

На правах рукописи



АБРАМЕНКО
Михаил Иванович

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ
ПОПУЛЯЦИЙ ОДНОПОЛО-ДВУПОЛОГО
КОМПЛЕКСА СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ
(CARASSIUS AURATUS GIBELIO) АЗОВСКОГО
БАССЕЙНА**

Специальность 03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Астрахань
2008

Работа выполнена в Южном научном центре Российской Академии наук и Научно-исследовательском институте биологии Ростовского государственного университета.

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук,
профессор

Крючков Виктор Николаевич

Доктор биологических наук,
профессор

Корниенко Галина Гавриловна

Доктор биологических наук,
профессор

Абросимова Нина Акоповна

Ведущая организация:

Краснодарский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства

Защита состоится 27 января 2009 года в 12⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д.307.001.05 при Астраханском государственном техническом университете (АГТУ) по адресу 414025, г. Астрахань, ул. Татищева, 16, АГТУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Астраханского государственного технического университета

Автореферат разослан «22» декабря 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Мелякина Э.И.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprinidae), представленный 6-8 подвидами (Васильев, 1985; Васильева, Васильев, 2000; Murakami et al., 2001), является одной из наиболее распространенных полупресноводных рыб Евразии. Основным континентальным подвигом является *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783).

Серебряный карась считается одним из традиционных объектов промысла на озерно-речных водоемах Урала, Сибири, Алтая и Дальнего Востока. В текущий период *C. a. gibelio* также является одним из основных промысловых видов рыб в пресноводных, лиманных и морских акваториях Понто-Каспийского региона в пределах СНГ (Матишов и др., 2003).

По способу размножения у *Carassius auratus gibelio* известны две формы – гиногенетическая, практически состоящая из одних самок (Головинская, 1954; Черфас, 1987), и бисексуальная (самки и самцы), причем морфологически самки обеих геноформ достоверно не различимы (Головинская и др., 1965).

Ранее считалось (Васильев, 1985; Черфас, 1987), что на востоке ареала обитания в естественно-историческом центре своего происхождения (бассейн р. Амур; Берг, 1909) данный подвид, в основном, представлен двупольными диплоидными ($2n = 98-100$) популяциями, а в европейской части – однополженскими триплоидными ($3n = 135-165$). Между крайними частями ареала *C. a. gibelio* имеется градиент соотношения однополых и бисексуальных популяций. Такое пространственное распределение наблюдалось до середины XX века (Ромашов, Головинская, 1960; Абраменко, 2001).

За последние 30 лет в европейских популяциях серебряного карася Азовского бассейна стало наблюдаться устойчивое увеличение доли диплоидных самцов и самок (Иванченко, Баландина, 1987; Абраменко и др., 1989; Абраменко и др., 1997; Абраменко и др., 2004 а). При определении плоидности особей *C. a. gibelio* из локальных пресноводных и азово-морских популяций за период 1989-2002 гг. частота встречаемости диплоидной геноформы колебалась в пределах 78,8-100% от общего количества обследованных выборок независимо от возраста рыб (Абраменко, 1994; Абраменко, Кравченко, 1995; Абраменко и др., 1997; Матишов и др., 2003). Начиная с 1993 г., в азово-донских и азово-кубанских популяциях серебряного карася была идентифицирована новая генетическая форма – триплоидные ($3n = 130-150$) самцы (Абраменко и др., 1998 а; Абраменко и др., 2004 а).

Еще в середине XX века отечественными генетиками рыб (Головинская, Ромашов, 1947; Головинская, 1954) впервые был поставлен ряд проблемных вопросов, являющихся актуальными и в настоящее время:

1. Может ли одна и та же самка *C. a. gibelio* давать однополое и двуполое потомство? Является ли способность к гиногенезу строго генетически обусловленной или условия среды до известной степени могут контролировать эту способность? 2. Если существует градиент между двупольными и однополыми популяциями *C. a. gibelio*, то чрезвычайно важно и интересно проследить при каких условиях происходит полное замещение

и

двуполых линий однополыми и какими факторами регулируются их численные отношения при совместном существовании в пределах одной популяции.

По данным цитологических, электрофоретических (Статова, 1965; Kojima et al., 1984; Feng Zhang et al., 1992), молекулярно-биологических (Wang Li et al., 1997; Zhou et al., 2000; Zou et al., 2001; Matsuba et al., 2002), эндокринологических (Гомельский, Черфас, 1982; Kobayashi, Nakanishi, 1999) исследований, а также работ с использованием постановок скрещиваний (Murayama et al., 1986; Fan, Shen, 1990; Zhou et al., 2000) было доказано, что самки триплоидной формы серебряного карася (*C. a. gibelio* и *C. a. langsdorfii* – японский подвид) могут одновременно размножаться амейотическим гиногенетическим и мейотическим бисексуальным способами.

Хотя в популяциях серебряного карася Азовского бассейна в настоящий период наблюдается противоположный процесс смены ранее доминировавшей однополо-женской триплоидной геноформы *C. a. gibelio* на диплоидную двуполую, суть постановки вопросов о базовых механизмах трансформации генетической структуры остается той же и требует разностороннего изучения.

С появлением в азовских популяциях *C. a. gibelio* большого количества (в среднем 30,8%) диплоидных самцов, созревающих в естественные для подвида сроки, отпала биологическая необходимость в самцах родственных видов (Абраменко, 1994) – золотого карася *Carassius carassius*, сазана *Cyprinus carpio carpio*, леща *Abramis brama* и других, с участием которых происходило размножение гиногенетической формы серебряного карася (Иванова, 1955; Сыроватский, 1955; Щетинина, 1956; Абраменко и др., 1997).

Кроме трансформации генетической структуры у *C. a. gibelio* стали наблюдаться протяженные по расстоянию и времени речные анадромные нерестовые и катадромные нагульные миграции в Таганрогском заливе Азовского моря (Иванченко, Баландина, 1987; Абраменко и др., 1997).

Указанные изменения в биологии этого подвида явились факторами значительного роста его численности и биомассы с образованием новых речных и дельтовых популяций в Азовском бассейне, в том числе на рыбохозяйственных водоемах (Абраменко, 1998 а, б; Матишов и др., 2003). С 1984 г. на Азово-Донском участке, с 1993 г. на Азово-Кубанском участке и с 1999 г. в Цимлянском водохранилище серебряный карась по вылову прочно входит в первую тройку основных промысловых полупресноводных рыб.

Одновременно с увеличением численности произошло дальнейшее расширение ареала *C. a. gibelio* в связи нерестовыми и пищевыми миграциями собственно в Азовском море с выходом в черноморскую прибрежную зону через Керченский пролив (Абраменко и др., 1999; Абраменко, 2000 б). Прогнозирование динамики численности серебряного карася является насущной прикладной проблемой (Абраменко, 1998 а; Матишов и др., 2003).

Актуальность работы очевидна в связи с общим уменьшением других ресурсов ихтиофауны во многих водоемах Азовского бассейна.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы являлось установление закономерностей функционирования популяций однополо-

двуполого комплекса серебряного карася в Азовском бассейне. Определение причин трансформации половой и генетической структуры азовских популяций *C. a. gibelio* со сменой доминирования триплоидной гиногенетической формы на диплоидную бисексуальную. Установление биотических и абиотических факторов резкого увеличения промысловых запасов серебряного карася.

В задачи исследования входило:

1. Определение абиотических и биотических механизмов, регулировавших распространение и динамику численности *C. a. gibelio* в Понто-Каспийском регионе на историческом этапе.

2. Анализ комплекса антропогенных, экологических, цитологических факторов и механизмов, обусловивших трансформацию генетической структуры популяций серебряного карася Азовского бассейна.

3. Оценка роли активных протяженных нерестовых и пищевых миграций в увеличении численности, расширении ареала обитания серебряного карася в Азовском бассейне и дифференциации популяций на пресноводные и морские.

4. Изучение репродуктивных поведенческих механизмов и средовых факторов, определяющих динамику соотношения численности рыб бисексуальной и гиногенетической форм в современных смешанных диплоидно-триплоидных популяциях *C. a. gibelio* Азовского бассейна.

5. Анализ закономерностей динамики пространственного распределения двуполой и гиногенетической биоформ в евроазиатских однополо-двуполых комплексах *C. a. gibelio*.

6. Модельная оценка современной генетической структуры и её возможной эволюции в популяциях серебряного карася Азовского бассейна.

7. Анализ причин динамики уловов серебряного карася в прудовых хозяйствах, на Азово-Кубанском, Азово-Донском и Цимлянском рыбопромысловых участках.

8. Сравнительный анализ ихтиолого-генетических характеристик популяций *C. a. gibelio* из экологически различных водоемов Азовского бассейна.

Научная новизна и теоретическая значимость. Теоретическая значимость представленной работы заключается в определении механизмов функционирования популяций однополо-двуполого комплекса серебряного карася Азовского бассейна как саморегулирующейся эколого-генетической системы.

1. Впервые установлена глобальная трансформация половой и генетической структуры генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна со сменой доминирования амеиотического на мейотический тип размножения.

2. Впервые в диплоидно-триплоидных популяциях *C. a. gibelio* Азовского бассейна (и странах СНГ) обнаружена новая генетическая форма – триплоидные самцы. Впервые изучены репродуктивные и цитогенетические характеристики, а также определена биологическая роль данной формы в функционировании различных евразийских популяций *C. a. gibelio*. У

триплоидных самцов установлен несбалансированный сперматогенез вследствие неравных мейотических делений, при котором определенную долю составляют зрелые гаплоидные фертильные половые клетки.

3. Впервые у азовских триплоидных и диплоидных самок серебряного карася был обнаружен миксоплоидный характер гаметогенеза. Триплоидные самки *C. a. gibelio* продуцировали триплоидные, диплоидно-триплоидные, диплоидные и гаплоидные овулировавшие яйцеклетки. Диплоидные самки продуцировали зрелые яйцеклетки ниже гаплоидного ($n < 50$), гаплоидного ($n = 50$) и диплоидного ($2n = 100$) уровней. Относительная частота встречаемости зрелых половых клеток различной ploidyности у триплоидных и диплоидных азовских самок носит индивидуальный характер.

4. В экспериментальных и природных условиях впервые была установлена достоверно различающаяся избирательность диплоидных и триплоидных самцов *C. a. gibelio* к диплоидным самкам бисексуальной формы в период брачного ухаживания и размножения по сравнению с триплоидными.

5. Впервые была использована преобразованная к нашим задачам модель частотно-зависимого механизма, описывающего динамику соотношения численности рыб бисексуальной и гиногенетической форм серебряного карася при брачном ухаживании и совместном групповом нересте в зависимости от изменения нерестовой обстановки (средовых факторов) на водоеме.

6. Впервые установлены активные протяженные межбассейновые нерестовые миграции *C. a. gibelio* из Азовского моря в Черное через Керченский пролив.

7. Впервые в Азовском бассейне установлена дифференциация популяций серебряного карася на пресноводные и азово-морские.

Практическая значимость. Установленные в настоящей работе закономерности динамики численности серебряного карася являются важным звеном при ежегодном (с 1999 г.) прогнозе вылова этого вида в Цимлянском водохранилище.

В 2007 г. общая квота вылова серебряного карася на Цимлянском в-ще была увеличена до 3000 т, в отличие от 1266 т, утвержденных на 2006 г. Освоение квоты вылова этого вида по водоему в 2007 г. составило 82,99 %.

Апробация работы. Результаты настоящего исследования были представлены и обсуждены на: II и III Всесоюзных совещаниях по генетике, селекции и гибридизации рыб (Ростов-на-Дону, 1981; Тарту, 1986), I, II и III съездах Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Саратов, 1994; Санкт-Петербург, 2000; Москва, 2004), III Международной конференции "Экология города" (Ростов-на-Дону, 1994), Первом конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997), VII Всероссийской конференции по проблемам промыслового прогнозирования (Мурманск, 1998), Международном семинаре им. Г. Седова и Ф. Нансена "Проблемы экосистем заливов, фьордов, эстуариев морей Арктики и юга России (Ростов-на-Дону, 1998), Международной научно-практической конференции "Биосфера и человек" (Майкоп, 1999), Научно-практической конференции "Проблемы развития атомной энергетики на Дону" (Ростов-на-Дону, 2000), XIV Международной хромосомной

конференции (Германия, Вюрцбург, 2001), Первой Всероссийской школе по морской биологии "Современные проблемы биологии и экологии морей" (Ростов-на-Дону, 2001), Международной конференции "Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны" (Азов, 2003), Международной научной конференции "Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах (Ростов-на-Дону, 2004), Международном семинаре "Современные технологии мониторинга и освоения природных ресурсов южных морей" (Ростов-на-Дону, 2005), Международной конференции "Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных)" (Ростов-на-Дону, 2006), Международной конференции "Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем" (Ростов-на-Дону, 2007). Работа выполнялась в НИИ Биологии Ростовского госуниверситета и Южном научном центре Российской Академии наук.

Основное финансирование исследований по теме диссертации осуществлялось в рамках инициативных проектов, выполняемых под руководством автора: гранты Госкомвуза России (1993-1995 гг.) и РФФИ (№№ 96-04-50446; 99-04-49757; 02-04-49662).

Положения, выносимые на защиту:

1. В современный период функционирования однополо-двуполого комплекса серебряного карася Азовского бассейна в генеральной популяции наблюдается процесс трансформации половой и генетической структуры со сменой доминирования триплоидной гиногенетической биоформы на диплоидную бисексуальную. Следствием явилась вспышка численности этого подвида и общее увеличение его ареала в бассейне с разделением популяций на пресноводные и азово-морские.

2. Превалирование мейотического бисексуального или амеитического гиногенетического способов размножения обуславливается определенной стратегией распространения и поддержания оптимальной численности популяций однополо-двуполовых комплексов *Carassius auratus*, которая на некотором временном отрезке должна соответствовать размеру экологической ниши и пищевым ресурсам.

3. Биотическая составляющая является основным механизмом, определяющим функционирование (во временном и пространственном аспектах) и дальнейшую цитогенетическую эволюцию популяций однополо-двуполовых комплексов серебряного карася. Абиотическая составляющая также имеет существенное значение для формирования генетической структуры диплоидно-триплоидных комплексов *C. a. gibelio*, но является лишь фактором, возмущающим (сдвигающим) данную систему в том или ином направлении.

4. Вспышка численности серебряного карася в Азовском бассейне определяется многофакторным процессом общей перестройки водных экосистем, в том числе, ихтиоценозов.

Публикации. По теме диссертации представлено 37 основных печатных работ, из которых 11 статей опубликованы в центральных академических журналах, в том числе, монография в академическом издании.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 462 страницах печатного текста и состоит из введения, обзора литературы, 5 глав собственных исследований, заключения, выводов, практических рекомендаций и списка литературы, включающего 443 отечественных и 352 иностранных источника. Работа содержит 58 рисунков и 30 таблиц.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность академику РАН Г.Г. Матишову за всемерную поддержку при публикации результатов диссертации. Также он благодарит д.б.н. В.П. Васильева (ИПЭЭ РАН), д.б.н. Е.П. Гуськова (НИБИ РГУ) и д.б.н. Н.В. Лебедеву (ММБИ РАН) за ценные советы и критические замечания в ходе выполнения работы.

Глава I. Исторический этап

В настоящей главе в исторической ретроспективе с середины XIX и до середины XX веков описаны основные абиотические и биотические механизмы, определявшие распространение и динамику численности серебряного карася на различных этапах функционирования пресноводных и морских экосистем Понто-Каспийского региона (Абраменко, 2001).

Уже в первой трети XX века данные закономерности достаточно четко прослеживались на примере лиманных экосистем Азовского моря:

1. При ограничивающем воздействии солёности моря на распространение *S. a. gibelio* и множественной видовой структуре лиманных ихтиоценозов, регулирующей его численность, серебряный карась занимал довольно узкую нишу в экосистеме.

2. При чередовании неблагоприятных (повышение солёности, ухудшение газового режима, усыхание водоема) и благоприятных (распреснение, повышение обводненности) условий водной среды серебряный карась первым из лиманных рыб восстанавливал и активно наращивал свою численность, становясь на определенный период основным компонентом ихтиоценоза. Этому способствовало двукратное преимущество по самкам при доминировании гиногенетической формы (Cuellar, 1977), многопорционность нереста (Иванова, 1955; Статова, 1965, 1970), широкий диапазон пищевого спектра (Дмитриева, 1957) и повышенная резистентность к газовому режиму (Берг, 1949; Черфас, 1956; Горюнова, 1962).

3. При дальнейшем стабильном функционировании гидрологического и гидрохимического режимов лиманных экосистем и восстановлении видového разнообразия ихтиофауны серебряный карась постепенно занимал определенную экологическую нишу.

По итогам исследования исторического этапа можно выделить три основных положения: I. До середины XX века серебряный карась являлся малочисленным, но естественным (аборигенным) компонентом ихтиоценозов Понто-Каспийского региона. II. Популяции *S. a. gibelio* были представлены абсолютно доминировавшей однополо-женской формой. III. При естественных колебаниях режима водной среды и незначительном антропогенном воздействии прослеживаются сходные механизмы влияния абиотических и биотических факторов на распространение и динамику

численности серебряного карася в Азовском, Черноморском и Каспийском бассейнах.

Глава 2. Материал и методы исследований

По различным направлениям исследований указаны использованный материал, а также общие и специфические методики (см. рис. 1).

Ихтиологические методы. Основным объектом наших исследований являлись особи серебряного карася, отловленные из естественных и рыбохозяйственных пресноводных и морских водоемов Азовского бассейна.

Сбор материала проводили в течение 14 весенне-осенних (1989-2002 гг.) и трех зимних подледных сезонов (1996, 2001, 2002 гг.) на водных участках Ростовской, Волгоградской областей, Краснодарского, Ставропольского краев и республике Калмыкия. Ихтиологические пробы также отбирали из неводных и траловых уловов рыбодобывающих организаций.

После измерения стандартной длины (L, см) и сырой массы (P, г) у отловленных рыб вскрывали брюшную полость и определяли пол и стадию зрелости половых желез (Сакун, Буцкая, 1968). Возраст рыб определяли по спицам лучей анальных плавников (Бойко, 1946, 1951). Полученные по этой методике данные совпадают со значениями определения возраста по отолитам (Mills, Chalanchuk, 2004) и имеют существенно меньшую вариабельность по сравнению с годовыми кольцами чешуи (Howland et al., 2004).

Коэффициент упитанности по Фультону (K_y) рассчитывали по формуле $K_y = (P/P^3) \times 100$ (Суворов, 1948; Сборник ..., 1986).

Цитометрические методы. У серебряных карасей прижизненно из жаберной дужки брали мазки крови для цитометрического определения плоидности при измерении площадей ядер эритроцитов (ПЯЭ) (Абраменко и др., 1997; Абраменко, Кравченко, 1999). Обсчет вели по 30 зрелым ортохромным клеткам (Житенева и др., 1989) с каждого мазка крови, окрашенного по Май-Грюнвальду (Предтеченский и др., 1950), с использованием окуляр-микрометра на микроскопе Лабоваль-3 (Германия). Данный экспресс-метод, основанный на соответствии размеров эритроцитов или их ядер с общим уровнем плоидности организма, успешно используется в натуральных и лабораторных исследованиях диплоидно-полиплоидных комплексов различных семейств рыб (Черфас, 1966; Горюнова, 1974; Lin et al., 1978; Thibault, 1978; Ворон, 1994; Uzunova, 2002; Межжерин, Лисецкий, 2004).

Определенной части серебряных карасей с цитометрически установленной плоидностью присваивали индивидуальные номера с помощью разноцветных проционовых красителей по методике В.Я. Катасонова (1982) для кариологической идентификации плоидности.

Проведены исследования по изучению особенностей гаметогенеза у диплоидных и триплоидных самцов и самок *S. a. gibelio* (см. рис. 1).

Диплоидные и триплоидные самцы

Для установления репродуктивных качеств спермы диплоидных и триплоидных текучих самцов в весенне-летние периоды 1996-1999 гг. определяли подвижность сперматозоидов в капле воды до их полной остановки под микроскопом Биолам Д-12 с помощью секундомера.

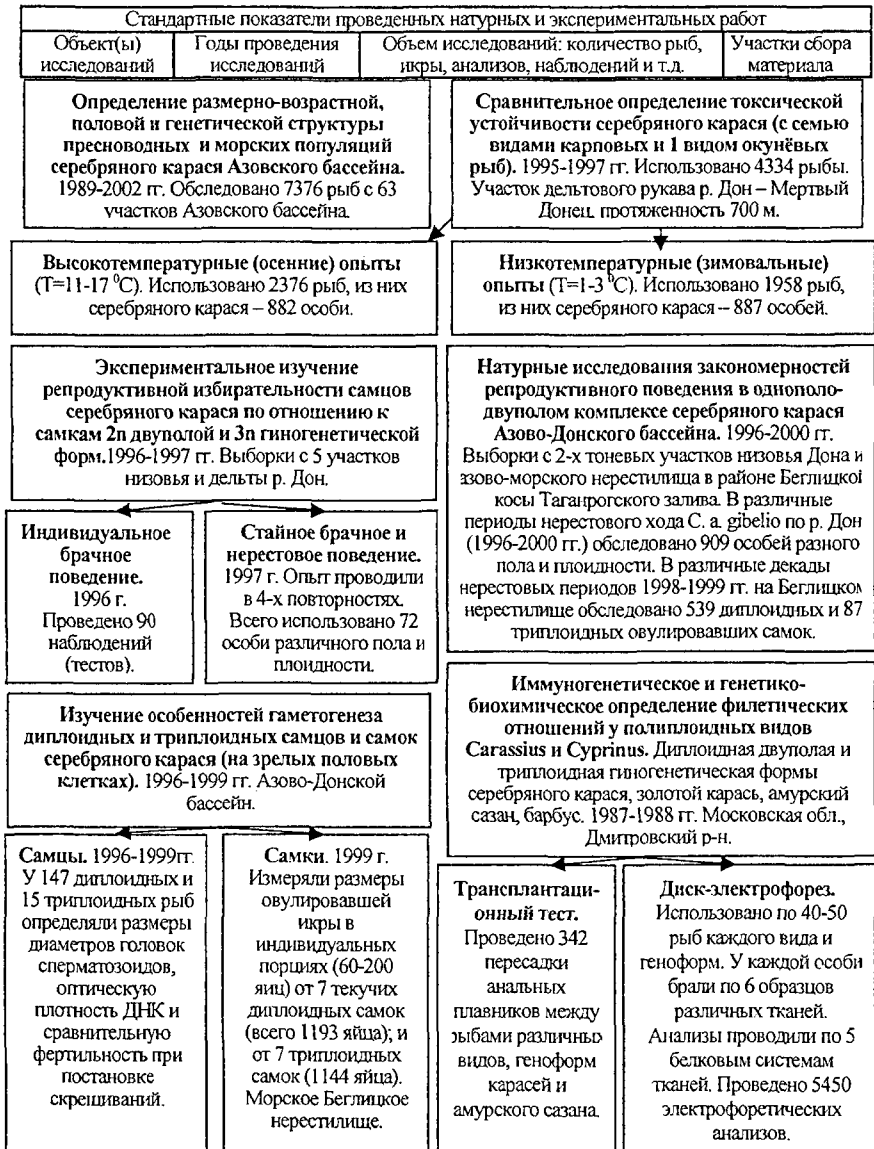


Рис. 1. Основные направления, объекты и объемы исследований

У этих же рыб из свободно выделяемой семенной жидкости брали мазки спермы, впоследствии окрашенных по Май-Грюнвальду (Предтеченский и др., 1950), для определения диаметра головок сперматозоидов с помощью окуляр-микрометра по 100 клеткам с каждого стекла.

Для определения оптической плотности ДНК сперматозоидов, окрашенных по Фельгену (Макгрегор, Варли, 1986), в 1996 г. мазки спермы четырех диплоидных и 4-х триплоидных самцов *S. a. gibelio* были подвергнуты цитофотометрии на приборе Vickers-M86 при длине волны 540 нм.

Диплоидные и триплоидные самки

Материал собран в апреле 1999 г. на азово-морском Беглицком нерестилище серебряного карася из неводных уловов. Из 700 кг добытого карася было отобрано 76 самок (V стадия зрелости) диплоидной и триплоидной геноформ в период прохождения первого совместного массового нереста. Свободно вытекавшие из ястыков порции овулировавшей икры индивидуально фиксировали в 4% формалине. Отдавшем икру самкам присваивали личные номера с помощью проционовых красителей (Катасонов, 1982).

Было отобрано по 7 диплоидных и триплоидных самок со сходными линейными, весовыми и возрастными характеристиками (рис. 1). У этой группы рыб измеряли овулировавшую икру (60-200 янц) с помощью окуляр-микрометра ($\times 8$) под микроскопом Биолам Д-12 с увеличением объектива 10 в малых пластиковых чашках Петри. Цену деления окуляр-микрометра (10 мкм) определяли с помощью объектмикрометра ОМП ГОСТ 7513-55 (цена деления 10 мкм). Погрешность измерений могла колебаться в пределах 10%.

Долю наследственной компоненты – h^2 (коэффициента наследуемости признака) в общей изменчивости размеров яйцеклеток у диплоидных и триплоидных самок определяли по формуле Волохонской – Викторовского (Волохонская, Викторовский, 1971; Кирпичников, 1987).

$$h^2 = \frac{S_{гг}^2 - S_p^2}{S_{гг}^2}$$

где $S_{гг}^2$ – величина групповой (фенотипической) дисперсии, а S_p^2 – величина усредненной индивидуальной (паратипической) дисперсии размеров икры самок в определенной группе.

Кариологический метод. Пloidность рыб после колхидинирования определяли путем подсчета числа хромосом на анализируемых метафазных пластинках клеток митотически стабильной почечной ткани (5-200 пластинок с одного стекла) на микроскопе МБИ-16. Приготовление кариологических образцов осуществлялось методом давленных препаратов. Окрашивание препаратов проводили с использованием ацетоорсеина (Дарлингтон, Ла Кур, 1980; Макгрегор, Варли, 1986). Во время операций, связанных с забоем рыб, определяли их общие ихтиологические характеристики – длину, массу, возраст, пол и стадии зрелости половых желез.

Генетические методы. Для сравнительного определения фертильности диплоидных и триплоидных самцов *S. a. gibelio* в июне 1997 г. во ВНИИ

пресноводного рыбного хозяйства (пос. Рыбное Московской обл.) в чашках Петри были поставлены индивидуальные и объединенные скрещивания на икре одной диплоидной бисексуальной и одной триплоидной гиногенетической самок (из стабильных волминских двуполых и одноположенских линий) с тремя 2n и двумя 3n донскими самцами.

Контролем служили индивидуальные и объединенные скрещивания на икре тех же 2n и 3n волминских самок с двумя диплоидными волминскими самцами (см. рис. 2).

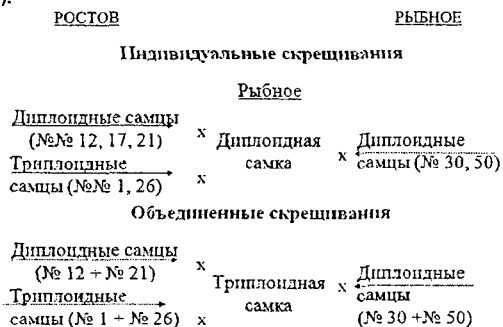


Рис. 2. Схема скрещиваний серебряных карасей различной ploидности и происхождения

Рыбоводный метод. Полученные от различных скрещиваний (рис. 2) потомства *S. a. gibelio* на стадии личинок, (за исключением двух вариантов), были высажены в отдельные 0,025 га нерестовые пруды для дальнейшего выращивания. В сентябре 1997 г. при спуске прудов определяли процент выживаемости (выхода) сеголеток в различных вариантах скрещиваний.

Этологические методы (репродуктивное поведение). В 1996-1997 гг. проводили этологические эксперименты с целью определения репродуктивной избирательности самцов *Carassius auratus gibelio* к самкам бисексуальной и гиногенетической форм при брачном и нерестовом поведении (см. рис. 1).

Индивидуальное брачное поведение

В экспериментах использовали диплоидных, триплоидных самок и самцов серебряного карася. Материал был отловлен в мае-июне 1996 г. и доставлен в аквариальную института. У самок с помощью микрошупа через генитальное отверстие проводили забор не менее 100 ооцитов и определяли стадию зрелости яичников (Сакун, Буцкая, 1968; Анчутин, 1982).

Каждой отобранной особи, в зависимости от пола и ploидности, присваивали типовую метку, (подрезая лопасти на хвостовом плавнике), а также индивидуальные номера с помощью проционных красителей. Данные манипуляции имели цель точной идентификации особей и быстрого визуального определения пола и ploидности рыб при проведении опытов.

По окончанию адаптационного периода (2-4 недели) было отобрано 10 диплоидных и 2 триплоидных самца, а также по 4 диплоидных и триплоидных самки. Из них было образовано 5 пар диплоидных самцов, 1 пара триплоидных самцов, а также 4 пары самок, в которых одна особь была

диплоидной, а другая – триплоидной формы. Члены каждой пары имели сходные размеры. Стандартная длина (l) самцов (V стадия зрелости) варьировала в пределах 6,9-16,2 см, сырая масса (P) – 5-100 г, возраст – 1+ - 3+. Аналогичные показатели у самок (IV стадия) составляли: l – 7,0-12,5 см, P – 6-60 г, возраст – 1+ - 3+.

Три экспериментальных 55 л аквариума без нерестового субстрата, (O₂ – 7-8 мг/л) были разделены двумя съемными светонепроницаемыми перегородками таким образом, чтобы центральная часть составляла половину объема, а боковые части – по одной четверти. Принципиально сходная методика была предложена В. Киган-Роджерс (Keegan-Rogers, 1984).

В 16-17⁰⁰ в боковые отсеки 3-х аквариумов высаживали по три пары самцов (по одному в каждый отсек аквариума). На следующий день (8-9⁰⁰) в центральные отсеки аквариумов подсаживали по 3 пары диплоидных и триплоидных самок. По истечению адаптационного периода самок (1,5-2 часа) одна из перегородок первого аквариума вынималась и один из изолированных (2п или 3п) самцов встречался с парой самок различной плоидности.

В течение 30-минутного наблюдения регистрировали очередность (ранг), продолжительность и количество ухаживаний самца за каждой самкой. В эксперименте принимали участие 2 человека.

По истечению первой фазы проведения теста, первый самец удалялся сачком из аквариума. Через 10-30 мин. вынималась вторая перегородка. При этом второй изолированный самец встречался с парой 2п и 3п самок и начиналась следующая 30-минутная фаза наблюдений.

Аналогичная методика проведения поведенческих тестов осуществлялась во втором и третьем экспериментальных аквариумах. Четвертая пара 2п и 3п самок давала возможность оперативной замены.

Этологический опыт в целом проводили, меняя комбинации пар самцов и самок по "решетке Пеннета". Пары самцов и самок использовали один раз в сутки. Всего было проведено 90 наблюдений в течение 8 суток (3-10.07.1996). Температура воды во время экспериментов колебалась от 21 до 25 °С.

Стайное брачное и нерестовое поведение

В опыте использовали диплоидных, триплоидных самок и самцов *S. a. gibelio*. Материал отловлен в апреле-мае 1997 г. и доставлен в аквариальную. Животным присваивали типовую метку на хвостовом плавнике и личные номера с теми же целями, что и при проведении брачных тестов. После адаптационного периода (1-3 недели) эксперименты проводили 12-31 мая во время пика естественного нерестового периода в нижнедонских популяциях серебряного карася. В целом, опыт проводили в 4-х последовательных повторностях.

Для проведения единичного эксперимента использовали по 3 особи диплоидных и триплоидных самок, находящихся в преднерестовом состоянии (IV стадия); а также 10 диплоидных и 2-х триплоидных текучих самцов с брачным нарядом на жаберных крышках. Число самцов в 2 раза превышало число самок, а общее количество рыб в стае (N = 18) было достаточным для установления иерархических и репродуктивных отношений (Moore, McKay, 1971; Paszkowski et al., 1990; Nakoyama, Iguchi, 1997; Candolin, 1999).

Размерно-возрастные характеристики отобранных самок: 1 – 11,0-16,5 см; P – 41-140 г; возраст – 2-3. У самцов: 1 – 7,0-16,0 см; P – 14-95 г; возраст 1-3.

При проведении очередного теста экспериментальный материал в вечернее время (0 сутки) высаживали в 800 л аквариум из прозрачного оргстекла с отраженным светом, отстоянной свежей водой (O_2 – 8-9 мг/л) при $T = 21-23$ °С, выключаемой на ночь подсветкой и искусственным субстратом (Yamamoto et al., 1966; Stacey et al., 1979; Константинов и др., 2002).

Последовательные эксперименты проводили в течение 3-4-х суток. Наблюдения велись утром (6-8⁰⁰), днем (13-15⁰⁰) и вечером (19-21⁰⁰) двумя испытателями. Кормление рыб личинками хирономид (по поедаемости) проводили в промежутках между трехразовыми сеансами наблюдений, а также после суточных наблюдений. В первом эксперименте были сфотографированы основные последовательные этапы стайного брачного и нерестового поведения у *S. a. gibelio* – от начальных моментов ухаживания до икрометания.

По окончании каждого эксперимента у диплоидных и триплоидных самок определяли наличие (или отсутствие) выбоя самцами овулировавшей икры при нересте.

Токсикологический метод. Одним из направлений исследований (рис. 1) являлось сравнительное изучение выживаемости серебряного карася и других видов карповых и окуневых рыб нижнедонского бассейна при комбинированном воздействии тяжелых металлов и хлорорганических соединений в различных температурных режимах (Абраменко и др., 1998 б).

Материалом служили сеголетки серебряного карася, а также сеголетки и двухлетки леща *Abramis brama*, тарани *Rutilus rutilus heckeli*, карпа *Cyprinus carpio*, гибрида белого толстолобика с пестрым *Hypophthalmichthys molitrix* x *Aristichthys nobilis*, уклей *Alburnus alburnus*, горчача *Rhodeus sericeus amarus*, амурского чебачка *Pseudorasbora parva* и ерша *Gymnocephalus cernua*. Адаптационный период рыб в аквариальной составлял 1-4 недели.

В токсикологических статических экспериментах в качестве поллютантов использовали двухвалентные ионы наиболее распространенных в экосистеме Нижнего Дона тяжелых металлов – меди и цинка. Из хлорорганических соединений был выбран гексахлорциклогексан (ГХЦГ), представленный смесью трех изомерных форм. Изучали комбинированное воздействие этих поллютантов на выживаемость молоди 9 видов рыб в многофакторном эксперименте по Максимова (1980). Концентрации поллютантов и схема проведения опыта представлены в таблицах 1 и 2.

Предполагалось, что при внесении максимальных концентраций меди, цинка и ГХЦГ в аквариумы с рыбами имитируются промышленные залповые сбросы, которые приводят к превышению рыбохозяйственных ПДК в десятки и сотни раз (Перечень предельно допустимых концентраций..., 1993).

Опыты проводили в двух температурных режимах: а) Высокотемпературном при $T = 11-17$ °С, что соответствует осеннему периоду, когда концентрация молоди различных видов карповых рыб на одном локальном водном участке может достигать значительных величин;

б) Низкотемпературном при $T = 1-3 \text{ }^{\circ}\text{C}$, что соответствует зимовальным условиям большинства видов карповых рыб.

Таблица 1. Концентрации поллютантов в эксперименте и их ПДК

Поллютанты	ПДК р/х, мг/л	max (+), мг/л	min (-), мг/л
Cu	0,01	0,4	0,004
Zn	0,1	5,0	0,5
ГХЦГ	отсутствие	0,1	0,002

Таблица 2. Схема многофакторного эксперимента

Вариант опыта	Cu	Zn	ГХЦГ
К	отсутствует	отсутствует	отсутствует
1	-	-	-
2	+	-	-
3	-	+	-
4	+	+	-
5	-	-	+
6	+	-	+
7	-	+	+
8	+	+	+

По мере учета погибших рыб регистрировали LT_{50} для каждого вида в различных вариантах опыта. В конце эксперимента рассчитывали выживаемость тестируемых видов в процентах от числа взятых в опыт рыб.

Иммуногенетические и генетико-биохимические методы. Проводили исследования по изучению филетических отношений между полиплоидными представителями родов *Carassius* и *Cyprinus* (рис. 1) с использованием методов диск-электрофореза и трансплантации тканей (Трувеллер, Абраменко, 1990).

Трансплантационный тест

Трансплантатом являлся анальный плавник. При пересадках плавников использовали модифицированную для карповых рыб методику К. Кальмана и М. Гордона (Kallman, Gordon, 1957, 1958), наиболее детально описанную и проиллюстрированную в работах (Абраменко, 1984, 1985).

Индивидуальное время полного отторжения трансплантата у реципиентов отмечали в сутках со дня проведения операции. Среднее время отторжения трансплантатов отражало степень генетических различий между донорами и реципиентами по генам гистосовместимости (Абраменко, Рекуратский, 1987).

Диск-электрофорез белков

Для изучения степени дивергенции исследуемых видов и геноформ рыб по электрофоретическим спектрам у особей брали образцы тканей с низким и высоким уровнями индивидуальной изменчивости водорастворимых белков. Соответственно, 1-я группа тканей – скелетные (белые) мышцы, сердце, хрусталик глаза; 2-я группа – кровь, печень, стекловидное тело глаза.

Диск-электрофорез по Дэвису – система буферных растворов № 1 (Маурер, 1971) проводили в приборах с двумя параллельными вертикальными блоками полиакриламидного геля (Трувеллер, Нефедов, 1974).

Электрофоретический анализ проводили по пяти белковым системам тканей: общему белку (Pr), эстеразе (Est), лактатдегидрогеназе (ЛДГ – Ldh), малатдегидрогеназе (МДГ – Mdh) и аспартатаминотрансферазе (ААТ – Aat).

Матрицы результатов попарных сравнений белков рыб исследуемых видов и генотипов служили для построения дендрограмм по методу невзвешенных попарных сравнений (Sokal, Sneath, 1963), а также древа дивергенции по Фитч – Марголиашу (Fitch, Margoliash, 1967).

Методы статистического анализа. При обработке полученных данных использовали программы Excel 2000 и Statistica 5.0. Достоверность различий определяли по t - критерию Стьюдента, методами дисперсионного анализа, а также с использованием непараметрического критерия знаков (z) (Лакин, 1980).

Глава 3. Цитологические, экологические и этологические механизмы трансформации генетической структуры в популяциях серебряного караса

В настоящей главе дано объяснение механизмов, определяющих смену доминирования триплоидной гиногенетической формы на диплоидную бисексуальную в популяциях *C. a. gibelio* Азовского бассейна.

Современная половая и генетическая структура популяций серебряного караса

В качестве примера, половой состав, генетическая и возрастная структура объединенных выборок из локальных популяций серебряного караса бассейнов Нижнего и Среднего Дона представлены в многолетней сводной табл. 3.

Таблица 3. Половой состав, возраст и пloidность серебряных карасей в выборках из Нижнего и Среднего Дона по сборам 1989-1997 гг.

Год	Кол-во экзemplяров, шт.	Половой состав и генетическая структура					Возраст, годы
		Ювенильные особи, %	Диплоидные самки, %	Диплоидные самцы, %	Триплоидные самки, %	Триплоидные самцы, %	
Нижний Дон (Ростовская обл.)							
1989	437	3,2	46,7	37,1	13,0	-	1-6
1990	538	0,6	56,0	35,7	7,7	-	1-8
1991	254	5,5	61,6	26,7	6,2	-	1-8
1993	280	6,4	52,2	27,1	14,3	-	1+ - 5+
1994	274	0,7	62,3	34,6	2,4	-	0+ - 6+
1995	365	-	54,0	33,9	9,6	2,5	1-5
1996	366	-	61,5	30,3	6,0	2,2	1-14
1997	262	-	50,8	34,7	11,1	3,4	1-5
Цимлянское водохранилище (р. Дон – Ростовская, Волгоградская обл.)							
1990	90	-	51,4	27,8	20,8	-	2-5
Новотроицкое водохранилище (р. Б. Егорлык – Ставропольский край)							
1990	62	-	67,8	14,5	17,7	-	0+ - 6+
1993	30	-	56,6	36,7	6,7	-	2+ - 5+
Веселовское водохранилище (р. Западный Маныч – Ростовская обл.)							
1995	110	-	65,5	30,9	3,6	-	2-6

Данные табличного материала показывают, что донские популяции *C. a. gibelio* являются смешанными при доминировании диплоидной

бисексуальной формы. В целом за 14-летний этап полевых исследований 1989-2002 гг. можно заключить, что в текущий период в комплексе серебряного карася Азовского бассейна стабильно доминирует диплоидная форма (Матишов и др., 2003).

**Особенности гаметогенеза триплоидных и диплоидных самцов
*Carassius auratus gibelio***

Представлены результаты исследований цитогенетических характеристик половых клеток и фертильности триплоидных и диплоидных самцов (Абраменко и др., 2004 а). За период исследований 1995-2000 гг. в смешанных 2п-3п популяциях были обнаружены триплоидные самцы (Абраменко и др., 1998а) со средней частотой встречаемости 2,5% (см. табл. 4).

Таблица 4. Половой состав, генетическая и возрастная структура объединенных выборок из популяций серебряного карася Азовского бассейна

Годы, № выборок и даты сбора материала	Общее число рыб, шт.	Половой состав и генетическая структура				Доля 3п самцов в триплоидной группе, %	Возраст рыб, годы	
		2п самки, %	2п самцы, %	3п самки, %	3п самцы, %		В выборке	3п самцов
Нижнедонские популяции								
1995 I – 11.04; 4.05. II – 5.05.	227	49,3	37,5	10,1	3,1	23,5	1-5	1, 3-4
1996 IV – 24.05-29.05; 3.07. V – 2.06; 10.06; 1.08. VI – 7.06.	208	58,2	31,3	6,7	3,8	36,2	1-5	1-4
1997 VI – 6-14.05. VII – 29.04. VIII – 22.05.	239	51,0	34,3	10,9	3,8	25,9	1-5	1-2
1998 IX – 17.04. XIV – 11.09.	118	51,7	43,2	3,4	1,7	33,3	1+6	1+3
1999 IX – 20.04; 7.05.	79	57,0	34,2	6,3	2,5	28,4	1-5	2
2000 IX – 19-22.04.	100	68,0	28,0	3,0	1,0	25,0	2-6	3
Маньчжские популяции								
1995 III – 10.10.	44	36,4	47,7	11,4	4,5	28,3	1+2+	1+2+
1999 XV – 11.09. XVI – 12.09.	144	45,1	50,7	2,8	1,4	33,3	1+3+	2+3+
Морская азовская популяция								
1998 X – 29.04; 15.05.	79	50,6	41,8	6,3	1,3	17,1	1-7	2
1999 X – 5.04.–9.04; 3.05.	150	67,3	21,4	9,3	2,0	17,7	1-8	3-4
Азово-Кубанские популяции								
1998 XI – 31.05.–10.06. XII – 2.06.– 4.06; XIII – 31.05; 5.06.	211	62,1	24,6	10,9	2,4	18,0	1+7	3+5+
1999 XI – 1.06.– 7.06. XII – 8.06.– 9.06. XIII – 10.06; 18.06.	334	63,8	30,8	3,6	1,8	33,3	1-5	1-4
Всего	1933	56,6	33,7	7,1	2,5	26,04	1-8	1-5

Размеры площадей ядер эритроцитов (ПЯЭ) 3п самцов в среднем в 1,35 раз больше, чем у диплоидных. При одинаковой оптической плотности ДНК

размеры головок в зрелых сперматозоидах триплоидных самцов по данным, полученным летом 1996 г., были в среднем в 1,8 раз меньше, чем у 2n самцов. При проведении аналогичных исследований в 1997-1999 гг. в весенний период нерестовой активности диаметры головок сперматозоидов 3n самцов, были в среднем в 1,5 раза больше, чем у диплоидных (см. рис. 3 и табл. 5).

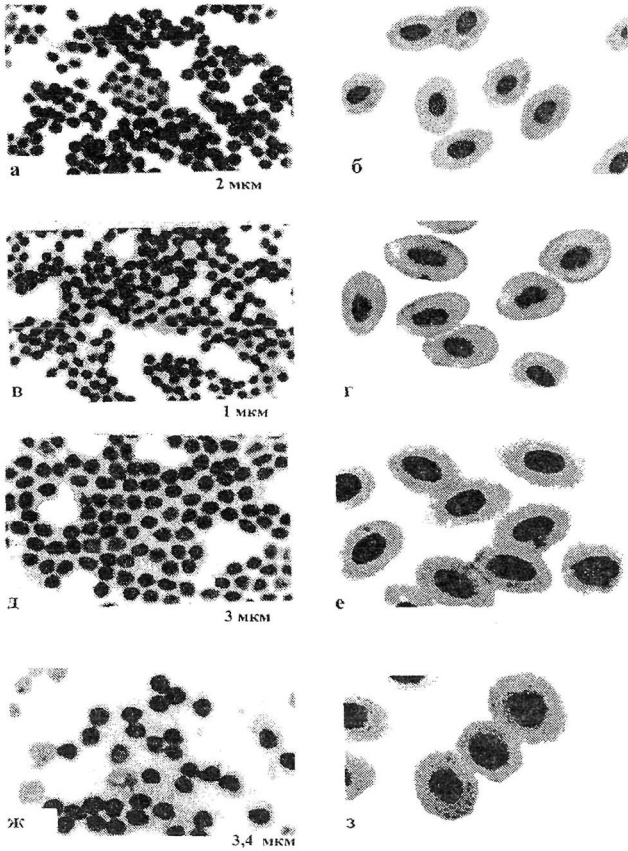


Рис. 3. Сперматозоиды и эритроциты 2n и 3n самцов серебряного карася
 а, б – сперматозоиды и эритроциты диплоидного самца, протестированного летом 1996 г., ПЯЭ = 58,2 мкм²;
 в, г – сперматозоиды и эритроциты триплоидного самца, протестированного летом 1996 г., ПЯЭ = 85,4 мкм²;
 д, ж – сперматозоиды триплоидных самцов, протестированных весной 1998-1999 гг.;
 е, з – эритроциты триплоидных самцов, протестированных весной 1998-1999 гг., ПЯЭ = 92,9 и 119,95 мкм², соответственно. Увеличение 1440.

Таблица 5. Цитогенетические характеристики эритроцитов и сперматозоидов диплоидных и триплоидных самцов из нижнедонских и морской популяций

Даты тестирования материала и №№ выборок	Количество протестированных рыб, шт.		Площадь ядер эритроцитов, мкм ² , $\bar{x} \pm S_x$		Диаметр головок сперматозоидов, мкм, $\bar{x} \pm S_x$		Время подвижности сперматозоидов, сек., $\bar{x} \pm S_x$		Число особей с мозаичными сперматозоидами	
	2п	3п	2п	3п	2п	3п	2п	3п	2п	3п
	самцы	самцы	самцы	самцы	самцы	самцы	самцы	самцы	самцы	самцы
1996 IV – 05.07. V – 03.08. VI – 9.07.	13	5	63,0±6,4	85,3±2,7	1,97±0,10	1,10±0,22	90 ± 51	69 ± 35	5	0
1997 VI – 10.05. VII – 3.05. VIII – 25.05.	53	7	58,5±6,9	89,2±2,7	2,12±0,28	2,99±0,38	189 ± 77	166 ± 108	5	6
1998 IX – 21.04.	39	1	55,9±8,4	1200 ± 33 [*] 578 ± 3,4 [*]	2,11±0,40	3,40	176 ± 51	270	3	1
1999 IX – 25.04; 11.05. X – 07.05.	42	2	71,4±3,2	92,5±0,6	2,03±0,20	3,00±0,0	152 ± 60	125 ± 64	1	1

* - крупноядерные эритроциты, около 50%; ** - мелкоядерные эритроциты, около 50%.

Таким образом, представленные нами ранее данные (Абраменко и др., 1998 а) о том, что у триплоидных самцов *S. a. gibelio* размеры головок сперматозоидов значительно меньше, чем у диплоидных, уже не находятся в противоречии с результатами аналогичных исследований китайских авторов (Fan, Shen, 1990), а только отражают одну из сторон сезонной динамики процессов сперматогенеза у этой генетической группы.

У триплоидных самцов *S. a. gibelio* наблюдается мозаичность по размерам сперматозоидов (см. рис. 4), а также хромосомный мозаицизм в соматических клетках (Абраменко и др., 2004 а).

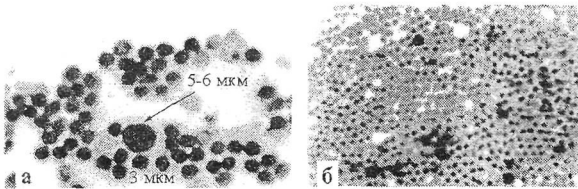


Рис. 4. Мозаичность сперматозоидов у триплоидных самцов серебряного карася: а - увеличение 1440; б - увеличение 600.

Результаты сравнительных скрещиваний (рис. 2) серебряных карасей различной плоидности указывают на высокую оплодотворяющую способность триплоидных самцов и нормальную жизнеспособность полученных в чашках Петри (см. табл. 6) и выращенных в прудах (выживаемость 50-70 %) потомств.

Таблица 6. Процент оплодотворения и выживаемость потомств, полученных от скрещиваний серебряных карасей различной пloidности и происхождения

№№ скрещиваний	Варианты скрещиваний	Кол-во использованной икры, шт.	Процент оплодотворения	Выход нормальных личинок от оплодотворенной икры, %
1	2п самец № 12 (Ростов) X 2п самка	1720	69,6	76,2
2	2п самец № 17 (Ростов) X 2п самка	1693	81,4	75,2
3	2п самец № 21 (Ростов) X 2п самка	1283	76,5	82,2
4	3п самец № 1 (Ростов) X 2п самка	2814	62,1	80,1
5	3п самец № 26 (Ростов) X 2п самка	2888	55,5	81,8
6	2п самец № 30 (Рыбное) X 2п самка	849	76,2	84,2
7	2п самец № 50 (Рыбное) X 2п самка	906	77,8	86,5
8	2п самцы № 12 + №21 (Ростов) X 3п самка	860	19,1	37,2
9	3п самцы № 1 + № 26 (Ростов) X 3п самка	555	18,7	47,1
10	2п самцы № 30 + №50 (Рыбное) X 3п самка	1004	37,8	45,3

Миксопloidный характер гаметогенеза азовских диплоидных и трипloidных самок *Carassius auratus gibelio*

Проведено измерение диаметров овулировавшей икры и сравнение вариационно-статистических показателей размерных рядов у диплоидных и трипloidных самок *C. a. gibelio* из азовской морской популяции (см. табл. 7).

Доля наследственной (генотипической) компоненты – h^2 в общей изменчивости размеров яйцеклеток у диплоидных самок составила 0,48, а у трипloidных – 0,36 (Абраменко, 2005 а).

Средние величины диаметра икры у азовских самок 2п и 3п геноформ достоверно различаются в 1,4 раза. Также отличны диапазоны размерных рядов у диплоидной и трипloidной групп. Но при этом существует симметричная область перекрывающихся значений, равная 22,5-23% (рис. 5).

На рисунке также представлены сравнительные данные Н.Т. Ивановой (1953) по практически однополо-женской популяции серебряного карася из Веселовского водохранилища, преобразованные в сопоставимую графическую форму.

Частота встречаемости размеров икринок, относящихся к определенному 100 мкм класс-интервалу и выраженная в процентах на оси

ординат, указывается на первом значении отрезка. На оси ординат также указываются частоты начальных и конечных значений рядов.

Таблица 7. Индивидуальная и групповая изменчивость размеров икринок диплоидных и триплоидных самок серебряного караса азовской популяции

Индивидуальные номера	Количество икринок, шт.	$\bar{x} \pm t$, мкм	lim, мкм	Дисперсия, S_x^2	CV, %
Диплоидные самки					
104	133	394,1 ± 8,61	220-630	9859,1	25,2
136	200	518,6 ± 5,30	300-630	5626,5	14,5
173	60	631,5 ± 11,22	400-800	7565,5	13,8
319	200	615,4 ± 8,90	300-800	15835,1	20,4
323	200	669,6 ± 6,57	390-850	8629,0	13,9
345	200	667,3 ± 6,71	370-840	9014,8	14,2
394	200	524,2 ± 4,22	320-650	3566,2	11,4
Групповая	1193	577,8 ± 3,73	220-850	16567,7	22,3
Триплоидные самки					
183	113	828,0 ± 5,70	710-980	3671,7	7,3
184	128	717,7 ± 10,35	400-990	13699,6	16,3
188	123	713,0 ± 7,43	560-870	6788,4	11,6
189	199	809,6 ± 5,40	580-1010	5767,0	9,4
190	200	783,6 ± 7,61	450-1050	11574,8	13,7
232	181	912,7 ± 4,01	770-1030	2905,4	5,9
317	200	734,5 ± 7,21	480-950	10401,8	13,9
Групповая	1144	789,4 ± 3,27	400-1050	12251,9	14,0

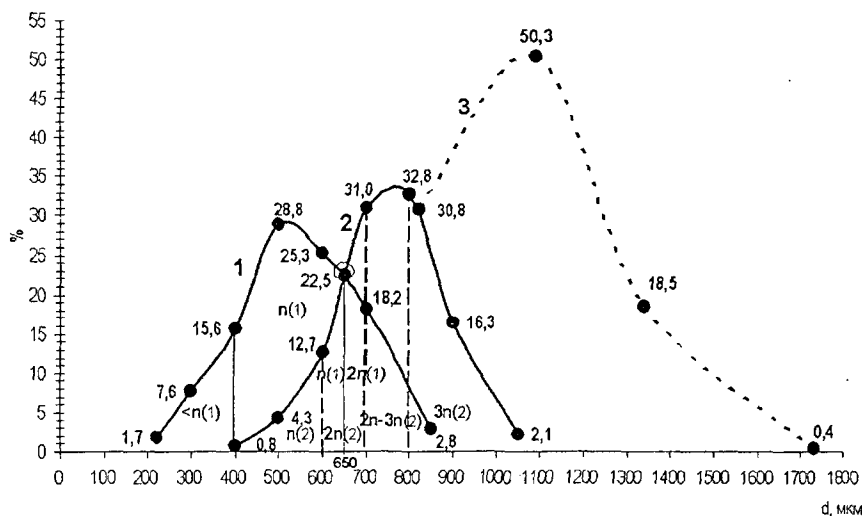


Рис. 5. Сравнительные графики распределения размерных значений и уровней плоидности зрелых яйцеклеток диплоидных и триплоидных самок
 1 – диплоидные азовские самки; 2 – триплоидные азовские самки;
 3 – триплоидные самки из Веселовского водохранилища

Определение плоидности зрелых яйцеклеток у диплоидных и триплоидных самок серебряного карася базировалось на установленном нами ранее четком соответствии между размерами и числом хромосом в овулировавшей икре у реципрокных гибридов F_1 между диплоидной бисексуальной формой *S. a. gibelio* и карпом (Емельянова, Абраменко, 1982).

Анализ индивидуальных и групповых графиков распределения размерных значений икры у азовских $2n$ и $3n$ самок *S. a. gibelio* установил наличие миксоплоидного характера гаметогенеза у обеих генетических форм.

Диплоидные самки могут продуцировать яйцеклетки ниже гаплоидного ($< n$), гаплоидного (n) и диплоидного ($2n$) уровня. Триплоидные самки также могут "производить" триплоидные ($3n$), диплоидные и гаплоидные гаметы.

Продуцирование зрелых яйцеклеток различной плоидности как у диплоидных, так и у триплоидных самок *S. a. gibelio* носит индивидуальный характер (Абраменко, 2004 б). Икринки с размерами, соответствующими промежуточным значениям уровня плоидности, имеют анеуплоидное число хромосом – гаплоидно-диплоидное ($n-2n$) или диплоидно-триплоидное ($2n-3n$).

В данном разделе представлена принципиальная возможность взаимных "переходов" между диплоидной и триплоидной геноформами и определен один из возможных цитогенетических механизмов трансформации генетической структуры популяций однополо-двулолого комплекса *S. a. gibelio* Азовского бассейна (Абраменко и др., 1997; Абраменко, 2005 а).

Естественный диплоидный гиногенез в популяциях серебряного карася Азовского бассейна

Представлено объяснение причины количественного превалирования диплоидных самок над диплоидными самцами (см. табл. 3, 4) в популяциях серебряного карася Азовского бассейна (Абраменко, 2006 а). Было выдвинуто предположение, что зрелые диплоидные яйцеклетки, продуцируемые диплоидными самками со средней частотой 23,8 % (Абраменко, 2005 а), способны к гиногенетическому развитию.

Проведенные расчеты с использованием 11-летних натуральных данных 1989-2000 гг. (4950 рыб из 99 выборок) показали, что при вычитании "гиногенетической доли" соотношение женского и мужского полов будет равно 1 : 1. В качестве примера – итоговая колонка табл. 4. Полученные результаты подтверждают возможность гиногенетического способа размножения у диплоидной геноформы серебряного карася (Абраменко, 2006 а).

Натурным доказательством существования естественного диплоидного гиногенеза у *S. a. gibelio* из Понто-Каспийского региона является обнаружение нами практически однополо-женских диплоидных популяций в степных атмосферных изолятах и полуизолятах юго-восточных районов Ростовской области (Абраменко, 2001; Матишов и др., 2003). Кариологически изученные диплоидные бессамцовые озерные и речные субпопуляции серебряного карася обнаружены в бассейне армянского озера Севан (Пипоян, Рухкян, 1998).

Цитогенетические механизмы появления триплоидных самцов *Carassius auratus*

Для понимания процессов трансформации половой структуры ранее доминировавших в Азовском бассейне триплоидных однополо-женских популяций *C. a. gibelio* необходимо объяснение цитологических механизмов появления в гиногенетических потомствах триплоидных самцов.

На основе результатов различных исследований проведен анализ возможных вариантов появления триплоидных фертильных самцов у рыб с оценкой вероятности и частоты данного события. По мнению автора, появление 3n самцов серебряного карася связано с цитогенетическим механизмом происхождения триплоидной геноформы в результате одностадийной гибридизации диплоидных бисексуальных подвидов *Carassius auratus* в случае спонтанной диплоидизации яйцеклеток самок (Трувеллер, Абраменко, 1990). Такой нечетно-полиплоидный организм будет иметь набор половых хромосом типа XXX или XXУ (Zan, 1982). Во второй комбинации мужская Y-хромосома находится в репрессивном состоянии и фенотипически не проявляется.

При одновременной способности к амеиотическому и мейотическому типам репродукции у 3n формы *C. a. gibelio* появление триплоидных самцов с набором гоносом ХУУ в гиногенетических потомствах становится возможным в случае рекомбинации половых хромосом в ооцитах триплоидных самок с генотипом ХХУ на ранних стадиях профазы I мейоза (Абраменко, 2004 а).

Обнаружена четкая положительная корреляционная зависимость ($r = 0,73$) между численностью триплоидных самок и триплоидных самцов в смешанных диплоидно-триплоидных популяциях *C. a. gibelio* (Абраменко и др., 2004 а). Между представителями 2n и 3n геноформ значимая корреляционная зависимость не наблюдается (см. табл. 8).

Таблица 8. Корреляционная матрица (r) частот встречаемости различных генетических форм серебряного карася в популяциях Азовского бассейна

Генетические формы	2n самки	2n самцы	3n самки
2n самцы	-0,895 ($p < 0,001$)		
3n самки	-0,249 ($p = 0,436$)	-0,202 ($p = 0,528$)	
3n самцы	-0,474 ($p = 0,122$)	0,096 ($p = 0,766$)	0,734 ($p = 0,007$)

p – величина доверительного интервала

В современных азовских 2n-3n популяциях серебряного карася появление триплоидных самцов может происходить за счет оплодотворения диплоидных рекомбинантных яйцеклеток триплоидных самок (см. рис. 5) с генотипом ХХУ, (в соотношении 1,2 ХХ : 1,6 ХУ : 0,2 УУ), гаплоидными сперматозоидами (Х и У) многочисленных диплоидных самцов (Абраменко, 2004 а, 2005 а).

Представлены теоретические количественные расчеты максимальной и средней частот появления триплоидных самцов от общей встречаемости триплоидной геноформы в популяциях серебряного карася Азовского бассейна. Теоретические расчеты полностью совпали с натурными данными 6-летних полевых исследований 1995-2000 гг. (см. табл. 4). Обсуждается вопрос о биологической роли триплоидных самцов в евроазиатских однополо-двуполых комплексах *Carassius auratus gibelio*.

Этологические закономерности функционирования азовского однополо-двуполного комплекса серебряного карася

В процессах функционирования диплоидно-полиплоидных однополо-двуполых комплексов позвоночных и беспозвоночных (Полиплоидия..., 1956; Kawamura, 1984; Darevsky et al., 1985; Vrijenhoek, 1994) важное значение имеют репродуктивные этологические механизмы, влияющие на соотношение бисексуальных и однополо-женских биоформ в популяциях (Clanton, 1934; Uzzell, 1964, 1969; McKay, 1971; Moore, McKay, 1971; Stenseth et al., 1985; Kirkendall, Stenseth, 1990; Løynning, Kirkendall, 1996; Абраменко, 2007 а).

Различие поведенческих реакций, автоматически реализуемое при наследуемой комбинативной изменчивости признаков (Жуйков и др., 1994, 1996), дает преимущество самкам и самцам диплоидной двуполрой формы *C. a. gibelio* с более сложным репродуктивным поведением в сравнении с клонально размножающимися триплоидными однополо-женскими особями (Кирпичников, 1987; Абраменко, 2005 б).

Доминирование двуполрой формы с более высокой приспособляемостью к меняющимся условиям внешней среды (Очинская, Астаурова, 1974) способствовало появлению ранее не отмечавшихся протяженных нерестовых и нагульных миграций (Абраменко, Кравченко, 1999), что обусловило вспышку численности, расширение ареала обитания и дифференциацию популяций серебряного карася на пресноводные и азово-морские (Матишов и др., 2003).

В однополо-двуполых комплексах *Carassius auratus* динамика генетической структуры связана с предпочтительностью самцов по отношению к конспецифичным диплоидным самкам бисексуальной формы при брачном и нерестовом поведении (Абраменко, 1997 б, 2005 б, 2007 а; Nakoyama, Iguchi, 2002).

Экспериментальные исследования

Получены достоверные различия в сторону большей избирательности при брачном поведении $2n$ и $3n$ самцов по отношению к диплоидным самкам в сравнении с триплоидными по всем показателям наблюдений (см. табл. 9).

По окончании другого опыта по изучению стайного брачного и нерестового поведения *C. a. gibelio* из 12 диплоидных самок овулировавшая икра была выбита у 6 особей, из 12 триплоидных самок – у двух.

При использовании непараметрического критерия знаков (z) для попарно связанных вариантов было установлено, что у ряда диплоидных самок при $n = 6$ и 5% уровне значимости $Z_{\phi} = Z_{ст} = 6$. Это означает, что нерест самцов серебряного карася с диплоидными самками в эксперименте является

статистически достоверным событием. При аналогичных расчетах по триплоидным самкам $Z_{\phi} = 2$, что является недостоверной величиной.

Таблица 9. Время, количество и очередность брачного ухаживания самцов *S. a. gibelio* за самками различной плоидности

Количество наблюдений (N)	Время ухаживания (сек.) $\bar{x} \pm m$		Количество ухаживаний (n) $\bar{x} \pm m$		Доля ухаживаний I ранга от общего числа наблюдений, %	
	2п самки	3п самки	2п самки	3п самки	2п самки	3п самки
Объединенная выборка диплоидных и триплоидных самцов						
45	67,78 ± 5,41	31,34 ± 5,41	24,33 ± 1,81	15,28 ± 1,88	84,0	16,0
Триплоидные самцы						
8	79,00 ± 14,41	23,50 ± 4,35	24,63 ± 2,69	13,00 ± 2,38	87,5	12,5

По результатам экспериментальных исследований можно заключить о достоверно различающейся предпочтительности самцов *S. a. gibelio* при брачном ухаживании и размножении с самками бисексуальной формы по сравнению с гиногенетическими.

Натурные исследования

Изучена роль экологических и репродуктивных поведенческих факторов, влияющих на соотношение бисексуальной и гиногенетической форм в стадах азовского серебряного караса в течение нерестовой миграции и совместного репродуктивного цикла (см. рис. 6. и табл. 10).

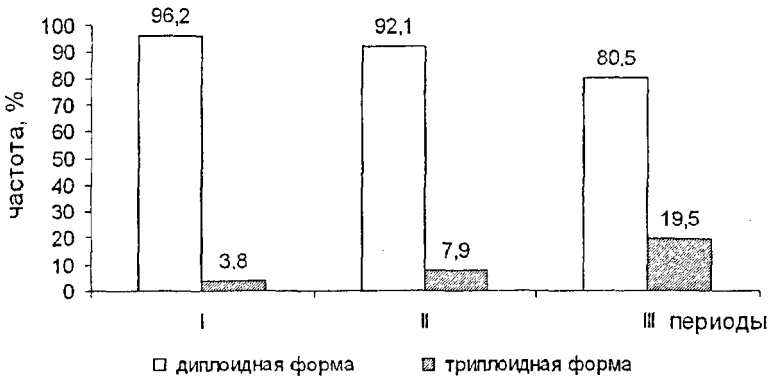


Рис. 6. Встречаемость диплоидной и триплоидной геноформ *S. a. gibelio* в различные периоды нерестового хода по р. Дон (1996-2000 гг.)

Таблица 10. Частота встречаемости диплоидных и триплоидных самок серебряного караса в течение нерестовой миграции и нерестового цикла

Показатели	I период (декада)		II период (декада)		III период (декада)		Средние значения	
	2n	3n	2n	3n	2n	3n	2n	3n
Встречаемость 2n и 3n ♀♀ в женской группе по периодам нерестового хода в р. Дон, %	94,8	5,2	92,1	7,9	76,5	23,5	88,7	11,3
Встречаемость овулировавших 2n и 3n ♀♀ в женской группе по декадам на Беглицком нерестилище, %	93,7	6,3	87,5	12,5	77,7	22,3	86,1	13,9

Декадная динамика относительной частоты овуляции 2n и 3n самок *S. a. gibelio* посредством частотно-зависимого механизма (Vrijenhoek, 1994) связана с различной избирательностью самцами диплоидных женских особей бисексуальной формы при брачном и нерестовом поведении (см. рис. 7, 8).

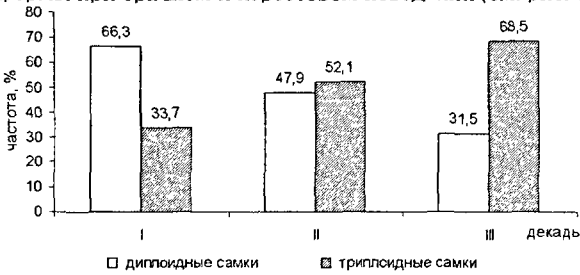


Рис. 7. Относительная частота встречаемости овулировавших диплоидных и триплоидных самок серебряного караса по декадам нерестовых периодов (1998-1999 гг.)

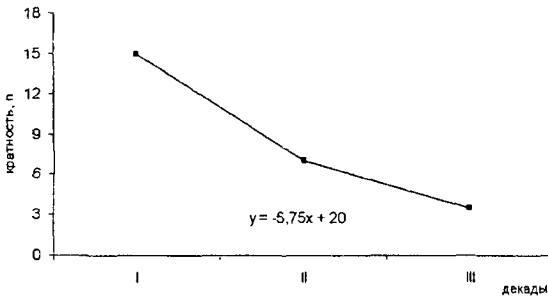


Рис. 8. Соотношение общей численности овулировавших диплоидных и триплоидных самок по нерестовым декадам (1998-1999 гг.)

Экологические и репродуктивные поведенческие факторы являются взаимно связанными процессами, циклическое повторение которых определяет (в текущий период стабилизирует) как подекадную нерестовую, так и общую генетическую структуры в однополо-двуполом комплексе серебряного караса.

Закономерности динамики пространственного распределения разных геноформ в азовском однополо-двуполном комплексе *C. a. gibelio*

Анализ географического распределения клонально размножающихся биоформ (видов, геноформ, рас) из различных однополо-двуполых комплексов холоднокровных позвоночных при стабильных условиях среды в большинстве случаев показывает их пространственную разобщенность от родительских бисексуальных видов и подвидов (Cuellar, 1977; Абраменко и др., 1997).

В условиях географической изоляции в однополо-женских популяциях серебряного карася отпадает необходимость внутривидовой конкуренции с двуполной формой и траты дополнительных биоэнергетических ресурсов для репродукции и "содержания" существенной доли конспецифичных самцов. На историческом этапе (Глава 1) для гиногенетического размножения *C. a. gibelio* в ихтиоценозах Азовского бассейна в достаточных количествах имелись самцы родственных видов. Однополо-женские популяции могут эволюционировать, создавая мультиклональную структуру (Абраменко, 1990, 2006 б).

В результате эколого-цитогенетических изменений и обеднения видового состава ихтиоценозов бассейна женские особи триплоидной гиногенетической формы в текущий период зависимы в размножении от диплоидных самцов своего подвида. А численность 3n самок регулируется репродуктивными поведенческими механизмами (Абраменко, 2005 б). Несмотря на общее увеличение ареала серебряного карася в Азовском бассейне (Матишов и др., 2003), произошло перекрытие ареалов бисексуальной и гиногенетической форм с образованием смешанных 2n-3n популяций.

При восстановлении естественной видовой структуры ихтиофауны в бассейне и появлении в достаточных количествах для размножения однополо-женской формы *C. a. gibelio* самцов видов-"доноров" распределение бисексуальных и гиногенетических популяций серебряного карася может быть пространственно разделенным.

Зоогеографическая структура однополо-двуполых комплексов *C. a. gibelio* является динамическим процессом, определяемым экологическими, цитогенетическими и репродуктивными факторами (Абраменко, 2006 б).

Модельная оценка современной генетической структуры популяций серебряного карася Азовского бассейна

Представленная математическая модель функционирования диплоидно-триплоидного комплекса серебряного карася предназначена для проверки теоретических представлений о соотношении биотических (цитогенетических) и абиотических экологических факторов, определяющих формирование половой и генетической структуры у *C. auratus* (Абраменко и др., 2004 б). Основной интерес представляет относительный "вклад" каждой геноформы в общую численность условной смешанной азовской популяции *C. a. gibelio*.

Для отражения динамики численности каждой из генетических форм были использованы разностные уравнения с годовым временным шагом, имеющие общий вид: $X_{t+1} = f(X_t)$ (Уильямсон, 1975; Свирежев, Логофет,

1978). Вывод уравнений основан на базовых гипотезах, выдвинутых по результатам исследований овулировавшей икры различной ploidy, продуцируемой азовскими триплоидными и диплоидными самками *S. a. gibelio* (Абраменко, 2005 а), а также экспериментальным данным по гаметогенезу у триплоидных самок японского подвида *S. a. langsdorfii* (Murayama et al., 1984, 1986).

Переменными состояния математической модели являются численность диплоидных самок ($X_{2n}^+(t)$) и самцов ($X_{2n}^-(t)$), а также триплоидных самок ($X_{3n}^+(t)$) и самцов ($X_{3n}^-(t)$).

В модели могут наблюдаться динамические режимы, при которых условная популяция *S. a. gibelio* может состоять только из триплоидных самок с незначительной долей триплоидных самцов (состояние А), либо только из диплоидных самок и самцов (состояние Б) или иметь промежуточное распределение различных генетических форм (состояние В). В последнем варианте могут наблюдаться все известные к настоящему времени геноформы *S. a. gibelio*, имеющие стабильную во времени частоту встречаемости (рис. 9 а).

"Пусковым механизмом" перехода от Состояния А в Состояние Б могло быть антропогенное изменение функционирования водных экосистем Азовского бассейна (Абраменко и др., 1997). Результатом явилась трансформация половой и генетической структуры в популяциях серебряного караса с доминированием диплоидной формы (Матишов и др., 2003).

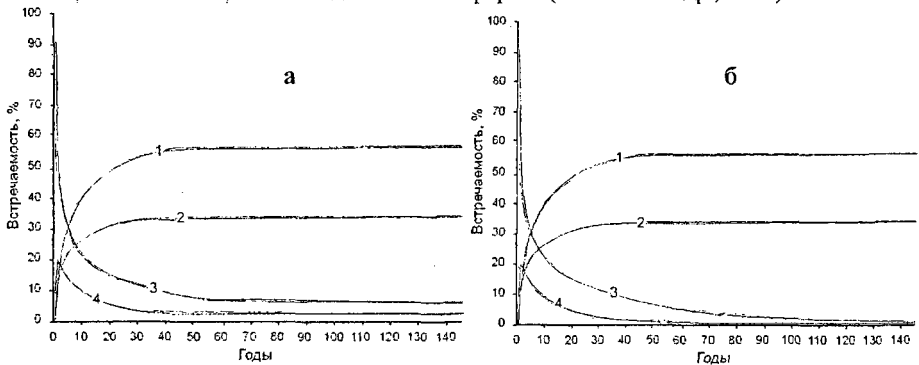


Рис. 9. Модельная динамика численности различных генетических форм серебряного караса

а - доля 2n икры диплоидных самок, развивающаяся по g-механизму, - 99%;

б - доля 2n икры диплоидных самок, развивающаяся по g-механизму, - 100%;

1 - диплоидные самки; 2 - диплоидные самцы; 3 - триплоидные самки; 4 - триплоидные самцы

Используя параметры математической модели, можно получить очень близкое к натурному частотное распределение геноформ в совокупной выборке из экологически различных популяций *S. a. gibelio* Азовского бассейна (табл. 4 и 11), которое может находиться в подвижном равновесии достаточно длительное время. То есть, 2n-3n комплекс серебряного караса в настоящий период находится в некотором промежуточном Состоянии В.

Таблица 11. Современное распределение различных геноформ в генеральной популяции серебряного караса Азовского бассейна, %

Генетическая группа	Расчетные данные	Натурные данные
Диплоидные самки	56,4	56,6
Диплоидные самцы	33,9	33,7
Триплоидные самки	7,2	7,1
Триплоидные самцы	2,5	2,5

Вполне возможно, что современная половая и генетическая структура азовских популяций *C. a. gibelio* является переходной из Состояния А в Состояние Б. Например, если доля $2n$ икры диплоидных самок, развивающаяся по гиногенетическому (g-механизму), будет равна не 99%, а 100%, то триплоидная форма серебряного караса в конечном итоге исчезнет из условной популяции, а текущее Состояние В отражает распределение геноформ на пути перехода в Состояние Б (см. рис. 9 б).

Важно отметить, что в рамках данной модельной конструкции переход в Состояние Б является обратимым процессом (см. рис. 10). При увеличении в частотном распределении доли диплоидной икры, развивающейся по g-механизму, система начала переход к Состоянию Б. Но если в дальнейшем удельная доля триплоидной икры в нерестовых порциях ряда поколений триплоидных самок *C. a. gibelio* будет неуклонно возрастать, то система может "вернуться" в Состояние А.

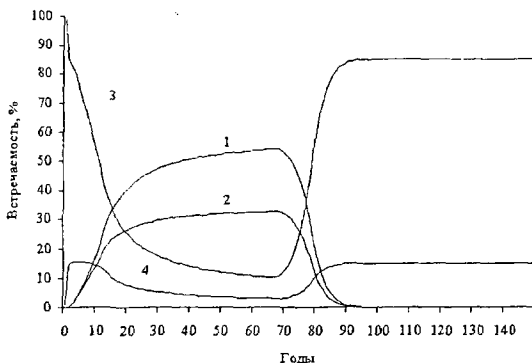


Рис. 10. Модельные траектории вычислительного эксперимента
1 - диплоидные самки; 2 - диплоидные самцы; 3 - триплоидные самки;
4 - триплоидные самцы.

Основываясь на результатах натуральных исследований и данных представленной имитационной модели, можно сделать следующие заключения:

1. Биотическая составляющая является основным механизмом, определяющим функционирование и дальнейшую цитогенетическую эволюцию однополо-двулового комплекса *Carassius auratus gibelio*.

2. Абиотическая экологическая составляющая также имеет существенное значение для формирования генетической структуры диплоидно-триплоидного комплекса *S. a. gibelio*, но все же является лишь фактором, возмущающим (сдвигающим) данную систему в том или ином направлении.

3. В настоящий период генетическая структура генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна находится в метастабильном Состоянии В, вследствие чего в локальных популяциях наблюдаются все известные геноформы *S. a. gibelio*.

В случае экстинции (исчезновения) из популяций серебряного карася Азовского бассейна триплоидной гиногенетической формы общая стратегия функционирования данного однополо-двулового комплекса сохранится в трансформированном виде, поскольку будут одновременно присутствовать две тактики единого процесса в виде мейотически размножающейся диплоидной бисексуальной и диплоидной однополо-женской геноформ (Абраменко, 2006 а).

Глава 4. Биология и промысел серебряного карася в Азовском бассейне на современном этапе

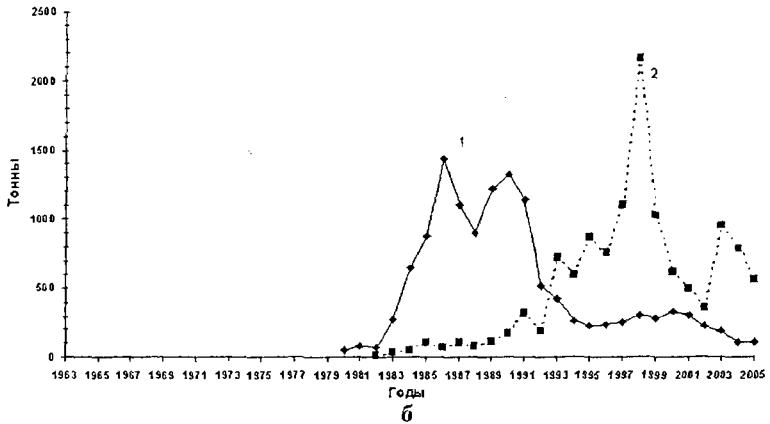
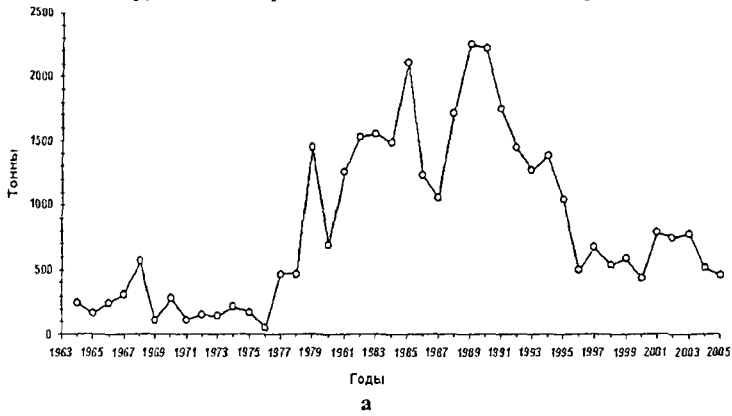
Основная причина экологических и биоресурсных изменений в Азовском бассейне, по мнению ряда авторов, связана со строительством Цимлянского (1952 г.) и Краснодарского (1975 г.) водохранилищ, что привело к коренной трансформации гидролого-гидрохимического режима этой водной системы (Бессонов и др., 1991; Воловик и др., 1992, 1996; Макаров, Семенов, 1996). Резкое увеличение численности серебряного карася в дельте и авандельте Дона (Абраменко и др., 1997), являющихся основными участками седиментации поллютантов, по времени совпало с критическим уменьшением запасов и отсутствием нереста у ряда ценных проходных и полупроходных рыб в начале 80-х годов XX века (Макаров и др., 1988).

В связи с доминированием двулолой формы серебряный карась получил возможность размножаться и образовывать стабильные популяции в товарных и нерестово-выростных хозяйствах с отсутствием мелиорации или реальной эксплуатации в текущий период (Абраменко, 1998 а). На рис. 11 представлена динамика биомассы серебряного карася за период 1964-2005 гг., непреднамеренно выращиваемого в прудовых хозяйствах Азовского бассейна и традиционно относящегося к категории "мелочь частичковых пород".

Объемы вылова серебряного карася из рыбохозяйств (рис. 11 а) существенно превосходят объемы пролова *S. a. gibelio* из естественных водоемов Азово-Донского и Азово-Кубанского участков (рис. 11 б). Важно отметить, что пики максимального вылова серебряного карася из водоемов Азово-Донского бассейна (р. Дон и Таганрогский залив) и прудовых хозяйств Нижнего Дона в 1986 и 1990-1991 гг. практически совпадают.

Можно заключить, что во время весенней нерестовой миграции стада серебряного карася беспрепятственно попадают в прудовые хозяйства, затем размножаются и нагуливаются. А осенью большая часть поголовья, в виде сеголеток и половозрелых особей, опять попадает в естественные водоемы при

осеннем спуске прудов либо возвращается в реки из неэксплуатируемых рыболовных сооружений (Абраменко, 1998 а; Шевцова и др., 2004).



1 —●— Нижний Дон и Таганрогский залив

2 ...■... Нижняя Кубань, лиманы и Азовское море

Рис. 11. Сравнительная динамика биомассы серебряного карася, выращенного в прудах рыбохозяйственных предприятий (а) и выловленных в естественных водоемах (б) Азовского бассейна за период 1964-2005 гг.

В период 1980-1991 гг., в Азово-Донском бассейне наблюдалась вспышка численности серебряного карася и расширение его ареала за счет опресненных прибрежных акваторий Таганрогского залива. В 1983-2005 гг. доля промыслового вылова серебряного карася в Таганрогском заливе

возрастала с 1,2% до 41,5% (1999 г.) от общего ежегодного вылова этого вида в Азово-Донском бассейне (Матишов и др., 2003).

К настоящему времени *S. a. gibelio* постоянно встречается практически по всей протяженности российской шельфовой зоны Азовского моря, а также в украинской прибрежной части Таганрогского залива (см. рис. 12). С 1987 г. серебряный карась эпизодически встречается и в центральных морских участках. Наблюдаемая ситуация указывает на дифференциацию популяций этого подвида в на пресноводные и азово-морские (Матишов и др., 2003).



Рис. 12. Ареал распространения и нерестовые миграции серебряного карася в Азовском море

* - косая штриховка обозначает область обитания *S. a. gibelio* в Азовском море.
 ** - стрелками указаны основные направления миграций азовских нерестовых стад серебряного карася в речные, опресненные лиманные и прибрежные экосистемы

Особи из морских популяций *S. a. gibelio* связаны с пресной водой на этапе размножения, заходя в реки либо нерестясь в опресненных эстуарных, лиманных или прибрежных участках Азовского моря (Абраменко, 1998 б; Абраменко, Кравченко, 1999; Абраменко и др., 1999; рис. 12).

На основе наших наблюдений и других авторов (Гузенко, 2000) за особенностями весеннего нерестового хода серебряного карася из эстуарной части в р. Дон можно заключить, что на Азово-Донском участке основная область обитания этого вида в настоящее время сместилась из донской дельты в предустьевое пространство Таганрогского залива. Нагульные летне-осенние миграции серебряного карася наблюдаются по всей акватории Таганрогского и Темрюкского заливов (Матишов и др., 2003).

Благодаря многопорционности нереста и повышенной неспецифической резистентности к газовому режиму и поллютантам (Абраменко и др., 1998 б), серебряный карась в настоящее время активно осваивает мелеющие и заливающиеся эстуарные и лиманные нерестилища как Таганрогского залива (Абраменко и др., 1999), так и по протяженности

прибрежной зоны восточной части Азовского моря. В современных условиях интенсивного перелова гидробионтов исследуемый подвид постепенно занимает новые биотопы, освобождаемые другими представителями ихтиофауны (Матишов и др., 2003).

Сравнительные токсикологические исследования

По результатам трехлетних исследований получен сравнительный кадастр по LT_{50} и общей выживаемости серебряного караса и других хозяйственно ценных рыб, а также видов, являющихся индикаторами чистоты водоемов (см. табл. 12 и 13). Зимовальных опытов с ершом не проводили.

Таблица 12. Средние значения LT_{50} , ранжирование видов рыб по LT_{50} в различных температурных режимах

№ вида	Вид рыбы	T = 11-17 °C		T = 1-3 °C		Объединенные данные двух температурных режимов	
		LT_{50} , $\bar{X} \pm m$, сутки	Ранжирование по LT_{50}	LT_{50} , $\bar{X} \pm m$, сутки	Ранжирование по LT_{50}	LT_{50} , $\bar{X} \pm m$, сутки	Ранжирование по LT_{50}
1	Серебряный карась	86,3±1,5	III	43,0±7,6	II	70,1±7,9	I
2	Карп	73,6±6,8	IV	37,6±10,2	III	55,5±6,5	IV
3	Толстолобик	61,0±6,8	VIII	12,0±10,2	VI	36,1±6,5	VI
4	Горчак	66,0±6,8	VII	6,0±5,8	VIII	35,3±6,5	VII
5	Тарань	86,6±6,5	II	45,1±10,2	I	66,0±6,3	II
6	Уклея	36,3±16,1	IX	15,8±10,8	V	29,5±6,8	VIII
7	Лещ	88,0±6,8	I	35,2±10,8	IV	61,6±6,7	III
8	Амурский чебачок	69,1±12,5	VI	9,8±3,7	VII	39,5±29,7	V
9	Ерш	73,0±7,6	V	—	—	—	—

Таблица 13. Средние значения выживаемости и ранжирование видов рыб в различных температурных режимах

№ вида	Вид рыбы	T = 11-17 °C		T = 1-3 °C		Объединенные данные двух температурных режимов	
		Выживаемость, %	Ранжирование по выживаемости	Выживаемость, %	Ранжирование по выживаемости	Выживаемость, %	Ранжирование по выживаемости
1	Серебряный карась	88,2	III	56,1	II	76,2	II
2	Карп	78,5	IV	33,1	IV	55,1	IV
3	Толстолобик	51,4	VIII	1,1	VIII	25,5	VIII
4	Горчак	68,9	VII	15,8	VI	41,5	VI
5	Тарань	95,9	I	60,0	I	77,5	I
6	Уклея	43,1	IX	20,0	V	35,4	VII
7	Лещ	91,7	II	36,6	III	64,1	III
8	Амурский чебачок	75,0	V	15,0	VII	45,0	V
9	Ерш	69,8	VI	—	—	—	—

Трехфакторный дисперсионный анализ показал достоверную значимость специфичности вида тестируемых рыб и влияния температурного режима на показатели резистентности по LT_{50} и выживаемости.

По результатам опытов серебряный карась является одним из наиболее устойчивых видов ихтиофауны Нижнего Дона. Повышенная резистентность к неблагоприятному гидрохимическому режиму является одним из факторов, способствующим поддержанию высокой численности и эврибионтности серебряного карася в Азовском бассейне (Абраменко и др., 1998 б).

Азово-Кубанский бассейн

В отличие от Азово-Донского бассейна, вспышка численности серебряного карася стала наблюдаться лишь с 1993 г., а настоящий "взрыв" произошел в 1997-1998 гг. (см. рис. 11 б). В 1998 г. из 2161,5 т добытого серебряного карася 430,2 тонны (19,9%) были выловлены непосредственно в Азовском море (Матишов и др., 2003).

Динамика промыслового вылова серебряного карася и других физиологически полупресноводных рыб Азово-Кубанского бассейна за 1989-2005 гг. представлена на рисунке 13. С 1993 г. по настоящее время серебряный карась входит в первую тройку основных промысловых видов рыб этого бассейна. Основная масса *S. a. gibelio* за данный период была отловлена в лиманах – преимущественно Ахтарско-Гривенских и Центральной группы.

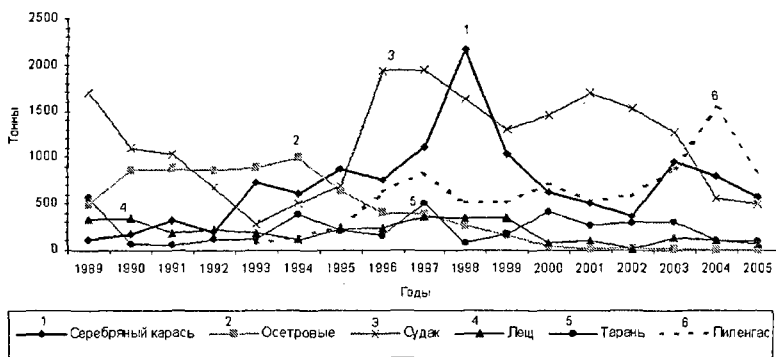


Рис. 13. Сравнительная динамика промысловых уловов серебряного карася и других видов рыб Азово-Кубанского бассейна за 1989-2005 гг.

Нерестовые миграции *Carassius auratus gibelio* из Азовского моря в пресноводные водоемы черноморского побережья Краснодарского края

По данным фаунистических исследований 1984-1998 гг., серебряный карась и сазан (*Surginus carpio carpio*) являются компонентами ихтиофауны черноморских горных рек с изолированным стоком, расположенных между Анапой и Адлерским районом г. Сочи (Позняк, 1991; Плотников, Емтыль, 1991; Лужняк, Чихачев, 2000; Лужняк, 2003). Ранее в вышеуказанных участках *S. a. gibelio* не отмечался (Крыжановский, Троицкий, 1954).

Одной из причин появления *S. a. gibelio* в низовьях горных рек являются установленные нами в 1998-1999 гг. весенние нерестовые миграции

этого подвида из Азовского моря в Черное через Керченский пролив. И, далее, по прибрежным черноморским участкам Таманского п-ва до станицы Благовещенской (см. рис. 14). Отобранные из ставных неводов серебряные караси относились к диплоидной бисексуальной форме, "способной" образовывать новые популяции в горных реках, заходя в них в период весеннего паводка (Абраменко, 2000 б). Важно отметить, что на соседнем с Таманским п-вом черноморском участке между Анапой и Новороссийском локальные популяции *S. a. gibelio* из горных рек и озера Абрау представлены двуполой формой (Лужняк, Чихачев, 2000).

Наше объяснение подтверждается промысловой статистикой. По отчетным данным Кубаньрыбвод, в 1993 г. в Таманском заливе и в 2000 г. на черноморских прибрежных участках Таманского п-ва из ставных неводов было отловлено по 0,1 т серебряного карася. По отчетным данным АзЧеррыбвод, в 2002-2004 гг. на тех же черноморских участках было отловлено 0,3-0,5 т *S. a. gibelio*. Поскольку ставные невода являются пассивными орудиями лова, можно заключить, что мигрирующего серебряного карася было значительно больше.



Рис. 14. Нерестовые миграции серебряного карася из Азовского в Черное море через Керченский пролив

Аналогичное объяснение появления сазана в горных реках черноморского побережья Краснодарского края путём миграции из Азовского моря через Керченский пролив выдвигалось С.Г. Крыжановским и С.К. Троицким (1954). Другими авторами (Замбриборш, Хаммуд, 1981) также предполагалось, что заселение Днестровского лимана особями устьевой дунайской популяции *S. a. gibelio* проходило посредством миграции через черноморский участок.

Прослеживается еще одна тенденция дальнейшего расширения ареала серебряного карася за счет речных участков черноморского побережья Северного Кавказа во время длительных нерестовых миграций из Азовского моря. Также возможна постепенная экспансия при наличии небольших расстояний между устьевыми речными участками (Матишов и др., 2003).

Представленные данные подтверждают возможность расселения некоторых пресноводных карповых рыб через морские участки за исторически мгновенные отрезки в период вспышки численности вида (Абраменко, 2000б).

Азово-Донской бассейн (нижний участок)

С 1985 г. и по настоящий период серебряный карась стабильно входит в первую тройку основных промысловых видов рыб Азово-Донского бассейна наряду с лещом, судаком и чехонью *Pelecus cultratus* (см. рис. 15).

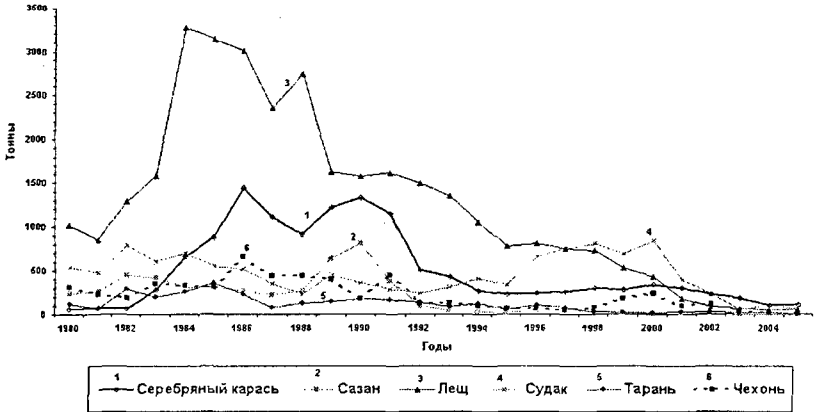


Рис. 15. Сравнительная динамика промысловых уловов серебряного карася и других видов рыб Азово-Донского бассейна за 1980-2005 гг.

Начиная с 1994 г. уловы серебряного карася в Азово-Донском бассейне стабилизировались (рис. 15). Одной из причин является включение *S. a. gibelio* в разряд квотируемых видов с середины 90-х годов (Матишов и др., 2003).

Вытеснение золотого карася серебряным

Одним из негативных последствий резкого увеличения численности серебряного карася в Азово-Донском бассейне явилось вытеснение либо полное исчезновение ближайшего родственного вида по иммуногенетическим и генетико-биохимическим признакам (Трувеллер, Абраменко, 1990) — золотого карася *S. sagassius*, который до середины XX века был значительно более распространен, чем *S. a. gibelio* (Абраменко, 2001).

Встречаемость золотого и серебряного карасей в пойменных водоемах в районе г. Ростова-на-Дону до середины 70-х годов XX века была примерно одинаковой. В начале 80-х годов золотой карась уже исчез из этих акваторий (Матишов и др., 2003). В настоящий период стабильно функционирующие популяции золотого карася нижнедонского бассейна присутствуют лишь в Усть-Маньгичском и Веселовском в-шах (Витковский, 2000). В низовьях, дельте Дона и сопредельных акваториях *S. sagassius* представлен малочисленными локальными популяциями. Аналогичная картина встречаемости золотого карася наблюдается и в бассейнах Среднего и Верхнего Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей (Абраменко, 2007 б).

Можно заключить, что в Азово-Донском бассейне общая тенденция вытеснения *C. carassius* особями доминирующей 2n бисексуальной формы *C. a. gibelio*, в связи с репродуктивной и пищевой конкуренцией, будет продолжаться (Абраменко, 2007 б).

Имеется ряд биологических причин, обусловивших данную ситуацию:

1) В результате трансформации половой структуры популяций с появлением многочисленных конспецифичных самцов (Абраменко и др., 1997, 2004 а) у серебряного карася отпала необходимость в самцах золотого карася, являвшихся одним из основных видов-"доноров" при размножении самок ранее доминировавшей гиногенетической формы (Матишов и др., 2003). 2) По сравнению с золотым карасем, у серебряного лучше развит цедильный аппарат и более широкий пищевой спектр (Дмитриева, 1957; Матей, 1995; Казачков, 2000). 3) Устойчивость к дефициту кислорода у *C. a. gibelio* выше, чем у *C. carassius* (Горюнова, 1962; Бельченко, Кель, 1991; Liu Fei et al., 2000).

Цимлянское водохранилище

О наличии *C. a. gibelio* в одном из крупнейших в России Цимлянском в-ще (протяженность более 300 км, площадь водного зеркала – 270000 га, объем – 23,5 км³) указано в период формирования ихтиофауны нового водоема в 1951-1952 гг. из видового состава рыб р. Дон (Сыроватская, Светличная, 1955).

По данным промысловой статистики, в 70-х годах XX века уловы серебряного карася составляли 0,2 % от общего вылова по водоему и этот вид включали в разряд прочих рыб. Стремительное увеличение численности серебряного карася отмечено с весны 1986 г., когда через рыбоподъемник Цимлянского гидроузла в водохранилище было пересажено до полумиллиона производителей *C. a. gibelio*, мигрировавших из низовьев Азово-Донской поймы (Иванченко, Баландина, 1987; Абраменко и др., 1997). Всего за период 1985-1989 гг. было пересажено свыше 600000 особей этого подвида (Архипов, Хоружая, 2002), в основном, относившихся к диплоидной бисексуальной форме (Абраменко и др., 1989; Абраменко, 1994; Абраменко, Кравченко, 1995).

До 1986 г. доля самцов в цимлянском стаде серебряного карася не превышала 1,2-2,0% (Хоружая, 1997). В этой связи можно заключить, что цимлянская популяция ранее была представлена гиногенетической формой. В нижнедонском проходном нерестовом стаде количество самцов *C. a. gibelio* составляло около 30%. После смешения двух генетически различных групп частота встречаемости самцов в Цимлянском в-ще сначала возросла до 9-15%, а в 1995-1996 гг. достигла 22-25% (Хоружая, 1997; Матишов и др., 2003).

Изменение генетической структуры в сторону резкого снижения доли 3n однополо-женской формы *C. a. gibelio* хорошо просматривается при сравнении данных по объединенным выборкам цимлянских локальных популяций, обследованных нами в 1990 г. и в 2000 г. (Матишов и др., 2003).

С появлением большого количества особей 2n бисексуальной формы исчезла зависимость, регулировавшая размножение ранее доминировавшей 3n гиногенетической формы серебряного карася посредством прямой связи с численностью и сроками нереста самцов ценных видов карповых рыб – сазана, леща и других. Резкое повышение уловов серебряного карася с 1987 г. определило выделение этого вида в разряд промысловых (см. рис. 16).

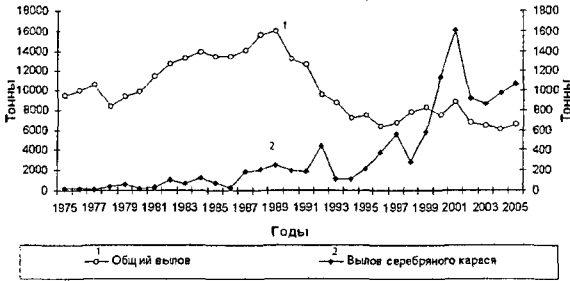


Рис. 16. Динамика общего вылова рыб в Цимлянском в-ще (ось Y слева) и серебряного карася (ось Y справа) за период 1975-2005 гг.

На рисунке 16 наглядно просматривается синхронное снижение общего вылова и скачкообразное увеличение промысловых уловов серебряного карася с начала 90-х годов XX века. В 2001 г. промыслов этого вида составил 18,2 % (1605 т) от общего улова по водохранилищу – 8802 т (Матишов и др., 2003).

В 1995-1998 гг. *S. a. gibelio* стабильно занимал четвертую позицию среди основных промысловых видов рыб в-ща, уступая по уловам только лещу, густере и плотве. В 1999-2005 гг. серебряный карась уже занимает третье место по промысловому вылову, превывсив уловы плотвы (см. рис. 17).

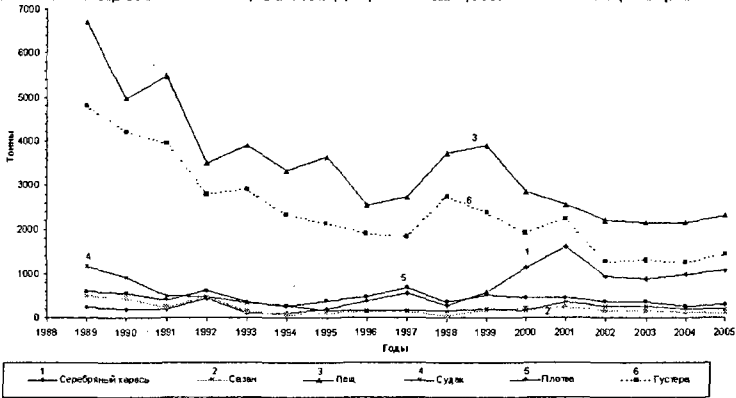


Рис. 17. Сравнительная динамика промысловых уловов серебряного карася и других основных видов рыб Цимлянского водохранилища за 1989-2005 гг.

Глава 5. Сравнительная ихтиологическая характеристика популяций серебряного карася из экологически различных водоемов Речные популяции

В качестве примера представлены объединенные выборки *S. a. gibelio* из предустьевых участков р. Дон (1998-2000 гг.), р. Кубань (1998-1999 гг.), а также степной р. Джурак-Сал (приток Нижнего Дона), отобранные в 2000 и 2002 гг. Ихтиологические характеристики даны на рисунке 18.

Все три сравниваемые выборки представлены практически одинаковой возрастной структурой (1-6), но в донской и кубанской речных популяциях

доминируют рыбы трехгодовалого возраста, а в р. Джурак-Сал – двухгодовалого (см. рис. 18 а). Донская и кубанская популяции имеют сходные линейный и весовой темпы роста с небольшим превалированием по этим показателям у кубанской популяции (см. рис. 18 б, в).

По усредненному по всем основным возрастным группам коэффициенту упитанности (Фультона) нижедонская популяция имеет более высокие значения – 3,34, чем нижекубанская, где $K. у. = 2,98$ (рис. 18 г).

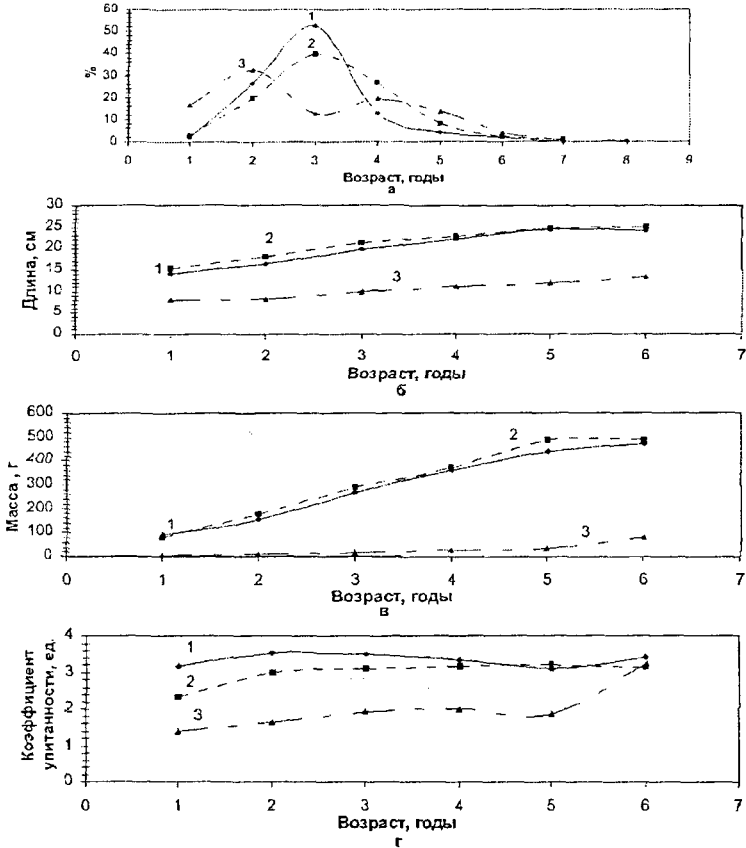


Рис. 18. Сравнительная характеристика размерно-возрастных показателей речных популяций серебряного караса Азовского бассейна (1998-2000, 2002 гг.)

1 - предустьевой участок р. Дон (N = 290). 2 - предустьевой участок р. Кубань (N = 257). 3 - р. Джурак-Сал (N = 367). а) Возрастная структура; б) Линейный темп роста; в) Весовой темп роста; г) Динамика коэффициента упитанности

Серебряные караси из переуплотненной популяции р. Джурак-Сал в районе с. Ремонтное представлены тугорослой карликовой морфой *humilis*

(рис. 18 б, в). Средний коэффициент упитанности – 2,01 является наименьшим среди сравниваемых речных выборок. Генетическая структура популяции *C. a. gibelio* р. Джурак-Сал представлена с количественным превалированием диплоидных самок над 2n самцами при отсутствии триплоидной геноформы.

Популяции из пресноводных полуизолятов

Эта экологическая группа (по сборам 2000 и 2002 гг.) представлена популяциями *C. a. gibelio* Цимлянского в-ща и атмосферного Водохранилища № 19, расположенного на р. Джурак-Сал (Ремонтненский р-н Ростовской обл.). Основным объектом промлова в Водохранилище № 19 является серебряный карась. Ихтиологические характеристики объединенных выборок сравниваемых популяций даны на рисунке 19.

Общей отличительной особенностью данных популяций является множественная возрастная структура с доминированием 5-8-годовалых рыб в Цимлянском в-ще и 6-8-годовалых в Водохранилище № 19 (см. рис. 19 а), а также низкий линейный и весовой темпы роста (рис. 19 б, в). Средний коэффициент упитанности в цимлянской популяции *C. a. gibelio* равен 3,96, а из Водохранилища № 19 – 3,83 (рис. 19 г).

Основной причиной сложившейся на Цимлянском в-ще ситуации является высокая численность серебряного карася как следствие эвтрофикации искусственного водоема (Яковлев, 1998, 1999; Архипов, Хоружая, 2002). Наличие диплоидной бисексуальной формы также способствует повышению численности этого вида. В конечном счете, высокая плотность цимлянской популяции *C. a. gibelio* обусловила острую внутривидовую пищевую конкуренцию, что и отражается в настоящее время на темпе роста.

Увеличение численности и плотности популяции серебряного карася наблюдается и на атмосферном Водохранилище № 19, образованном в 1972 г. с проектной площадью 1600 га. Но, в отличие от антропогенного влияния на трансформацию экосистемы Цимлянского в-ща, в данном случае основную роль играет естественное чередование обводнений и усыханий водоема. Так, в 1983 и 1990 гг. Водохранилище № 19 практически полностью пересыхало. По сравнению с другими промысловыми видами рыб – пестрым, белым толстолобиками, тугорослыми сазаном, а также судаком и плотвой, общая численность окисезистентного серебряного карася в периоды усыханий падает в наименьшей степени (Матишов и др., 2003).

В Водохранилище №19 генетическая структура популяции серебряного карася качественно отличается от популяций, обитающих в открытых и полуизолированных водных экосистемах Азовского бассейна. Здесь абсолютно доминируют диплоидные самки при малом проценте диплоидных самцов (Abramenko, 2001). В объединенной выборке из 437 особей средняя частота встречаемости диплоидных самцов составила 4,3%. Очевидно, что в этом водоеме у *C. a. gibelio* имеет место диплоидный гиногенез (Abramenko, 2001), на существование которого указывают отечественные (Головинская, 1954; Ромашов, Головинская, 1960;

Абраменко 2006 а), немецкие (Lieder, 1959) и армянские (Пипоян, Рухкян, 1998) исследователи.

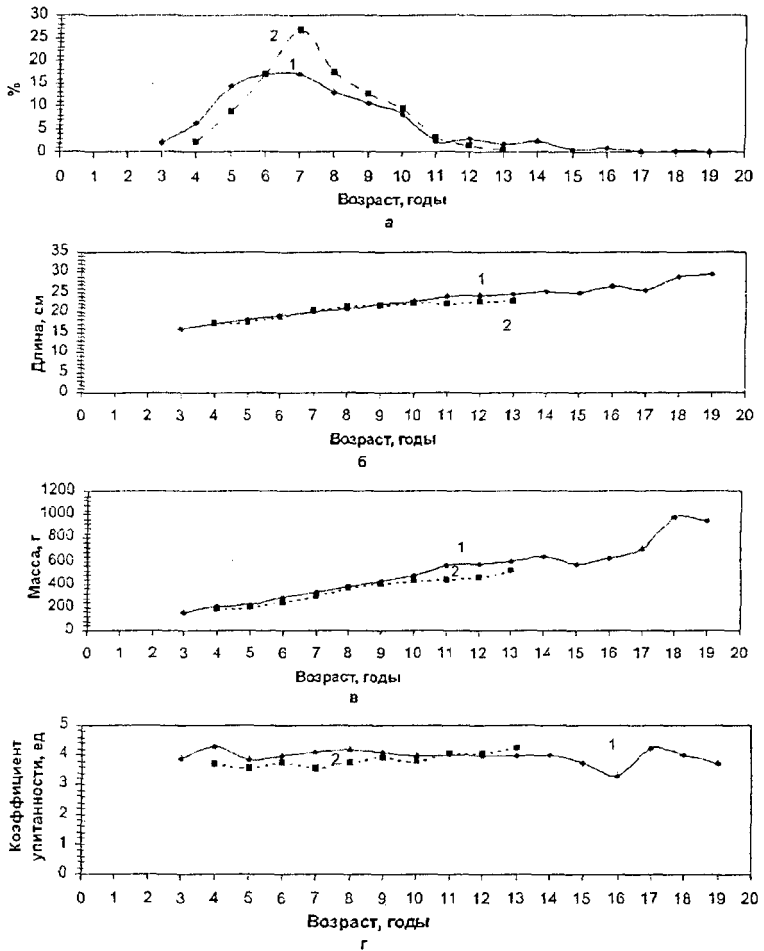


Рис. 19. Сравнительная характеристика размерно-возрастных показателей популяций серебряного карася из водохранилищ Среднего и Нижнего Дона (2000, 2002 гг.)

1 - Цимлянское водохранилище (N = 720). 2 - Водоохранилище № 19 на р. Джурак-Сал (N = 435).
 а) Возрастная структура; б) Линейный темп роста; в) Весовой темп роста; г) Динамика коэффициента упитанности

Популяции из пресноводных изолятов

За период исследований популяций серебряного карася из естественных изолятов в 1998-2001 гг. большинство относилось к атмосферным балочным водоемам Ремонтненского и Орловского р-нов Ростовской обл. Также обследованы популяции из дренажных канав Гребного канала (Ростов-на-Дону) и пойменных озер Верхнего Дона (Шолоховский и Верхнедонской районы).

Практически все локальные популяции *S. a. gibelio* из атмосферных изолятов и дренажных канав относятся к тугорослой морфе. Основными лимитирующими факторами темпа роста являются высокая плотность популяций, чередование естественных усыханий и обводнений, а также бедная кормовая база. Генетическая структура серебряных карасей из атмосферных изолятов характеризуется резким превалированием диплоидных самок над диплоидными самцами, как в Водохранилище № 19 (Матишов и др., 2003).

Наиболее высокий темп роста наблюдается в популяции *S. a. gibelio* из верхнедонского оз. Заклетное, где доминирует диплоидная форма. Другие локальные популяции, обследованные нами в бассейне Верхнего Дона в 2001-2002 гг., также представлены с доминированием 2n бисексуальной формы.

Морские популяции

Морские популяции исторически являются самыми молодыми компонентами расширяющегося за последние 20 лет ареала серебряного карася в Азовском бассейне (Матишов и др., 2003).

В качестве сравнительного примера представлена популяция *S. a. gibelio* из слабо осолоненной части Таганрогского залива (0,3-0,5‰) в районе Беглицкой косы (рис. 12), где имеется естественное нерестилище этого подвида (Абраменко и др., 1999). А также из мезогалинной части Азовского моря – Темрюкского залива (5-12‰; рис. 12). Ихтиологические характеристики объединенных выборок беглицкой и темрюкской популяций даны на рисунке 20.

Темрюкская центральная популяция серебряного карася в различные периоды жизненного цикла использует экологически различающиеся водоемы – собственно Темрюкский залив и осолоненный Курчанский лиман (рис. 14). В графическом материале данные по выборкам из Темрюкского залива и Курчанского лимана объединены (см. рис. 20).

Возрастная структура беглицкой и темрюкско-курчанской популяций серебряного карася различна. Беглицкая популяция представлена восемью основными возрастными группами, среди которых доминируют трехгодовики. В темрюкско-курчанской популяции самая старшая возрастная группа представлена 6-годовиками, а модальная частота встречаемости в промысловых уловах наблюдается у рыб двухгодичного возраста (рис. 20 а). Обе популяции характеризуются доминированием диплоидной бисексуальной формы.

По линейному, весовому темпам роста и динамике коэффициента упитанности данные значения, в целом, выше у серебряных карасей беглицкой популяции (рис. 20 б, в, г). Средний коэффициент упитанности беглицких карасей составляет 3,41, а у темрюкско-курчанских – 2,68.

По нашим данным (Матишов и др., 2003), беглицкая популяция *S. a. gibelio* является наиболее быстро растущей по массе в сравнении с другими популяциями из экологически различных водоемов (см. рис. 18-20).

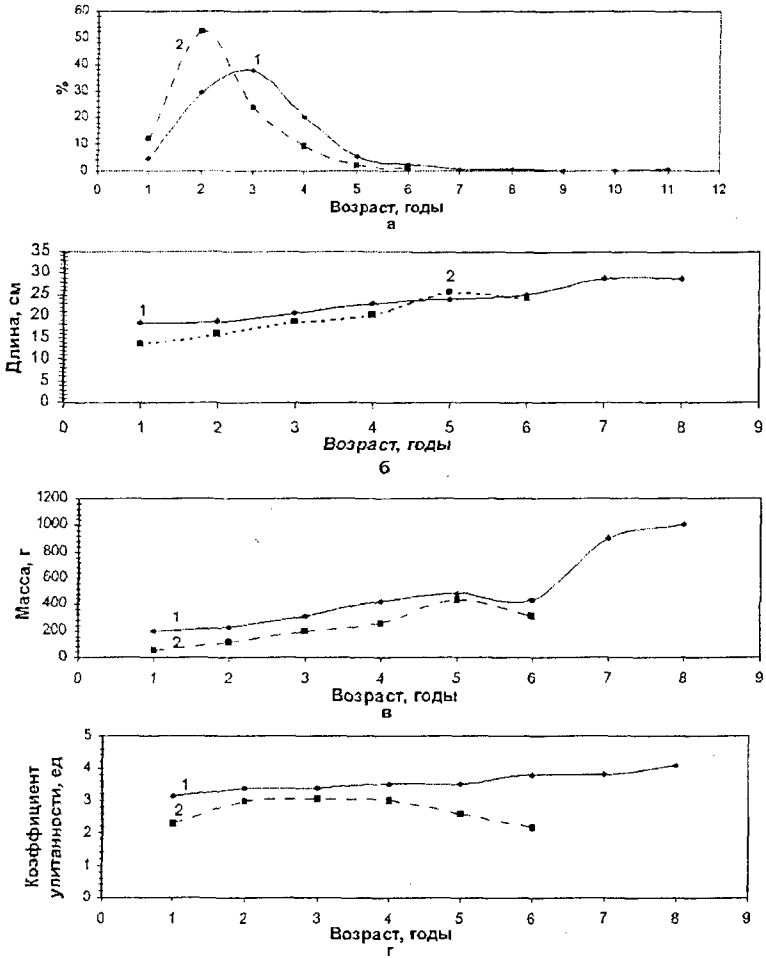


Рис. 20. Сравнительная характеристика размерно-возрастных показателей популяций серебряного караса из различных участков Азовского моря (1998 - 1999 гг.)

1 - Таганрогский залив в районе Беглицкой косы (N = 356). 2 - Прибрежная часть Темрюкского залива и Курчанский лиман (N = 305).

а) Возрастная структура; б) Линейный темп роста; в) Весовой темп роста; г) Динамика коэффициента упитанности

Заключение

На основе представленных ихтиолого-генетических характеристик обследованных популяций *S. a. gibelio* Азовского бассейна можно заключить, что в настоящий период данный подвид представлен однополо-двуполым комплексом, состоящим из диплоидных бисексуальных, диплоидных и триплоидных однополо-женских геноформ, а также триплоидных самцов.

В зависимости от условий окружающей среды эврибионтный азовский серебряный карась проявляет высокую адаптивную пластичность, выражающуюся в различных способах размножения, протяженных по времени и расстоянию нерестовых и нагульных миграциях, изменении цикличности гаметогенеза, возрастной структуре, темпе роста, форме тела.

Однако постепенное, но неизменное увеличение плотности популяций на традиционных или вновь осваиваемых *S. a. gibelio* биотопах, в конечном счете, приведет к острой внутривидовой пищевой конкуренции и снижению темпа роста с ускоренным наступлением половой зрелости (Васнецов, 1947; Иванова, 1955; Maletik, Budakova, 1986; Матищов и др., 2003).

Выводы

1. До середины XX века серебряный карась являлся малочисленным, но естественным (аборигенным) компонентом ихтиоценозов Понто-Каспийского региона, а популяционная структура *Carassius auratus gibelio* характеризовалась абсолютным доминированием однополо-женской гиногенетической формы.

2. По результатам 14-летних полевых исследований установлено, что в текущий период в пресноводных и морских популяциях однополо-двуполого диплоидно-триплоидного комплекса серебряного карася Азовского бассейна стабильно доминирует диплоидная ($2n = 100$) бисексуальная геноформа.

3. Пусковым механизмом трансформации генетической структуры популяций *S. a. gibelio* явилось антропогенное изменение функционирования водных экосистем Азовского бассейна, резко усилившееся с середины XX века. Данный процесс обусловил "переключение" амейотического типа размножения у самок ранее доминировавшей однополо-женской триплоидной ($3n = 150$) формы на мейотический благодаря одновременной способности к репродукции посредством обоих цитологических механизмов. В результате рекомбинации половых хромосом в профазе I мейоза в гиногенетических потомствах триплоидных самок с ХХУ гоносомами имело место появление триплоидных самцов серебряного карася с набором половых хромосом типа ХУУ.

4. Вследствие миксоплоидного характера гаметогенеза триплоидных самок и самцов *S. a. gibelio*, наличие гаплоидных ($n = 50$) женских и мужских половых клеток определило устойчивое появление диплоидной двуполой формы, поскольку при резко изменяющихся условиях среды биологически более выгодным становится бисексуальный комбинативный способ размножения. Результатом эколого-цитогенетических изменений явилась общая трансформация половой и генетической структуры генеральной

популяции серебряного карася Азовского бассейна с наблюдаемым в последние 16-20 лет доминированием диплоидной геноформы.

5. С появлением в азовских популяциях *C. a. gibelio* большого количества диплоидных самцов, созревающих в естественные для подвида сроки, исчезла зависимость, регулировавшая размножение ранее доминировавшей триплоидной гиногенетической формы посредством прямой связи с численностью и сроками нереста самцов родственных, промыслово ценных видов карповых рыб – сазана, леща, тарани, золотого карася и других.

6. Преваширование диплоидной двулопной формы серебряного карася с более сложным поведением при комбинативном способе размножения обусловило появление ранее не отмечавшихся протяженных по расстоянию и времени нерестовых и нагульных миграций в речных и морских экосистемах Азовского бассейна с образованием новых популяций, в том числе, на рыбохозяйственных водоемах.

7. Повышенная неспецифическая резистентность серебряного карася к газовому режиму и поллотантам антропогенного происхождения также способствовала освоению этим подвидом новых биотопов и экологических ниш, а также природных нерестилищ, ранее используемых другими видами рыб данного бассейна.

В конечном счете, указанные в пунктах 5-7 факторы обусловили вспышку численности, расширение ареала обитания и дифференциацию популяций *Carassius auratus gibelio* на пресноводные и азово-морские.

8. В зависимости от условий окружающей среды азовский серебряный карась проявляет высокую адаптивную пластичность, выражающуюся в различных способах размножения, изменении цикличности гаметогенеза, возрастной структуре, темпе роста, форме тела.

9. Адаптационные изменения биологии этого подвида явились факторами быстрого роста его численности на рыбопромысловых акваториях Азовского бассейна. В текущий период серебряный карась по вылову стабильно входит в первую тройку промысловых полупресноводных рыб.

10. При доминировании диплоидной бисексуальной формы *C. a. gibelio* репродуктивные поведенческие и средовые факторы являются взаимно связанными процессами, циклическое повторение которых определяет очередность нерестового хода различных геноформ, а также нерестовую и общую генетическую структуру популяций серебряного карася в азовском диплоидно-триплоидном комплексе.

11. Проведенные на основе многолетних данных расчеты показали, что в смешанных азовских 2n-3n популяциях серебряного карася у диплоидных самок, кроме мейотического бисексуального способа размножения, имеет место естественный диплоидный гиногенез, являющийся причиной количественной диспропорции между диплоидными самками и самцами. Натурным подтверждением диплоидного гиногенетического развития у *C. a. gibelio* является обнаружение нами практически однополо-женских диплоидных популяций в атмосферных изолятах и полуизолятах юго-восточных районов Ростовской области.

12. На основе результатов натуральных исследований и данных представленной имитационной модели, в настоящий период генетическая структура генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна находится в метастабильном промежуточном Состоянии В, вследствие чего в локальных популяциях наблюдаются женские и мужские особи всех известных генетических форм *C. a. gibelio*. В случае экстинции или полного исчезновения из популяций триплоидной гиногенетической формы общая стратегия функционирования этого однополо-двуполого комплекса сохранится в трансформированном виде, поскольку будут одновременно присутствовать две тактики единого процесса в виде мейотически размножающейся диплоидной бисексуальной и диплоидной одноположенской геноформ.

Практические рекомендации

1. Необходимо более активно регулировать быстро возрастающую численность и биомассу серебряного карася при составлении прогнозов промыслового вылова этого вида на различных участках Азовского бассейна.

2. Рекомендуется избирательный мелиоративный отлов серебряного карася на Цимлянском в-ще в преднерестовый весенний период, когда происходит пространственное обособление различных видов рыб. Тогда селективность лова может быть максимальной.

3. Для восстановления репродуктивного баланса ихтиоценоза Цимлянского в-ща необходимо проводить регулярное зарыбление водоема белым амуром. Увеличение мелководных нерестовых площадей "с помощью" белого амура позволит повысить нерестовую продуктивность щуки, являющуюся специализированным хищником серебряного карася.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

I. Монографии

1. Матишов Г.Г., Абраменко М.И., Гаргопа Ю.М., Буфетова М.В. Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. – 441 с.

II Статьи в изданиях, в которых рекомендуется публикация основных результатов диссертаций на соискание ученой степени доктора наук

2. Абраменко М.И. Опыт применения метода трансплантации тканей для исследования особенностей размножения у серебряного карася и его гибридов с карпом // Генетика. – 1984. Т. 20, № 6. – С. 1036-1042.

3. Черфас Н.Б., Абраменко М.И., Емельянова О.В., Ильина И.Д., Трувеллер К.А. Генетические особенности индуцированного гиногенеза у гибридов серебряного карася с карпом // Генетика. – 1986. Т. 22, № 1. – С. 134-139.

4. Абраменко М.И., Рекубратский А.В. Определение количества генов тканевой совместимости у карпа по результатам трансплантационного теста в третьем поколении индуцированного гиногенеза // Генетика. – 1987. Т. 23, № 9. – С. 1658-1663.

5. Абраменко М.И. Изучение гиногенетических потомств карасекарповых гибридов как модельного объекта для определения возможных механизмов клонообразования у гиногенетических и гибридогенных рыб // Вопросы ихтиологии. – 1990. Т. 30, вып. 3. – С. 425-431.

6. Трувеллер К.А., Абраменко М.И. Оценка дивергенции некоторых представителей Карповых (Cyprinidae) по электрофоретическим спектрам белков и трансплантационному тесту // Журн. общей биологии. – 1990. Т. 51, № 5. – С. 669-681.

7. Абраменко М.И. Динамика генетической структуры в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch в нижнем течении реки Дон // Генетика. – 1994. Т. 30 (приложение). – С. 3.

8. Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне Нижнего Дона // Вопросы ихтиологии. – 1997. Т. 37, № 1. – С. 62-67.

9. Абраменко М.И., Полтавцева Т.Г., Васецкий С.Г. Обнаружение триплоидных самцов в нижнедонских популяциях серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) // Доклады РАН. – 1998 а. Т. 363, № 3. – С. 415-418.

10. Абраменко М.И. Обнаружение серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) на российском участке Черного моря // Доклады РАН. – 2000 б. Т. 374, № 3. – С. 415-418.

11. Абраменко М.И., Надтока Е.В., Махоткин М.А., Кравченко О.В., Полтавцева Т.Г. Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез. – 2004 а. Т. 35, № 5. – С. 375-386.

12. Абраменко М.И. К вопросу о естественном диплоидном гиногенезе в популяциях серебряного карася Азовского бассейна // Вестник Южного научного центра РАН. – 2006 а. Т. 2, № 1. – С. 61-64.

III Статьи в аналитических сборниках и материалах конференций

13. Емельянова О.В., Абраменко М.И. Размеры и плоидность икры у самок первого поколения гибридов серебряного карася с карпом // Генетика и селекция прудовых рыб. Сб. научн. тр. Всес. НИИ пруд. рыбн. хоз-ва. – М., 1982. – Вып. 33. – С. 169-184.

14. Черфас Н.Б., Емельянова О.В., Рекубратский А.В., Гомельский Б.И., Абраменко М.И. Исследование гибридов серебряного карася с карпом (опыт применения генетических методов в работах с отдаленными гибридами) // Генетика в аквакультуре / Отв. ред. В.С. Кирпичников. – Л.: Наука, 1989. – Ч. 2. – С. 137-152.

15. Абраменко М.И., Кравченко О.В. Изучение генетической структуры популяций серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch в изменяющихся условиях функционирования экосистемы бассейна нижнего течения р. Дон: Матер. III междунар. научн. конф. "Экология города". – Ростов-на-Дону (Россия) - Ниш (Сербия), 1995. – С. 134.

16. Абраменко М.И. Сравнительная выживаемость у серебряного карася и других видов карповых рыб при комбинированном воздействии меди, цинка и гексахлорциклогексана в различных температурных режимах: Тез. докл. Первого конгр. ихтиологов России. (Астрахань, сентябрь 1997 г.) – М.: Изд-во ВНИРО, 1997 а. – С. 101.

17. Абраменко М.И. Дифференциальная избирательность самцов серебряного карася *Carassius auratus gibelio* при брачном ухаживании за самками бисексуальной и гиногенетической форм: Тез. докл. Первого конгр. ихтиологов России. (Астрахань, сентябрь 1997 г.) – М.: Изд-во ВНИРО, 1997 б. – С. 185.

18. Абраменко М.И., Полтавцева Т.Г. Динамика генетической структуры популяций и дальнейшая эволюция в однополо-двуполом комплексе

- серебряного караса из Нижнедонского бассейна: Тез. докл. Первого конгр. ихтиологов России. (Астрахань, сентябрь 1997 г.) – М.: Изд-во ВНИРО, 1997. – С. 345.
19. Абраменко М.И. Антропогенные и биологические факторы, влияющие на динамику численности и расширение ареала серебряного караса Азово-Донского бассейна: Тез. докл. VII Всерос. конф. по проблемам промыслового прогнозирования (7-9 октября 1998 г., г. Мурманск.) – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998 а. – С. 19-20.
20. Абраменко М.И. Динамика численности и изменение ареала обитания серебряного караса в Азово-Донском бассейне: Тез. докл. междунар. семинара им. Г. Седова и Ф. Нансена "Проблемы экосистем заливов, фьордов, эстуариев морей Арктики и юга России". г. Ростов-на-Дону, 25-30 мая 1998 г. – Мурманск: ООО "МИП-999", 1998 б. – С. 5-7.
21. Абраменко М.И., Кравченко О.В. Возможные цитогенетические аспекты эврибионтности серебряного караса из Азово-Черноморского бассейна: Тез. докл. междунар. семинара им. Г. Седова и Ф. Нансена "Проблемы экосистем заливов, фьордов, эстуариев морей Арктики и юга России". г. Ростов-на-Дону, 25-30 мая 1998 г. – Мурманск: ООО "МИП-999", 1998. – С. 8-10.
22. Абраменко М.И., Предеина Л.М., Хоружая Т.А., Надтока Е.В. Изучение сравнительной выживаемости у серебряного караса и других видов карповых и окуневых рыб при комбинированном воздействии тяжелых металлов и хлорорганических соединений в различных температурных режимах // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. научн. тр. (1996-1997 гг.). / Отв. ред. Э.В. Макаров. – Ростов-на-Дону: Изд-во АзНИИРХ, 1998 б. – С. 461-472.
23. Абраменко М.И., Кравченко О.В. Динамика численности, изменение ареала обитания и возможные цитогенетические аспекты эврибионтности серебряного караса в Азово-Донском бассейне // Современное развитие эстуарных экосистем на примере Азовского моря / Отв. ред. акад. РАН Г.Г. Матишов. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1999. – С. 200-203.
24. Абраменко М.И., Махоткин М.А., Никитин А.А. Определение размерно-возрастной и генетической структуры чисто морской популяции серебряного караса из Таганрогского залива Азовского моря: Матер. междунар. научно-практ. конф. "Биосфера и человек". – Майкоп: Изд-во Адыгейского ун-та, 1999. – С. 79-82.
25. Абраменко М.И. Эколого-генетические закономерности функционирования однополю-двупольных комплексов рыб на примере серебряного караса *Carassius auratus gibelio* из Азовского бассейна: Тез. докл. II съезда Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров. 1-5 февраля 2000 г. – Санкт-Петербург: НИИ Химии СПбГУ, 2000 а. – Т. 2. – С. 101-102.
26. Абраменко М.И. Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного караса *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море / Отв. ред. акад. РАН Г.Г. Матишов. – Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН, 2001. – Ч. 1, Гл. 2. – С. 152-173.
27. Abramenko M.I. Possibility of existence of natural diploid gynogenesis in Russian populations of silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* // Chromosome Research. – 2001. Vol. 9. (Suppl. 1). – P. 61.
28. Абраменко М.И., Бердников С.В., Кравченко О.Ю. Модельная оценка современной генетической структуры в популяциях однополю-двуполого комплекса серебряного караса Азовского бассейна // Комплексный

мониторинг среды и биоты Азовского бассейна / Отв. ред. академик РАН Г.Г. Матишов. – Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН, 2004 б. – Т. VI, Гл. 6. – С. 317-329.

29. Абраменко М.И. Возможные механизмы появления и биологическая роль триплоидных самок в популяциях серебряного карася *Carassius auratus gibelio*: Тез. докл. III съезда Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров "Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития". Москва, 6-12 июня 2004. – М.: Изд-во УРСС, 2004 а. – Т. 1. – С. 40.

30. Абраменко М.И. Миксоплоидный характер гаметогенеза у диплоидных и триплоидных самок серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Азовского бассейна: Тез. докл. междунар. научн. конф. "Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах". (г. Ростов-на-Дону, 9-10 июня 2004 г.). – Ростов-на-Дону: Изд-во ООО "ЦВВР", 2004 б. – С. 7-8.

31. Абраменко М.И. Размерная характеристика и плоидность овулировавшей икры диплоидных и триплоидных самок серебряного карася из Азовского бассейна // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива / Отв. ред. академик РАН Г.Г. Матишов. – Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН, 2005 а. – Т. VII, Гл. 5. – С. 218-251.

32. Абраменко М.И. Этологические механизмы доминирования диплоидной бисексуальной формы в популяциях серебряного карася Азовского бассейна: Тез. докл. междунар. семинара "Современные технологии мониторинга и освоения природных ресурсов южных морей России". (г. Ростов-на-Дону, 15-17 июня 2005 г.). – Ростов-на-Дону: Изд-во ООО "ЦВВР", 2005 б. – С. 6-8.

33. Абраменко М.И. Причины современного географического распределения гиногенетических и бисексуальных геноформ в однополо-двуполном комплексе серебряного карася Азовского бассейна: Тез. докл. междунар. научн. конф. "Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных)". (г. Азов, 5-8 сентября 2006 г.). – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2006 б. – С. 9-11.

34. Абраменко М.И. Эволюция сексуальной мимикрии в однополо-двуполых комплексах серебряного карася Азовского бассейна // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России / Отв. ред. академик РАН Г.Г. Матишов. – Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2007 а. – С. 180-190.

35. Абраменко М.И. Вытеснение серебряным карасем (*Carassius auratus gibelio*) близкородственных видов рыб в Азовском бассейне как следствие процесса трансформации генетической структуры его популяций: Тез. докл. междунар. научн. конф. "Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем". (г. Ростов-на-Дону, 5-8 июня 2007 г.). – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007 б. – С. 11-12.

IV Учебно-методические материалы и разработки

36. Абраменко М.И. Методические указания по трансплантации анальных плавников у карповых рыб. – М.: ВНИИПРХ, 1985. – 14 с.

37. Абраменко М.И., Тютюнникова Г.А., Саламаха А.В., Маныч В.Ю. Разработка исследований в области естественной и экспериментальной полиплоидии у рыб // Годовой отчет о научно-исслед. работе НИИ Биологии Ростовского гос. ун-та, № Гос. регистрации 01900038961. – Ростов-на-Дону, 1989. – 12 с.

10

Подписано в печать 18.12.08 г. Тираж 120 экз. Заказ 784
Типография ФГОУ ВПО «АГТУ», тел. 61-45-23
г. Астрахань, Татищева 16ж.