,12		5,9 $\pm$ 0,06	

Различия в строении челюстного аппарата оказались статистически значимыми ($p \geq 0,01$).

В исследованиях не удалось провести оценку самцов золотистой форели по репродуктивным признакам, поскольку объем эякулята у рыб был настолько мал, что не позволял использовать пробу для анализа концентрации сперматозоидов методом сперматокрита. Одной из причин такой низкой репродуктивной активности могло быть более позднее созревание самцов по сравнению с самками, что является характерной особенностью всех пород форели, содержащихся на Адлерском племзаводе.

При оценке двухгодовалых самок по качеству потомства золотистую форель сравнивали с породами радужной форели, близкими (форель Камлоопс и Дональдсона) или совпадающими (форель Адлер) по срокам нереста и соответственно по условиям и срокам инкубации. Полученные данные приведены в табл. 69.

Таблица 69

Показатели качества потомства у двухгодовалых самок форели

Порода форели	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
Золотистая	53,9	47,4
Камлоопс	70,1	61,9
Адлер	79,0	75,6
Дональдсон	60,2	50,4

Среди сравниваемых рыб золотистая форель отличалась самой низкой жизнеспособностью потомства. Полученный результат, возможно, объяснялся тем, что уже более десяти лет при воспроиз-

водстве радужной форели на племзаводе «Адлер» проводили индивидуальный отбор самок по выживаемости эмбрионов, в то время как золотистую форель разводили без селекции по этому признаку. Для выяснения возможных причин низкой жизнеспособности эмбрионов исследовали характер взаимосвязи массы овулировавших икринок с выживаемостью зародышей. Была исследована икра 25 самок. Средняя масса икринок у этих рыб колебалась в значительных пределах: от 33,3 до 51 мг. Оплодотворяемость икры у отдельных особей менялась от 24 до 100%, но в среднем была невысокой — 53,9%. Из числа развивающихся зародышей около 6% погибло в период инкубации, и, таким образом, выживаемость зародышей в среднем составила 47,4%. Несмотря на большие различия во всех показателях, способность яйцеклеток к оплодотворению и нормальному развитию не зависела от их массы. Выживаемость эмбрионов была тесно взаимосвязана с количеством оплодотворенной икры ($r=0,93$).

Индивидуальная проверка трехгодовалых самок по показателям раннего потомства показала, что оплодотворяемость икры составила в среднем 61,7% ($\min=6$, $\max=100\%$), а выживаемость эмбрионов — 58,7% ($\min=5,2$; $\max=96,9\%$). Эти показатели не соответствовали нормативным требованиям, а также были ниже, чем у одно-возрастных самок радужной форели. Так, у форели Камлоопс и форели Адлер средние значения оплодотворяемости икры составляли 95,9 и 96,7%, а выживаемости зародышей — 90,4 и 92,7% соответственно.

Сравнительная индивидуальная оценка племенных качеств самцов золотистой и радужной форели показала следующее (табл. 70).

Таблица 70

Сравнительная оценка племенных качеств самцов форели

Вариант скрещивания	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
Самки золотистой форели $\times$ самцы золотистой форели	47,0	44,1
Самки золотистой форели $\times$ самцы радужной форели	68,7	65,2

Полученные данные свидетельствуют о более низких племенных качествах самцов золотистой форели исходного стада по сравнению с рыбами обычной окраски. Самцы радужной форели оказывают положительное влияние на жизнеспособность эмбрионов при скрещивании с самками золотистой форели, но выживаемость все же не достигает нормативного уровня.

С целью ускорения темпа селекции для воспроизводства использовали двухгодовалых впервые нерестящихся производителей. Среди рыб маточного стада для скрещиваний отбирали наиболее ярко окрашенных самок и самцов. Такой фенотип окраски родителей послужил в качестве ведущего критерия при получении потомства первого поколения селекции, что позволило увеличить количество особей с желательной окраской в 3 раза по сравнению с исходным стадом: соотношение цветных морф с рыбами обычной фенотипа составило 75 и 25% соответственно.

У форели золотистой окраски мутантного происхождения была отмечена задержка в развитии пигментации глаз у зародышей и личинок (Strecker, 1986; Dobosz et al, 1999). Проведенные исследования подтвердили эту особенность рыб аномальной окраски, которая отличалась от обычной форели отсутствием пигментации глаз во время эмбрионального и личиночного развития. В результате дальнейшего выращивания рыб было выявлено, что количественное соотношение эмбрионов с пигментированными и непигментированными глазами совпадало с соотношением годовиков обычной и аномальной окраски, что свидетельствовало о корректности ранней диагностики потомства по фенотипам окраски. Эту особенность развития использовали для разработки методики ранней оценки и отбора самок, самцов, а также семей по характеру передачи окраски потомству, которая определялась количеством зародышей и личинок будущих золотистых или обычно окрашенных рыб.

Для изучения наследования окраски в целях последующей стабилизации цветового спектра рыб новой породы провели серию скрещиваний двухгодовалых самок и самцов разных цветовых морф, полученных в первом поколении селекции. Среди рыб первого поколения доля ярко-оранжевых особей достигала 23%. Обнаружили, что у форели этой окраски глаза имели красноватый оттенок, выраженный в разной степени: от хорошо заметного пурпурного или ярко-вишневого цвета до едва различимого бордового

оттенка на фоне черного обычного цвета. Фенотип форели золотисто-желтой окраски с красными глазами известен под названием альбино-золотого фенотипа (Klupp and Kaufmann, 1979; Dobosz et al, 1999). Остальных рыб аномальной окраски можно было отнести к желтому фенотипу (21%) и паломино (31%).

В каждом варианте опыта оценивали 15 семей, полученных путем парных скрещиваний одной самки и одного самца. Потомство каждой семьи инкубировали отдельно. При оценке потомства применяли метод ранней диагностики на эмбрионах перед их вылуплением, а также результаты дальнейшего выращивания рыб (табл. 71).

Таблица 71

Наследуемость окраски у разных
цветовых морф радужной форели

Фенотип родителей — самка × самец	Фенотип потомства	Доля рыб обычного фенотипа, %
Альбино-золотой × альбино-золотой	Альбино-золотой	0
Альбино-золотой × паломино	Альбино-золотой, желтый, паломино	0
Паломино × альбино-золотой		
Альбино-золотой × желтый	Альбино-золотой, желтый, паломино, обычный	10-15
Желтый × альбино-золотой		
Желтый × желтый	Желтый, паломино, обычный	25
Желтый × паломино		
Паломино × желтый		
Паломино × паломино	Паломино	0
Альбино-золотой × обычный		
Обычный × альбино-золотой		

Полученные данные позволили выявить производителей с доминантным типом наследования золотистой окраски которым обладают самки и самцы альбино-золотого фенотипа. Даже в случае скрещивания этих рыб с форелью обычной окраски все потомство было представлено цветными морфами.

Благодаря проведенным исследованиям был определен эталон окраски рыб, используемых для воспроизводства: производители должны иметь ярко-оранжевую или золотисто-желтую окраску. Отбор самок и самцов, строго соответствующих эталону, привел к тому, что среди потомков последующих поколений не появлялась форель обычного фенотипа. Новая порода представлена особями, окрашенными в золотисто-желтые тона, спектр которых включает в себя следующие фенотипы:

ярко-оранжевые и близкие к ним ярко-золотистые рыбы, окрашенные особенно интенсивно на спине и выше боковой линии, вдоль которой проходит ярко-малиновая полоса. Все плавники золотисто-розового цвета с малиновым оттенком;

особи с менее яркой окраской, близкой к желтой и светло-желтой;

рыбы цвета паломино. Спина и голова коричневые, ниже боковой линии окраска светлее и включает в себя желтые оттенки. Полоса вдоль боковой линии сохраняет малиновое окрашивание, а плавники — малиновые и розовые оттенки.

По совокупности цветовых морф, напоминающих гамму оттенков природного янтаря, форель золотистой окраски, выведенную на племзаводе Адлер, назвали *форель Адлерская янтарная*.

Молекулярно-генетический анализ разных пород радужной форели, выполненный Всесоюзным научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии, показал, что искусственно созданная популяция форели янтарной окраски может рассматриваться как генетически изолированная, имеющая генерализованные признаки породы (Барминцев и др., 2003). В 2003 г. порода форели Адлерская янтарная была зарегистрирована в качестве селекционного достижения Государственной комиссией Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений (А.с. № 38475 — 30.10.2003 г.).

Отличительные особенности породы форели Адлерская янтарная

Полученный спектр окрашивания рыб маточного стада является уникальным, что показывает сравнительная оценка с другими цветовыми морфами этого вида.

Для подтверждения отличимости заявляемой породы от других форм форели выбрали для сравнения золотую калифорнийскую форель, прошедшую эволюционный путь развития, нормально окрашенную радужную форель — родоначальницу мутантных цветовых фенотипов, а также желто-золотистую мутантную форель Чегемского рыбзавода, которая была исходной формой при создании адлерской форели. Для описания калифорнийской использовали критерии оценки производителей, утвержденные Департаментом рыб и диких животных США (McAffee, 1966).

Как следует из данных табл. 72, заявляемая порода ни по общему фону окраски, ни по окрашиванию частей тела и плавников, ни по характеру пятнистости не имеет сходства с форелью обычного фенотипа. Среди Адлерской янтарной форели также не обнаружили ни одной особи, сравнимой по описанию с калифорнийской золотой форелью. Наибольшее сходство по внешним признакам можно отметить у золотистых рыб чегемского и адлерского маточных стад. Однако эти формы коренным образом различаются по структуре стада и наследуемости окраски. У чегемской золотистой форели характерным является следующее соотношение особей золотистого и обычного фенотипов: 25 и 75% соответственно, при этом доминантный тип наследования золотистой окраски по отношению к обычной не был выявлен ни у одного из производителей. Таким образом, специфический спектр окрашивания рыб является главной отличительной особенностью новой породы.

Уникальность породы состоит в том, что благодаря целенаправленной селекции, создано маточное стадо, представленное самками и самцами с доминантным типом наследования мутантной золотисто-желтой окраски.

К отличительным особенностям раннего развития всех цветовых морф, составляющих породу, следует отнести отсутствие пигментации глаз у зародышей и личинок. Подобное явление было также описано для немецких и польских линий золотисто-желтой форели, которые были выведены из единичных особей-основателей аномальной окраски, обнаруженных среди обычной радужной форели, что является одним из подтверждений мутантного происхождения производителей исходного стада форели Адлерская янтарная.

Сравнительная оценка разных форм радужной форели по окраске и пигментации тела

Признак	Форель радужная <i>Oncorhynchus mykiss</i> Walb.	Золотая форель <i>Oncorhynchus mykiss aguabonita</i>	Золотистая форель Чегемского рыбзавода <i>Oncorhynchus mykiss</i> Walb.	Форель Адлерская янтарная <i>Oncorhynchus mykiss</i> Walb.
Окраска:				
тела	От светло-серой до оливковой и светло-коричневой	Лимонно-желтая с металлическим отливом	Коричнево-желтая и золотисто-желтая	Ярко-оранжевая и золотисто-желтая
брюшка	Светло-серая	Яркая вишнево-красная от глотки до анального плавника	Бледно-желтая и молочно-белая	Молочно-белая
боковой линии	Радужная, переливчатая	Розовая	Малиновая	Малиновая
головы	Темная, жаберные крышки с малиновым отливом	Темно-оливковая, жаберные крышки ярко-розовые	Темно-желтая или золотисто-желтая, жаберная крышка малиновая	Ярко-оранжевая или золотисто-желтая, жаберная крышка малиновая
плавников	Чаще цвета тала	Спинной и хвостовой плавники темно-оливковые. Белое окаймление анального, грудного и брюшного плавников. В верхней части спинного — оранжевое пятно	Светло-розовые или желтые	Спинной и грудные плавники сохраняют цвет тела, хвостовой — золотисто-желтый с розовым оттенком, брюшные и анальный плавники — розовые с малиновым оттенком

Пятнистость:

тела	Множество темных пятен: чаще выше боковой линии, реже — ниже ее	Отчетливо различимые пестряточные метки	Слабо просматривается форелевый рисунок в виде серо-коричневых пятен	Форелевый рисунок отсутствует, заметны розовые округлые мелкие пятна
головы	Крупные черные пятна на затылке и часто на жаберных крышках	Отдельные темные пятна	Светло-коричневые пятна на затылке	Просматриваются светло-коричневые пятна на затылке
плавников	Черные пятна у основания спинных, грудных, жирового и хвостового плавников	Спинной плавник покрыт множеством черных округлых пятен	Пигментация плавников слабая или отсутствует	Пигментация не просматривается

Важная отличительная особенность форели золотисто-желтого фенотипа проявляется в способности более интенсивно аккумулировать каротиноиды в мышцах и других частях тела по сравнению с обычной радужной форелью. Это качественно новое свойство мутантной форели было обнаружено польскими учеными, которые провели сравнительную оценку рыб разной окраски при содержании их в одном пруду и кормлении одинаковым кормом. Золотисто окрашенные особи отличались значительно большим разнообразием и обилием каротиноидов во всех исследованных частях тела по сравнению с обычной форелью (Czeczuga, 1975; Czeczuga, Czeczuga-Semeniuk, 1998). Эти данные были подтверждены результатами наших исследований. Биохимический анализ, проведенный сотрудниками испытательной лаборатории Государственного центра агрохимической службы «Краснодарский», показал, что в мышцах Янтарной форели было обнаружено в 1,5 раза больше каротина, чем у обычной форели.

Рыбоводно-биологическая оценка рыб ремонтно-маточного стада породы форели Адлерская янтарная

Характеристика самок и самцов до полового созревания. Генетические мутации очень часто проявляются не только в изменениях внешнего облика особи, но и влекут за собой перестройку исторически сложившихся корреляционных систем организма. При этом подобные перестройки могут сопровождаться негативными с точки зрения рыбоводства последствиями. Исследования форели в штате Вирджиния показали, что морфа золотой окраски росла хуже, чем обычная, она была менее активна и более чувствительна к свету, т. е. обладала отрицательным фототаксисом. Сообщили также, что отставание рыб в росте довольно легко устранялось селекцией. Этот вывод важен для практического рыбоводства. Было высказано предположение о том, что ген окраски может быть связан и с другими признаками, кроме изученных в работе (Clark, 1970). Плейотропный эффект генов окраски альбино-золотой и паломино был обнаружен у желтой линии форели в Польше. После пяти и девяти месяцев выращивания были выявлены достоверные различия рыб по массе тела: хуже всех росли альбино-золотые, самыми

крупными оказались обычно окрашенные особи, а рыбы окраски паломино занимали промежуточное положение. Схожие результаты были получены и по выживаемости этих рыб (Dobosz et al., 2000).

Как уже было показано, результаты выращивания самок и самцов исходного маточного стада янтарной форели в монокультуре и при низких плотностях посадки позволили выявить высокие потенции роста форели золотистой окраски. При переходе на совместное выращивание с радужной форелью производители янтарной форели заметно снижали темп роста. На основании полученных данных было высказано предположение о том, что янтарную форель следует выращивать в монокультуре, так как рыбы этой породы обладают меньшей конкурентной способностью по сравнению с форелью обычной окраски.

Исследования продолжены были на годовиках первого поколения селекции при совместном выращивании рыб разных фенотипов. Их так же, как и рыб исходного стада, можно было условно распределить в четыре группы по характеру окраски.

В первую группу — «золотистый фенотип» — входили особи наиболее яркого оранжево-золотистого окрашивания тела с едва заметным форелевым рисунком и яркими золотисто-розовыми плавниками. Количество таких рыб в общей выборке (986 экземпляров) составляло 226 экземпляров, или 23%.

Вторая группа — «желтый фенотип» — была представлена рыбами желтой окраски с более выраженным форелевым рисунком. Численность этой группы составляла 211 экземпляров, или 21%.

Третья группа — «паломино» — состояла из особей, окрашенных в желто-коричневый цвет. Эта группа рыб была самой многочисленной: 304 экземпляров, или 31% от общей выборки.

Окраска рыб, входящих в последнюю группу, ничем ни отличалась от форели обычного фенотипа и насчитывала 245 экземпляров, или 25%.

Результаты сравнительной оценки годовиков различных фенотипов по массе тела ($X \pm m_x$): золотистый — $79,1 \pm 2,55$ г, желтый — $88,6 \pm 2,7$, паломино — $96,2 \pm 2,57$, обычный — $96,3 \pm 2,71$ г.

Полученные данные совпадали с результатами исследований польских ученых и свидетельствовали о том, что при совместном

выращивании мутантные рыбы всех фенотипов окраски достоверно отставали в росте по сравнению с обычной форелью ($p=0,05$). Среди годовиков мутантной окраски наименьшим приростом характеризовались особи золотистого фенотипа: масса их тела была достоверно меньше, чем у желтых и паломино ($p=0,01$). Рыбы окраски паломино были крупнее других мутантных особей ($p=0,01$), а желтые — занимали промежуточное положение.

При дальнейшем выращивании рыб первого поколения из ремонтного стада были удалены особи обычной окраски. Сравнительная оценка по массо-размерным и репродуктивным признакам самок трех цветовых морф — альбино-золотой, желтой и паломино, представленная в табл. 73, показала, что различия по массе тела у двухгодовалых самок перечисленных фенотипов сохраняли ту же тенденцию, которую наблюдали у годовалых рыб. Однако достоверного значения они достигали лишь в одном случае: между самками альбино-золотыми и паломино. Таким образом, можно предположить, что различия по темпу роста у рыб разного фенотипа мутантной окраски с возрастом становились менее заметными. По всем исследованным репродуктивным признакам самки достоверно не различались между собой.

Таблица 73

**Характеристика двухгодовалых самок
разного фенотипа окраски**

Фенотип окраски	Показатели, $\bar{X} \pm m_x$			
	Масса тела, г	Рабочая плодовитость, шт.	Средняя масса икринки, мг	Оплодотворимость икры, %
Альбино-золотой	775,6 $\pm$ 48,92	2248,3 $\pm$ 106,88	46,2 $\pm$ 1,22	94,4 $\pm$ 2,20
Желтый	881,2 $\pm$ 50,66	2284,5 $\pm$ 193,52	43,3 $\pm$ 1,41	85,7 $\pm$ 9,90
Паломино	1000,9 $\pm$ 49,77	2306 $\pm$ 128,50	45,1 $\pm$ 0,94	87,3 $\pm$ 5,38

Результаты оценки двухлетних рыб по основным пластическим и меристическим признакам представлены в табл. 74.

Таблица 74

Морфометрическая характеристика рыб разных цветовых морф

Показатели	Золотистая		Паломино		Обычная	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
Масса тела, г	69 $\pm$ 1,70	13,6	66 $\pm$ 4,60	38,8	48 $\pm$ 1,70	19,8
АС, см	17,8 $\pm$ 0,13	4,0	17,4 $\pm$ 0,33	10,3	15,9 $\pm$ 0,18	6,3
<i>Пластические признаки, % АС</i>						
<i>c</i>	21,7 $\pm$ 0,10	2,4	21,8 $\pm$ 0,12	3,0	22,1 $\pm$ 0,14	3,4
<i>ao</i>	5,8 $\pm$ 0,07	6,2	5,9 $\pm$ 0,06	5,9	5,8 $\pm$ 0,05	5,2
<i>imd</i>	10,6 $\pm$ 0,08	4,3	10,8 $\pm$ 0,13	6,6	10,7 $\pm$ 0,10	5,1
<i>o</i>	5,4 $\pm$ 0,05	4,8	5,3 $\pm$ 0,06	6,2	5,5 $\pm$ 0,06	6,0
<i>op</i>	11,8 $\pm$ 0,07	3,3	11,5 $\pm$ 0,10	4,6	11,5 $\pm$ 0,06	2,8
<i>io</i>	6,8 $\pm$ 0,05	3,8	6,8 $\pm$ 0,07	5,8	6,7 $\pm$ 0,07	5,8
<i>hcz</i>	17,7 $\pm$ 0,11	3,3	17,8 $\pm$ 0,17	5,1	17,5 $\pm$ 0,29	9,1
<i>H</i>	23,4 $\pm$ 0,17	4,0	23,4 $\pm$ 0,20	4,6	22,7 $\pm$ 0,20	4,9
<i>h</i>	9,2 $\pm$ 0,07	4,5	8,9 $\pm$ 0,07	4,2	8,8 $\pm$ 0,07	4,3
<i>aD</i>	44,1 $\pm$ 0,19	2,4	44,2 $\pm$ 0,22	2,8	43,1 $\pm$ 0,30	3,8
<i>pD</i>	38,3 $\pm$ 0,26	3,7	37 $\pm$ 0,24	3,6	36,3 $\pm$ 0,43	6,6
<i>PV</i>	86,7 $\pm$ 0,19	3,8	26,9 $\pm$ 0,20	4,1	26 $\pm$ 0,19	4,0
<i>Pl</i>	8,4 $\pm$ 0,08	5,5	8,3 $\pm$ 0,13	5,8	8,2 $\pm$ 0,11	7,3
<i>ID</i>	13,8 $\pm$ 0,20	7,9	14,0 $\pm$ 0,15	6,0	14,1 $\pm$ 0,16	6,3
<i>hD</i>	6,3 $\pm$ 0,16	14,3	7,7 $\pm$ 0,15	10,9	8,6 $\pm$ 0,17	11,0
<i>lA</i>	10,1 $\pm$ 0,08	14,3	10,1 $\pm$ 0,12	6,6	10,2 $\pm$ 0,12	6,3
<i>hA</i>	6,8 $\pm$ 0,14	10,9	8,2 $\pm$ 0,13	8,7	8,2 $\pm$ 0,19	12,8
<i>IP</i>	7,4 $\pm$ 0,19	14,3	7,3 $\pm$ 0,20	14,6	7,8 $\pm$ 0,18	12,9
<i>LV</i>	9,5 $\pm$ 0,20	11,7	9,6 $\pm$ 0,18	10,0	9,7 $\pm$ 0,16	8,9
<i>Меристические признаки</i>						
<i>sp.br</i>	17,5 $\pm$ 0,15	4,7	16,2 $\pm$ 0,24	8,1	16 $\pm$ 0,16	1,4
<i>vert.</i>	61 $\pm$ 0,17	1,6	60 $\pm$ 0,14	1,2	61 $\pm$ 0,16	1,4

Примечание. Обозначения признаков: АС — длина тела по Смитту; *c* — длина головы; *ao* — длина рыла; *o* — диаметр глаза; *op* — заглазничное расстояние; *io* — ширина лба; *hcz* — высота головы у затылка; *imd* — длина нижней челюсти; *H* — высота тела; *h* — высота хвостового стебля; *pl* — длина хвостового стебля; *aD*, *pD*, *PV* — антедорсальное, постдорсальное и пектроевентральное расстояние; *ID* и *hD* — длина и высота спинного плавника; *lA* и *hA* — длина и высота анального плавника; *IP* и *IV* — длина грудного и брюшного плавников; *sp.br* — число жаберных тычинок; *vert.* — число позвонков; *n* — число рыб; $M \pm m$, *lim* — среднее значение, его ошибка и пределы варьирования признака; CV — коэффициент вариации.

Согласно полученным данным по массе и длине тела форель паломино и форель дикой окраски были схожи, а особи золотистой морфы значительно им уступали ($p < 0,001$). Рыбы всех трех морф окраски не имели различий по индексам длины рыла, нижней челюсти, заглазничного расстояния, ширины лба, высоты головы у затылка, длины хвостового стебля, а также оснований плавников. Слабые различия наблюдали в строении головы: рыбы золотистой окраски превосходили нормально окрашенных рыб по относительной длине головы и рыб окраски паломино — по диаметру глаза, а обе цветовой морфы уступали форели дикой окраски по индексу заглазничного отдела. Кроме того, у золотистых особей наибольшая высота тела была достоверно меньше по сравнению с остальными группами ($p < 0,05$). Наибольшие различия были отмечены по следующим признакам. Форель золотистой окраски отличалась от диких и паломино рыб меньшим антедорсальным расстоянием, длиной PV и большей высотой спинного плавника, а от диких особей — наименьшей высотой тела, постдорсальным расстоянием и большей высотой анального плавника ($p < 0,001$). У рыб окраски паломино был больше спинной плавник, чем у нормально окрашенных особей ($p < 0,001$).

Скорость и сроки полового созревания. Самки и самцы ремонтно-маточного стада характеризовались скороспелостью. Большая часть производителей (80% самок и 100% самцов) созревала в двухгодичном возрасте.

В табл. 75 приведены данные по динамике созревания самок разных пород форели.

Таблица 75

Сроки созревания самок радужной форели разных пород

Дата*	Количество созревших рыб, %				
	Камлоопс	Адлер	Янтарная	Дональдсона	стальноголовый лосось
1	2	3	4	5	6
2002 г.:					
26 сентября	3,4				
3 октября	8,8				
10 октября	10,3				

Продолжение табл. 76

1	2	3	4	5	6
17 октября	19,4				
24 октября	20,2				
1 ноября	20,1	1,8			
8 ноября	14,9	11,8	2,3		
15 ноября	2,9	19,8	3,9		
22 ноября		35,7	9,9		
29 ноября		17,1	17,5		
6 декабря		8,2	7,7		3,6
13 декабря		4,1	9,4	2,2	6,8
20 декабря		1,5	11,9	16,8	7,7
27 декабря			8,4	21,4	8,9
2003 г.:					
3 января			11,4	27,9	7,7
10 января			4,1	10,9	21,8
17 января			6,1	13,6	24,5
24 января			3,4	4,4	1,9
31 января			1,7	2,7	6,0
7 февраля			2,4		4,4
14 февраля					3,6
21 февраля					2,8
Общее количество рыб	2441	1114	2048	1130	2200
Продолжительность нереста, сутки	50		91	49	77

* Приведены данные о количестве созревших самок в конце каждой недели.

Среди всех пород радужной форели янтарная форель отличалась самым растянутым нерестом, который продолжался 91 сутки, т.е. 3 месяца. При этом начало созревания почти совпадало по срокам с форелью Адлер, а заканчивался нерест на неделю позже, чем у форели Дональдсона. Динамика нереста носила скачкообразный ха-

рактар на протяжении всего периода, вследствие чего сроки массового созревания самок не были выражены.

Морфометрические и репродуктивные признаки. Оценку производителей форели Адлерская янтарная по массе тела, индексам телосложения и основным репродуктивным признакам сравнивали с показателями стандарта породы форели Адлер (Никандров и др., 2002), которая отличалась наилучшими рыбохозяйственными показателями в условиях племзавода. В табл. 76 представлена характеристика двух- и трехгодовалых самок.

Таблица 76

Морфометрические и репродуктивные признаки самок форели Адлерская янтарная и Адлер ($X \pm m_x$)

Признак	Двухгодовики		Трехгодовики	
	Янтарная	Адлер	Янтарная	Адлер
Масса тела, г	775,6 $\pm$ 48,92	826,2 $\pm$ 12,78	2110,3 $\pm$ 38,35	2465,5 $\pm$ 37,28
Индекс тела:				
упитанности (Фультон)	1,3 $\pm$ 0,03	1,2 $\pm$ 0,02	1,2 $\pm$ 0,09	1,2 $\pm$ 0,01
прогонистости	4,4 $\pm$ 0,05	4 $\pm$ 0,02	4,7 $\pm$ 0,22	3,9 $\pm$ 0,03
толщины	11,3 $\pm$ 0,13	10,5 $\pm$ 0,04	11,1 $\pm$ 0,06	10,9 $\pm$ 0,04
головы	20,2 $\pm$ 0,12	18,7 $\pm$ 0,07	20,3 $\pm$ 0,08	19,7 $\pm$ 0,10
<i>Репродуктивные признаки</i>				
Средняя масса икринки, мг	46,2 $\pm$ 1,22	44 $\pm$ 1,11	76,9 $\pm$ 1,95	75 $\pm$ 1,25
Плодовитость:				
рабочая, шт.	2248,3 $\pm$ 106,88	2986 $\pm$ 194,80	3598,8 $\pm$ 144,30	4582 $\pm$ 191,40
относительная, шт/кг	3476,9 $\pm$ 192,94	4285 $\pm$ 242,10	1984 $\pm$ 93,20	2231 $\pm$ 108,60

По основным рыбоводным показателям — массе тела и репродуктивным признакам — самки янтарной форели соответствовали нормативным показателям, принятым в отечественном форелеводстве (Титарев и др., 1991). Вместе с тем особи цветной морфы уступали форели Адлер по массе тела в трехгодовалом возрасте ($p < 0,01$), рабочей плодовитости в обеих возрастных группах ($p < 0,01$), относительной плодовитости в возрасте два года ($p < 0,05$) и не имели достоверных различий по массе овулировавших икри-

нок. Самки янтарной форели не отличались от форели Адлер по коэффициенту упитанности, но имели достоверные различия по всем индексам телосложения: они были более прогонистыми, имели относительно большую длину головы и толщину тела ($p < 0,01$).

Сравнительную оценку самцов проводили на рыбах двухгодовалого возраста, поскольку их используют для воспроизводства. Данные табл. 77, свидетельствуют о том, что самцы янтарной форели имели достоверно большие значения по массе тела по сравнению с показателями стандарта породы форели Адлер ($p < 0,01$). Вместе с тем различия по репродуктивным признакам у самцов этих пород были недостоверными. Самцы янтарной форели отличались большей прогонистостью и толщиной, но меньшими размерами головы ($p < 0,01$).

Таблица 77

Морфометрические и репродуктивные признаки двухгодовалых самцов форели Адлерская янтарная и Адлер ($X \pm m_x$)

Признак	Янтарная	Адлер
Масса тела, г	843,3 $\pm$ 48,36	786,8 $\pm$ 18,78
Индекс тела:		
упитанности	1,2 $\pm$ 0,01	1,2 $\pm$ 0,02
прогонистости	4,6 $\pm$ 0,04	3,8 $\pm$ 0,03
толщины	10,3 $\pm$ 0,09	10 $\pm$ 0,06
головы	23 $\pm$ 0,17	23,7 $\pm$ 0,14
<i>Репродуктивные признаки</i>		
Объем эякулята, мл	5,5 $\pm$ 1,93	8,6 $\pm$ 0,22
Концентрация спермиев, млн/мл	12 $\pm$ 0,81	12,1 $\pm$ 0,66
Рабочая плодовитость, млрд шт.	67 $\pm$ 19,19	104,1 $\pm$ 6,39

Оценка по качеству потомства. Индивидуальная проверка золотистой форели по качеству потомства показала, что оплодотворяемость икры составляла в среднем 92,5% (min=76, max=100%), а выживаемость эмбрионов — 87% (min=61,2, max=98,9%). У самцов оплодотворяющая способность сперматозоидов менялась в пределах от 88 до 96% при среднем значении 93,4%. Эти показатели племенных свойств двухгодовалых впервые нерестящихся самок и самцов соответствовали высоким нормативным требованиям,

предъявляемым к повторно созревающим производителям. Трехгодовалые самки характеризовались еще более высокими племенными качествами: оплодотворяемость икры достигала в среднем 98,3% (min=92%, max=100%), а выживаемость эмбрионов — 94% (min=73, max=99,2%).

Воспроизводство маточного стада

Поддержание и воспроизводство маточного стада янтарной форели осуществляют путем отбора самок и самцов по окраске тела согласно выбранному эталону. В качестве сопутствующего направления селекции выбран отбор самок и самцов по скорости созревания и основным рыбоводным признакам: массе и размерам тела, плодовитости, массе овулировавших икринок, а также выживаемости потомства. При формировании ремонтного стада отбору подлежат годовалые особи золотисто-желтого цвета. Масса тела этих рыб должна быть не менее 110-130 г. Напряженность отбора — около 30%. Для ускорения темпа селекции формирование маточного стада проводят среди двухгодовалых рыб. Отбирают созревших самок и самцов с хорошо выраженной окраской ярко-оранжевого или золотисто-желтого цвета. Масса тела этих рыб должна быть не меньше 750-850 г, рабочая плодовитость — не менее 2000 икринок, а размер икринок — от 45 до 50 мг. Напряженность отбора — 10-15%. Эффективная численность производителей должна быть не менее 50 самок и 50 самцов. Для осеменения икры отдельных самок используют смесь спермы 3-4 самцов для того, чтобы увеличить число семей, участвующих в воспроизводстве. Икру от каждой самки инкубируют отдельно. Семьи, сформированные в результате отбора пар, согласно установленным критериям отбора оценивают по количеству пигментированных зародышей и личинок (у эмбрионов и личинок всех цветовых морф, составляющих породу, отсутствует пигментация глаз и кожного покрова). Для воспроизводства оставляют семьи, соответствующие следующим критериям: отсутствие в потомстве эмбрионов и личинок с пигментированными глазами, оплодотворяемость икры — выше 90%, выживаемость эмбрионов — более 80, напряженность отбора семей — около 70%.

Направление использования породы

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что у золотистой форели мутации, связанные с изменением окраски тела, не вызывали негативных последствий, препятствующих разведению в аквакультуре.

Порода форели Адлерская янтарная, так же как и другие породы радужной форели, в условиях Адлерского племзавода характеризовалась скороспелостью самок и самцов, большая часть из которых созревала в двухгодовом возрасте. Сроки созревания в нерестовом сезоне у производителей новой породы совпадали с форелью Адлер и Дональдсона: нерест начинался в первой декаде ноября и продолжался до первых чисел февраля. Значительная растянутость в сроках созревания самок новой породы, по-видимому, обусловлена тем, что главным направлением селекции при выведении породы являлся отбор по окраске тела. В процессе дальнейшего совершенствования породы будет решен вопрос о выборе направления селекции по признаку срок нереста в нерестовом сезоне. В этом случае необходимо учитывать характер спроса потребителей на племенную икру, в зависимости от которого нерест может быть смещен во времени и изменена его протяженность. Эффективность селекции как по срокам нереста, так и по длительности нерестового сезона была убедительно продемонстрирована во многих работах с радужной форелью (Никандров и др. 2002; Kato, 1973; Siitonen and Gall, 1989; Sadler et al., 1992 и др.).

Способность форели золотисто-желтого фенотипа интенсивно накапливать в мышцах каротиноиды, несомненно, представляет большой интерес не только в плане научных исследований, но и для товарного рыбоводства. Практическая значимость этого феномена важна в двух аспектах. К первому относится тот факт, что мясо форели является не только деликатесным, но и диетическим видом продукции благодаря оптимальному содержанию сырого протеина и ненасыщенных жирных кислот, хорошо усваиваемых организмом человека. Сочетание этих компонентов с высоким содержанием каротиноидов у янтарной форели существенно повышает ее диетическую и пищевую ценность. С другой стороны, известно, что добавка в форелевые корма компонентов, содержащих каротиноиды, увеличивает себестоимость выращивания на 10-15% (Hardy

et al., 1990). Применение кормов без каротиноидов экономически нецелесообразно, так как цвет мяса у рыб становится бледным, и поэтому товарная продукция менее конкурентна на рынке сбыта. Благодаря повышенному содержанию каротиноидов в мышцах золотистых форм форели можно уменьшить их количество в кормах и тем самым снизить стоимость кормов и затраты на выращивание. Окончательные выводы, подкрепленные экономическими расчетами, можно будет сделать после проведения исследований в этом направлении.

В экспериментах были выявлены различия по темпу роста у годовалых рыб различного фенотипа мутантной окраски, которые с возрастом становились менее заметными. Эти данные подтверждают выводы польских ученых о том, что негативное влияние окраски на рост и выживаемость рыб имело тенденцию к снижению с увеличением их возраста (Dobosz et al., 2000). В то же время, как уже отмечалось, рыбы цветных фенотипов в течение первого года выращивания не могли преодолеть отставания в росте при совместном содержании их с форелью обычной окраски. Кроме того, как показали исследования, проведенные на янтарной форели исходного стада, переход от содержания трехгодовалых рыб в монокультуре к совместному выращиванию с обычной форелью вызывал заметное снижение темпа роста у самок аномальной окраски (Шиндавина и др., 2002б).

Низкая конкурентная способность рыб мутантной окраски при совместном выращивании с обычной форелью, возможно, объясняется особенностями их поведения, обнаруженными еще на рыбах исходного стада (Шиндавина и др., 2002б). При кормлении особи золотистой окраски проявляли сравнительно небольшую активность на поверхности или в толще воды, зато охотно подбирали гранулы корма на дне, что особенно заметно при наблюдении за взрослыми особями. Если учитывать, что обычная форель старается захватить корм на лету или в верхних слоях воды, то содержание этих двух форм форели в одном пруду приводит к тому, что подавляющее количество корма достается рыбам, более активным у поверхности воды.

Как показал опыт первых лет, разведение янтарной форели экономически выгодно. Благодаря красивой и оригинальной окраске она пользуется повышенным спросом у потребителей и приносит

гораздо более существенную прибыль, чем форель обычной окраски.

Говоря о перспективах разведения новой породы форели, необходимо также отметить, что янтарная форель может стать популярным объектом спортивной рыбалки в России, поскольку рыбы подобной окраски широко используются в спортивном бизнесе за рубежом, принося значительные доходы организаторам этого распространяемого вида отдыха. Кроме того, в связи с развитием в настоящее время садово-паркового дизайна как в государственном масштабе, так и в частном секторе, золотистая форель может быть предложена в качестве достойного украшения декоративных прудов и бассейнов.

Таким образом, очевидно, что селекция эстетически привлекательных, оригинальных морф радужной форели, к которым относится форель Адлерская янтарная, является экономически выгодным и перспективным направлением отечественного рыбоводства.

Раздел 8. Предпосылки выведения породного типа радужной форели с двукратным созреванием в течение года

Радужная форель принадлежит к экологической группе рыб с единовременным икротетанием и многократным созреванием в течение жизни. Большинство биологов относит форель к весенне-нерестящимся рыбам (февраль-июнь). Изучение происхождения промышленных линий и пород дает основание полагать, что осенне-зимний нерест был развит в результате селекции, поскольку этот вид является в высокой степени одомашненным. Если рассматривать всю совокупность природных популяций и искусственно созданных стад, то можно отметить большое разнообразие сроков нереста в нерестовом сезоне (Busack and Gall, 1980). Исключения составляют лишь летние месяцы, во время которых температура воды превышает допустимые пределы для инкубации икры (Billard, 1992).

Скорость созревания у лососевых рыб довольно успешно регулируют изменением условий содержания, главным образом, кормления. В частности, применяя ограниченные или избыточные рационы, либо используя корма различной энергоемкости, можно

сократить или увеличить возраст наступления половозрелости (Rove and Thorpe, 1990; Thorpe et al., 1990; Silverstein and Shimma, 1994). Существенного изменения количества раносозревающих самок форели можно достичь, используя переменные режимы кормления, имитирующие смену сезонных потребностей рыб в пище в природных условиях (Bromage et al., 1992; Шиндавина и др., 2000a). Среди внешних факторов большое влияние на скорость созревания оказывает температура воды: в холодноводных хозяйствах форель, как правило, созревает в три-четыре года, при использовании подогретых вод тепловых станций или подземных источников водоснабжения воды период гаметогенеза сокращается на один или два года (Титарев, 1975; Исаков, 1982; Gall, Crandel, 1992). Эффективные и стабильные результаты могут быть получены при селекции форели на скорость созревания. В процессе одомашнивания этого вида выведены породы и линии, состоящие из раносозревающих самок и самцов (Lewis, 1944; Donaldson and Olson, 1955; Kato, 1978; Никандров и др., 2002б).

Изучение влияния условий внешней среды на динамику гаметогенеза позволило выявить ряд факторов, контролирующих созревание производителей. По мнению многих исследователей, ведущим внешним фактором следует считать фотопериод. Свидетельством этому является тот факт, что рыбы южного полушария нерестятся в природе с разницей в шесть месяцев по сравнению со своими сородичами из северных широт (Gall and Crandell, 1992). К настоящему времени разработаны световые режимы и их комбинации, позволяющие сместить сроки созревания форели на три-пять месяцев, а также стимулировать два или даже три нереста в течение года (Bromage et al., 1992).

Рыбы — пойкилотермные животные, и температура воды оказывает решающее влияние на скорость протекания биохимических реакций, следовательно, на все процессы жизнедеятельности организма. Температурные адаптации, выработанные в ходе эволюции, непосредственно влияют на динамику гаметогенеза и отражаются на скорости и сроках полового созревания. Манипуляции с температурой могут быть использованы для синхронизации или задержки овуляции (Morrison and Smith, 1986). Если в выростные емкости подавать воду температурой ниже 4-5°C, то нерест самок может прекратиться, но при более высоких температурах у этих же особей

начинается овуляция (Billard and Gillet, 1984; Billard, 1992). Изучение динамики сроков нереста радужной форели породы Рофор (Ропшинская форель) при ее выращивании в хозяйствах разного типа подтвердило решающую роль температуры воды в процессах созревания и овуляции. На рыбоводной станции “Ропша” подача воды в бассейны для преднерестового содержания производителей осуществляется из подземных источников температурой от 6° до 4°C в осенне-зимние месяцы. В этих условиях нерест самок начинается в январе, а его пик приходится на середину февраля. Рыбы этой же породы при выращивании на сбросных водах тепловых станций, где температура воды колеблется в сентябре-ноябре от 12° до 8°C, созревали уже в ноябре-декабре. При содержании форели Рофор в садках, установленных в озерах Ленинградской и Псковской областей, температура воды составляла в зимние месяцы 5-1,5°C, в конце апреля — 3-5°, а в первой декаде мая — 8-10°C. При такой динамике температур нерест начинался обычно 10-15 мая и протекал в очень короткие по сравнению с перечисленными хозяйствами сроки. В Ропше, хозяйстве-оригинаторе породы, повышение температуры воды во время преднерестового содержания производителей до 10-12°C в сентябре-ноябре ускорило созревание производителей: их нерест протекал в декабре-январе. Таким образом, даже у особей, составляющих генетически сбалансированную и специфичную систему, которой является порода, диапазон сроков созревания в зависимости от температуры воды может составлять около шести месяцев.

Были предложены и другие способы стимуляции созревания у радужной форели. К ним относятся применение гормональных препаратов, а также воздействие ферромонами (Billard et al., 1984; Breton et al., 1990; Rouger and Liley, 1993). Представленный обзор работ свидетельствует о значительных резервах генетической изменчивости радужной форели, высокой пластичности этого вида по срокам созревания и возможности управления процессами гаметогенеза.

Феномен двукратного созревания радужной форели с промежутком в шесть месяцев в условиях естественного фотопериода можно рассматривать как еще одно доказательство высоких генетических потенциалов вида. Первое упоминание об этом явлении, по видимому, следует отнести к 1955 г., когда на одной из рыбоводных ферм американского штата Калифорния наблюдали летний

нерест у самок радужной форели (Hume, 1955). Рыбы, созревшие в середине лета, были помечены и за ними продолжили наблюдения. Оказалось, что эти особи созревали в январе и июле, т. е. 2 раза в год с промежутком в шесть месяцев. Автор исследований предположил, что решающим фактором, стимулирующим ускорение гаметогенеза, является температура воды, которая в течение года менялась в довольно высоких пределах: от 12° до 17°C. В подтверждение своей гипотезы Л.Хьюм переместил двукратнонерестящихся самок в другое хозяйство, где температура воды в отдельные месяцы снижалась до 3°C. В этих условиях все опытные рыбы созревали 1 раз в году.

Двукратное созревание форели было также отмечено в 1969 г., 1971 г. и 1973 г. в разных форелевых питомниках Японии (Aida et al., 1984). В 1984-1986 гг. появились сообщения японских ученых о результатах многолетних исследований рыб с бициклическим нерестом, обнаруженных в 1973 г. Потомство одной из самок дало начало линии форели, в которой после последовательной селекции в ряду поколений 60-70% самок созревало 2 раза в год (Aida et al., 1984; Lou et al., 1984). Был изучен репродуктивный цикл не только самок, но и самцов этой линии. По характеру спермации самцы разделялись на четыре группы. В трех из них встречались рыбы, продуцирующие сперму с апреля по июль. Однако лишь одна группа состояла из особей с двукратным созреванием, включая в себя около 25% исследованных рыб. Авторы предположили, что использование самцов, не идентифицированных по характеру созревания, для осеменения икры могло быть причиной стабильного появления среди самок 30-40% рыб с однократным нерестом (Lou et al., 1986).

Бициклическое созревание наблюдали также в нашей стране при содержании форели в условиях тепловодного хозяйства на Конаковской ГРЭС. Зимой температура воды была в среднем 10°C, а в мае поднималась до 16,3°, меняясь в течение лета от 10 до 25°C. При выращивании производителей ремонтно-маточного стада были отмечены случаи массовой гибели самок в летние месяцы. Проверка рыб показала наличие значительного количества зрелых особей разного возраста, которые, не будучи отцеженными, погибали. Первое созревание наблюдали у рыб в возрасте 1,5 года; их количество составляло 4,8% от производителей ремонтного стада. С возрастом численность бициклических самок возрастала и достигала 34% у че-

тырехлеток. Икра во время летнего нереста была мельче, чем в период обычного созревания, но плодовитость самок при этом была значительно выше. Оценить качество половых продуктов самок и получить потомство не удалось, так как в это время были обнаружены лишь отдельные самцы, продуцирующие сперму, но она оказалась непригодной к осеменению (Сычев и др., 1986). На этом дальнейшие исследования, по-видимому, были прекращены, поскольку публикаций по этому вопросу не встречается.

Известно, что для прохождения процесса оогенеза у форели требуется 2400-2800 градусо-дней (Привольнев, 1967; Синявичене, Синявичус, 1982). При выращивании форели с использованием подземных источников водоснабжения и в условиях тепловодных хозяйств среднегодовое количество тепла возрастает до 3500-4500 градусо-дней. Однако вне зависимости от количества тепловой энергии, полученной извне, созревание гонад у большинства рыб завершается за календарный год. В то же время суммарное количество тепла оказывает влияние на число бициклических рыб, но повторный нерест происходит лишь у части особей. Наблюдаемое явление позволяет высказать предположение о том, что двукратное созревание не является следствием прямого воздействия температуры, а опосредовано эндогенными процессами, динамика которых определяется температурой. Об этом свидетельствуют данные табл. 78 о количестве двукратно созревающих самок и температурных условиях разных хозяйств.

Таблица 78

Количество двукратно созревающих самок
и температурные условия хозяйств

Водоснабжение хозяйства	Температура воды во время нереста, °C		Количество		Время нереста, месяцы
	зима	лето	градусо-дней	бициклических рыб, %	
Ключевое (Ропша)	4-6	10-15	2450	-	Февраль
Артезианское (Адлер)	8-10	13-15	3950	3-5	Ноябрь
Тепловодное (Конаково)	8-14	15-19	4500	34	Октябрь
США, Калифорния	12	17	4500	14	Январь

Анализ результатов исследований дает основание полагать, что двукратное созревание форели наблюдается только в тех хозяйствах, где температура воды во время нереста не опускается ниже 8°C. Необходимо подчеркнуть также, что рассмотренные случаи ускорения темпа полового созревания связаны с выращиванием форели при температуре воды, более стабильной и высокой, по сравнению с той, которая наблюдается в природных условиях с известной сезонной периодической изменением температур. Эти различия позволяют выделить такие этапы гаметогенеза, которые оказывают решающее влияние на весь последующий процесс полового созревания.

Исследования влияния экологических условий на динамику половых циклов ряда костистых рыб показали, что изменения в длительности прохождения периода превителлогенеза оказывают существенное влияние на скорость наступления половой зрелости и возраст первого икрометания (Мейен, 1944; Кошелев, 1984; Кузьмин, 1987; Сакур, Буцкая, 1988). Длительные задержки в развитии воспроизводительной системы, которые приходится на период превителлогенеза вплоть до начала трофоплазматического роста ооцитов, были отмечены Г. М. Персовым (1975) в его исследованиях, посвященных закладке гонад и дифференцировке пола у лососевых рыб. Экспериментами на атлантическом лососе установлено также, что интенсивность вителлогенного роста ооцитов отчасти зависит от концентрации вителлогенина в крови и температуры воды. После введения эстрадиола синтез вителлогенина в печени и повышение его концентрации в крови удается вызвать даже у смолтов и постсмолтов, не говоря уже о более старших особях. Эффект не проявляется при низких температурах воды (около 3°C), но значительно усиливается при ее повышении от 8° до 16°C (Христофоров, Мурза, 1998). Необходимо напомнить, что характерной особенностью для всех известных случаев двукратного созревания является то, что температура воды зимой не опускается ниже 8°C. Приведенные данные указывают на то, что в осенне-зимние месяцы сразу после нереста, т.е. в период развития гонад, который характеризуется началом превителлогенеза и увеличением числа половых клеток, температура воды оказывает решающее влияние на интенсивность протекания этих процессов.

Характеристика самок радужной форели с разной кратностью нереста на племзаводе «Адлер»

Работы по изучению бициклического нереста были начаты на Адлерском племзаводе в 1998 г. Начиная исследования, полагали, что температурный режим воды, поступающий в хозяйство из артезианских скважин, благоприятен для созревания самок в течение как осеннего так и летнего сезонов, так как колебания температуры составляют 8-9°C зимой и 14-15°C в летние месяцы.

В результате изучения скорости и динамики полового созревания производителей разных пород на протяжении всего года, летом были обнаружены зрелые самки в количестве 3-5% среди трех- и четырехлетних рыб. Отцеженных самок поместили серийной меткой, и наблюдения за ними были продолжены в период осенне-зимнего нереста на протяжении нескольких сезонов.

В каждой из четырех пород было обнаружено от 3 до 15% зрелых самок, созревающих в летние месяцы. Самый ранний возраст летнего созревания был установлен у рыб в возрасте 2,5 года, которые перед этим один раз нерестились зимой, а также у тех самок, которые еще ни разу не созревали. Во время весенне-летнего внесезонного нереста разные породы форели сохраняли последовательность в созревании: Камлоопс (январь-март или март-апрель), Адлер (март-апрель или апрель-май), Дональдсон (май-июнь или июнь-июль), стальноголовый лосось (июнь-июль). Промежутки между созреваниями у бициклических самок были неодинаковыми. Более короткий период после обычного осенне-зимнего нереста продолжался от 3,5 до 5 месяцев, а далее следовал более длинный период гаметогенеза, составляющий в зависимости от первого 7 или 8 месяцев. Осенне-зимний нерест бициклических самок совпадал по срокам с нерестом моноциклических рыб маточного стада. Изменения в сроках внесезонного созревания самок каждой породы не были связаны ни с динамикой температурного режима воды в разные годы, ни с возрастом рыб.

Данные сравнительной оценки самок разных пород с разной кратностью созревания по основным хозяйственно-полезным признакам представлены в табл. 79. Первое созревание самок наблюдали у форели Камлоопс и Адлер в двухгодовалом возрасте, а у форели Дональдсона и стальноголового лосося — в возрасте трех

лет. Во время обычного осенне-зимнего нерестового периода маточные стада этих пород состояли из рыб с однократным созреванием, а также включали в себя еще не опознанных особей с бициклическим нерестом.

Таблица 79

Характеристика одно- и двукратно созревающих самок разных пород форели

Нерестовая группа, месяцы	Возраст, годы	Масса тела, г	Рабочая плодовитость, шт.	Средняя масса икры, мг	Индекс репродуктивности, г/кг
<i>Форель Камлоопс</i>					
1N* октябрь	2	638,2±13,57	1651,2±64,47	44,5±0,53	129,5±3,94
1N+1B* май	2,5	1374±47,83	2902,3±401,68	28,9±3,91	77,9±4,10
2N октябрь	3	2644,4±41,65	4508,7±120,09	72±0,91	139,5±3,28
2N+1B ноябрь	3	2082±69,51	5414±170,01	57,8±3,86	187,5±6,60
<i>Форель Адлер</i>					
1N ноябрь	2	735±18,81	1801,6±61,80	47,8±0,68	131,7±3,13
1N+1B май	2,5	1258,2±31,20	2362,8±87,70	41,6±0,79	87,2±13,89
2N ноябрь 1999	3	2795±53,89	4501,9±158,94	84,4±1,45	156,3±4,44
2N+1B ноябрь	3	2184,9±61,25	4110,8±134,70	71,8±1,19	156,7±4,06
<i>Форель Дональдсона</i>					
1N январь	3	1200±22,01	3004,8±46,76	68±1,08	205,3±3,47
1N+1B июнь	3,5	1982,3±65,62	2893,9±167,27	68,1±1,57	121,8±21,40
2N январь	4	3226,8±55,50	4552,9±144,57	110±2,50	178,8±2,54
2N+1B январь	4	2729,7±76,14	4501,8±199,53	88,6±1,40	169,2±4,83
<i>Стальноголовый лосось</i>					
1N февраль	3	1570,5±33,91	3757,2±68,67	74,9±1,02	117,6±3,47
1N+1B июль	3,5	2343,7±68,67	3910±194,20	71,2±2,09	114,8±15,43
2N январь	4	3666,2±52,63	5152,1±122,99	122,1±2,19	200,9±4,67
2N+1B январь	4	3238,5±76,63	6361±163,06	100,7±1,98	159,3±8,41

*Здесь и далее: N — самки, созревшие в обычные сроки; B — самки, созревшие в весенне-летний период; цифры перед символами означают количество созреваний.

Сравнительная оценка самок во время первого и последующего внесезонного созревания показала, что за полгода выращивания

масса тела рыб всех пород увеличилась в 1,5-2,1 раза. При этом более интенсивный прирост наблюдали у более молодых рыб форели Камлоопс и Адлер. У самок этих же пород рабочая плодовитость возросла в 1,8 и 1,3 раза соответственно. У форели Дональдсона и стальноголового лосося плодовитость сохранилась почти на том же уровне, как и во время предыдущего зимнего нереста. Индекс репродуктивности во время весенне-летнего созревания достоверно снижался у самок всех пород ($p=0,05-0,01$). В основном это было обусловлено тем, что самки в это время продуцировали более мелкую икру. Исключением явилась форель Дональдсона, у которой за полгода выращивания рабочая плодовитость несколько снизилась, а средняя масса яйцеклеток не изменилась. Во время повторного осенне-зимнего созревания имелась возможность провести сравнительную оценку самок одного возраста, но с разными циклами гаметогенеза. Данные табл. 80 показывают, что у рыб с бициклическим нерестом по сравнению с моноциклическими самками были достоверно ниже масса тела и средняя масса яйцеклеток ($p=0,05-0,01$); рабочая плодовитость была достоверно ниже у форели Камлоопс и стальноголового лосося ($p=0,01-0,001$), а у форели Адлер и Дональдсона различия по этому признаку не были достоверными; индекс репродуктивности был выше у форели Камлоопс, ниже — у стальноголового лосося, а у форели Адлер и Дональдсона различия не были достоверными.

Обобщая полученные данные можно прийти к заключению о том, что ускоренное созревание самок сопровождалось отставанием в росте и продуцированием более мелкой икры, особенно во время летнего нереста.

Оценка самок по качеству потомства показала, что высокий уровень изменчивости массы яйцеклеток во время внесезонного созревания производителей сопровождался значительным снижением выживаемости эмбрионов (см. табл. 80). Жизнеспособность зародышей в группе 1N+1B отличалась минимальными значениями в каждой из пород форели. Согласно приведенным в табл. 80 данным в период обычного осенне-зимнего нерестового сезона бициклические самки продуцировали яйцеклетки такого же хорошего качества, как и самки с однократным созреванием.

Таблица 80

Выживаемость эмбрионов у самок с разной кратностью нереста

Нерестовая группа	Выживаемость эмбрионов, % ($\bar{x} \pm m_x$)			
	форель Камлоопс	форель Адлер	форель Дональдсона	стальноголовый лосось
1N	61,9 $\pm$ 5,30	75,6 $\pm$ 3,41	96,1 $\pm$ 0,77	76,3 $\pm$ 5,94
1N+1B	52,7 $\pm$ 8,96	55,5 $\pm$ 5,34	67 $\pm$ 3,04	-
2N	90,2 $\pm$ 1,87	84 $\pm$ 5,88	85,3 $\pm$ 1,23	92 $\pm$ 1,05
2N+1B	89,3 $\pm$ 2,04	79,5 $\pm$ 6,75	84,9 $\pm$ 2,68	85,6 $\pm$ 7,22

Рыбоводная характеристика производителей исходного стада форели с бициклическим нерестом

Оценка самок. Летом 1998 г. с 11 июня по 8 июля на инкубацию заложили икру, полученную от 16 самок разных пород, исключая форель Камлоопс, нерест которой к этому времени закончился. Для осеменения икры использовали сперму самцов форели Дональдсона и стальноголового лосося, которые зимой созревают позже остальных пород. Среди этих рыб были обнаружены единичные особи, продолжающие выделять сперму после зимнего нереста. Инкубация икры прошла успешно. Развитие эмбрионов и личинок сопровождалось сезонным повышением температуры воды: с 10,1° в начале июня до 13,6°С в конце июля, т. е. в оптимальных пределах для раннего роста и развития потомства. Результатом проведенных работ явилось создание исходного маточного стада численностью около 20 тыс. экземпляров молоди, оставленных для дальнейшей селекции по признаку двукратного созревания.

В табл. 81 представлены данные, характеризующие самок исходного стада разного возраста. Первый нерест рыб был отмечен в полуторагодовом возрасте (группа 1N) в период с первой декады декабря 1999 г до середины февраля 2000 г. Их количество составило около 12% от общего числа. Отнерестившиеся самки были помечены серийной меткой и оставлены для дальнейшего выращивания в общем стаде. Среди этих рыб часть особей (всего около 2% от численности стада) созрела через шесть месяцев в мае 2000 г. в двухгодовом возрасте (1N+1B). Во время зимнего нереста в декабре 2000 г., когда созрели все самки, имелись три группы рыб в

возрасте 2,5 года, которые различались количеством нерестовых циклов: впервые созревшие самки (группа 1N), моноциклические самки, созревшие второй раз (группа 2N), и самки с двукратным нерестом, созревшие в третий раз (2N+1B). Во время второго летнего внесезонного нереста в 2001 году количество двукратно созревающих самок многократно возросло и достигло около 20% (группа 2N+2B). Эти рыбы были отобраны из общего стада и оставлены для дальнейшего выращивания.

Таблица 81

Характеристика самок исходного стада с разной кратностью нереста

Нерестовая группа, месяцы	Возраст, годы	Масса тела, г	Рабочая плодовитость, шт.	Средняя масса икринок, мг	Индекс репродуктивности, г/кг
1N декабрь	1,5	568,9 $\pm$ 15,04	1441,8 $\pm$ 56,42	37,3 $\pm$ 0,56	104,3 $\pm$ 3,50
1N+1B июнь	2,0	988 $\pm$ 25,09	3531,4 $\pm$ 115,13	31,3 $\pm$ 0,57	127,1 $\pm$ 4,07
1N декабрь	2,5	1586,2 $\pm$ 41,84	2979,9 $\pm$ 83,24	68,3 $\pm$ 0,98	148,9 $\pm$ 4,05
2N декабрь	2,5	1370 $\pm$ 33,22	3150 $\pm$ 88,09	62,9 $\pm$ 1,10	169,2 $\pm$ 3,86
2N+1B декабрь	2,5	1294,6 $\pm$ 35,09	2970,9 $\pm$ 112,74	59,6 $\pm$ 0,91	157,1 $\pm$ 3,93
2N+2B май	3,0	1954,2 $\pm$ 45,30	4230,6 $\pm$ 185,36	44,3 $\pm$ 0,75	105,6 $\pm$ 3,81
3N+3B декабрь	3,5	4243,8 $\pm$ 97,83	6251,5 $\pm$ 218,88	88,9 $\pm$ 1,06	150,6 $\pm$ 4,42

Масса тела впервые созревших полуторагодовых самок отличалась существенным разнообразием ($\min=400$; $\max=940$ г) при среднем значении этого признака около 570 г. Изменчивость рыб по рабочей плодовитости была еще более значительной: от 573 до 2375 шт. икринок на самку. Самки продуцировали довольно мелкую икру, и индекс репродуктивности характеризовался низкими значениями.

За последующие полгода выращивания у самок с бициклическим нерестом масса тела увеличилась в 1,7, а плодовитость — в 2,4 раза. Увеличение рабочей плодовитости было столь значительным, что, несмотря на снижение массы икринок, характерное для летнего созревания, интегрирующий показатель — индекс репродуктивности — возрос в 1,2 раза. Масса икринок варьировала в значительных пределах: от 20 до 40,5 мг, но в среднем была ниже, чем у более молодых самок (группа 1N).

Сравнивая три группы одновозрастных рыб во время зимнего нереста 2000 г., можно отметить, что впервые нерестящиеся самки (группа 1N) по массе тела и средней массе икринок имели существенное превосходство по сравнению с уже нерестившимися рыбами ($p=0,001$), в то время как различия по этим же признакам между группами 2N и 2N+1B были недостоверны. Рабочая плодовитость у всех сравниваемых групп самок различалась незначительно. Индекс репродуктивности был самым высоким в группе 2B, а самым низким у рыб, нерестящихся впервые.

Оценка рыб во время летнего нереста 2001 г. показала, что, несмотря на более старший возраст и увеличение массы тела, самки продуцировали более мелкую икру, чем в период предыдущего зимнего созревания. Рабочая плодовитость за полгода выращивания возросла в 1,4 раза, но индекс репродуктивности характеризовался низкими значениями, так же, как и в предыдущий летний нерест, что могло свидетельствовать о нарушении гармоничного сочетания генеративного и соматического обмена во время внесезонных созреваний (см. табл.81).

Поскольку для дальнейшего выращивания после летнего нереста были оставлены только самки с двукратным созреванием, плотность посадки их значительно уменьшилась, что привело к более быстрому росту рыб. В декабре 2001 г. средняя масса тела производителей превысила 4 кг, значительно возросли и все остальные показатели: в 1,5 раза — рабочая плодовитость, в 2 — масса икринок и в 1,4 раза — индекс репродуктивности. Таким образом, результаты выращивания производителей исходного стада показали, что отставание в росте у самок с двукратным нерестом можно ускорить, улучшив биотехнику их выращивания.

Оценка самцов. Первую оценку полутораговых самцов в исходном стаде провели в конце декабря 1999 г. Для дальнейшего

выращивания были оставлены только те рыбы, которые отличались хорошими показателями спермопродукции. В конце мая 2000 г. было обнаружено 30 рыб (около 7% самцов маточного стада), созревших повторно в возрасте 2 года. Сравнительная характеристика самцов с одно- и двукратным созреванием приведена в табл. 82.

Таблица 82

Сравнительная характеристика самцов с разной кратностью нереста

Нерестовая группа, месяцы	Возраст, годы	Масса тела, г	Концентрация спермиев, млн/мл	Объем эякулята, мл	Активность спермиев, с
1N декабрь	1,5	486,2±18,78	16,3±0,62	7,3±0,41	25,3±0,38
1N+1B июнь	2	661,2±13,12	16,7±0,70	11,5±1,09	23,2±0,79
1N декабрь	2	786,8±18,78	12,1±0,66	8,6±0,22	22,4±0,28

Полученные данные свидетельствуют о том, что самцы исходного стада, созревшие впервые зимой в возрасте 1,5 года, отличались от рыб, повторно созревших летом в возрасте 2 года, меньшей массой тела ($p=0,001$), меньшим объемом продуцируемой спермы, одинаковой концентрацией сперматозоидов и отсутствием достоверных различий по времени подвижного состояния сперматозоидов. Среди самцов одного возраста, но с разной кратностью нереста, двукратно созревшие особи характеризовались меньшей массой тела ($p=0,001$), более высокой концентрацией сперматозоидов ($p=0,001$) и большим объемом эякулята ($p=0,05$). Достоверных отличий по времени активного состояния спермиев не обнаружено.

Оценка корреляционных связей между признаками у производителей ремонтно-маточного стада. Как видно из данных табл. 83 и 84, у самок и самцов исходного стада производителей с бициклическим нерестом корреляционные связи между исследованными признаками сохранялись на уровне, характерном для рыб основного маточного стада разных пород форели (Никандров и др., 2002).

Таблица 83

Взаимосвязь между признаками у самок с двукратным нерестом

Признак	Коэффициент корреляции, r			
	1,5 года	2 года	2,5 года	3 года
Масса тела — экстерьерные признаки	0,95-0,84	0,94-0,80	0,93-0,84	0,92-0,78
Масса тела — плодовитость	0,53	0,50	0,79	0,57
Масса тела — средняя масса икринки	-	-	-	-
Экстерьерные признаки между собой	0,83-0,73	0,67-0,50	0,85-0,74	0,77-0,55
Экстерьерные признаки — плодовитость	0,52-0,38	0,49-0,42	0,74-0,71	0,57-0,41
Плодовитость — средняя масса икринки	-0,36	-	-	-0,30

* Корреляция недостоверна.

Таблица 84

Взаимосвязь между признаками у самцов с двукратным нерестом

Признак	Коэффициент корреляции, r	
	1,5 года	2 года
Масса тела — экстерьерные признаки	0,95-0,79	0,86-0,56
Экстерьерные признаки между собой	0,86-0,76	0,73-0,57
Масса тела — объем эякулята	-	0,35
Масса тела — концентрация сперматозоидов	-	-
Масса тела — рабочая плодовитость	-	-

* Корреляция недостоверна.

Оценка самок по качеству потомства. Оценка самок исходного стада, созревших впервые в декабре-январе 1999 г. в возрасте 1,5 года, по выживаемости потомства показала, что при высоких различиях по этому признаку — от 11,6 до 94,8% лишь около 24% рыб продуцировало икру хорошего рыбоводного качества с выживаемостью эмбрионов более 70% (табл. 85). Средние значения оплодотворяемости икры и выживаемости эмбрионов составляли 74,7

и 36,2% соответственно. Чтобы оценить уровень племенного качества производителей, сравнили наши данные с данными зарубежных авторов, в связи с тем, что результаты исследований отечественных ученых были получены еще при использовании устаревшей биотехники и несбалансированных кормов. В одной из работ было показано, что у впервые нерестящихся самок форели выживаемость эмбрионов составляла в среднем 28% (Craig and Harvey, 1984). В обширном обзоре деятельности форелевых инкубаторов Великобритании были приведены данные о выживаемости эмбрионов до стадии пигментации глаз в потомстве двухгодовалых самок, которая достигала в среднем около 60% (Bromage et al., 1992). Таким образом, наши результаты свидетельствуют об удовлетворительном племенном качестве самок, учитывая необычно ранний возраст их первого созревания.

Таблица 85

Индивидуальная оценка впервые нерестящихся самок в возрасте 1,5 года по качеству потомства (n=21)

Масса тела, г	Средняя масса икринки, мг	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
1	2	3	4
630	34,2	56	54,8
560	33,8	72	47,0
510	30,5	70	55,4
600	36,2	64	47,8
680	36,2	52	24,6
530	42,0	86	36,6
510	45,9	68	11,6
510	33,8	91	72,8
690	38,2	90	76,9
420	36,2	74	47,4
480	39,1	63	44,7
635	41,7	76	58,5
680	35,7	96	94,8
645	29,9	78	76,0
630	32,9	85	67,4

1	2	3	4
650	38,5	88	60,6
710	37,3	72	49,6
630	29,1	53	16,5
400	39,7	52	32,6
590	39,4	90	89,2
530	30,9	90	57,1

Оплодотворяемость икры тесно коррелировала с выживаемостью потомства ($r=0,75$, $p=0,01$), но ни один из этих показателей не был связан с массой икринок, которая варьировала от 29,1 до 45,9 мг (см. табл.85), составляя в среднем 37,3 мг. Полученные данные могут внести коррективы в решение вопроса о влиянии размера икринок на качество потомства у впервые созревающих рыб. В дискуссиях на эту тему многие авторы придерживались мнения о том, что одной из причин низкой выживаемости потомства у молодых самок, впервые достигших половой зрелости, является слишком мелкая икра, продуцируемая отдельными рыбами (Галкина, 1968; Gall, 1974 и др.). Для минимальных размеров овулировавшей икры, не способной обеспечить нормальное развитие зародыша, был установлен предел в 40 мг (Галкина, 1968; Новоже-нин, 1972).

Следующую проверку самок по качеству половых продуктов проводили во время весеннего нереста при повторном созревании двухгодовалых производителей (табл. 86). Масса овулировавших яйцеклеток у исследованных самок варьировала в пределах от 20 до 40,5 мг, составляя в среднем 30,5 мг, т. е. икра в период внесезонного созревания была закономерно мельче, чем у более молодых самок во время предыдущего зимнего нереста (см. табл. 85). При этом оплодотворяемость икры и выживаемость эмбрионов возросли до 80,1 и 76,8% соответственно. Увеличение этих показателей может быть связано с тем, что самки созрели второй раз, а для повторно нерестящихся производителей характерен более высокий уровень жизнеспособности потомства (Стеффенс, 1985). Выживаемость эмбрионов была тесно связана с оплодотворяемостью икры ($r=0,88$) и не зависела от величины яйцеклеток.

Индивидуальная оценка повторно нерестящихся
двухгодовалых самок по качеству потомства ($n=25$)

Масса тела, г	Средняя масса икринки, мг	Оплодотворяемость икры, %	Выживаемость эмбрионов, %
1320	30,3	61	58,9
900	34,1	93	85,9
820	33,7	88	84,0
860	20,0	99	97,6
1000	23,1	92	90,1
880	30,6	82	77,0
870	33,7	85	75,2
1130	35,3	96	92,0
820	24,0	87	77,8
890	28,6	85	63,3
850	30,0	48	14,6
880	27,5	60	58,8
810	29,1	63	27,0
830	28,3	96	67,5
1110	24,0	75	61,8
1220	31,9	76	68,2
780	30,0	94	93,5
790	27,3	94	85,6
1280	29,7	85	81,0
1090	35,3	99	95,6
1390	34,1	85	55,7
830	40,5	60	43,1
1040	31,2	69	30,0
1130	35,7	68	65,6
980	35,7	63	45,0

Проверка 3,5-годовалых самок по качеству половых продуктов, проведенная в декабре 2001 г., показала, что выживаемость эмбрионов превышала нормативный уровень и составляла в среднем 92,9%. Колебания этого признака у отдельных самок были незначительными: от 81,7 до 97,6%. В декабре 2001 г. была проинкуби-

рована икра от 16 самок в количестве 106,6 тыс. шт. икринок. Для осеменения использовали сперму двукратно нерестящихся самцов. Полученное потомство в количестве около 90 тыс. личинок было оставлено для последующего выращивания в целях формирования маточного стада первого поколения.

Направления селекции и совершенствование биотехники при разведении форели с двукратным нерестом

Обобщая приведенные материалы, можно сделать заключение о том, что самки с двукратным половым созреванием в течение года в конкретном нерестовом сезоне имеют пока лишь технологические преимущества. Существенное отставание в росте самок, созревающих 2 раза в год, по сравнению с обычно нерестящимися производителями ставит вопрос об экономической целесообразности содержания маточного стада. Были проведены исследования для выявления возможности улучшения рыбоводных показателей форели с двукратным нерестом.

Изучение распределения самок в возрасте 2,5 года по массе тела и рабочей плодовитости во время летнего нереста (группа B+N на примере форели Адлер) показало, что среди рыб имеется около 25% особей, сочетающих крупные размеры тела с высокой плодовитостью. Аналогичные результаты были получены и при исследовании самок в возрасте 3 года во время зимнего созревания (группа 2B+N). Результаты моделирования отбора самок с напряженностью 25% представлены в табл. 87.

Таблица 87

Характеристика самок с двукратным созреванием по хозяйственно-полезным признакам до и после отбора

Показатели	Масса тела, г	Рабочая плодовитость, шт.	Масса икры от одной самки, г
<i>2,5 года (B+N)</i>			
До отбора	1258	2363	98
После отбора	1442	2961	127
Рост показателей, %	14,6	25,3	29,6
<i>3 года (2B+N)</i>			
До отбора	2185	4111	295
После отбора	2611	5191	372
Рост показателей, %	19,5	26,3	26,1

Приведенные в табл. 87 данные свидетельствуют о том, что в результате отбора самок с напряженностью 25% существенно повышаются все экономически важные показатели.

Можно предположить, что эффективность селекции по этим признакам возрастет благодаря более жесткому отбору, но для его обоснования необходимо накопление обширного материала по оценке производителей других генераций. На этом этапе исследований селекционная задача представляется чрезвычайно важной, но должна быть принята в качестве сопутствующей. Основным направлением селекции следует признать отбор самок и самцов, генетически детерминированных к двукратному созреванию дважды в год. Уровни повторяемости и наследуемости этого признака у радужной форели неизвестны. Однако, учитывая опыт японских селекционеров, можно ожидать существенного увеличения числа двукратно созревающих рыб через три-четыре поколения селекции. Необходимо обратить особое внимание на обнаружение и отбор самцов, созревающих как зимой, так и летом. Участие таких особей в скрещиваниях, несомненно, увеличит генетическую компоненту селекционируемого признака в потомстве.

Методическая часть работы представляется следующим образом. В мае-июне среди двухлетних особей отбирают созревших рыб и метят их серийной или индивидуальной меткой. Формирование исходного стада двукратно созревающих рыб начинают зимой среди трехгодовалых самок и самцов. Для сохранения генетического своеобразия пород форели скрещивают самок с летней меткой с самцами этой же породы. При наличии достаточного количества самок сопутствующими направлениями селекции могут быть признаны отбор рыб по массе тела, рабочей плодовитости и средней массе икринок с показателями, превышающими средние значения по нерестовой группе.

Существенного увеличения размерно-весовых и репродуктивных показателей можно ожидать и при улучшении биотехники содержания самок после летнего нереста. Опыт показал, что самок, отнерестившихся летом, следует содержать отдельно, так как после проведения искусственного нереста рыбы некоторое время ослаблены и неконкурентноспособны по сравнению с основной группой рыб маточного стада. При соблюдении нормативных плотностей посадки и режимов кормления эти особи по массе тела и рабочей

плодовитости во время зимнего нереста достоверно не отличались от обычных рыб, но характеризовались более мелкой икрой (табл. 88).

Таблица 88

Масса тела и рабочая плодовитость во время зимнего нереста

Самки	Масса тела, г	Рабочая плодови- тость, шт.	Средняя масса икринки, мг
Моноциклические	2170,8±40,07	4105,4±121,19	73,7±1,04
Бициклические	2068,2±65,34	4361,9±119,87	63,9±0,87

Как показали исследования, общим свойством бициклических самок является продуцирование икры меньших размеров по сравнению с обычными рыбами. Однако по величине суммарной рабочей плодовитости они, как правило, не уступали или даже превосходили рыб, нерестящихся однократно, что видно на примере репродуктивных характеристик самок форели Дональдсона (табл. 89).

Таблица 89

Суммарная рабочая плодовитость нерестящихся рыб

Возраст, годы	Срок нереста, месяцы	Рабочая плодовитость, шт.
<i>Однократный нерест</i>		
3	Декабрь	3000
4	-«-	3880
<i>Двукратный нерест</i>		
3	Декабрь	3000
3,5	Июль	2890
4	Декабрь	4570

За весь период наблюдений суммарная плодовитость рыб составила 6880 шт. икринок у однократно нерестящихся и 10460 шт. икринок у рыб с двукратным нерестом, а общая масса икры — 620 и 815 г соответственно. Таким образом, суммарное количество икринок, полученных от рыб с бициклическим созреванием, на 52%, а суммарная масса икры на 31,4% выше, чем у рыб с обычным созреванием, что является существенным хозяйственно-полезным преимуществом двукратно созревающей форели.

Практическое значение создания породы форели с бициклическим нерестом не вызывает сомнений. При выращивании рыб, созревающих каждые шесть месяцев, можно без увеличения затрат получать в среднем от каждой самки дополнительную продукцию в виде посадочного материала или пищевой икры. Кроме того, создаются предпосылки для обеспечения посадочным материалом товарных форелевых хозяйств в любое время года и тем самым непрерывного цикла производства товарной продукции. Выведение отечественных пород радужной форели с бициклическим нерестом будет в максимальной степени способствовать реализации биологического потенциала этого вида и откроет новые перспективы форелеводства в России.

Литература

1. Авт. свид. № 29738. — 25.06.1997. Форель радужная Адлер / В. А. Бабий, В. Я. Никандров, В. Е. Сртлян, Н. И. Шиндавина, В. А. Янковская.
2. Авт. свид. № 38475. — 30.10.2003. Форель радужная Адлерская Янтарная / В. А. Бабий, А. К. Богерук, В. Я. Никандров, В. Е. Сртлян, Н. И. Шиндавина, В. А. Янковская.
3. **Агрба М. А.** Рыбоводное освоение стальноголового лосося на Чернореченском форелевом хозяйстве // Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — Т. 97. — С. 183-185.
4. **Алешин С. А., Чмилевский Д. А.** Функциональные корреляции процессов формирования фонда половых клеток радужной форели с условиями питания в раннем онтогенезе // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1987. — Вып. 263. — С. 35-43.
5. **Андряшева М. А.** Гетерозис при внутривидовых скрещиваниях карпа // Изв. ГосНИОРХ. — 1966. — Т. 61. — С. 62-79.
6. **Андряшева М. А.** Проявление гетерозиса у рыб и его использование в рыбоводстве // Изв. ГосНИОРХ. — 1971. — Т. 75. — С. 100-113.
7. **Андряшева М. А.** Селекционно-генетический анализ популяции ендырской пеляди по плодовитости // Изв. ГосНИОРХ. — 1978. — Т. 30. — С. 15-24.
8. **Аси А. А., Херем Х. Э., Новоженин Н. П., Титарев Е. Ф.** Результаты выращивания форели Дональдсона на первом году жизни в замкнутой системе «Биорек» // Сб. науч. тр. Аквакультура лососевых рыб. — М.: ВНИИПРХ. — Вып. 43. — 1984. — С. 17-20.
9. **Аси А. А., Ауксманн Х. Я., Рельве П. Ф., Херем Х. Э.** Рыбохозяйственное освоение форели Дональдсона в опорно-показательном рыболовецком колхозе им. С. М. Кирова Эстонской ССР // Тез. докл. Всесоюз. семинара по интенсификации форелеводства. — М.: ВНИИПРХ, 1987. — С. 4-6.
10. **Бабушкин Ю. П.** Продуцирование спермы самцами радужной форели разных групп и возрастов // Изв. ГосНИОРХ. — 1974. — Т. 97. — С. 115-122.
11. **Бардач Дж., Ритер Дж., Макларни У.** Аквакультура. — М.: Пищ. пром-сть, 1978. — 295 с.
12. **Барминцев В. А., Зеленина Д. А., Волков А. А., Савченко И. М., Богерук А. К.** Молекулярно-генетическая идентификация пород радужной форели // Материалы междунар. симпоз. «Холодноводная аквакультура: старт в XXI век». — СПб., 8-13 сент. 2003 г. — С. 196-197.
13. **Батраева М. Н., Цой Р. М.** Рыбоводная оценка самок двух групп форели в Тургенском форелевом хозяйстве // Тез. докл. Всесоюз. семинара по интенсификации форелеводства, 16-18 нояб. 1987 г. — М., 1987. — С. 6-7.
14. **Галкина З. И.** Влияние размеров и возраста самок лососевых на потомство: Автореф. дисс... канд. наук. — Л., 1968. — 32 с.
15. **Голод В. М.** Форель Рофор // Выведение новых пород рыб. — СПб., 2001. — С. 24-41.
16. **Голод В. М., Терентьева Е. Г.** Форель Росталь // Выведение новых пород рыб. — СПб., 2001. — С. 113-132.
17. **Ефимова Т. А.** Изменчивость овулировавшей икры радужной форели // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1982. — Т. 188. — С. 53-69.
18. **Жебровский Л. С.** Селекция животных: Учеб. для вузов. — СПб.: Изд-во «Лань», 2002. — 256 с.
19. **Зимакова И. Ю., Кузнецов Ю. К.** Состояние семенников у разновозрастных двухлеток радужной форели на протяжении сезона выращивания // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1983. — Вып. 203. — С. 89-95.
20. **Игнатьева Г. М.** Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. — М.: Наука, 1979. — 175 с.
21. **Ильин Б. С.** Ихтиофауна Северной Америки как источник рекрутов для акклиматизации // Тр. ВНИРО. — 1960. — Т. 43. — Вып. 1. — С. 31-64.
22. **Исаков А. А.** Рыбоводно — биологическая характеристика самок ремонтно — маточного стада стальноголового лосося в условиях тепловодного хозяйства // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — Вып. 187. — С. 176-187.
23. **Казаков Р. В., Мельникова М. Н.** Зависимость размерно — весовых характеристик зародышей и личинок атлантического лосося (*Salmo salar* L.) от величины икринки // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1980. — Вып. 153. — С. 58-70.
24. **Казаков Р. В., Образцов А. Н.** Методы оценки качества половых клеток рыб: рыбоводная оценка спермы // Обзор. информ. ВНИЭРХ. — 1990. — Вып. 4. — 53 с.
25. **Катасонов В. Я., Гомельский Б. И.** Селекция рыб с основами генетики: Учебн. пособие для студентов вузов, обучающихся по спец. «Водные ресурсы и аквакультура». — М.: Агропромиздат, 1991. — 208 с.
26. **Кирпичников В. С.** Значение гетерозисности и гетерозиса в эволюции и селекции животных // Вестн. с.-х. науки. — 1976. — № 3. — С. 65-69.
27. **Кирпичников В. С.** Генетические основы селекции рыб. — Л.: Наука, 1979. — 391 с.
28. **Кирпичников В. С.** Генетика и селекция рыб. — Л.: Наука, 1987. — 520 с.

29. Кирпичников В. С., Шарт Л. А. Ускорение смены поколений карпов при проведении селекции в южных районах СССР // Тр. ВНИИПРХ. — 1974. — Т. 23. — С. 55-63.
30. Колесник Н. Н. Индивидуальное развитие и конституция животных // Закономерности индивидуального развития с.-х. животных. — М.: Наука, 1964. — С. 24-27.
31. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. — М.: Наука, 1984. — 307 с.
32. Красота В. Ф., Лобанов В. Т., Джапаридзе Т. Г. Разведение сельскохозяйственных животных. — М.: Агропромиздат, 1990. — 463 с.
33. Краузе Т., Паавер Т. П. О морфологических и генетических особенностях форели Дональдсона, выращиваемой в Эстонии // Тез. докл. 3 Всесоюз. совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб. — Тарту, 9-11 сент. 1986 г. — М., 1986. — С. 115-117.
34. Краузе Т. Х., Паавер Т. К. Морфологические и генетические особенности форели Дональдсона и финской форели Супер, выращиваемых в установке «Биорек» (ЭССР) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1988. — Вып. 276. — С. 94-99.
35. Крупкин В. З., Чаплыгин В. М. Рыбоводно-биологическая характеристика радужной форели, выращенной в условиях тепловодного хозяйства // Изв. ГосНИОРХ. — 1980. — № 150. — С. 127-140.
36. Кузьмин А. Н. Развитие воспроизводительной системы у карпов, обитающих в разных широтах // Изв. ВНИОРХ. — 1957. — Т. 43. — Вып. 1. — С. 1-64.
37. Мانتельман И. И. Оценка производителей пеляди по жизнеспособности потомства // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. — М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. — С. 93-98.
38. Мгеладзе Э. Г., Осипова Л. А. Сравнительный анализ гаметогенеза радужной форели и форели Дональдсона при выращивании в индустриальных условиях // Сб. науч. тр. Индустриальное рыбоводство в замкнутых системах. — М.: ВНИИПРХ, 1985. — Вып. 46. — С. 131-134.
39. Мейен В. А. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий // Изв. АН СССР. — Сер. Биол. — 1944. — № 2. — С. 65-76.
40. Моисеев П. А. Межнациональные интродукции пресноводных рыб (методические рекомендации). — М.: ВНИИПРХ, 1994. — 17 с.
41. Никандров В. Я. Взаимосвязь морфобиологических признаков у самцов радужной форели // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1981. — Вып. 166. — С. 20-23.
42. Никандров В. Я. Предпосылки линейной селекции в форелеводстве // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1983. — Вып. 203. — С. 79-83.

43. Никандров В. Я. Биологические основы линейного разведения радужной форели. — Автореф. дисс... канд. наук. — Л., 1985. — 21 с.

44. Никандров В. Я. Перспективные направления селекции радужной форели — 2002. Опыт селекционно-племенной работы форелеводческого племзавода «Адлер» // Рыбное хоз-во. Сер. Актуальные науч.-техн. пробл. отрасли: Сб. ст. — ВНИЭРХ, 2002. — С. 1-10.

45. Никандров В. Я., Слуцкий Е. С., Образцов А. Н. Способ формирования стада самцов-производителей при разведении форели: Авт. свид. № 1110427. — 1984. — 12 с.

46. Никандров В. Я., Слуцкий Е. С., Образцов А. Н. Методические указания к отбору самцов радужной форели по размерам тела, показателям сперматокрита и относительной плодовитости при рыбоводной и селекционно-племенной работе. — Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1985. — 5 с.

47. Никандров В. Я., Шиндавина Н. И. Повышение эффективности товарного форелеводства // Рыбоводство и рыболовство. — 1995. — № 3-4. — С. 22.

48. Никандров В. Я., Шиндавина Н. И., Аршавский Д. С., Янковская В. А. Оценка радужной форели в зависимости от сроков нереста // Рыбоводство и рыболовство. — 2001. — № 3. — С. 39.

49. Никандров В. Я., Шиндавина Н. И., Янковская В. А. Создание комплекса пород форели с непрерывным циклом полового созревания // Генетика, селекция и воспр-во рыб: Тез. докл. — СПб., 2002а. — С. 26-29.

50. Никандров В. Я., Шиндавина Н. И., Бабий В. А., Янковская В. А., Сртлян В. Е. Характеристика породы радужной форели Адлер и перспективы ее использования // Опыт селекционно-племенной работы форелеводческого племзавода «Адлер» // Рыбное хоз-во. Сер. Актуальные науч.-техн. пробл. отрасли: Сб. ст. — ВНИЭРХ, 2002б. — С. 33-58.

51. Никандров В. Я., Шиндавина Н. И. Обоснование и реализация программы крупномасштабной селекции в форелеводстве // Генетика, селекция и племенное дело в аквакультуре России. — М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2005. — 428 с.

52. Николукин Н. И. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. — М.: Пищ. пром-сть, — 1972. — 336 с.

53. Новоженин Н. П. Зависимость качества потомства от возраста производителей радужной форели : Автореф. дисс... канд. наук. — М., 1972. — 23 с.

54. Новоженин Н. П. Рыбоводно-биологические особенности новых форм форели в связи с их освоением в отечественном форелеводстве // Сб. науч. тр. Индустриальные методы рыбоводства. — М.: ВНИИПРХ, 1983. — Вып. 37. — С. 21-28.

55. Новоженин Н. П. Методические указания по разведению и выращиванию осеннерестующей форели Камлоопс в форелевых хозяйствах. — М.: ВНИИПРХ, 1985а. — 14 с.
56. Новоженин Н. П. Итоги первого этапа рыбохозяйственного освоения форели Дональдсона // Сб. науч. тр. Индустриальное рыбоводство в замкнутых системах. — М.: ВНИИПРХ, 1985б. — Вып. 46. — С. 135-138.
57. Новоженин Н. П., Сычев Г. А. Воспроизводство радужной форели с использованием теплых вод электростанций // Второе Всесоюз. совещание по использ. теплых вод ТЭС и АЭС для рыбного хоз-ва: Тез. докл. — М., 1980. — С. 80-81.
58. Образцов А. Н. Морфобиологическая характеристика самцов радужной форели разного возраста // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1985. — № 230. — С. 104-112.
59. Образцов А. Н., Бабушкин Ю. П. Характеристика самцов радужной форели по некоторым репродуктивным признакам. Сообщение 1. Динамика абсолютной плодовитости // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1983. — Вып. 203. — С. 48-88.
60. Объекты и продукция мировой аквакультуры (методические рекомендации). — М.: ВНИРО, 1994. — 64 с.
61. Осипова Л. А., Рябова С. М. Рыбоводно-биологическая оценка маточного стада форели Дональдсона, выращиваемого в условиях Узбекистана // Тез. докл. Всесоюз. семинара по интенсификации форелеводства. — М.: ВНИИПРХ, 1987. — С. 36-37.
62. Паавер Т. Заниженный уровень генетической изменчивости белков радужной форели Дональдсона // Изв. АН ЭССР. Биология. — Таллин, 1986. — Т. 35. — № 3. — С. 193-197.
63. Павлов А. П. Использование критериев различий и необходимых объемов проб при морфометрическом анализе рыб // Рыбохоз. изучение внутр. водоемов. — 1981. — № 30. — С. 44-50.
64. Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. — 148 с.
65. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 720 с.
66. Привольнев Т. И. К вопросу о происхождении лососевых и сиговых рыб в свете физиологических данных // Изв. ГосНИОРХ. — 1967. — Т. 62. — С. 31-38.
67. Привольнев Т. И. Эколого-физиологические и рыбохозяйственные особенности радужной форели // Изв. ГосНИОРХ. — 1969. — Т. 68. — С. 3-11.
68. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1977. — Т. 2. — 370 с.

69. Рекубратский А. В. Особенности гаметогенеза у карпа при выращивании его в прудах Туркмении // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1982. — Вып. 33. — С. 76-90.
70. Рима Н., Аттер Ф. Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. — М., 1991. — 480 с.
71. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. — Минск, 1974. — 448 с.
72. Ростовцев А. А. Методика оценки производителей радужной форели в условиях Сибири // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. — Новосибирск, 1991. — С. 165-169.
73. Рыжков А. П. Теоретические основы и пути развития садкового рыбоводства // Воспр-во запасов лососевых рыб во внутр. водоемах Карельской АССР. — Мурманск: ПИНРО, 1982. — С. 185-214.
74. Савостьянова Г. Г. Методические указания по проведению селекционно-племенной работы в форелеводстве. — Л.: ГосНИОРХ, 1974. — 16 с.
75. Савостьянова Г. Г. Происхождение, разведение и селекция радужной форели в СССР и за рубежом // Изв. ГосНИОРХ. — 1976. — Т. 117. — С. 3-13.
76. Савостьянова Г. Г., Никандров В. Я. Зависимость некоторых биометрических показателей икры от возраста самок радужной форели // Изв. ГосНИОРХ. — 1976. — Т. 13. — С. 3-7.
77. Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадии зрелости и изучение половых циклов рыб. — Мурманск, 1968. — 46 с.
78. Сергеева Л. С. Результаты выращивания форели Дональдсона в условиях тепловодного бассейнового хозяйства // Сб. науч. тр. Индустриальное рыбоводство в замкнутых системах. — М.: ВНИИПРХ, 1985. — Вып. 46. — С. 135-138.
79. Сергеева Л. С., Титарев А. Е. Промышленное выращивание сеголетков форели Дональдсона и радужной форели в сетчатых садках // Сб. науч. тр. Комплексная интенсификация прудового рыбоводства. — М.: ВНИИПРХ, 1989. — С. 75-80.
80. Сергеева Л. С., Титарев Е. Ф. Технология круглогодичного выращивания рыбопосадочного материала форели Дональдсона в тепловодных хозяйствах. — М.: ВНИИПРХ, 1990. — 28 с.
81. Сергеева Л. С., Титарев Е. Ф. Сравнительная рыбоводно-биологическая характеристика производителей форели Дональдсона и радужной // Рыбное хоз-во. — 1991. — № 2. — С. 38-40.
82. Синявичене Д. П., Синявичус П. Ю. Влияние измененных условий среды обитания радужной форели на качество производителей и его

потомство// Теплоэнергетика и окружающая среда. — Вильнюс, 1982. — Ч. 3. — С. 86-92.

83. **Слуцкий Е. С.** Генотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект)// Изв. ГосНИОРХ. — 1978. — Т. 134. — 133 с.

84. **Слуцкий Е. С.** Изменчивость размера овулировавших икринок рыб //Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1980. — Вып. 149. — С. 66-90.

85. **Стасюнайте П. А.** Изменчивость показателей воспроизводительной функции радужной форели и их связь с морфометрическими признаками // Тр. АН Лит. ССР. — 1982. — Сер. В. — Т. 3. — № 79. — С. 78-85.

86. **Стасюнайте П. А.** Динамика массы тела радужной форели на первом году жизни и ее связь с некоторыми признаками самок // Интенсификация прудового рыбоводства Литвы. — Вильнюс, 1983. — С. 42-48.

87. **Стеффенс В.** Индустриальные методы выращивания рыбы. — М.: Агропромиздат, 1985. — 384 с.

88. **Сычев Г. А., Новоженин Н. П., Сергеева Л. С.** Летнее половое созревание форели, выращиваемой с использованием теплой воды электростанций // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1986. — Вып. 48. — С. 197-206.

89. **Терентьева Е. Г.** Рыбоводно-биологическая характеристика самок стальноголового лосося разных групп // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1979. — Вып. 139. — С. 138-144.

90. **Терентьева Е. Г.** Сравнительная характеристика стальноголового лосося, радужной форели и их реципрокных гибридов // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1983. — Вып. 195. — С. 19-26.

91. **Титарев Е. Ф.** Ускорение полового созревания радужной форели *Salmo gairdneri* Rich. под влиянием повышенной температуры воды // Вопр. ихтиологии. — 1975. — Т. 15. — Вып. 3(92). — С. 565-566.

92. **Титарев Е. Ф.** Форелеводство. — М.: Пищ. пром-сть, 1980. — 167 с.

93. **Титарев Е. Ф.** Результаты выращивания производителей форели Дональдсона на гранулированном корме // Сб. науч. тр. Биологические основы рационального кормления рыбы. — М.: ВНИИПРХ, 1986. — Вып. 49. — С. 140-146.

94. **Титарев Е. Ф.** Новые объекты форелеводства страны и перспективы их использования // Сб. науч. тр. Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. — М.: ВНИИПРХ, 1988. — Вып. 54. — С. 55-61.

95. **Титарев Е. Ф.** Рыбоводно-биологическая характеристика ремонтно-маточного стада форели Дональдсона в Чернореченском форелевом хозяйстве // Сб. науч. тр. Вопр. селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. — М.: ВНИИПРХ, 1989. — Вып. 58. — С. 105-108.

96. **Титарев Е. Ф.** Формирование ремонтного стада форели Дональдсона в Чернореченском хозяйстве // Сб. науч. тр. Водные ресурсы и экология гидробионтов. — М.: ВНИИПРХ, 1990. — С. 42-5.

97. **Титарев Е. Ф., Шмаков Н. Ф.** К вопросу формирования маточно-го стада радужной форели при использовании воды охлаждающей системы тепловых электростанций // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1975. — Вып. 14. — С. 20-27.

98. **Титарев Е. Ф., Сергеева Л. С., Линник А. В.** Типовая технология разведения и выращивания разных форм радужной форели. — М., 1991. — 85 с.

99. **Титарев Е. Ф., Сижажев В. В., Кашежев В. А., Ахминов Х. В., Сижажев Х. В., Икаева П. И.** Характеристика морфологических и репродуктивных свойств впервые нерестующих производителей стальноголового лосося в племрыбзаводе «Кабардино-Балкарский» // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Аквакультура начала XXI века: истоки, состояние, стратегия развития». — Пос. Рыбное, 3-6 сент. 2002 г. — С. 116-119.

100. **Тоненкова Е. Н., Борисенко В. С.** Опыт разведения и выращивания осенненерестующей форели Камлоопс в Ростовском форелевом хозяйстве // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1986. — Вып. 48. — С. 185-188.

101. **Файзулаев Н. Р., Осипова Л. А., Новоженин Н. П., Титарев Е. Ф.** Первые результаты рыбохозяйственного освоения форели Дональдсона в Ташкентском форелевом хозяйстве // Материалы XVIII науч. конф., 27-29 сент. 1983 г. — Ташкент, 1983. — С. 240-241.

102. **Хон Ю. С., Новоженин Н. П., Гамыгин Е. А.** Влияние корма на рост и качество производителей радужной форели // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1986. — Вып. 43. — С. 109-116.

103. **Хон Ю. С., Пономарева Е. Н., Цень Л. Н.** Репродуктивные свойства производителей форели Камлоопс // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1990. — Вып. 59. — С. 38-42.

104. **Христофоров О. Л., Мурза И. Г.** Репродуктивная функция и ее контроль у атлантического лосося // Атлантический лосось. — СПб.: Наука, 1998. — С. 75-126.

105. **Шатуновский М. И., Агрба М. А., Котова Н. И.** Перевозка и выращивание стальноголового лосося в СССР // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 76. — С. 123-129.

106. **Шиндавина Н. И.** Ранний прогноз выживаемости эмбрионов радужной форели // Рыбное хоз-во. — 1983. — № 5. — С. 30-31.

107. **Шиндавина Н. И.** Влияние производителей радужной форели на выживаемость потомства в раннем онтогенезе // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1986. — Вып. 247. — С. 64-67.

108. **Шиндавина Н. И.** Методы формирования маточных стад в племенных форелевых хозяйствах // Пробл. товарного выращивания лососевых рыб России. — Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. — С. 31-36.
109. **Шиндавина Н. И.** Влияние различных факторов на средний вес икринок у радужной форели // Материалы докл. междунар. конф. «Пробл. и перспективы развития аквакультуры в России». — Краснодар, 2001. — С. 127-128.
110. **Шиндавина Н. И., Никандров В. Я.** Оценка производителей радужной форели по показателю племенной ценности // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1987. — Вып. 259. — С. 11-16.
111. **Шиндавина Н. И., Янковская В. А., Никандров В. Я., Сртлян В. Е.** Выращивание радужной форели. Режим кормления и эффективность // Наше плем. дело. — 2000. — № 3-4. — С. 26-27.
112. **Шиндавина Н. И., Никандров В. Я., Янковская В. А.** Влияние пониженного рациона кормления на качество производителей радужной форели // Материалы науч. конф. «Пробл. воспр-ва, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях». — Петро-заводск, 2002а. — С. 192-195.
113. **Шиндавина Н. И., Никандров В. Я., Бабий В. А., Янковская В. А.** Особенности фенотипа золотисто-желтой окраски у радужной форели (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) // Рыбное хоз-во. Сер. Актуальные науч.-техн. пробл. отрасли: Сб. ст. — ВНИЭРХ, 2002б. — С. 11-32.
114. **Щербенок Ю. И., Михель А. Е., Криштофович Е. Н., Верхов-ланцева А. Г.** Рыбоводно-биологическая характеристика радужной форели в связи с разными сроками созревания самок в нерестовом сезоне // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. — 1982. — Вып. 33. — С. 147-157.
115. Экспертное заключение о состоянии племенной работы в фореле-водстве России и состоянии маточных стад новых форм форели. — Фон-ды ФСГЦР. — 1994. — 26 с.
116. **Яблоков А. Г., Шиндавина Н. И., Образцов А. Н., Никандров В. Я.** Рыбоводно-биологическая характеристика производителей радуж-ной форели и их оценка по качеству потомства // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1982. — Вып. 188. — С. 3-26.
117. **Adams C. E. and Huntingford F. A.** Growth, maturation and repro-ductive investment in Arctic charr // Journ. of Fish Biol. — 1997. — V. 51. — № 4. — P. 750-759.
118. **Aida K., Dakai K., Nomura M., Low S.W., Hanui J., Tanaka S., Ohto H.** Reproductive activity of a twice — annually spawning strain of rain-
bow trout // Bull.Jpn. Soc.Sci.Fish. — 1984. — V. 50. — P. 1165-1172.
119. **Allendorf F.W.** Genetic variability in a species possessing extensive gene duplication; genetic interpretation of duplicate loci and examination of genetic variation in populations of rainbow trout. — Ph.D.Thesis, University of Washington, Seattle, 1975. — 98 p.
120. **Allendorf F. W. and Utter F. M.** Population genetics // Fish Physiol-ogy. — 1979. — V. 8. — P. 407-454.
121. **Aulstad D., Gjerdem T., Skjervold H.** Genetic and environmental sources of variation in lenght and weight of Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J.Fish.Res.Bd.Can. — 1972. — V. 29. — № 3. — P. 237-241.
122. **Bagenal T. B.** Fish fecundity and its relations with stock and recruit-ment // Rapp.P. — V.Reun.Cons.Int.Explor.Mer. — 1973. — V. 64. — P. 186-198.
123. **Baynes S. M., Scott A. P. and Dawson A. P.** Rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, spermatozoa: effects of cations and pH on motility // J.Fish Biol. — 1981. — V. 19. — P. 259-267.
124. **Baynes S. M. and Scott A. P.** Seasonal variations in parameters of milt production and in plasma concentration of sex steroids of male rainbow trout *Salmo gairdneri* // Gen. Comp.Endocrinol. — 1985. — V. 57. — P. 150-160.
125. **Beacham T. D., Withler F. C. and Morley R. B.** Effect of egg size on incubation time and alevin and fry size in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can.J.Zool. — 1985. — V. 63. — № 4 — P. 847-850.
126. **Behnke R. J.** The native trouts of the genus *Salmo* of western North America. Monograph for U.S.D.A., Forest Service, Fish and Wildlife Service, and Bureau of Land Management, Likewood, CO, 1979. — 163 p.
127. **Billard R.** Reproduction in rainbow trout: sex differentiation, dynam-ics of gametogenesis, biology and preservation of gametes // Aquaculture. — 1992. — V. 100. — № 2. — P. 263-298.
128. **Billard R., Breton B. and Jalabert B.** La production spermatogéné-tique chez la truite // Ann.Biol.Anim.Biochim.Biophys. — 1971. — V. 11. — P.190-212.
129. **Billard R. and Gillet C.** Influence des quelques facteurs de l'environnement sur la fonction de reproduction chez les poissons // Cah. Lab. Montereau. — 1984. — V. 15. — P. 45-54.
130. **Billard R., Reinaud R., Hollebecq M. and Breton B.** Advancement and synchronization of spawning in *Salmo gairdneri* and *Salmo trutta* following administration of LHRH — A combined or not with pimozide // Aquaculture. — 1984. — V. 43. — P. 57-66.
131. **Borgeson D. P.** Trout lake management // Inland Fish. Manag., Calif. Depart. Fish and Game. — 1966. — P. 168-178

132. **Breton B., Weil C., Sambroni E. and Zobar Y.** Effect of acute versus sustained administration of GnRHa on GtH release and ovulation in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // *Aquaculture*. — 1990. — V. 91. — P. 373-383.
133. **Bromage N. R., Whitehead C., Elliot J.** Daylength requirements and the control of reproduction in the female rainbow trout *Salmo gairdneri* // *Gen. and Comp. Endocrinol.* — 1982. — V. 46. — № 3. — P. 391.
134. **Bromage N. R. and Cumararatunga P.R.C.** Egg production in the rainbow trout // *Recent advances in Aquaculture*. — London. — 1988. — V. 3. — P. 63-138.
135. **Bromage N., Hardiman P., Jones J., Springate J. and Bye V.** Fecundity, egg size and total egg volume differences in 12 stocks of rainbow trout // *Aquacult. Fish. Manage.* — 1990. — V. 21. — P. 269-284.
136. **Bromage N. R., Jones J., Randall C., Thrush M., Davies B., Springate J., Duston J., Barker G.** Broodstock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture*. — 1992. — V. 100. — № 1. — P. 141-166.
137. **Buchanan D. V., Sanders J. E., Zinn J. L. and Fryer J.L.** Relative susceptibility of four strains of summer steelhead to infection by *Ceratomyxa Shasta* // *Trans. Am. Fish. Soc.* — 1983. — V. 112. — P. 541-543.
138. **Busack G. A., Gall A. E.** Ancestry of artificially propagated California rainbow trout strains // *Calif. Fish game*. — 1980. — V. 66. — P. 17-24.
139. **Clark F. H.** Pleiotropic effects on the gene for golden color in rainbow trout // *J. Hered.* — 1970. — V. 61. — P. 8-10.
140. **Cho C. Y.** Feeding systems for rainbow trout and other salmonids with reference to current estimates of energy and protein requirements // *Aquaculture*. — 1992. — V. 100. — P. 107-123.
141. **Cordone A. J. and Nicola S. J.** Harvest of four strains of rainbow trout *Salmo gairdneri* from Beardsley Reservoir, California // *Calif. Fish Game*. — 1970. — V. 56. — № 4. — P. 271-287.
142. **Cosson M. P., Billard R., Gatti J. L. and Christen R.** Rapid and quantitative assessment of trout spermatozoa motility using stroboscopy // *Aquaculture*. — 1985. — V. 46. — P. 71-75.
143. **Cosson M.P., Billard R. and Letellier L.** Rise of internal Ca^{2+} accompanies the initiation of trout sperm motility // *Cell Motil. Cytoskeleton*. — 1989. — V. 14. — P. 424-434.
144. **Craik J.C.A. and Harvey S.M.** Egg quality in rainbow trout. The relation between egg viability, selected aspects of egg composition, and time of stripping // *Aquaculture*. — V. 40. — № 1. — P. 115-134.

145. **Crandell P.A., Gall G.A.E.** The effect of sex on heritability estimates of body weight determined from data on individually tagged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture*. — 1993a. — V. 113. — P. 47-55.
146. **Crandell P.A., Gall G.A.E.** The genetics of body weight and its effect on early maturity based on individually tagged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture*. — 1993b. — V. 117. — P. 77-93.
147. **Czeczuga B.** Carotenoids in fish. Salmonidae and Thymallidae from Polish water // *Hydrobiologia*. — 1975. — V. 46. — P. 223-239.
148. **Czeczuga B., Czeczuga — Semeniuk E.** Carotenoids in the common — and golden form of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss malbaum* // *Acta Ichtyol. Pisc.* — 1998. — V. 28. — P. 39-48.
149. **Davis H.S.** The influence of heredity on the spawning season of trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* — 1931. — V. 61. — № 1. — P. 1-43.
150. **Dobosz S., Goryczko K., Kohlmann K. and Korwin-Kossakowski** The yellow color inheritance in rainbow trout // *Journ. Hered.* — 1999 — V. 90. — № 2. — P. 312-315.
151. **Dobosz S., Kohlmann K., Goryczko K. and Kuzminski H.** Growth and vitality in yellow forms of rainbow trout // *J. Appl. Ichthyol.* — 2000. — V. 16. — № 3. — P. 117-120.
152. **Donaldson L.R.** Selective breeding of trout and salmon // *Proc. II Pacif. Sci. Congr.* — Tokio, 1966. — P. 65-74.
153. **Donaldson L.R.** Selective breeding of salmonid fishes // *Marine aquaculture*. — 1970. — V. 7. — № 4. — P. 147-181.
154. **Donaldson L.R. and Olson P.R.** Development of rainbow trout brood stock by selective breeding // *Trans. Am. Fish. Soc.* — 1955. — V. 85. — P. 93-101.
155. **Drecun D.** Urgoi, selekcija i ispitivanje prognosti maticnog materijala na pastrmskom ribnjaku "Moraca" // *Ribar. Jugosl.* — 1973. — V. 28. — № 4. — P. 83-87.
156. **Drecun D.** Rezultati introdukcije soja pastrmke kamloops u ribnjacima kod Titograda // *Ribar. Jugosl.* — 1989. — V. 44. — № 5. — P. 94-101.
157. **Escaffre A.M. and Billard R.** Change in fertilizability of rainbow trout eggs left in the abdominal cavity during the post ovulatory period // *Bull. Fr. Pisc.* — 1979. — № 272. — P. 56-70.
158. **Flajshans, M., Kvasnicka, P.** Breeding work with ornamental mutations of tench and with koi carp. *Manuals of RIFCH Vodnany*. — 1997. — V. 50. — 14 p.
159. **Eweremann B.W.** The golden trout of the southern high Sierras // *U.S. Bur. Fish. Bull.* — 1906. — V. 25. — P. 1-51.

160. **Fisher P.W., Browne D., Cameron D.G., Vyse E.R.** Genetics of rainbow trout in a geothermally heated stream // *Trans.Am.Fish.Soc.* — 1982. — V. 111. — P. 312-316.
161. **Gall G.A.E.** Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout // *Calif.Fish Game.* — 1974. — V. 60. — P. 26-36.
162. **Gall G.A.E.** Genetics of reproduction in domesticated rainbow trout // *J.Anim.Sci.* — 1975. — V. 40. — P. 19-28.
163. **Gall G.A.E., Gross S. J.** Genetic studies of growth in domesticated rainbow trout // *Aquaculture.* — 1978. — V. 13. — P. 225-234.
164. **Gall G.A.E. and Huang N.** Heritability and selection schemes for rainbow trout: female reproductive performance // *Aquaculture.* — 1988. — V. 73. — P. 57-66.
165. **Gall G.A.E., Crandell P. A.** The rainbow trout // *Aquaculture.* — 1992. — V. 100. — P. 1-10.
166. **Gjedre B., Gjedrem T.** Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout // *Aquaculture.* — 1984. — V. 36. — P. 97-110.
167. **Gjedre B., Gunnes K., Gjedrem T.** Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout // *Aquaculture.* — 1983. — V. 34. — № 3-4. — P. 327-332.
168. **Gjedrem T.** Possibilities for genetic improvements in salmonids // *J.Fish.Res.Bd.Can.* — 1976. — V. 33. — № 4. — P. 1094-1099.
169. **Gjedrem T.** Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish // *Aquaculture.* — 1983. — V. 33. — № 1-4. — P. 51-52.
170. **Gjedrem T.** Breeding plans for rainbow trout // *Aquaculture.* — 1992. — V. 100. — № 3-1. — P.73-83.
171. **Gjerde B.** Variation in semen production of farmed Atlantic salmon and rainbow trout // *Aquaculture.* — 1984. — V. 40. — P. 109-114.
172. **Gjerde B.** Growth and reproduction in fish and shellfish // *Aquaculture.* — 1986. — V. 57. — P. 37-55.
173. **Glebe B.D., Appy T.D. and Saunders R.L.** Variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) reproductive traits and their implications for breeding programs. — *I.C.E.C.M.* — 1979. — 11 p.
174. **Gold J.R.** Systematics of western North American trout (*Salmo*) with notes on the redband trout of Sheepheaven Creek, California // *Can.J.Zool.* — 1977. — V. 55. — P. 1858-1873.
175. **Gold J.R. and Gall G.A.E.** The Taxonomic Structure of six golden trout (*Salmo aguabonita*) populations from the Sierra Nevada, California // *Calif. Acad.Sci.Proc.* — 1975. — V. 40. — № 10. — P. 243-263.

176. **Halliburton R., Pipkin R.E. and Gall G.A.E.** Reproduction Success of Artificially Hybridized Golden Trout (*Salmo aguabonita*) and Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* — 1983. — V. 40. — № 8. — P. 1264-1269.
177. **Hamor T.** A study of the genital product of trout species *S. trutta* and *S. irideus* // *Hungarian Zoological Journal.* — 1966. — V. 43. — P. 63-68.
178. **Hardy R.W., O.J. Torrisen, T.M. Scott.** Absorption and distribution of 14 C — labeled canthanthin in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture.* — 1990. — V. 87. — P. 331-340.
179. **Hörstgen — Schwark G.** Selection experiments for improving "pan — size" body weight of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Aquaculture.* — 1993. — V. 12. — P.13-24.
180. **Huang N., Gall G.A.E.** Correlation of body weight and reproductive characteristics in rainbow trout // *Aquaculture.* — 1990. — V. 6. — P. 191-200.
181. **Hume L. C.** Rainbow trout spawn twice a year // *Calif. Fish. Game.* — 1955. — V. 41. — P. 117.
182. **Jones J. and Bromage N.** The influence of ration size on the reproductive performance of female rainbow trout // *In Reproductive Physiology of Fish.* — 1987. — P. 202.
183. **Kanis E., Refstie T., Gjedrem T.A.** Genetic analyses of egg survival and fry mortality in salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Aquaculture.* — 1976. — V. 8. — P. 259-268.
184. **Kato T.** Studies on the variation of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. — III. Fluctuation of spawning time and approach to shortening spawning period in the female // *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.* — Tokyo. — 1973. — V. 23. — P. 33-43.
185. **Kato T.** Selective breeding of rainbow trout with regard to reproduction characteristics. — *Proc. 7th Japan-Soviet Joint Symp. Aquaculture,* Sept.1978. — Tokyo, 1979. — P. 137-144.
186. **Kato T.** Relation between Age at Maturity and Growth of Kokanee, *Oncorhynchus nerka*, in Lake Towada // *Bull. Natl. Res., Inst. Aquaculture.* — 1980. — № 1. — P. 7-19.
187. **Kato T. and Kamler E.** Criteria for evaluations of fish egg quality as exemplified for *Salmo gairdneri* // *Bull.Natl.Res.Inst.Aquacult.* — 1983. — V. 4. — P. 61-78.
188. **Kincaid H. L.** Iridescent metallic blue color variant in rainbow trout // *Journ.of Heredity.* — 1975. — V. 66. — № 2. — P. 100-102.
189. **Kincaid H. L.** Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *J.Fish.Res.Bd.Canada.* — 1976a.

160. Fisher P.W., Browne D., Cameron D.G., Vyse E.R. Genetics of rainbow trout in a geothermally heated stream // Trans.Am.Fish.Soc. — 1982. — V. 111. — P. 312-316.
161. Gall G.A.E. Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout // Calif.Fish Game. — 1974. — V. 60. — P. 26-36.
162. Gall G.A.E. Genetics of reproduction in domesticated rainbow trout // J.Anim.Sci. — 1975. — V. 40. — P. 19-28.
163. Gall G.A.E., Gross S. J. Genetic studies of growth in domesticated rainbow trout // Aquaculture. — 1978. — V. 13. — P. 225-234.
164. Gall G.A.E. and Huang N. Heritability and selection schemes for rainbow trout: female reproductive performance // Aquaculture. — 1988. — V. 73. — P. 57-66.
165. Gall G.A.E., Crandell P. A. The rainbow trout // Aquaculture. — 1992. — V. 100. — P. 1-10.
166. Gjerdre B., Gjerdrem T. Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout // Aquaculture. — 1984. — V. 36. — P. 97-110.
167. Gjerdre B., Gunnes K., Gjerdrem T. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout // Aquaculture. — 1983. — V. 34. — № 3-4. — P. 327-332.
168. Gjerdrem T. Possibilities for genetic improvements in salmonids // J.Fish.Res.Bd.Can. — 1976. — V. 33. — № 4. — P. 1094-1099.
169. Gjerdrem T. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish // Aquaculture. — 1983. — V. 33. — № 1-4. — P. 51-52.
170. Gjerdrem T. Breeding plans for rainbow trout // Aquaculture. — 1992. — V. 100. — № 3-1. — P. 73-83.
171. Gjerde B. Variation in semen production of farmed Atlantic salmon and rainbow trout // Aquaculture. — 1984. — V. 40. — P. 109-114.
172. Gjerde B. Growth and reproduction in fish and shellfish // Aquaculture. — 1986. — V. 57. — P. 37-55.
173. Glebe B.D., Appy T.D. and Saunders R.L. Variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) reproductive traits and their implications for breeding programs. — I.C.E.C.M. — 1979. — 11 p.
174. Gold J.R. Systematics of western North American trout (*Salmo*) with notes on the redband trout of Sheepheaven Creek, California // Can.J.Zool. — 1977. — V. 55. — P. 1858-1873.
175. Gold J.R. and Gall G.A.E. The Taxonomic Structure of six golden trout (*Salmo aguabonita*) populations from the Sierra Nevada, California // Calif. Acad.Sci.Proc. — 1975. — V. 40. — № 10. — P. 243-263.

176. Halliburton R., Pipkin R.E. and Gall G.A.E. Reproduction Success of Artificially Hybridized Golden Trout (*Salmo aguabonita*) and Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Can.J.Fish.Aquat.Sci. — 1983. — V. 40. — № 8. — P. 1264-1269.
177. Hamor T. A study of the genital product of trout species *S. trutta* and *S. irideus* // Hungarian Zoological Journal. — 1966. — V. 43. — P. 63-68.
178. Hardy R.W., O.J. Torrisen, T.M. Scott. Absorption and distribution of ¹⁴C — labeled canthanthin in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquaculture. — 1990. — V. 87. — P. 331-340.
179. Hörstgen — Schwark G. Selection experiments for improving "pan — size" body weight of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquaculture. — 1993. — V. 12. — P. 13-24.
180. Huang N., Gall G.A.E. Correlation of body weight and reproductive characteristics in rainbow trout // Aquaculture. — 1990. — V. 6. — P. 191-200.
181. Hume L. C. Rainbow trout spawn twice a year // Calif. Fish. Game. — 1955. — V. 41. — P. 117.
182. Jones J. and Bromage N. The influence of ration size on the reproductive performance of female rainbow trout // In Reproductive Physiology of Fish. — 1987. — P. 202.
183. Kanis E., Refstie T., Gjerdrem T.A. Genetic analyses of egg survival and fry mortality in salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Aquaculture. — 1976. — V. 8. — P. 259-268.
184. Kato T. Studies on the variation of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. — III. Fluctuation of spawning time and approach to shortening spawning period in the female // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. — Tokyo. — 1973. — V. 23. — P. 33-43.
185. Kato T. Selective breeding of rainbow trout with regard to reproduction characteristics. — Proc. 7th Japan-Soviet Joint Symp. Aquaculture, Sept. 1978. — Tokyo, 1979. — P. 137-144.
186. Kato T. Relation between Age at Maturity and Growth of Kokanee, *Oncorhynchus nerka*, in Lake Towada // Bull. Natl. Res., Inst. Aquaculture. — 1980. — № 1. — P. 7-19.
187. Kato T. and Kamler E. Criteria for evaluations of fish egg quality as exemplified for *Salmo gairdneri* // Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult. — 1983. — V. 4. — P. 61-78.
188. Kincaid H. L. Iridescent metallic blue color variant in rainbow trout // Journ. of Heredity. — 1975. — V. 66. — № 2. — P. 100-102.
189. Kincaid H. L. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J.Fish.Res.Bd.Canada. — 1976a.

190. **Kincaid H. L.** Inbreeding depression in rainbow trout // *Trans.Am. Fish. Soc.* — 1976b. — № 105. — P. 273-280.
191. **Kincaid H. L.** Development of strain registry for trout species used in the management of United States fisheries // *Proc. World Symp. On Selection, Hibridization, and Genetic Engineering in Aquaculture, Bordeaux, 27-30 May, 1986.* — Vol.II., Berlin, 1987. — P. 417-430.
192. **Klupp R. and Kaufmann F.** Farbvererbung bei regenbogenforellen // *Fisher Teichwirt.* — 1979. — V. 30. — P. 19-20.
193. **Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L.** Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // *Nature.* — 1983. — № 301. — P. 71-72.
194. **Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L.** Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout // *Evolution.* — 1985. — V. 39. — P. 308-314.
195. **Levanduski M. J. and Cloud J. G.** Rainbow trout *Salmo gairdneri* semen: effect of nonmotile sperm on fertility // *Aquaculture.* — 1988. — V. 75. — P. 171-179.
196. **Lewis R. C.** Selective breeding of rainbow trout at Hot Creek Hatchery // *Calif. Fish and Game.* — 1944. — V. 30. — P. 95-97.
197. **Linder D., Sumari O., Nyhelm K. and Sirkkomaa S.** Genetic and phenotypic variation in production fruits in rainbow trout strains and strain crosses in Finland // *Aquaculture.* — 1983. — V. 33. — № 1-4. — P. 129-134.
198. **Low S., Aida K., Hanui I., Sakai K., Nomura M., Tanaka M., Tazaki S.** Endocrine profiles in the females of a twice-annually spawning strain of rainbow trout // *Aquaculture.* — 1984. — V. 43. — № 1-3. — P. 13-22.
199. **Low S.W., Aida K., Hanyu I., Sakai K., Nomura M., Tanaka M., Tazaki S.** Endocrine profiles in the males of a twice — annually spawning strain of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *Gen. And Comp. Endocrinol.* — 1986. — V. 86. — № 2. — P. 212-219.
200. **MacCrimmon H.R.** World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Can. Fish. Res. Bd. J.* — 1971. — V. 28. — P. 663-704.
201. **Maliszewski R.** Yellow — orange rainbow trout // *Gospod.Ryb.* — 1987. — V. 4. — P. 12-13.
202. **Marcel J.** La production de salmonides dans divers plans d'eau en Tchecoslovaquie. — *Piscicult. Frans.* — 1979. — № 55. — P. 14-20.
203. **McAffee W.R.** Golden trout. — In "Inland fisheries management". — *Dep.Fish and Game.* — 1966. — P. 216-221.
204. **McKay L.R., Ihssen P.E., Friars G.W.** Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, prior to maturation // *Can. J. Genet. Cytol.* — 1986. — V. 28. — P. 306-312.

205. **Moccia R.D. and Munkittrick K.R.** Relationship between fertilization of rainbow trout *Salmo gairdneri* eggs and motility of spermatozoa // *Theriogenology.* — 1987. — V. 27. — P. 679-688.
206. **Morrison J.K. and Smith C.E.** Altering the spawning cycle of rainbow trout by manipulation water temperature // *Progr. Fish. — Cult.* — 1986. — V. 48. — № 1. — P. 52-54.
207. **Nevo E.** Genetic variation in natural populations: patterns and theory // *Theor. Pop.Biol.* — 1978. — V. 13. — P. 121-177.
208. **Nikandrov V.Y., Shindavina N.I.** Application of combined selection aimed at the improvement of the rainbow trout spawners // *Abstr.of International Conf. Aquaculture Europe '95.* — Trondheim, Norway, august 9-12, 1995. — P. 355-356.
209. **Nikandrov V., Shindavina N.** Effects of water temperature on maturation pattern of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. — In "Aquaculture — An Ecologically Sustainable and Profitable Venture". — March 1-5, 2004. — Yawaii, USA. — P. 435.
210. **Oguri M.** On the pituitary remnant in "cobalt" variant of rainbow trout // *Bull.Jap.Soc.Scient.Fish.* — 1974. — V. 40. — P. 869-875.
211. **Pitman R.W.** Effects of female age and size on growth and mortality in rainbow trout // *Progr.Fish — Cult.* — 1979. — V. 41. — P. 202-204.
212. **Rawston R.** Harvest, mortality, and cost of three domestic strains of taggest rainbow trout stocked in Lake Berryessa, California // *Calif. Fish and Game.* — 1972. — V. 58. — № 1. — P. 44-49.
213. **Rouger Y. and Liley N. R.** Effect of social environment on plasma hormones and availability of milt in spawning mail rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) // *Can. J. Zool.* — 1993. — V. 72. — № 2. — P. 280-285.
214. **Rowe D.K. and Thorpe J.K.** Suppression of Maturation in Male Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Parr by Reduction in Feeding and Growth During Spring Months // *Aquaculture.* — 1990. — V. 86. — P. 291-313.
215. **Sadler S.E., Molcod D., McKay L.K., Moccia R.D.** Selection for early spawning and repeatability of spawn date in rainbow trout // *Aquaculture.* — 1992. — V. 100. — № 1-3. — P.103-118.
216. **Schmidt K.** Die Spezialisiertsaufzucht und Haltung von Laichforellen-Grundlage der schnellen Steigerung der Forellenproduktion. — *Z. Binnen-fischerei DDR.* — 1978. — V. 25. — № 9. — P. 262-265.
217. **Schmidt K.** Wirtschaftliche Bedeutung der kamloops forelle (*Salmo gairdneri* kamloops) // *Z.B.DDR.* — 1985. — V. 32. — N. 5. — P. 132-137.
218. **Schreck C.B. and Behnke R.J.** Trouts of the upper Kern River basin, California, wiht reference to sistematics and evolution of western North American *Salmo* // *Can.Fish.Res.Bd.J.* — 1979. — V. 28. — P. 987-998.

219. **Scott D.P.** Effect of food Quantity on Fecundity of Rainbow trout *Salmo gairdneri* // J.Fish.Res.Bd.of Canada. — 1962. — V. 19. — № 4. — P. 715-731.

220. **Siitonen L. and Gall G.A.F.** Response to selection for early spawn date in rainbow trout, *Salmo gairdneri* // Aquaculture. — 1989. — № 78. — P. 153-161.

221. **Silverstein J., Shimma H.** Effect of restricted feeding on early maturation in female and male amago salmon *Oncorhynchus mason ishiikawae* // J. Fish. Biol. — 1994. — V. 45. — № 6. — P. 1133-1135.

222. **Small T.** Trout eggs — look for size and service // Proc. 11-th Two Lakes Fish Symp. — 1979. — P. 127-132.

223. **Smiht G.R. and Stearley R.F.** The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trout // Fisheries. — 1989. — V. 14. — P. 4-10.

224. **Smith H.M.** Gold fish and their cultivation in America // Nat.Geog.Mag. — 1924. — V. 46. — P. 375-400.

225. **Springate J.R.S. and Bromage N.R.** Effect of egg size on early growth and survival in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) // Aquaculture. — 1985. — V. 47. — P. 163-172.

226. **Steffens W., Spangerberg R.** Forellenzuchtanlagen in der ČSSR. — Z. Binnenfischerei DDR. — 1981. — V. 28. — № 6. — P. 184-186.

227. **Strecker R.** Farbvarianten der Regenbogenforelle // Z.Binnenfischerei DDR. — 1986. — V. 33. — № 9. — P. 272-273.

228. **Su G.S.** Genetic analysis of growth and reproductive traits in rainbow trout. — Diss. — Uppsala, 1996. — 44 p.

229. **Su G.S., Liljedahl L.E., Gall G.A.E.** Genetic correlations between body weight et different ages and with reproductive traits in rainbow trout // Aquaculture. — 2002. — V. 213. — P. 85-94.

230. **Tay, S.H., Chua, L.H., Teo S.H.** Selective breeding of *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier and Valenciennes) for "red" colour. — 1985. — Singapore J.Primary Ind. — V. 13. — № 2. — P. 64-69.

231. **Tave D.** Body color in rainbow trout // Aquacuil.Mag. — 1988. — V. 14. — P. 65-66.

232. **Thorpe J., Miles M. And Keay D.** Development rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Aquaculture. — 1984. — V. 43. — P. 289-306.

233. **Thorpe J.E., Talbot M.S., Miles M.S. and Keay D.E.** Control of Maturation in Cultured Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in Pumped Seawater Tank, by Restricting Food Intake // Aquaculture. — 1990. — V. 86. — P. 315-326.

234. **Tveranger B.** Variation in growth rate, live weight and body composition at first sexual maturation in rainbow trout // Aquaculture. — 1985. — V. 45. — P. 265-288.

235. **Utter F.M. and Allendorf F.W.** Determination of the breeding structure of steelhead populations through gene frequency analysis. — In Genetic Implications of Steelhead Management. California Coop.Fish.Res.Unut Spec.Rep. — 1977. — P. 10-15.

236. **Wales J.H.** Introduction of kamloops rainbow trout into California // Calif. Fish and Game. — 1950. — V. 36. — № 4. — P. 437.

237. **Welcomme R. L.** Register of international transfers inland fish species // FAO Fish. Tech. Paper. — 1981. — № 213. — P. 5-56.

238. **Wendler E.** Erfahrungen über die Setzlings und Speiseforellenproduktion unter Einbeziehung der Kamloopsforellen in Rinnenanlagen. — Z. Binnenfischerei DDR. — 1978. — V. 25. — № 9. — P. 265-267.

239. **Withler I.L.** Variability in the life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) along the Pacific coast of North America // J.Fish.Res.Board Can. — 1966. — V. 23. — P. 365-392.

240. **Zobel H.** Interessantes aus der Binnenfischerei der ČSSR. — Z. Binnenfischerei DDR. — 1979. — V. 26. — № 2. — P. 45-52.

241. **Yazbeck — Chemayel M.** Etude de la variabilité du pouvoir fécondant du sperme en relation avec ses caractéristiques chez la truite arc en ciel // Thèse 3ème Cycle Univ. Paris 6, 1975. — 52 pp.

СОДЕРЖАНИЕ

В. М. Голод, Е. Г. Терентьева. Ропшинская форель	3
Введение	3
Раздел 1. Порода радужной форели Рофор	10
Раздел 2. Порода радужной форели Росталь	50
Литература	101
В. Я. Никандров, Н. И. Шиндавина. Создание, совершенствование и поддержание селекционных достижений в племенных хозяйствах	110
Раздел 1. Некоторые вопросы методологии селекционной работы в племенных хозяйствах	110
Раздел 2. Порода радужной форели Адлер	143
Раздел 3. Порода радужной форели Камлоопс	180
Раздел 4. Выведение породного типа форели Камлоопс — Камло- опс летний	201
Раздел 5. Порода радужной форели Дональдсона	213
Раздел 6. Порода радужной форели Стальноголовый лосось	231
Раздел 7. Порода радужной форели Адлерская янтарная	248
Раздел 8. Предпосылки выведения породного типа радужной форели с двукратным созреванием в течение года	277
Литература.....	298

ПОРОДЫ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ (*Oncorhynchus mykiss* W.)

Редактор *А. Н. Шевелева*
Обложка художника *П. В. Жукова*
Компьютерная верстка *Л. И. Болдиной, И. И. Гореловой*
Корректор *С. И. Ермакова*

Набор и верстка на компьютерной системе ФГНУ «Росинформагротех»

Подписано в печать 23. 10. 2006 Формат 60х84/16 Бумага офсетная
Гарнитура шрифта «Times New Roman» Печать офсетная Печ. л. 19,75
Усл. кр.-отт. 18,87 Уч.-изд. л. 19,16 Тираж 800 экз. Заказ 589

Отпечатано в типографии ФГНУ «Росинформагротех»,
141261, пос. Правдинский Московской обл., ул. Лесная, 60