

На правах рукописи

Балашов Дмитрий Александрович

Биологические и рыбохозяйственные свойства гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio*) и карпа (*Cyprinus carpio*).

03.02.06. – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 2018

Работа выполнена в лаборатории генетики и селекции рыб Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийского научно-исследовательского института пресноводного рыбного хозяйства» (ФГБНУ «ВНИИПРХ»)

Научный руководитель:

Рекубратский Александр Витальевич кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики и селекции рыб ФГБНУ ВНИИПРХ

Официальные оппоненты:

Белова Наталья Васильевна доктор биологических наук, старший научный сотрудник кафедры ихтиологии биологического факультета Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Махров Александр Анатольевич кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН

Ведущая организация:

Федеральное государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ ВНИРО)

Защита состоится «___» _____ в _____ на заседании Диссертационного совета Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, 33.

Тел.: 8-495-952-35-84, факс: 8-495-952-35-84,

E-mail: zashita@sevin.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, 33, и на сайте ИПЭЭ РАН по адресу www.sevin.ru, на сайте Высшей аттестационной комиссии www.vak.gov.ru

Автореферат разослан «___» _____ 2018 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
Кандидат биологических наук

Е.А. Кацман.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

Во ВНИИПРХ работы с гибридами серебряного карася (*Carassius gibelio* Bloch., двуполая форма) с карпом (*Cyprinus carpio* L.) проводятся с конца 70-х гг. Начало исследований связано с идеей воспроизводства гибридов с помощью метода индуцированного гиногенеза (Черфас, Илясова, 1980; Черфас и др., 1982). Было показано, что самки карасекарпы F1, а также их гиногенетические потомки продуцируют диплоидные яйцеклетки (Емельянова, Черфас, 1980), и что их скрещивание с родительскими видами приводит к образованию триплоидного потомства (Черфас и др., 1981).

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

В исследованиях рыбохозяйственных свойств триплоидных гибридов показано, что они на всех этапах выращивания превосходят карпа по выживаемости, а по скорости роста не уступают карпу на первом году жизни. Эти свойства определили интерес к карасекарпам как объекту аквакультуры (Черфас, Емельянова, 1984; Рекубратский и др., 1989).

Актуальность дальнейших исследований карасекарпов, ставших предметом настоящей работы, определяется двумя основными причинами:

(1) Диплоидные и триплоидные карасекарпы, сочетающие в себе ценные свойства родительских видов – быстрый рост карпа и устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды серебряного карася, являются перспективным объектом пресноводной прудовой, пастбищной и рекреационной аквакультуры. Многолетняя эффективная селекция диплоидных гибридных самок на повышение плодовитости позволяет рассматривать карасекарпов в качестве новой породы, готовой к прохождению процедуры апробации с получением в Госсорткомиссии РФ патента на новое селекционное достижение и его допуска к использованию в аквакультуре.

(2) Карасекарпы, диплоидные и триплоидные самки которых продуцируют нередуцированные гаметы, рассматриваются нами в качестве модели полиплоидной эволюции низших позвоночных, результатом которой является возникновение тетраплоидных бисексуальных видов. Возникновению таких видов путем последовательной гибридизации препятствуют определенные ограничения, связанные, в частности, с фертильностью диплоидных и триплоидных гибридов. Изучение карасекарпов позволяет понять, насколько реальна гипотеза происхождения тетраплоидных видов.

Цели и задачи исследования. Цель настоящей работы заключалась во всестороннем изучении биологических и рыбохозяйственных свойств гибридов между серебряным карасем и карпом.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Изучить устойчивость диплоидных и триплоидных карасекарпов (G, F_{bk}, F_{bск}) к дефициту кислорода.

2. Изучить особенности питания карасекарпов при выращивании их в прудах совместно с карпом.

3. Изучить рыбохозяйственные свойства (активность питания личинок, жизнеспособность, скорость роста, рыбопродуктивность) диплоидных и триплоидных карасекарпов при выращивании их в прудах до товарного возраста.

4. Определить основные направления рыбохозяйственного использования диплоидных и триплоидных карасекарпов.

5. Изучить репродуктивные свойства диплоидных самок карасекарпа шестого и седьмого поколения гиногенеза (G₆ и G₇), отобрать лучших по комплексу признаков и получить гиногенетические потомства следующих поколений.

6. Изучить фертильность возвратных триплоидных гибридов на серебряного карася и карпа (F_{bk} и F_{bск}); получить тетраплоидное потомство.

7. Подготовить заявку на апробацию нового селекционного достижения - породы карасекарпа черфас.

Научная новизна. Впервые изучена устойчивость гибридов серебряного карася с карпом к дефициту кислорода в зависимости от доли наследственности серебряного карася у разных гибридных форм. Обнаружено, что возвратные триплоидные гибриды на серебряного карася F_{bск} способны длительно выживать в бескислородной среде.

Впервые изучена активность питания личинок карасекарпа в сравнении с карпом, показана положительная корреляция между активностью питания личинок и рыбопродуктивностью сеголетков. Впервые изучены особенности питания сеголетков различных форм карасекарпа при выращивании их в прудах. Обнаружено, что сеголетки карасекарпа по сравнению с карпом обладают более высокой поисковой способностью, спектр питания карасекарпов более разнообразен. Сделан вывод о

возможности получения дополнительной продукции при выращивании карасекарпов и карпа в поликультуре.

Впервые изучены скорость роста и жизнеспособность всех трех форм карасекарпов при совместном и раздельном выращивании на первом и втором годах жизни в сравнении как с карпом, так и серебряным карасем. Определены направления рыбохозяйственного использования карасекарпов. Сформулирован принцип репродуктивного тупика, в соответствии с которым можно регулировать численность карасекарпов в водоеме при пастбищном выращивании.

Впервые получены диплоидные карасекарпы седьмого и восьмого гиногенетических поколений, изучены репродуктивные свойства диплоидных самок шестого и седьмого гиногенетических поколений G₆ и G₇.

Впервые показана фертильность самок триплоидных возвратных гибридов на карпа F_{6к}, от которых впервые получено тетраплоидное потомство. Сделан вывод о том, что плодовитость триплоидных самок карасекарпа улучшается, если они получены от диплоидных самок карасекарпа, прошедших длительное гиногенетическое воспроизводство.

Обоснованность и достоверность полученных результатов подтверждается достаточным числом проведенных исследований, большим числом изученных особей, необходимым числом повторностей опыта. Результаты статистически обработаны (программа Statistica 6.0) и сопоставлены с данными мировой литературы.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Работы с карасекарпами, получение плодовитых диплоидных и триплоидных форм, а также тетраплоидного потомства являются экспериментальным подтверждением гипотезы происхождения тетраплоидных видов рыб путем последовательной гибридизации.

Материалы, полученные при подготовке диссертационной работы, легли в основу заявки на патент на новое селекционное достижение – породу карасекарп и допуск к ее использованию в аквакультуре.

Основные положения, выносимые на защиту. (1) Диплоидная гиногенетическая и триплоидные формы карасекарпа (G, F_{6к}, F_{6ск}) – новые перспективные объекты пастбищной и прудовой аквакультуры, отличающиеся высокой жизнеспособностью и позволяющие получать дополнительную продукцию по сравнению с традиционными объектами аквакультуры – карпом и серебряным карасем.

(2) Клональная селекция диплоидных гибридных самок на повышение плодовитости является весьма эффективной и приводит к улучшению показателей репродуктивной способности у полученных от них триплоидных самок карасекарпа F_{6к} и F_{6ск}.

(3) Диплоидно-полиплоидный ряд карасекарпов можно рассматривать как лабораторную модель возникновения полиплоидных однополых форм и тетраплоидных бисексуальных видов у рыб.

Реализация и внедрение результатов исследования. Практический результат исследования – порода карасекарпа черфас активно внедряется в аквакультуру европейской части РФ, посадочный материал карасекарпов пользуется большим спросом у потребителей.

Личный вклад автора. Соискатель самостоятельно выполнил работы по изучению биологических и рыбохозяйственных свойств карасекарпов, провел отбор по плодовитости среди диплоидных самок карасекарпа шестого и седьмого поколений гиногенеза, самостоятельно получил новые гиногенетические потомства гибридов седьмого и восьмого поколений гиногенеза. Получил и изучил репродуктивные свойства триплоидных гибридов, получил и изучил тетраплоидное потомство.

Апробация работы. Результаты работы были доложены:

на Международном симпозиуме: «Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата» 16-18 апреля 2007, Астрахань, Россия.

на Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения В. С. Кирпичникова «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб» Санкт-Петербург, 10-12 сентября 2008.

на Международном симпозиуме Aquaculture Europe, 2008, Krakow, Poland, September 15-18, 2008.

на Международной научной конференции «Генетика популяций: прогресс и перспективы», Звенигородская биостанция, 17-21 апреля 2017 г.

на заседаниях ученого совета ВНИИПРХ по рассмотрению выполнения научно-исследовательской работы.

Публикации. По результатам исследования опубликовано 10 печатных работ, в том числе 3 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 1 публикация – соавторство в монографии.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 156 стр. машинописного текста, включает 30 таблиц и 18 рисунков. Список литературы – 313 источников. Диссертация состоит из следующих разделов: «Введение», «Обзор литературы» (глава 1), «Материал и методика» (глава 2), пяти глав, описывающих результаты исследования (главы 3-7), «Заключение», «Выводы» и «Список литературы».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Эта глава содержит обзор литературы, посвященный следующим проблемам:

- 1.1. Гибридизация. Общие понятия
- 1.2. Биологические эффекты гибридизации
- 1.3. Естественная гибридизация
- 1.4. Гибридизация и сельское хозяйство
- 1.5. Гибридизация в рыбоводстве
- 1.6. Нередукция гамет и плодовитость возвратных триплоидных гибридов у рыб
- 1.7. Возможный механизм возникновения тетраплоидных бисексуальных видов
- 1.8. Искусственная гибридизация карася с карпом.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал

Работа выполнена в лаборатории генетики и селекции рыб Всероссийского научно-исследовательского института пресноводного рыбного хозяйства (ВНИИПРХ) и на Опытном селекционно-племенном хозяйстве ВНИИПРХ «Якоть» (ОСПХ «Якоть»), расположенном в поселке Рыбное Дмитровского района Московской области.

Материалом для исследований послужили: разновозрастные особи диплоидных гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio* Bloch.) и карпа (*Cyprinus carpio* L.) шестого, седьмого и восьмого гиногенетического поколения (G6, G7, G8); возвратные триплоидные гибриды на карпа и серебряного карася (соответственно F_{6к}, F_{6ск})

На рис 1. представлена общая схема работы с карасекарпами, которые выполняются в лаборатории генетики и селекции рыб ВНИИПРХ с конца семидесятых годов прошлого века.

Методы

Для генетической инактивации спермиев при получении гиногенеза использовали коротковолновое УФ-излучение.

Активность питания личинок определяли в первые два дня после перехода на внешнее питание. По 100 экземпляров помещали в чашки Петри, в которые добавляли избыточное количество сухих яиц рачка *Artemia salina*. Через 30 мин личинок фиксировали.

Устойчивость рыб к гипоксии определяли при температурах 20 и 5⁰С. Рыб помещали в респирометр, где у них развивалась аутогенная гипоксия. Рыб из разных групп тестировали совместно или отдельно.

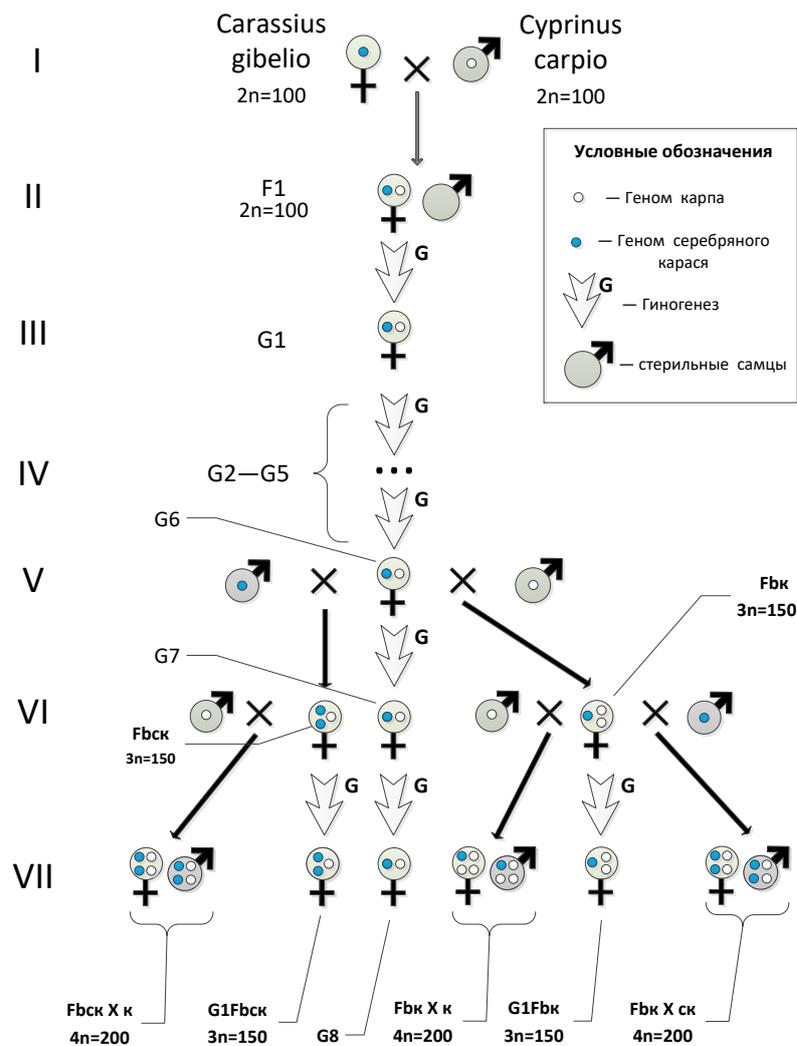


Рис. 1. Общая схема работ с гибридами серебряного карася и карпа. Селекция на улучшение плодовитости и получение тетраплоидного бисексуального потомства.

- I. Обычное скрещивание: ♀ серебряного карася (двуполая форма) x ♂ карпа;
- II. В потомстве F1 самцы стерильны, самки частично плодовиты и способны продуцировать нередуцированные диплоидные яйцеклетки;
- III. Получение первого поколения гиногенетического потомства от диплоидных гибридных самок. В ряду гиногенетических поколений происходит быстрое улучшение репродуктивной функции;
- IV. В ряду гиногенетических поколений происходит быстрое улучшение репродуктивной функции;
- V. Скрещивания диплоидных гибридных самок шестого поколения гиногенеза (G6) с самцами родительских видов.
- VI. Возвратное потомство (при скрещивании с самцом карася – Fbck, с самцом карпа – Fbk) триплоидно, самцы полностью стерильны, а самки ограничено плодовиты, часть из них способна продуцировать нередуцированные триплоидные яйцеклетки; скрещивание с самцами родительских видов; получение седьмого поколения гиногенеза.
- VII. Тетраплоидное потомство, получено от скрещивания самок Fbck с самцами карпа (генотип представлен двумя геномами серебряного карася и двумя геномами карпа); от скрещивания самок Fbk с самцами карпа (генотип представлен тремя геномами карпа и одним геномом серебряного карася); от скрещивания самок Fbk с самцами серебряного карася (генотип представлен двумя геномами серебряного карася и двумя геномами карпа). Потомство бисексуально, представлено самками и самцами. Установлено, что тетраплоидные самки, полученные от скрещивания ♀Fbck x ♂карпа, фертильны и способны продуцировать редуцированные диплоидные (относительно родительских видов) яйцеклетки. Получить плодовитых самцов пока не удалось; гиногенетическое воспроизводство триплоидных возвратных гибридов с получением первого поколения гиногенеза G1Fbck и G1Fbk; получение восьмого поколения гиногенеза G8

При изучении питания сеголетков в прудах рыб отлавливали за один час до кормления комбикормом, через 1 час после кормления и через 8 часов после кормления. Индексы пищевого сходства определяли по Шорыгину (1952).

Рыбоводные свойства карасекарпов изучали при совместной или отдельной посадке с карпом.

Для определения плоидности подсчитывали число хромосом на метафазных препаратах из клеток почки, подготовленных по стандартной методике.

ГЛАВА 3. ОТНОШЕНИЕ ГИБРИДОВ К ДЕФИЦИТУ КИСЛОРОДА

Время выживания карасекарпов после понижения содержания кислорода до критических величин значительно больше, чем у карпа. Длительность выживания рыб в зависимости от типа тестирования (совместная или отдельная посадка) и температуры представлены на рис. 2. Время выживания рыб в опыте зависит от температуры: при температуре зимовки (5°C) она значительно больше, чем при 20°C.

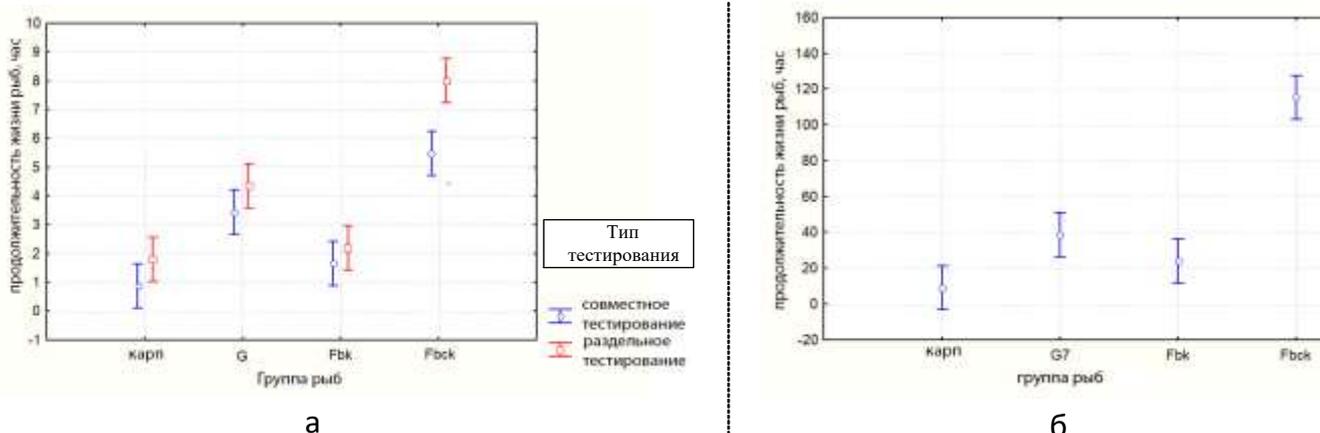


Таблица дисперсионного анализа для опыта (а)

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Группа рыб	178,6	3	59,53	83,56	0,001
Тип тестирования	14,8	1	14,79	20,76	0,001
Группа рыб*тип тестирования	5,9	3	1,95	2,74	0,059

Таблица дисперсионного анализа для опыта (б)

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Группа рыб	188	3	6263,0	110,7	0,001

Рис. 2. Продолжительность выживания карасекарпов и карпа после снижения содержания кислорода до критической величины (1,3 мг/л); а) тестирование при 20°C; б) – при 5°C. На рисунках указаны средние величины и их дисперсии.

Карасекарпы обладают способностью переключаться на адаптационные механизмы, свойственные рыбам рода *Carassius* в условиях отсутствия кислорода, и чем выше у них доля наследственности серебряного карася, тем сильнее проявляется работа этих механизмов.

Повышенная устойчивость к дефициту кислорода является ценным рыбохозяйственным свойством карасекарпов, благодаря которому их можно успешно выращивать в водоемах, где имеют место летние или зимние заморы.

ГЛАВА 4. ПИТАНИЕ СЕГОЛЕТКОВ КАРАСЕКАРПА В ПРУДАХ

Сравнение питания карасекарпов и карпа проводили по индексам пищевого сходства, которые характеризуют степень конкуренции рыб в поликультуре (табл. 1). Наибольшие различия спектров питания естественной пищей имеет пара Fвск - карп (21,6%), конкуренция между другими гибридами и карпом более выражена (41,6 – 57,8%). Конкуренция между гибридами и карпом ночью меньше, чем в течение дня.

Карасекарпы при более высокой поисковой активности доминировали над карпом при питании животными организмами и фитопланктоном, а также потребляли меньше комбикорма.

Таблица 1. Индексы пищевого сходства (%) между разными формами карасекарпов и между карпом и карасекарпами до кормления и через 8 час после кормления.

Группа	До кормления	После кормления	Среднее	Группа	До кормления	После кормления	Среднее
G7	26,32	56,77	41,55	карп	40,44	60,3	50,37
Fвск				G7			
G7	44,97	66,15	55,56	карп	11,48	40,73	26,10
Fвск				Fвск			
Fвск	49,58	66,00	57,79	карп	46,18	49,85	48,02
Fвск				Fвск			

ГЛАВА 5. РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ КАРАСЕКАРПОВ

Активность питания личинок карасекарпа и карпа

Активность питания личинок карпа и карасекарпов представлена на рис. 3.

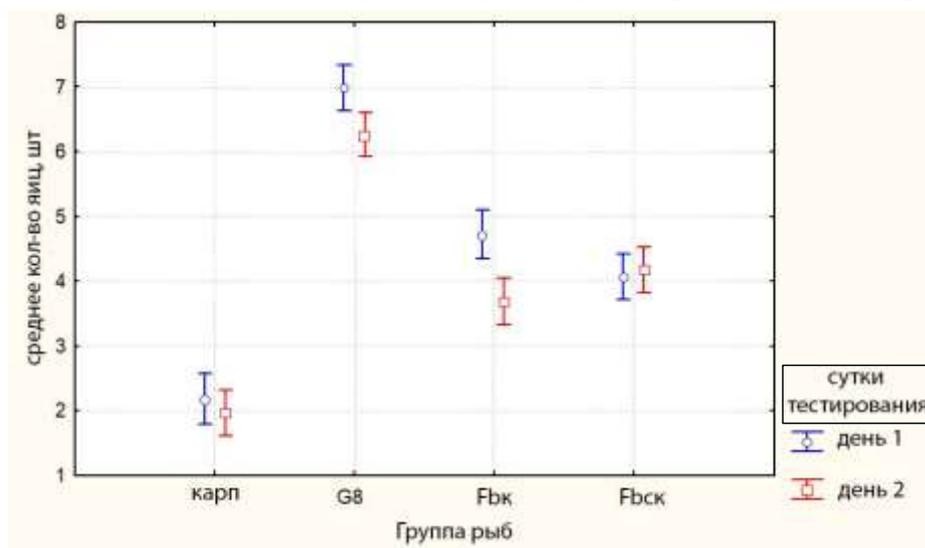


Таблица дисперсионного анализа для активности питания личинок

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Группа рыб	6167,0	3	2056,0	2056,0	0,001
Сутки тестирования	131,0	1	131,0	131,0	0,001
Группа рыб*сутки тестирования	114,0	3	38,0	3,8	0,01

Рис. 3. Активность питания (среднее число заглоченных яиц *Artemia salina*) личинок карасекарпа и карпа на вторые и третьи сутки после перехода на плавание.

Количество заглоченных яиц и доля питавшихся личинок были наивысшим у G₈, худшие показатели - у личинок карпа ($p < 0,05$).

В табл. 2. представлены результаты корреляционного анализа между показателями активности питания личинок и продуктивностью сеголетков. Положительная корреляция указывает на возможность группового отбора карасекарпов по продуктивности на ранних стадиях онтогенеза.

Таблица 2. Результаты корреляционного анализа показателей активности питания личинок и рыбопродуктивности сеголетков.

Сравниваемые признаки	Коэф. корр. Спирмена	P
% питавших личинок - % выживших сеголетков	0,440	0,03
Среднее кол-во яиц заглоченных питавшимися личинками - % выживших сеголетков	0,474	0,019
Среднее кол-во яиц, заглоченных всеми личинками - рыбопродуктивность сеголетков	0,531	0,007
% питавшихся личинок - рыбопродуктивность сеголетков	0,620	0,001
Среднее кол-во яиц заглоченных питавшимися личинками - рыбопродуктивность сеголетков	0,474	0,019

Выращивание сеголетков.

Опыты по выращиванию сеголетков проводили на протяжении нескольких летних сезонов. В одном из опытов гибридов каждой из трех форм (F₆k, F₆ск и G₇) выращивали совместно с карпом в трехкратной повторности (рис. 4), в другом опыте (рис 5) гибридов F₆k выращивали совместно с карпом в восьмикратной повторности. В обоих опытах выживаемость гибридов разных форм была выше, чем у карпа, масса – выше или примерно равна массе карпа, а рыбопродуктивность – всегда выше, чем у карпа.

В табл. 3 даны результаты опытов по совместному выращиванию сеголетков карасекарпов и карпа в неблагоприятных условиях, аналогичных условиям пастбищной аквакультуры (отсутствие мелиорации и искусственного кормления, наличие сорной рыбы и хищников). Здесь преимущества различных групп карасекарпа перед карпом становятся особенно заметными.

Зимостойкость

В возрасте сеголетков карасекарпы проявили более высокую выживаемость во время зимовки по сравнению с карпом. Среди разных форм гибридов лучшей зимостойкостью обладают годовики F₆ск, имеющие наибольшую долю наследственности серебряного карася.

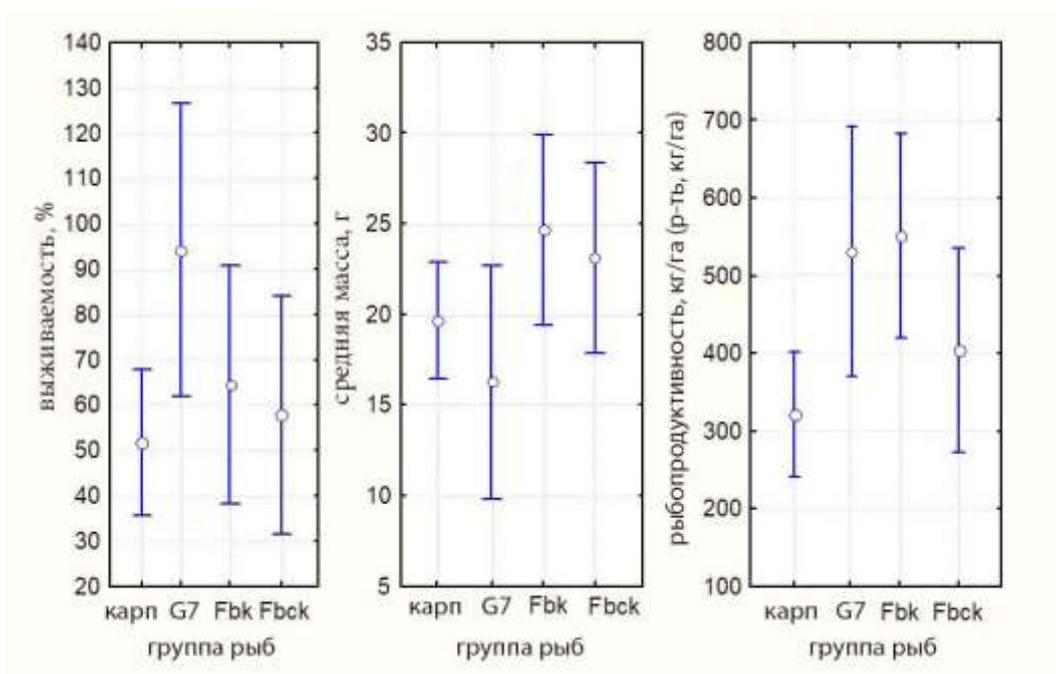


Таблица дисперсионного анализа

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	2958,0	3	986,1	2,252	0,133
Средняя масса, г	112,0	3	37,34	2,136	0,149
Рыбопродуктивность, кг/га	151E3	3	504E2	3,342	0,056

Рис 4. Результаты опыта по совместному выращиванию в прудах сеголетков карасекарпа Fbk, Fbck, G7 и карпа с трехкратной повторностью.

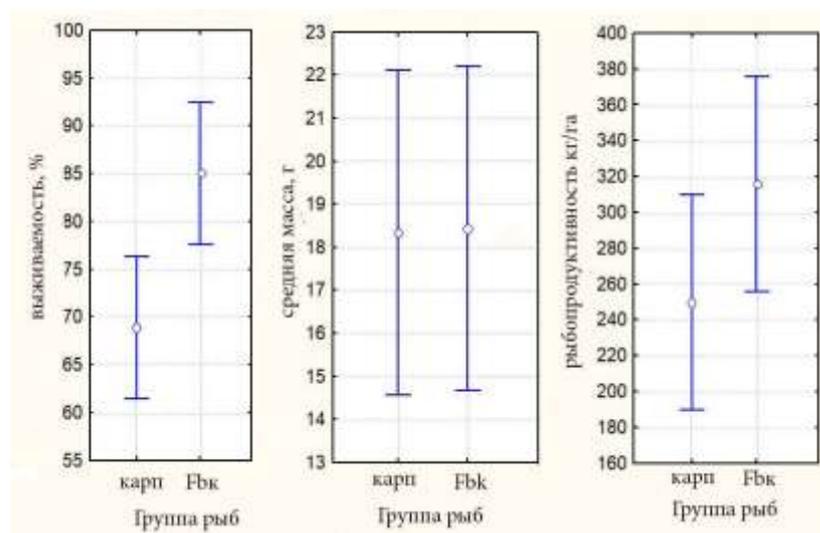


Таблица дисперсионного анализа

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	1042,0	1	1042,0	10,77	0,005
Средняя масса, г	0,04	1	0,04	0,002	0,969
Рыбопродуктивность, кг/га	174002	1	174002	2,774	0,118

Рис. 5. Результаты опыта по совместному выращиванию в прудах сеголетков карасекарпа Fbk и карпа с восьмикратной повторностью.

Таблица 3. Рост и выживаемость сеголетков различных групп карасекарпа, карпа и амурского сазана в неблагоприятных условиях выращивания.

№ опыта	Группа рыб	Выловлено			Рыбопродуктивность, кг/га
		шт.	%	Средняя масса, г	
1	G ₈	830	8,3	64,0	129,6
	Сазан	20	0,2	161,0	7,8
2	F _{бск}	2730	27,3	51,0	316,4
	Карп	885	8,85	45,0	90,5
3	F _{бк}	117	1,17	115,0	32,0
	Карп	25	0,25	149,0	8,9
4	G ₈	2200	22,0	27,0	132,0
	Карп	3170	31,7	14,7	103,5

Выращивание двухлетков и трехлетков

При изучении рыбохозяйственных свойств двухлетков установлено следующее (результаты некоторых опытов представлены на рис. 6). Во всех опытах выживаемость карасекарпов оказалась выше выживаемости карпа. По скорости роста гибриды F_{бск} заметно отстали от карпа, однако росли в два раза быстрее серебряного карася. Карп также рос быстрее диплоидных гиногенетических гибридов (на 20%) и триплоидных гибридов F_{бк} (на 15%). В условиях ограниченного питания комбикормом гибриды F_{бк} достоверно опередили карпа по удельной скорости роста. Большая конечная масса двухлетков карпа в этом опыте объясняется различиями в массе годовиков в начале опыта (карпы 30 г, гибриды – 13 г).

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

Направления рыбохозяйственного использования карасекарпов

Триплоидные карасекарпы могут быть с успехом использованы в качестве объектов прудового выращивания в тех случаях, когда карп показывает пониженную выживаемость (за счет болезней, заморных условий и т.п.). Представляется перспективным использование гибридов для пастбищной аквакультуры, а также для зарыбления водоемов комплексного назначения, ирригационных, очистных, сельскохозяйственных и т.д., которые в настоящее время еще слабо освоены в рыбоводном отношении. Совместное выращивание триплоидных гибридов в поликультуре с карпом позволяет увеличить рыбопродуктивность за счет более полного использования естественной кормовой базы.

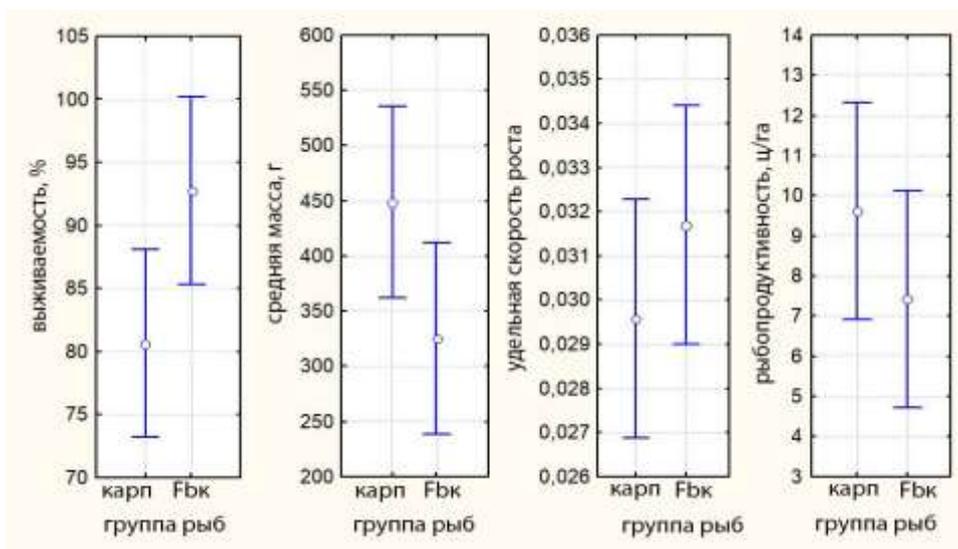


Таблица дисперсионного анализа для опыта а)

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	588,1	1	588,1	6,12	0,03
Средняя масса, г	614E2	1	614E2	4,7	0,048
Удельная скорость роста	0,0001	1	0,0001	1,41	0,25
Рыбопродуктивность, ц/га	19,14	1	19,14	1,5	0,24

б

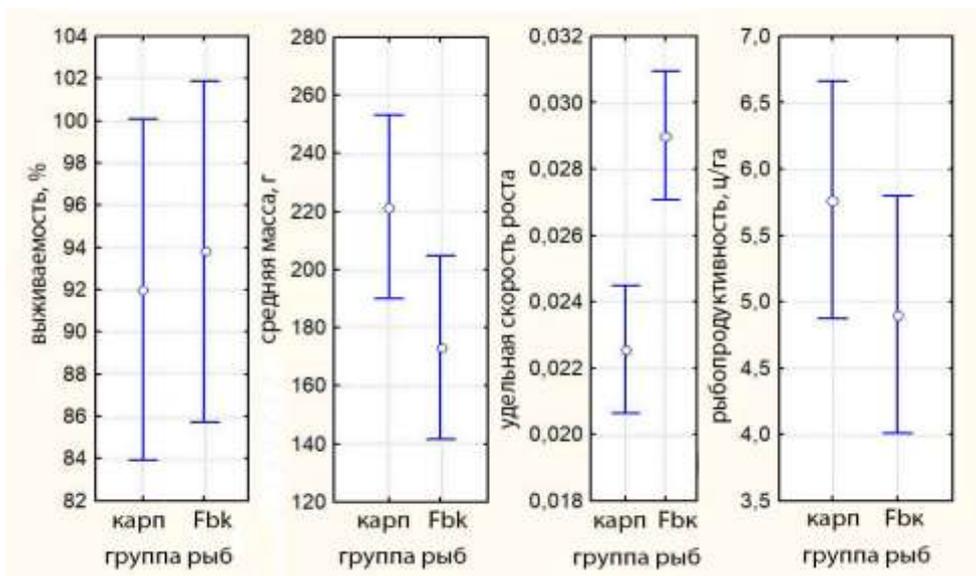


Таблица дисперсионного анализа для опыта б)

Эффект	SS	N-1	MS	F	p
Выживаемость, %	4,86	1	4,86	0,192	0,684
Средняя масса, г	3514	1	3514	9,03	0,04
Удельная скорость роста	0,0001	1	0,0001	42,68	0,003
Рыбопродуктивность, ц/га	1,127	1	1,127	3,62	0,13

Рис. 6. Результаты совместного выращивания двухлетних карасекарпов Fbk и карпа.

а) Опыт при хорошем уровне кормления, восьмикратная повторность;

б) Опыт при низком уровне кормления, трехкратная повторность.

Перспективно выращивание триплоидных гибридов Гбск вместо серебряного карася в заморных немелиорированных водоемах. Гибридов можно использовать для зарыбления неспускных водоемов, так как их стерильность позволит избежать бесконтрольного нереста.

Гибриды серебряного карася с карпом представляют хорошую альтернативу сазану и карпу в качестве объекта пастбищной аквакультуры в водоемах Центральной и Южной части Российской Федерации, нуждающихся в реконструкции ихтиофауны и повышении рыбопродуктивности. Обычно карп или сазан предлагаются для зарыбления, когда в водоеме имеет место недостаток численности аборигенных рыб-бентофагов или необходимо повысить рыбопродуктивность водоема за счет вселения более продуктивных видов. Однако возможности производства посадочного материала волжского сазана весьма ограничены, а зарыбление открытых водоемов бассейна Волги культурным карпом нежелательно из-за возможной его гибридизации с волжским сазаном и, как следствие, засорения популяции последнего. Использование стерильных форм карасекарпов снимает это ограничение.

Производство рыбопосадочного материала карасекарпов (сеголетков, годовиков, двухлетков) экономически более выгодно, чем производство рыбопосадочного материала карпа или сазана. Таким образом, можно рекомендовать рыбопосадочный материал стерильных форм карасекарпов для реконструкции ихтиофауны водоемов пастбищной аквакультуры в качестве альтернативы культурному карпу, волжскому сазану или серебряному карасю.

Однако имеющаяся в нашем распоряжении диплоидная плодовитая форма карасекарпа открывает еще один способ реконструкции ихтиофауны, который мы назвали способом репродуктивного тупика. Использование стерильных форм полностью исключает вероятность бесконтрольного нереста, однако требует регулярного пополнения их численности в водоеме, что увеличивает стоимость мелиоративных работ. Возможен другой вариант: зарыблять водоемы посадочным материалом (личинками, сеголетками или годовиками) плодовитой диплоидной формы карасекарпа. После достижения половой зрелости самки карасекарпа будут участвовать в нересте с самцами серебряного карася и/или сазана (карпа). Высокая плодовитость диплоидных самок обеспечит достаточно высокую численность потомства. Следует отметить, что в водоемах юга России в настоящее время отмечается экспансия двуполой формы серебряного карася, излишняя численность которого часто нежелательна.

В результате в водоеме при регулярном нересте диплоидных самок карасекарпа будут воспроизводиться его стерильные триплоидные формы, обладающие высокой жизнеспособностью и адаптированные к условиям данного водоема. Однако продолжительность самостоятельного воспроизводства гибридов будет ограничена только

одной генерацией плодовитой формы. Без своевременного ее пополнения популяция карасекарпов в водоеме через несколько лет будет исчерпана. Очевидно, что такая ситуация дает возможность регулировать численность карасекарпов в водоеме за счет манипулирования количеством посадочного материала диплоидной плодовитой формы.

ГЛАВА 6. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ СЕРЕБРЯНЫМ КАРАСЕМ И КАРПОМ

Плодовитость диплоидных гиногенетических самок карасекарпа G₆ и G₇ изучали на протяжении нескольких нерестовых сезонов. У обоих поколений гибридов наблюдались достаточно стабильные показатели репродуктивной способности. Количество самок, отдавших икру в ряде случаев доходило до 100%. Изменчивость диплоидных самок карасекарпа шестого и седьмого поколений гиногенеза по показателям рабочей плодовитости и качества икры оказалась довольно низкой.

В табл. 4 приведены показатели репродуктивной способности диплоидных самок карасекарпа шестого поколения гиногенеза (наши данные) в сравнении с показателями самок более ранних поколений селекции [Рекубратский и др., 2012]. Отбор на протяжении шести поколений привел к значительному улучшению таких показателей, как количество фертильных рыб и масса икры на 1 кг веса самки. У самок G₃–G₇ относительная масса продуцируемой ими икры достигла значений, близких к таковым у карпа (130–170 г/кг). В ряду поколений существенно возросла также выживаемость зародышей в гиногенетическом и возвратном потомстве.

Таблица 4. Репродуктивные показатели диплоидных гиногенетических самок карасекарпов разных поколений.

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

Примечание. Данные по поколениям F₁–G₅ по: Рекубратский и др., 2012, G₆ - собственные данные.

ГЛАВА 7. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТРИПЛОИДНЫХ ВОЗВРАТНЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ СЕРЕБРЯНЫМ КАРАСЕМ И КАРПОМ

Один из ключевых вопросов полиплоидной эволюции связан с плодовитостью триплоидных гибридов. Понятно, что плодовитость триплоидов должна быть достаточно частым, а не исключительным явлением, иначе становление тетраплоидных видов путем последовательной гибридизации в большинстве случаев было бы маловероятным.

Как известно, большинство вновь возникающих триплоидов стерильны. С другой стороны, в диплоидно-полиплоидных однополых комплексах рыб в норме плодовитые триплоидные формы являются постоянными и главными членами [Васильев, Васильева, 2010]. К настоящему времени известно несколько искусственно полученных гибридов, у которых самки продуцируют диплоидные яйцеклетки, а в возвратных скрещиваниях возникают триплоиды. Жизнеспособное потомство от триплоидных самок удалось получить только в 5 случаях из 14. В большинстве случаев триплоидные самки были или сами стерильны, или нежизнеспособным оказывалось их потомство.

Таким образом, новые данные о плодовитости либо стерильности триплоидных гибридов могли бы внести большую ясность относительно того, насколько универсальна гипотеза последовательной гибридизации при возникновении тетраплоидных таксонов.

В настоящей главе приводятся результаты изучения репродуктивных свойств триплоидных гибридов F_{bc}k и F_bk, полученных при возвратном скрещивании самок G₆ с самцами серебряного карася и карпа. При изучении большого числа таких же гибридов, но полученных от самок F₁ и G₁, среди гибридов F_bk не было найдено ни одной плодовитой особи, а среди гибридов F_{bc}k обнаружены единичные частично-плодовитые самки [Черфас, 1980; Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994].

Репродуктивные особенности возвратных гибридов на серебряного карася

Репродуктивные показатели триплоидных возвратных гибридов на серебряного карася F_{bc}k оказались невысокими, однако они улучшились в первом поколении гиногенеза G₁(F_{bc}k).

Репродуктивные особенности триплоидных возвратных гибридов на карпа

Первая попытка получить половые продукты была предпринята у карасекарпов F_bk пятигодовалого возраста в 2011 г. Весной у самцов был хорошо заметен брачный наряд, однако ни от одного из 20 самцов не удалось получить текучую сперму.

Двенадцать из 50 исследованных самок F_bk после гипофизарной инъекции отдали небольшое количество икры. Икра была очень разнородной по размеру, количество икринок в одном грамме примерно в два раза превышало этот показатель у карпа. Всю полученную икру соединили и осеменили спермой карпа. Оплодотворение был

невысоким (12%), однако часть эмбрионов развивалась до вылупления. Все предличинки оказались уродливыми и погибли вскоре после освобождения от оболочек.

В 2012 г. от шестигодовальных самок F_{bk} получили два потомства: гиногенетическое, осеменяя яйцеклетки генетически инактивированной спермой карпа, и возвратное, от скрещивания самок F_{bk} с самцами карпа. Выживаемость эмбрионов и личинок в обоих потомствах оказалась относительно невысокой, но, тем не менее, были выращены сеголетки, что является исчерпывающим доказательством жизнеспособности потомства триплоидных гибридных самок карасекарпа F_{bk}.

В 2013 г. от самок F_{bk} получили только возвратное потомство при скрещивании с самцами карпа. Выживаемость эмбрионов по сравнению с опытом предыдущего года увеличилась в два раза. По техническим причинам выращивание сеголетков организовать не удалось. В 2014 г. получено потомство и выращены сеголетки из возвратного потомства от скрещивания самок F_{bk} с самцами карпа.

Кариологический анализ показал (табл. 5, рис. 7), что среди рыб, полученных в 2012 г. в возвратном скрещивании триплоидных самок F_{bk} с самцами карпа, одна особь оказалась точным тетраплоидом (198 хромосом), две — анеуплоидами (162 и 165 хромосом) и две — точными триплоидами (143 и 151 хромосома). У рыб из гиногенетического потомства число хромосом было близким к триплоидному (141–149). Среди рыб генерации 2014 г. найдены две особи с тетраплоидным числом хромосом.

Таблица 5. Число хромосом у рыб из гиногенетического G₁(F_{bk}) и возвратного F_b(F_{bk} x к) потомств самок триплоидных гибридов F_{bk}.

Генерация и номер рыбы	Число пластинок	Число хромосом
возвратное потомство F_b(F_{bk} x к)		
№2 (2012)	5	162 ± 10,7
№3 (2012)	9	165 ± 18,7
№4 (2012)	10	198 ± 2,5
№5 (2012)	8	143 ± 4,6
№6 (2012)	1	151
№7 (2014)	10	201 ± 5
№8 (2014)	7	194 ± 4
Гиногенез G₁(F_{bk})		
№1 (2012)	5	141 ± 4,5
№2 (2012)	4	148 ± 3,7
№3 (2012)	4	149 ± 3

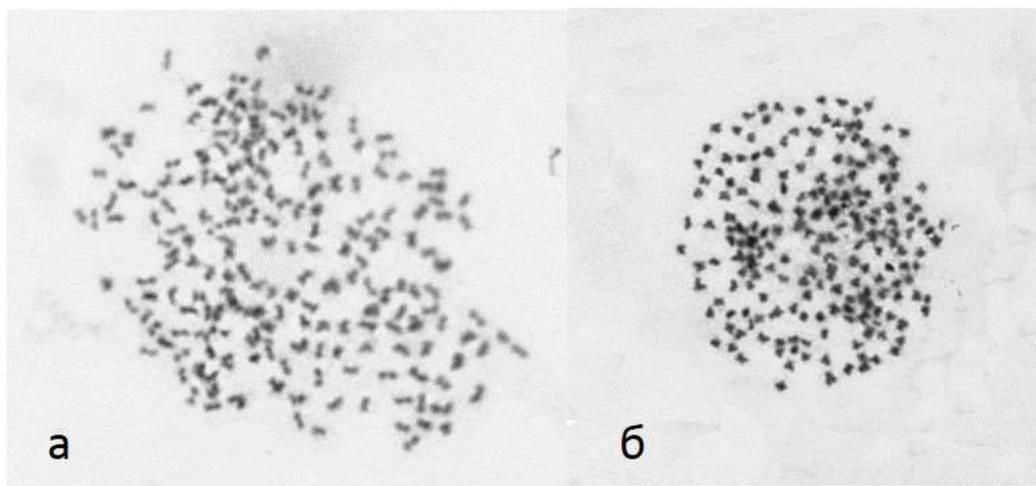


Рисунок 7. Метафазные пластинки с тетраплоидным набором хромосом у рыб из возвратного потомства самок триплоидных гибридов серебряного карася и карпа F_{6к}. а — генерация 2012 г., 200 хромосом; б — генерация 2014 г. 198 хромосом.

Сравнение показателей плодовитости триплоидных самок гибридов F_{6к} и F_{6к}, полученных или от диплоидных гибридных самок первого поколения (F₁), или шестого поколения гиногенеза (G₆), дано в табл. 6. Из таблицы следует, что показатели плодовитости триплоидных самок, полученных от диплоидных самок G₆, значительно улучшились по сравнению с потомством самок F₁.

Плодовитость триплоидных самок карасекарпов F_{6к} обнаружена впервые. Ранее, при исследовании нескольких сотен аналогичных гибридов, плодовитых рыб найти не удалось, из чего был сделан вывод об их полной стерильности [Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994]. Различие результатов, очевидно, связано с тем, что в настоящей работе триплоидное потомство получали от диплоидных гибридных самок, прошедших семь поколений воспроизводства (F₁, ..., G₆), в том числе шесть поколений гиногенеза.

Таблица 6. Показатели репродуктивной способности триплоидных (F₆) самок карасекарпа, полученных от диплоидных гибридных самок первого поколения (F₁) или шестого поколения гиногенеза (G₆)

Показатели плодовитости самок	Потомство самок F ₁		Потомство самок G ₆	
	♀♀F _{6к}	♀♀F _{6к}	♀♀F _{6к}	♀♀F _{6к}
Кол-во самок, отдавших икру, %	1	0	57	24
Относительная масса икры, г/кг	10	0	17	16
Выход личинок в потомстве, %	17	0	50	16

Примечание. Показатели самок F₁ – литературные данные [Черфас и др., 1989; Cherfas et al., 1994; Рекубратский и др., 2012]

Показано, что в раннем мейозе в ооцитах карасекарпов имеет место эндорепликация хромосом, которая приводит к сохранению диплоидного набора в

овулировавших яйцеклетках [Емельянова, 1984]. В F_1 и G_1 отмечена большая изменчивость самок по соотношению в их икре анеуплоидных и диплоидных яйцеклеток [Емельянова, Абраменко, 1982; Черфас и др., 1989]. От поколения к поколению у самок диплоидных гибридов улучшалась репродуктивная способность, в том числе уменьшалась доля анеуплоидных гамет [Рекубратский и др., 2012]. Можно предположить, что в ряду поколений среди диплоидных самок происходит отбор, направленный на улучшение способности к эндорепликации, которая становится более правильной и полной во все большей доле ооцитов.

Включение механизма эндорепликации в гибридных ооцитах вызывается отсутствием гомологов при попытке синапсиса. В диплоидном гибридном ооците гомологов нет вовсе, и эндорепликация включается достаточно часто. В триплоидном дигибридном ооците ситуация для включения эндорепликации менее благоприятна. Два генома из трех у такого гибрида принадлежит одному виду, т.е. две трети хромосом имеют своих гомологов и могли бы нормально конъюгировать. В этом случае включение эндорепликации должно быть затруднено. Действительно, большинство триплоидных гибридов, полученных от плодовитых гибридных самок, продуцирующих диплоидные яйцеклетки, оказались стерильными. Следует отметить, что во всех известных случаях стерильности триплоиды были получены от гибридных самок F_1 , т.е. от таких, у которых становление механизма эндорепликации только началось. Вполне возможно, что, если бы воспроизводство этих гибридов было продолжено на протяжении нескольких поколений, их триплоидное потомство оказалось бы плодовитым.

Когда механизм эндорепликации в диплоидных гибридных ооцитах уже прошел процесс «становления» (как у наших карасекарпов G_6), эндорепликация, по-видимому, имеет больше шансов включиться и в триплоидных ооцитах, обеспечивая триплоидным самкам плодовитость. Если в эндорепликацию включился только один непарный геном (сегментная эндорепликация), яйцеклетки будут диплоидными; если эндореплицированы все хромосомы всех трех геномов — триплоидными. Вероятно, возможны и промежуточные варианты эндоредупликации, в этом случае будут образовываться анеуплоидные яйцеклетки.

Как видно из результатов кариологического анализа, среди сеголетков из возвратного потомства были особи трех категорий: триплоиды, анеуплоиды (гипертриплоиды) и три тетраплоида. Обнаружение рыб с точным тетраплоидным числом хромосом указывает на то, что некоторая часть яйцеклеток, продуцируемых гибридами F_{bk} , является триплоидной.

Триплоидные особи в возвратном потомстве самок F_{bk} могли возникнуть двумя путями: (1) из диплоидных яйцеклеток при нормальном оплодотворении или (2) из

триплоидных яйцеклеток при спонтанной инактивации мужских хромосом (спонтанный гиногенез).

Триплоидные гибриды F₃ск, содержащие два генома серебряного карася и полученные от самок F₁ и G₁, как уже упоминалось, сразу оказались плодовитыми [Черфас и др., 1989]. В их потомстве от скрещивания с самцами карпа очень небольшая часть рыб оказалась тетраплоидной (200 хромосом), а большая — анеуплоидной (110 – 190 хромосом) [Cherfas et al., 1994].

Спонтанный гиногенез — явление вполне обычное для рыб; особенно легко хромосомы спермия исключаются в нередуцированных яйцеклетках [Гомельский, Рекубратский, 1990; Гомельский и др., 1988].

Таким образом, результаты настоящего исследования показывают, что ограничение, накладываемое стерильностью триплоидных гибридов на гипотезу последовательной гибридизации, не является достаточно серьезным. Воспроизводство диплоидных гибридов на протяжении нескольких поколений привело к улучшению плодовитости не только у них, но и у триплоидов. Такая же ситуация вполне может иметь место и у других триплоидных гибридов, ныне также считающихся стерильными.

Плодовитость триплоидов первого поколения невысока, однако есть все основания полагать, что при воспроизводстве в ряду поколений она будет значительно улучшена, как это показано для диплоидных гибридов, а также для триплоидов F₃ск. При улучшении плодовитости триплоидов увеличивается вероятность возникновения и становления бисексуальных тетраплоидных форм. Плодовитые тетраплоидные самки и самцы уже получены от триплоидных самок F₃ск [Cherfas et al., 1994; Рекубратский и др., 2012].

Частичная плодовитость триплоидных карасекарпов не должна служить серьезной причиной, препятствующей использованию их в качестве объектов пастбищной аквакультуры. И в настоящей работе, и ранее [Гомельский и др., 1988] показано, что тетраплоидные карасекарпы по сравнению с триплоидными и диплоидными обладают весьма низкой выживаемостью и медленным ростом. Даже если триплоидные карасекарпы, будучи выпущены в естественный водоем, смогут нереститься с самцами родительских видов, их тетраплоидное потомство будет иметь слишком мало шансов на выживание в конкурентных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование биологических и рыбохозяйственных свойств диплоидных и триплоидных гибридов серебряного карася и карпа. Работа выполнялась на протяжении десяти лет, с 2006 по 2016 год в лаборатории генетики и селекции рыб ВНИИ пресноводного рыбного хозяйства (ВНИИПРХ). Исходным материалом

служили самки карасекарпа шестого гиногенетического поколения. В ходе работы от этих самок были получены последовательно седьмое и восьмое поколения гиногенеза, а также возвратные гибриды на карпа и серебряного карася. От достигших половой зрелости триплоидных гибридов были получены гиногенетическое и возвратное потомства.

Материалы, полученные при подготовке диссертационной работы, легли в основу заявки на патент на новое селекционное достижение — породу карасекарп.

ВЫВОДЫ

1. Все формы карасекарпов, диплоидная гиногенетическая (G) и две триплоидные, одна из которых содержит два генома серебряного карася и один геном карпа (F_{bc}k), а другая — два генома карпа и один геном серебряного карася (F_{bc}k), благодаря своим рыбоводно-биологическим свойствам являются ценными объектами аквакультуры, имеющими ряд преимуществ перед традиционными объектами — карпом и серебряным карасем.
2. Среди разных форм карасекарпов устойчивость к дефициту кислорода тем выше, чем больше доля наследственности серебряного карася.
3. Самки триплоидных карасекарпов F_{bc}k, содержащие два генома карпа и один геном серебряного карася и полученные в возвратном скрещивании диплоидных самок шестого гиногенетического поколения G₆, оказались частично плодовитыми: от них было получено и выращено гиногенетическое, а в скрещивании с самцами карпа — возвратное потомство.
4. Уровень фертильности триплоидных карасекарпов F_{bc}sk и F_{bc}k (количество самок, способных давать икру после гипофизарных инъекций, количество продуцируемой икры) возрастает, если триплоидное потомство получено от диплоидных гибридных самок, прошедших длительное гиногенетическое воспроизводство.
5. Триплоидные гибридные самки F_{bc}k продуцируют анеуплоидные (гипотриплоидные) яйцеклетки, а также яйцеклетки с точным триплоидным числом хромосом.
6. В возвратном скрещивании триплоидных гибридных самок F_{bc}k с самцами карпа могут быть получены тетраплоиды.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ:

1. **Балашов Д. А.** Отношение гибридов карпа и серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch X *Cyprinus carpio* L.) к дефициту кислорода / **Д. А. Балашов**, А. В. Рекубратский // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51. – №. 8. – С. 641-645.
2. **Балашов Д. А.** О плодовитости триплоидных гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio*) с карпом (*Cyprinus carpio* L.) / **Д. А. Балашов**, А. В. Рекубратский, Л. Н. Дума и др. // Онтогенез – 2017. – Т. 48. – №. 6. – С. 405-412.
3. Рекубратский А. В. Триплоидные гибриды серебряного карася с карпом новый объект аквакультуры / А. В. Рекубратский, Е. В. Иванёха, **Д. А. Балашов** и др. // Вопросы рыболовства. – 2012. – №. 3. (51). – С. 626–643.

Статьи, опубликованные в других изданиях:

1. **Балашов Д. А.** Питание сеголетков гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio*) и карпа (*Cyprinus carpio* L.) в прудах совместно с карпом / **Д. А. Балашов**, Н. А. Тагирова // Сб. науч. тр. /Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. – Москва: ВНИИПРХ, 2011. – Вып. 86. – С. 75 – 84.
2. Рекубратский А. В. Рыбохозяйственные свойства гибридов серебряного карася с карпом / А. В. Рекубратский, **Д. А. Балашов**, Л. Н. Дума, Е. В. Иванеха, Е. В. Панкратьева, Н. В. Рекубратский // Тепловодн. аквакультура и биол. продукт. аридного климата / Межд. симп.: Мат-лы и докл., Астрахань, 16-18 апр., 2007. – Астрахань: АГТУ, 2007. – С. 141-144.
3. **Балашов Д. А.** Гибриды серебряного карася с карпом — новый объект аквакультуры / **Д. А. Балашов**, Л. Н. Дума, В. В. Дума и др. // Международная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения В. С. Кирпичникова «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб» Санкт–Петербург, сентябрь, 10-12, 2008. / Тез.докл. – С-Пб.: ГосНИОРХ, 2008. – С. 48–49.
4. Рекубратский А. В. Рыбохозяйственные свойства гибридов серебряного карася с карпом / А. В. Рекубратский, **Д. А. Балашов**, Л. Н. Дума и др. // Рыбоводство и рыбное хозяйство – 2008. – №. 2. – С. 19-21.
5. **Балашов Д. А.** О плодовитости триплоидных гибридов серебряного карася (*Carassius gibelio*) с карпом (*Cyprinus carpio* L.) / **Д. А. Балашов**, А. В. Рекубратский, Л. Н. Дума, Е. В. Иванеха, В. В. Дума // Генетика популяций: прогресс и перспективы / Материалы Международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (1936 – 2006) и 45-летию основания лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН (17-21 апреля 2017 г., Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова). – М.: Ваш Формат, 2017 – С. 15 –16.
6. Катасонов В. Я. Породы и кроссы карпа селекции ВНИИПРХ / В. Я Катасонов, А. В. Поддубная, А. В. Рекубратский, В. Н. Дементьев, В. М. Симонов, Л. А. Шарт, **Д. А. Балашов** // М.: ФГБНУ «ВНИИПРХ», 2015. – 39 с.
7. **Balashov D.** Assessment of hybrids between crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) and common carp (*Cyprinus carpio*) for freshwater aquaculture / **D. A. Balashov**, L. N. Douma, V. V. Douma et al. //Aquaculture Europe 2008 (Krakow, Poland, September 15-18, 2008). – European aquaculture society special publication. - №. 37, September 2008.