

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/323733701>

Оценка возможных причин изменений численности и половой структуры в популяциях серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch, 1783)

Article · March 2018

DOI: 10.7868/S0320965218010096

CITATIONS

0

READS

48

3 authors, including:



Smirnov Alexey

Russian Academy of Sciences

50 PUBLICATIONS 46 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Yulia V. Kodukhova

Russian Academy of Sciences

45 PUBLICATIONS 62 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



ВЛИЯНИЕ ПИЩЕВОГО И ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ НА ИЗБИРАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ РЫБ [View project](#)



Morphology of freshwater fish [View project](#)

УДК 574.3:57.042

ОЦЕНКА ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИН ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ И ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ (*Carassius auratus gibelio* Bloch., 1783)

© 2018 г. Ю. В. Герасимов*, А. К. Смирнов, Ю. В. Кодухова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
*e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 17.10.2016 г.

Широкая распространенность процессов увеличения численности и смены половой структуры в популяциях серебряного карася в водоемах, порою кардинально различающихся по своим экологическим показателям и сильно удаленных друг от друга (оз. Севан и Рыбинское водохранилище), свидетельствуют в пользу глобальных тенденций, затрагивающих целые климатические зоны. Претендовать на роль фактора, приведшего к таким изменениям, может возросшая температура среды обитания гидробионтов в ходе глобального потепления климата. При этом отмеченная в экспериментах высокая теплолюбивость и температурная устойчивость серебряного карася, а также его низкая чувствительность к недостатку кислорода дают ему определенные преимущества перед многими другими видами рыб, обитающими совместно с ним.

Ключевые слова: глобальное потепление, серебряный карась, численность, половая структура, температура.

DOI: 10.7868/S0320965218010096

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия во многих крупных пресноводных водоемах Понто-Каспийского региона значительно увеличилась численность серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch., 1783 (Actinopterygii: Cyprinidae) [1, 3, 9, 10, 22, 24, 26 и др.]. За 10–15 лет численность вида возросла настолько, что в местах, где прежде встречался лишь в единичных экземплярах, он стал объектом активного промысла. Одновременно с ростом численности во многих популяциях серебряного карася отмечаются быстрые изменения половой структуры, связанные с устойчивым увеличением в них относительного количества самцов от почти полного их отсутствия до состояния, когда доля самцов составляет $\geq 25\%$ [1, 10].

Причины резких изменений численности и половой структуры в популяциях серебряного карася до конца не выяснены [10]. Чаще всего возросшее количество самцов в популяциях данного вида объясняют нехваткой половых

партнеров из числа других видов рыб, необходимых для воспроизводства гиногенетических популяций серебряного карася [1, 9]. В таких условиях может происходить переопределение пола у некоторой части гиногенетических самок, что приводит к дальнейшему росту количества мужских особей в потомстве [9]. Возросшая антропогенная нагрузка на водоемы, ухудшившая их экологическое состояние, также может вызывать изменения, происходящие с популяциями данного вида [3, 21, 36]. Благодаря таким видовым качествам, как многократность нереста, широкий спектр питания и высокая резистентность к антропогенным загрязнителям, серебряный карась активно осваивает новые участки водоемов, в том числе и в результате высокой в последние годы промысловой смертности других массовых видов рыб [3]. В качестве еще одной причины, приводящей к росту численности и изменению половой структуры, указывается преднамеренное и непреднамеренное массовое вселение в рыбоводческих целях привозного двуполого серебряного карася, происходящего

из бассейна р. Амур. Данная форма серебряного карася дала вспышку численности и доминирует во многих пресноводных промысловых водоемах [3, 22, 26]. Это привело к значительному изменению баланса однополый и двуполой форм, выразившемуся в увеличении количества самцов, что отмечено рядом авторов [1, 8]. Однако причины, по которым вселенный двуполой карась стал замещать местного гиногенетического, также изучены слабо.

Рост численности и изменение половой структуры в популяциях серебряного карася рассмотрены на примере нескольких водоемов: Рыбинского водохранилища, небольших пойменных водоемов, расположенных в его прибрежье, и оз. Севан. Они различаются по гидрологическим условиям (равнинное мелководное водохранилище, еще более мелководные пойменные изолированные водоемы и горное глубоководное озеро) и по целому ряду экологических особенностей, прежде всего по трофности (эвтрофные и олиготрофный водоемы). Кроме того, в них разный видовой состав рыбного населения. Подбор столь неравнозначных водоемов был сделан для того, чтобы акцентировать внимание на общности происходящих процессов, затронувших обширную территорию Понто-Каспийского региона.

Цель работы – анализ возможных причин изменения численности и половой структуры в популяциях серебряного карася, обитающего в водоемах разного типа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Серебряного карася отлавливали в оз. Севан [7, 12, 25], Рыбинском водохранилище и пойменных водоемах с 2005 по 2015 г. [30].

Для получения данных по динамике численности карася в этот период применяли гидроакустический метод. Съёмки проводили в летний и осенний сезоны с научно-исследовательского судна “Гидролог” в рамках совместной российско-армянской экспедиции. Использовали эхолот для научных исследований SIMRAD EY-500 (Норвегия), частота 120 кГц с антенной SIMRAD ES-120–7C (расщепленный луч, несущая частота 120 кГц, ширина диаграммы направленности 7°). Данные анализировали в ПО Myriax EchoView 5.0.

В акватории Рыбинского водохранилища рыб ловили в канале, имеющем выход в водохранилище и расположенном у пос. Борок,

и пойменных водоемах, находящихся рядом с побережьем. Проанализирована 161 особь из акватории Рыбинского водохранилища. Из них для подробного морфологического анализа использовали 35 особей, по которым оценивали межпопуляционную дифференцировку карася, населяющего Рыбинское водохранилище и пойменные водоемы. Анализ динамики численности карася в исследуемый период проводили на основе данных промысловой статистики и учетных съемок Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН [30].

Рыб измеряли по общепринятой схеме [27]. Поскольку половой диморфизм у серебряного карася выражен довольно слабо [28], морфологические признаки анализировали на смешанном материале.

Определяли чешуйный индекс, который служит критерием, позволяющим судить о принадлежности серебряного карася к определенной экологической форме – тугорослой или быстрорастущей. Чешуйный индекс отражает отношение максимальной длины чешуйной пластины (расстояние от ее переднего края, закрепленного в теле, до свободного края) к ее наибольшей ширине [16].

Для обоснования одной из возможных причин роста численности серебряного карася в лабораторных условиях проводили эксперименты по определению температурных характеристик молоди (возраст 0+, 1, 1+), отловленной в Рыбинском водохранилище. Масса молоди варьировала от 4.2 до 15.5 г. Рыб акклимировали к трем температурам (4, 12 и 21 °С) в течение ≥ 10 сут. Верхние летальные температуры определяли при скоростях нагрева 1 °С/сут и 10 °С/ч в специально оборудованных экспериментальных аквариумах (подробное описание методики в работе [33]). Выявление температур, предпочитаемых молодь серебряного карася в возрасте 1+, проводили в экспериментальной термоградиентной установке в ходе длительного эксперимента (10 сут). Предоставляемый температурный диапазон составлял 15 °С – от 20 до 35 °С (подробное описание методики в работе [14]).

При статистической обработке данных использовали непараметрические методы (критерий Вилкоксона) для сравнения различий в температурных характеристиках рыб, адаптированных к различным температурам. Для определения межпопуляционной дифференцировки популяций серебряного карася из канала и пойменных водоемов на основании

морфологических признаков применяли метод главных компонент. Для оценки вклада признаков в общую дисперсию использовали факторный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Численность популяции. В Рыбинском водохранилище в течение достаточно продолжительного промежутка времени (с конца 50-х и до начала 90-х годов XX в.) численность серебряного карася находилась на очень низком уровне. С 1995 г. этот вид появился в уловах, но в незначительных количествах. По данным промышленной статистики, с 2005 г. его численность начала быстро увеличиваться и в 2013 г. промышленные уловы достигли 9 т [30]. В последнее время в водохранилище наблюдали устойчивый рост объемов вылова серебряного карася (рис. 1).

Исследования популяции карася оз. Севан также свидетельствуют о резком увеличении численности данного вида. Если в 1981–1983 гг. ловили единичных особей, то в середине 80-х годов XX в. карась уже попадался в виде прилова к основным промысловым видам, при этом его улов составлял до 1.5 т в год. В конце 80-х годов XX в. уловы выросли до 8 т, в 90-е годы — до 50 т, к 2005 г. годовой объем вылова карася достиг > 200 т, занимая второе место после сига [29]. Поскольку в последние десятилетия промысел на оз. Севан запрещен, динамику численности популяции данного вида можно отследить лишь по результатам гидроакустических исследований, которые показали, что серебряный карась — самый многочисленный вид рыб оз. Севан [12, 25] (рис. 2).

Соотношение полов в популяции. В начальный период освоения карасем оз. Севан его самцы составляли 0.2–0.3% численности самок [32, 35]. В течение 80-х годов XX в. их доля увеличилась незначительно (до 4% в 1990 г.). В 2010–2012 гг. доля самцов в оз. Севан колебалась в пределах 10–50% (в 2010 г. — в среднем 28%, в 2011 г. — 26%, в 2012 г. — 20%) [7, 11]. Самцы составляют в среднем 30–50% общего количества выловленных особей. Наибольшая доля самцов отмечена на затопленных при повышении уровня воды территориях, в бухтах и приустьевых участках притоков [7, 11, 32].

Поскольку численность серебряного карася в Рыбинском водохранилище долго оставалась на низком уровне, имеющиеся сведения о половой структуре популяции фрагментарны. За

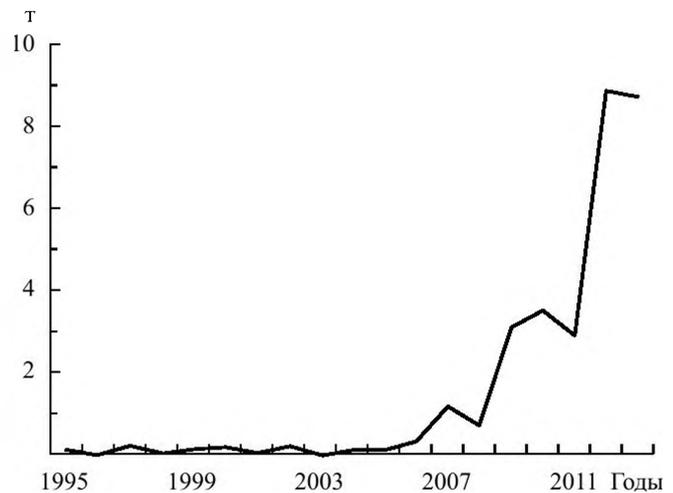


Рис. 1. Динамика промысловых уловов (т) серебряного карася в Рыбинском водохранилище с 1995 по 2013 г.

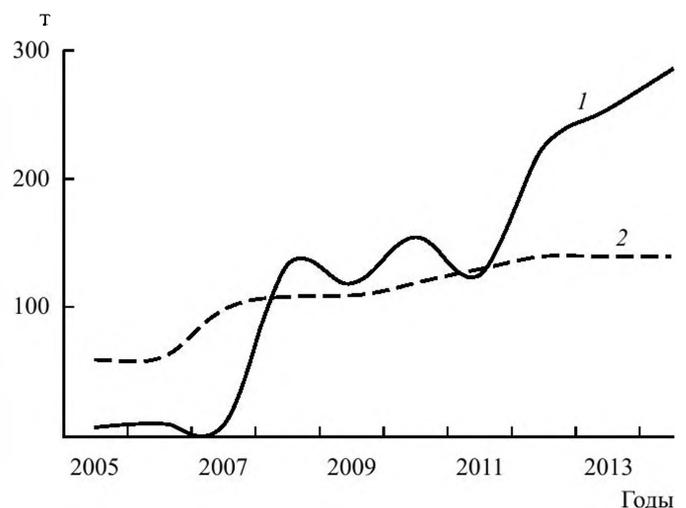


Рис. 2. Динамика ихтиомассы (т) карася (по данным гидроакустических исследований) в прибрежье (1) и пелагиали (2) оз. Севан в 2005–2014 гг.

период с 1969 по 2014 г. самцы составляли 7–38% общего количества выловленных особей. Однако при анализе этих данных следует учитывать, что зачастую они основаны на малых выборках из-за низкой численности вида, сохранявшейся долгие годы. В 2015 г. в зимовальных скоплениях карася отмечено максимальное количество самцов за все годы наблюдения — 43%.

Внутривидовые формы. Использование “чешуйного индекса” показало наличие в бассейне оз. Севан двух форм карася — высокотелой и низкотелой [7, 25]. Отношение наибольшей высоты к длине тела рыбы у высокотелой формы севанского карася составляет 0.47–0.50,

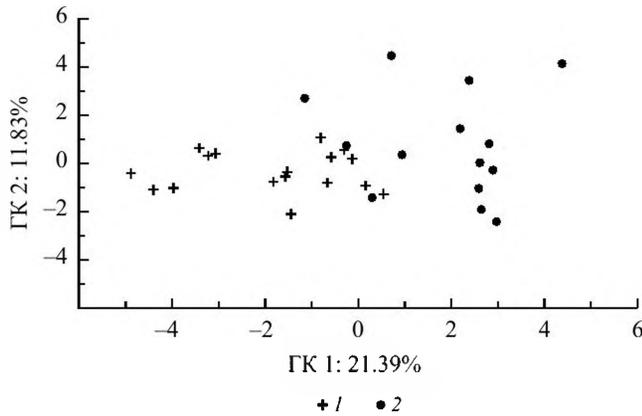


Рис. 3. Распределение особей серебряного карася на плоскости Главных компонент: 1 – Рыбинское водохранилище, 2 – пойменные водоемы.

у низкотелой – 0.39–0.41 [16, 17], отношение длины головы к длине тела у высокотелого карася ниже, чем у низкотелого (0.24 и 0.30, соответственно) [25].

Генетический анализ подтверждает наличие диплоидной гонохорической и триплоидной гиногенетической форм карасей [5]. В связи с этим интересен факт существования определенных морфологических и структурных различий между популяциями серебряного карася из водохранилища и изолированных пойменных водоемов, расположенных в непосредственной близости от него.

Для выявления межпопуляционной дифференцировки проведен анализ распределения исследованных особей карася в пространстве Главных компонент по 17 пластическим и 18 меристическим морфологическим признакам (рис. 3). Рыбы из пойменных водоемов (по первой ГК) отграничены от совокупности особей из канала Рыбинского водохранилища. Для оценки вклада признаков в общую дисперсию проведен факторный анализ морфометрических признаков, который показал, что треть общей дисперсии объясняется первыми двумя

Главными компонентами. По вкладу пластических признаков (длина основания спинного плавника, наибольшая и наименьшая высота тела) в первую ГК можно определить ее как “высокотелость–прогонистость”, тогда как на вторую ГК больше влияет количество чешуй в боковой линии.

Таким образом, обитание карася в изолированных от водохранилища пойменных водоемах привело к существенным изменениям его морфологии. Признаками такой изоляции могут служить темная окраска рыбы, высокая степень окостенения покровных костей черепа, более прогонистое тело, большее количество чешуй в боковой линии. Различия в морфометрических признаках оказались статистически достоверными ($p < 0.05$) даже при небольших объемах выборок. Также наблюдались заметные различия в половой структуре этих популяций. По данным за 2015 г., количество самцов в улове из пойменных водоемов составило 27% (против 43% в водохранилище). Кроме того, здесь отмечены гермафродитные особи (13% из числа отловленных рыб), которые отсутствовали в выборке из водохранилища.

Температурные характеристики. Поскольку увеличение численности и изменение половой структуры в популяциях серебряного карася могли быть вызваны влиянием климатических условий, и в первую очередь ростом температуры среды обитания, в экспериментах определяли температурные характеристики его молоди. Полученные данные показали, что верхняя граница жизнедеятельности молоди находится в области очень высоких температур (см. таблицу). Также при скорости нагрева воды $10^\circ\text{C}/\text{ч}$ выявлена сильная зависимость значений летальных температур от акклимационных ($p < 0.05$). При помещении в температурный градиент молодь серебряного карася быстро покинула зону повышенных температур (см. таблицу). К сожалению, определение температурного оптимума проведено только при температуре акклимации 21°C , поэтому невозможно

Таблица. Температурные характеристики молоди серебряного карася

Температура акклимации, $^\circ\text{C}$	Верхние летальные температуры ($^\circ\text{C}$) при скорости нагрева воды		Окончательно избираемая температура, $^\circ\text{C}$
	$1^\circ\text{C}/\text{сут}$	$10^\circ\text{C}/\text{ч}$	
4	37.7 ± 0.2	28.9 ± 0.4	–
12	38.5 ± 0.2	32.2 ± 0.1	–
21	38.8 ± 0.2	37.5 ± 0.2	28.7 ± 0.1

оценить зависимость избираемых температур от акклимационных. Однако известно [31], что значение окончательной избираемой температуры молоди рыб, как правило, слабо зависит от температуры предварительного содержания.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных данных выявил значительный рост численности серебряного карася в популяциях из оз. Севан и Рыбинского водохранилища в течение последних десятилетий. Также обращают на себя внимание схожие процессы изменения половой структуры популяций, наблюдаемые в обоих водоемах, что привело к увеличению доли самцов до 30–50%. Вероятно, причины таких изменений в популяциях серебряного карася из обоих водоемов могут совпадать. Представленные водоемы – не исключение, ранее подобная тенденция отмечена и для других популяций этого вида рыб [26].

Интересен факт наличия различий в половой структуре популяций серебряного карася Рыбинского водохранилища и пойменных водоемов, расположенных на его берегу. С момента создания и до начала 90-х годов XX в. эти водоемы сообщались с водохранилищем, из которого ежегодно весной производители серебряного карася заходили туда на нерест. Осенью молодь данного вида попадала обратно в водохранилище вместе со сбросом воды. Кроме приходящих на нерест рыб, в этих водоемах существовал и “прудовый” карась, находящийся там круглогодично, на что указывает активное использование этих водоемов для отлова разновозрастного карася рыбаками-любителями. В последние десятилетия указанные пойменные водоемы были полностью изолированы от водохранилища. Это способствовало репродуктивной изоляции оставшихся там карасей, что привело к определенным морфологическим различиям с особями, обитающими в водохранилище. Кроме того, выборки карасей из пойменных водоемов характеризуются меньшим количеством самцов по сравнению с выборками из Рыбинского водохранилища и в них отмечен высокий процент гермафродитных особей.

Увеличение числа самцов в популяциях серебряного карася произошло не только в оз. Севан и Рыбинском водохранилище. Этот процесс наблюдали во множестве водоемов Понто-Каспийского региона [1, 8, 26], что может объясняться рядом причин. Самая

очевидная – дефицит самцов других видов рыб, которые могли бы выступать в качестве половых партнеров во время нерестового сезона. Такая нехватка может вызывать процесс переопределения пола у гиногенетических самок серебряного карася. Подобная зависимость от других видов оценивается исследователями как сдерживающий фактор, поскольку сроки нереста и особенности нерестового поведения самцов других видов не полностью совпадают с нерестовым поведением карася, что снижает эффективность гиногенетического способа размножения [2, 9, 10].

В первые годы вселения серебряного карася в оз. Севан численность эндемичных видов карповых (храмули *Varicorhinus capoeta sevangi* (Gueldenstaedt, 1773) и усача *Barbus goktschaicus* Kessler, 1877) была в нем относительно высокой. В последние десятилетия под действием ряда факторов, в основном антропогенного характера, численность эндемичных видов карповых стала резко сокращаться. Кроме того, повышение уровня воды в озере привело к значительному перераспределению мест нереста карповых. Карась, типичный фитофильный вид, стал нереститься на образовавшихся в результате подъема уровня воды мелководьях, заросших макрофитами. Малочисленные усач и храмуля, будучи литофильными видами, продолжали нереститься на незарастающей каменистой литорали. Все это, вероятно, резко снизило эффективность гиногенетического способа размножения карася. Однако подобное объяснение маловероятно в ситуации с популяцией карася Рыбинского водохранилища. Здесь количество самцов данного вида также значительно выросло, в то же время недостаток других видов карповых для гиногенетического размножения карася сомнителен. Что касается популяции карася, обитающей в исследованных пойменных водоемах, то здесь дефицит в половых партнерах должен проявляться особенно остро, так как другие виды рыб, способные выступить в этом качестве, отсутствуют. Наличие в них большого числа гермафродитных особей свидетельствует о том, что рост числа самцов происходит именно путем переопределения пола у гиногенетических самок. Ранее приводились примеры [9, 18], когда среди однополых популяций обнаруживали популяции с относительно большим процентом самцов, причем в этих водоемах отмечена большая доля гермафродитов. Сделано заключение, что самцы в них возникли путем переопределения пола самок.

По-видимому, многие современные популяции (стада) серебряного карася представляют собой сложные генетические комплексы рыб из разных регионов с разными биологическими свойствами (плоидность, форма размножения) [10]. Наличие внутривидовых форм в популяциях карася отмечено многими авторами [4, 15, 17–19, 22, 27, 37 и др.]. Одним из наиболее показательных внешних признаков этих форм считается отношение наибольшей высоты тела к его длине от конца рыла до конца чешуйчатого покрова [18, 22, 37]. По этому признаку карасей можно разделить на две формы – высокотелую и низкотелую. Высокотелый серебряный карась отличается от низкотелого более высоким темпом роста и рядом других признаков (количеством жаберных тычинок, длиной головы и т.д.) [9, 27, 37].

Темп роста и экстерьер служат также признаками типа размножения, присущего внутривидовым формам серебряного карася. По мнению А.И. Горюновой [18], быстрорастущие (высокотелые) караси однополы, а самцы присутствуют только в группе медленно растущих (низкотелых). В Килийской дельте р. Дуная быстрорастущие караси были представлены только самками, а у тугорослого карася доля самцов достигала 25% выловленных особей [22]. Тугорослые особи были более короткоцикловыми, поскольку их стадо состояло из четырех возрастных групп, а у быстрорастущей формы – из шести-семи.

Значения некоторых морфологических признаков серебряного карася из оз. Севан достоверно изменились в период с 2001 по 2012 г., когда повышался уровень воды. В этот временной отрезок произошло уменьшение длины рыла, наибольшей высоты тела и длины основания анального плавника [25]. Все это указывает на то, что в популяции карася оз. Севан возрастает доля тугорослого (низкотелого) карася бисексуальной формы. Средние популяционные параметры указанных морфологических признаков меняются в сторону значений, характерных для этой внутривидовой формы. Дополнительным подтверждением служит существенное омоложение популяции карася. Из уловов исчезли рыбы старших возрастов (6–8 лет) и карась представлен четырьмя возрастными группами. Сравнительный анализ линейного роста и массы карася показал, что в 2000-х годах, по сравнению с 1980-ми, средние размеры и средние значения массы карася снизились. Стали меньше и максимальные размеры особей в уловах. Соответственно

снизились средние значения популяционной плодовитости севанского карася. Сдвиг этих параметров в меньшую сторону также указывает на возрастание в популяции доли тугорослой формы, которая по этим показателям уступает быстрорастущей [15, 22, 37].

В немногочисленных работах по серебряному карасю Рыбинского водохранилища подтверждается наличие в популяции двуполой и однополой форм [5]. Указано, что несмотря на небольшое количество самцов (~9%), соотношение этих форм примерно одинаково. Данные авторов показали, что по отношению наибольшей высоты тела к его длине (0.42) и длины головы к длине тела (0.30) в популяциях исследованных пойменных водоемов преобладает низкотелая форма карася. В то же время в зимовальных скоплениях этого вида, зашедших в каналы Рыбинского водохранилища, значения этих индексов несколько различались. Отношение наибольшей высоты тела к его длине составило 0.47 и длины головы к длине тела – 0.27, что, вероятно, свидетельствует о наличии в них особей различных форм.

Рост численности рыб двуполой формы по отношению к гиногенетической может служить еще одной причиной увеличения числа самцов серебряного карася в оз. Севан и Рыбинском водохранилище. При благоприятных условиях среды однополые популяции обладают определенными преимуществами и могут в несколько раз превосходить по численности двуполые популяции [8]. Однако такие однополые популяции оказываются очень уязвимыми к резким климатическим изменениям вследствие отсутствия генетических рекомбинаций при клональном размножении. При этом численность особей однополой формы может резко снижаться, а двуполой – расти, что приводит к достаточно быстрому увеличению количества самцов в водоеме [8]. Следует также учесть тот факт, что появление в водоемах диплоидной формы не обязательно связано с изначальным вселением туда особей из дальневосточных двуполых популяций. Ранее доказано существование механизма трансформации триплоидной гиногенетической формы в диплоидную бисексуальную [5].

Подъем уровня воды в оз. Севан, произошедший в 80-е годы XX в., можно назвать в качестве одной из причин резкого увеличения численности обитающего там серебряного карася. Наблюдаемый процесс привел к появлению обширных мелководий, используемых,

по-видимому, в основном низкотелой тугорослой формой данного вида. Образовавшаяся пространственная дифференциация быстрорастущей и тугорослой форм позволила снизить пищевую конкуренцию между ними, что, вероятно, способствовало резкому увеличению численности популяции севанского карася.

Изменение численности и трансформация половой структуры карася оз. Севан совпали по времени с такими же процессами, произошедшими во многих водоемах Понто-Каспийского региона, где до этого обитали немногочисленные гиногенетические популяции данного вида [1, 3, 9, 10, 22 и др.]. Некоторые авторы объясняют увеличение численности карася изменениями экологической обстановки, связанными с хозяйственной деятельностью человека [21, 36]. По этому поводу Д.А. Вехов [10] писал, что если эти события произошли с одним видом, то изменения окружающей среды в качестве главной причины увеличения численности и/или трансформации половой структуры представляются малоубедительными, поскольку логично полагать, что изменения экологической обстановки в водоемах должны были быть сходными. Однако сложно представить, какие сходные процессы произошли в 80-е годы XX в. в бассейне рек Дуная и Волги, степных прудах и крупных водохранилищах, которые могли столь сильно повлиять на численность серебряного карася [10].

По мнению авторов, фактором, претендующим на такое масштабное влияние, может быть процесс глобального потепления климата, приведший к росту температуры в водоемах. Многолетние систематические наблюдения, проводимые Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН на Рыбинском водохранилище, позволяют проследить за изменениями, происходящими в экосистеме с момента его образования. Имеются более чем шестидесятилетние ряды данных, характеризующие термический режим этого водоема. Их анализ показывает, что период наиболее интенсивного потепления воды начался в начале 80-х годов XX в. [23] (рис. 4), что совпадает со сроками наблюдаемых перестроек в популяциях карася различных водоемов. Сходные процессы на фоне глобального потепления климата происходят и в оз. Севан, в котором среднемесячная температура воды в период гидрологической весны и лета увеличились на 0.5–2.0 °C [20, 38].

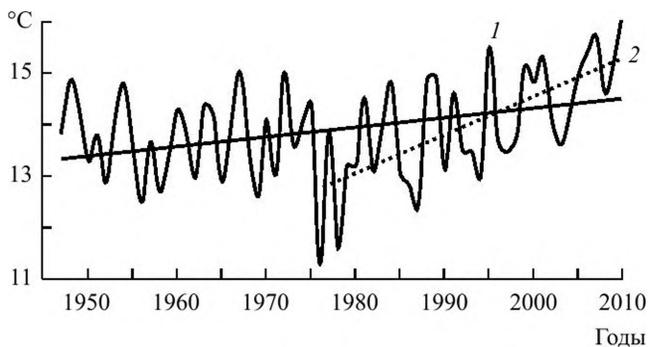


Рис. 4. Многолетние изменения средней температуры (°C) воды (май–октябрь) в Рыбинском водохранилище (по работе [23]): 1 – общий тренд за период наблюдений, 2 – тренд за последние 30 лет.

Увеличение температуры среды обитания, безусловно, оказывает влияние на большинство видов гидробионтов, но оно может носить противоречивый характер. Возможно, данный процесс положительно отразился на популяциях серебряного карася, что привело к росту численности вида и изменениям в соотношении полов. Теплолюбивость этого вида может служить предпосылкой для позитивного влияния потепления климата на его численность. Выявленные высокие значения летальных и избираемых температур серебряного карася из Рыбинского водохранилища соответствуют данному предположению. Они также хорошо согласуются с результатами других исследований [33, 42], что косвенно может указывать на высокую теплолюбивость вида в целом, включая различные внутривидовые формы. При межвидовом сравнении температурная устойчивость серебряного карася превосходит таковую большинства видов рыб, обитающих с ним совместно, на ~4 °C [34]. Кроме того, серебряный карась обладает одним из самых широких диапазонов температурной толерантности [39]. Это доказывает его высокую адаптационную способность к действию температуры.

Теплолюбивость серебряного карася также подтверждается величиной его температурного оптимума. Окончательно избираемая температура у молоди карася достаточно высокая (28.7 °C) и, как правило, на несколько градусов выше, чем у других совместно с ним обитающих видов рыб [13]. Именно температура среды обитания детерминирует скорость роста и развития эктотермных животных, в том числе и рыб [40, 41]. В связи с этим даже относительно небольшое увеличение температуры среды обитания, вероятно, принесет вполне определенные

преимущества для такого теплолюбивого вида, особенно в популяциях, обитающих в умеренных широтах. Кроме того, благодаря высокой теплоустойчивости молодь серебряного карася получает возможность нагуливаться на сильно прогреваемых мелководных участках, которые другие виды, в том числе и хищные, будут избегать.

Наряду с устойчивостью серебряного карася к повышенным температурам необходимо также отметить его высокую толерантность к недостатку кислорода. Содержание кислорода в воде заметно снижается с ростом температуры и это может вызывать так называемые летние заморы, характерные для сильно прогреваемых мелководных водоемов. Представители рода *Carassius* под действием гипоксии способны в несколько раз увеличивать площадь поверхности жаберных лепестков, снижать уровень обмена веществ с переключением на модифицированный гликолиз, уменьшать двигательную активность и активность периферической нервной системы [6]. Вследствие этого устойчивость серебряного карася к гипоксии существенно выше, чем у карпа, и заметно превосходит таковую для подавляющего большинства других, более оксифильных видов рыб из водоемов умеренного климата. Например, большинство хищных видов, особенно представители лососевых и окуневых, хуже переносят недостаток кислорода в среде обитания и избегают мелководных участков водоемов с дефицитом кислорода, которые вполне пригодны для существования карася.

Выводы. Определенную причину массового увеличения численности серебряного карася в Понто-Каспийском регионе назвать достаточно трудно. По-видимому, это очень сложный многофакторный и многоуровневый процесс, развивавшийся задолго до проявления видимых последствий [3]. Однако следует учитывать его широкую распространенность, затрагивающую целые климатические зоны. По мнению авторов, в качестве фактора, соответствующего явлению такого масштаба, может быть глобальное потепление климата. В этом случае высокая теплолюбивость и температурная устойчивость серебряного карася, а также его низкая чувствительность к недостатку кислорода, несомненно, дают ему преимущества по сравнению с другими видами рыб, обитающими с ним совместно. Наряду с этим необходимо учитывать сложную внутривидовую структуру серебряного карася, который во многих водоемах представлен симпатрически существующими

комплексами внутривидовых форм. Возможно, что увеличение температуры среды обитания оказало различное влияние на отдельные формы данного вида, тем самым изменив их соотношение внутри популяций. Следует отметить, что в исследованных авторами водоемах существуют дополнительные локальные факторы, но они влияют в основном на скорость роста численности серебряного карася, тормозя или ускоряя этот процесс. Таким образом, глобальное изменение климата, наметившееся во второй половине XX в., можно рассматривать как некую общую причину, повлиявшую на численность и половую структуру популяций серебряного карася.

Работа проведена при поддержке Программы Президиума РАН – I.21П “Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”. 2.5. “Влияние антропогенного регулирования уровня режима водохранилищ и температуры на динамику численности рыб различной экологии” и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 17-05-00782_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абраменко М.И.* Эколого-генетические закономерности вспышки численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Азовском море и других бассейнах Понто-Каспийского региона // Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). Апатиты: Карельск. науч. центр РАН, 2003. С. 276–380.
2. *Абраменко М.И.* Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 5. С. 375–386.
3. *Абраменко М.И.* Адаптивные механизмы распространения и динамики численности *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе (на примере Азовского бассейна) // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 3–26.
4. *Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е.* Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch в бассейне нижнего Дона // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 62–71.
5. *Аналикова О.В.* Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch на основе изменчивости митохондриальной ДНК: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 24 с.

6. *Балашов Д.А., Рекубратский А.В.* Отношение гибридов карпа *Cyprinus carpio* и серебряного карася *Carassius auratus* к дефициту кислорода // *Вопр. ихтиологии.* 2011. Т. 51. № 5. С. 665–669.
7. *Барсегян Н.Э.* Экология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) озера Севан в условиях повышения уровня его воды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 2014. 24 с.
8. *Васильева Е.Д., Васильев В.П.* К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // *Вопр. ихтиологии.* 2000. Т. 40. № 5. С. 581–592.
9. *Вехов Д.А.* К вопросу о механизмах трансформации половой структуры популяций серебряного карася // *Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград, 2007.* С. 50–57.
10. *Вехов Д.А.* Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus lato* // *Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО.* 2013. Вып. 19. С. 5–38.
11. *Габриелян Б.К., Ризевский В.К., Зубей А.В. и др.* Половая структура популяции серебряного карася, интродуцированного в водоемы различных природно-климатических зон // *Биол. журн. Армении.* 2013. Т. 65. № 1. С. 19–25.
12. *Герасимов Ю.В., Габриелян Б.К., Малин М.И., Рубенян А.Р.* Многолетняя динамика запасов рыб озера Севан и их современное состояние // *Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидробиологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009)* Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. 347 с.
13. *Голованов В.К., Капшай Д.С., Герасимов Ю.В. и др.* Термоизбирание и термоустойчивость молоди головешки-ротана *Percottus glenii* в осенний сезон года // *Вопр. ихтиологии.* 2013. Т. 53. № 2. С. 246–250.
14. *Голованов В.К., Смирнов А.К., Капшай Д.С.* Окончательно избираемые и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // *Тр. Карельск. науч. центра РАН.* 2012. № 2. С. 70–75.
15. *Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б.* Однополюе и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // *Вопр. ихтиологии.* 1965. Т. 5. № 4. С. 614–629.
16. *Гончаренко Н.И.* Новый методический подход к изучению экологических форм рыб // *Vestn. zool.* 2000. Т. 34. № 3. С. 61–62.
17. *Гончаренко Н.И.* Особенности половой структуры популяций карася серебряного в низовье Дуная // *Vestn. zool.* 2001. Т. 35. № 2. С. 89–92.
18. *Горюнова А.И.* О размножении серебряного карася // *Вопр. ихтиологии.* 1960. Вып. 15. С. 106–110.
19. *Дрягин П.А.* Способы повышения рыбопродуктивности карасевых озер // *Рыб. хоз-во.* 1950. Вып. 5. С. 43–47.
20. *Интегральная оценка экологического состояния озера Севан.* Ереван: Ассоциация “За УЧР”, 2011. 100 с.
21. *Козлов В.И.* Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона). М.: Всерос. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1993. 252 с.
22. *Кукурадзе А.М., Марияш Л.Ф.* Материалы к экологии серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) низовья Дуная // *Вопр. ихтиологии.* 1975. Т. 15. № 3. С. 456–462.
23. *Литвинов А.С., Законнова А.В.* Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // *Метеорол. и гидрол.* 2012. № 9. С. 91–96.
24. *Мухеев В.А.* Экология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch центральной части Куйбышевского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск, 2006. 157 с.
25. *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды.* Ярославль: Филигрань, 2016. 328 с.
26. *Подушка С.Б.* О причинах вспышки численности серебряного карася // *Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО.* 2004. Вып. 8. С. 5–15.
27. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 374 с.
28. *Решетников Ю.С., Богуцкая Н.Г., Васильева Е.Д. и др.* Список рыбообразных и рыб пресных вод России // *Вопр. ихтиологии.* 1997. Т. 37. № 6. С. 723–771.
29. *Рубенян А.Р.* Проблема серебряного карася оз. Севан // *Экологические проблемы озера Севан.* Ереван: Асогик, 1993. С. 67–68.
30. *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология* // Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
31. *Свирский А.М.* Поведение рыб в гетеротермальных условиях // *Поведение и распределение рыб* // Докл. 2-го Всерос. совещ. Борок, 1996. С. 140–152.
32. *Симонян А.К., Рубенян А.Р.* Многолетняя динамика соотношения полов серебряного карася в бассейне оз. Севан // *Биол. журн. Армении.* 2011. Т. 63. № 1. С. 10–13.

33. Смирнов А.К., Голованов В.К. Влияние различных факторов на термоустойчивость серебряного карася *Carassius auratus* L. // Биология внутр. вод. 2004. № 3. С. 103–109.
34. Смирнов А.К., Голованов В.К. Сравнение термоустойчивости молоди некоторых видов рыб Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 430–432.
35. Смолей А.И., Пивазян С.А., Южакова Г.Г. Состояние рыбных запасов в период понижения уровня озера Севан и перспективы их использования // Тр. Севан. гидробиол. ст. 1985. Т. 17. С. 99–244.
36. Спирина Е.В. Особенности половой структуры популяций серебряного карася водоемов Ульяновской области // Вестн. Алтайск. гос. аграр. ун-та. 2011. № 2(76). С. 66–70.
37. Харитонова Н.Н. О формах серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3. № 2. С. 402–406.
38. Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. 348 с.
39. Beitinger T.L., Bennett W.A. Quantification of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of fishes // Environ. Biol. Fish. 2000. V. 58. № 3. P. 277–288.
40. Jobling M. Temperature tolerance and the final preferendum – rapid methods for the assessment of optimum growth temperature // J. Fish Biol. 1981. V. 19. № 4. P. 439–455.
41. Jobling M. Fish Bioenergetics. L.: Chapman and Hall, 1994. 309 p.
42. Lutterschmidt W.I., Hutchison V.H. The critical thermal maximum: history and critique // Can. J. Zool. 1997. V. 75. № 10. P. 1561–1574.

Estimation of Possible Causes of Changes in Abundance and Sex Composition in Populations of Prussian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch., 1783)

Yu. V. Gerasimov*, A. K. Smirnov, and Yu. V. Kodukhova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

**e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru*

The prevalence of processes of the increase in abundance and changes in sex composition of prussian carp populations in waterbodies which differ dramatically in ecological properties and are located far from each other (Lake Sevan and Rybinsk Reservoir) evidences for global tendencies affecting whole climatic zones. The environmental temperature increase due to global warming may be such a factor. Therewith, high thermophilicity and thermal stability of Prussian carp as well as its low sensitivity to lack of oxygen are sure to provide certain advantages over many other fish species inhabiting the same waterbodies.

Keywords: global warming, prussian carp *Carassius auratus gibelio*, abundance, sex composition, temperature.