

УДК 639.2.052.2:575.174:504.45(282.247.363.6)

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)) ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2012 г. М. И. Абраменко

Южный научный центр РАН, 344006 Ростов-на-Дону, проспект Чехова, 41,
e-mail: mabramenko@mail.ru

Поступила в редакцию 04.05.2011 г.

Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) – доминирующий промысловый вид рыб Цимлянского водохранилища (р. Дон). Проведен ретроспективный анализ экологических и генетических факторов, определявших динамику численности популяции серебряного карася на различных этапах функционирования данного водоема. На современном этапе доминирование *C. auratus gibelio* в ихтиоценозе Цимлянского водохранилища определяется подходящими для биологии этого вида озерно-болотистыми условиями среды и отсутствием зависимости в размножении от других карповых рыб. Представлена размерная, половая и генетическая структуры цимлянской популяции серебряного карася, характеризующаяся множественными возрастными группами и низкими линейным и массовым темпами роста.

Ключевые слова: серебряный карась, Цимлянское водохранилище, промысловые уловы, генетические формы, эвтрофирование, доминирование, ихтиоценоз.

ВВЕДЕНИЕ

На многих пресноводных водоемах Понто-Каспийского региона регистрируется вспышка численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) [3, 21, 28, 43]. Этот процесс – своеобразный комплексный индикатор, отражающий общую перестройку данных экосистем. Наглядный пример резкого увеличения численности серебряного карася на внутренних водоемах – одно из крупнейших в России высокопродуктивное Цимлянское водохранилище.

На наличие *C. auratus gibelio* как редко встречающегося в Цимлянском водохранилище вида указано уже в начальный период формирования ихтиофауны водоема в 1951–1952 гг. [33]. Проводимые в 1952–1953 гг. исследования на малых водохранилищах Волго-Донского канала (Карповское, Береславское и Варваровское) также показали редкую встречаемость карасей – 0.04–0.3% общей массы рыб в неводных и волокушных уловах [25]. Но и через 15 лет функционирования Цимлянского водохранилища у серебряного карася не образовалось популяции значительной численности. И.И. Лапицкий [22] объяснял это неудовлетворительными условиями воспроизводства данного вида. Он также предполагал, что в процессе эволюции и трансформации водохранилища (заиления и зарастания) экологическая обстановка для размножения озерных форм рыб, к которым он относил серебряного

карася, может улучшиться и численность популяции повысится [30].

По данным промысловой статистики, в 70-х годах XX в. уловы серебряного карася составляли 0.1–0.6% общего вылова рыб по водоему и этот вид включали в разряд прочих рыб [34]. Стремительное увеличение численности серебряного карася отмечено с весны 1986 г., когда через рыбоподъемник, расположенный в теле плотины Цимлянского гидроузла, в водохранилище пересадили до полумиллиона производителей *C. a. gibelio*, мигрировавших из низовьев Азово-Донской поймы [15]. Всего за период с 1985 по 1989 г. пересажено >600 тыс. половозрелых особей этого вида, относившихся в основном к диплоидной бисексуальной форме [1, 10].

До 1986 г. доля самцов в уловах серебряного карася была ≤1.2–2.0% [34]. Можно заключить, что цимлянская популяция *C. a. gibelio* ранее была представлена гиногенетической формой. В нижнедонском нерестовом стаде количество самцов серебряного карася в 1986 г. было ~30%. После смешения генетически различных форм частота встречаемости самцов *C. a. gibelio* в Цимлянском водохранилище возросла до 9–15% и в 1995–1996 гг. достигла 22–25% [34]. По данным полевых исследований цимлянской популяции серебряного карася, в 1990 г. частота встречаемости триплоидных ($3n = 150$) гиногенетических самок составляла 20.8%, диплоидных ($2n = 100$) самок – 51.4%, диплоидных самцов – 27.8% [3].

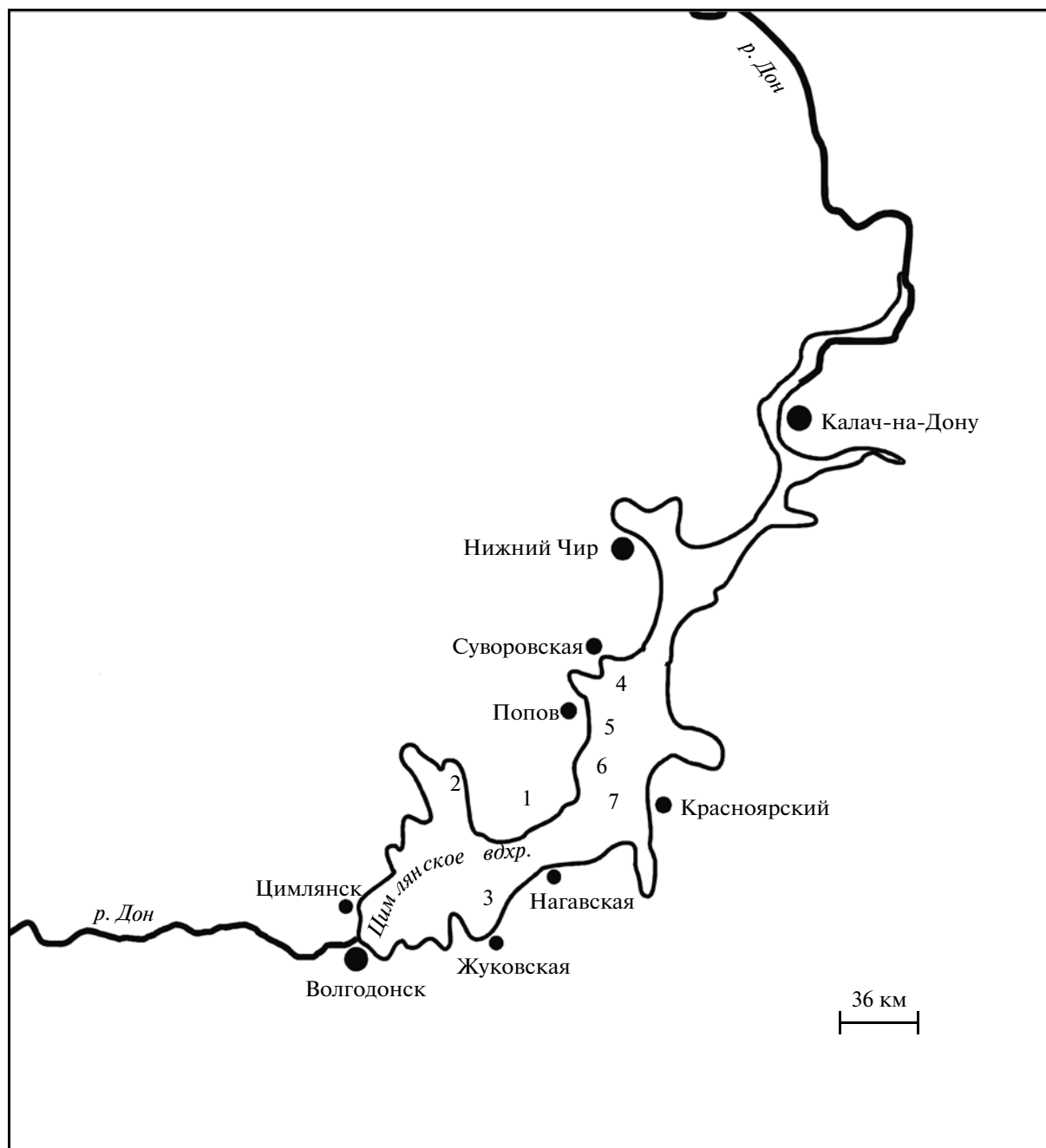


Рис. 1. Расположение участков лова серебряного карася в Цимлянском водохранилище:

1 – Балабановский залив, 2 – Новоцимлянский залив, 3 – траверс, станция Жуковская – пос. Алдабульский, 4 – у станции Суворовская, 5 – у хутора Попов, 6 – у хутора Красноярский, 7 – траверс, хутор Веселый – станция Нагавская.

Цель работы – ретроспективный анализ абиотических и биотических факторов, определявших динамику численности популяции серебряного карася на различных этапах функционирования Цимлянского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в июле 2000 г. и сентябре 2002 г. на 7 участках Цимлянского водохранилища

протяженностью 360 км, площадью водного зеркала 2700 км² и объемом 23.5 км³ (рис. 1). Цимлянское водохранилище находится на начальной стадии перехода в малопродуктивный водоем озерно-болотистого типа [15].

Рыб отлавливали бимтралом с шагом ячеи 30 мм в кутке. Всего проанализировано 724 экз. серебряного карася. Для определения стандартной длины (l), сырой массы (P), коэффициента упитанности по Фультону, возраста, пола и стадий зрело-

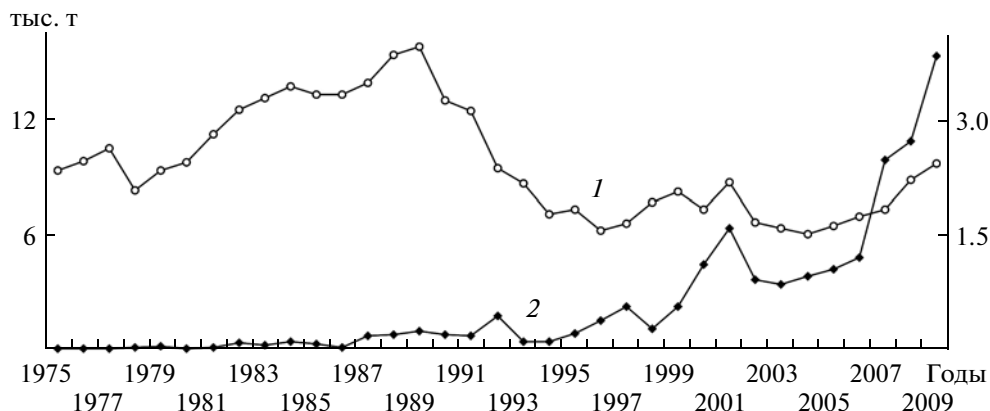


Рис. 2. Динамика общего вылова рыб (1, левая ось ординат) в Цимлянском водохранилище и отдельно серебряного карася (2, правая ось ординат).

сти гонад использовали широко распространенные ихтиологические методики [17, 31, 32]. Пloidность определяли по цитометрическим показателям площадей ядер эритроцитов (ПЯЭ) [10] и по числу хромосом на метафазных пластинках клеток почечной ткани после колхицинирования.

У отловленных рыб прижизненно из жаберной дужки брали мазки крови и вели обсчет по 30 зрелым ортохромным клеткам эритроцитов [20] с каждого стекла, окрашенных по Май-Грюнвальду [29] с использованием окуляр-микрометра, установленного на микроскопе Лабоваль-3 (Германия). Данный экспресс-метод, основанный на соответствии размеров эритроцитов или их ядер с общим уровнем ploидности организма, давно используется в популяционных и лабораторных исследованиях различных диплоидно-полиплоидных комплексов рыб [24, 35, 39, 42, 44, 45]. Соотношение ПЯЭ триплоидной и диплоидной геноформ *C. a. gibelio* колеблется в пределах 1.3–1.5 [36].

Приготовление кариологических образцов в период естественной для этого вида (лето и ранняя осень) митотической активности соматических клеток осуществляли методом давленных препаратов [23]. Для окрашивания препаратов использовали ацетоорсеин [19, 23]. Пloidность рыб определяли путем подсчета числа хромосом на анализируемых метафазных пластинках клеток митотически стабильной почечной ткани (5–30 пластинок с одного стекла) на микроскопе МБИ-16.

Для анализа динамики численности использовали данные по объемам промысловых уловов серебряного карася и других видов рыб Цимлянского водохранилища из ежегодных отчетных данных по сырьевой базе бассейнового управления Цимлянскрыбвод и Азово-Черноморского территориального управления рыбоохраны за период 1975–2009 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Динамика общего промыслового вылова рыб в водохранилище, а также массовой доли серебряного карася от общего промыслового лова за 35-летний период характеризуется скачкообразным увеличением численности *C. a. gibelio* с начала 90-х годов XX в. на фоне снижения вылова других видов рыб (рис. 2 и 3). Некоторый подъем кривой общего вылова по водоему в 2007–2009 гг. также связан с увеличением вылова серебряного карася (рис. 2).

Благодаря многократности нереста (3–4 генерации) в 80–90-х годах XX в. *C. a. gibelio* широко расселился по всему водохранилищу и по численности молоди занял третье место после плотвы *Rutilus rutilus* (Linne) и густеры *Blicca bjoerkna* (Linne). Коэффициент встречаемости этого вида в уловах мальковой волокуши увеличился с 3.5 до 60.2%. Наибольшие концентрации (150–1360 экз./замет) молоди серебряного карася отмечены в районах нижней правобережной части водоема [34]: Новоцимлянском заливе и прилегающих к нему акваториях – местах нереста леща, а также основных рыболовских участках Ростовской части водохранилища. По данным других авторов [14], количество сеголетков серебряного карася на один замет мальковой волокуши в 1985–1997 гг. по сравнению с 1960–1984 гг. в среднем возросло в 1961 раз.

В 1995–1998 гг. *Carassius auratus gibelio* занимал четвертую позицию среди основных промысловых рыб водохранилища, уступая лещу *Abramis brama* (Linne), густере и плотве (рис. 4). В 1999–2006 гг. серебряный карась стабильно занимал третье место по вылову, превысив уловы плотвы. В 2007 г. *Carassius auratus gibelio* вышел на первое место, незначительно (на 155 т) превышая уловы основного промыслового вида Цимлянского водохранилища – леща, при одинаковых для этих рыб квотах вылова. В 2009 г. превышение промыслового вылова серебряного карася по сравнению с лещом со-

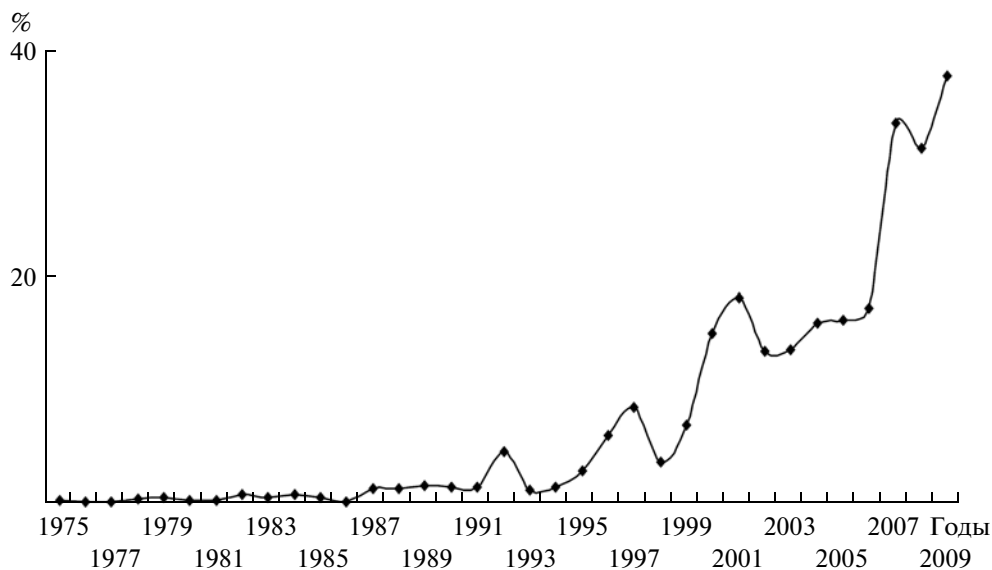


Рис. 3. Динамика массовой доли вылова серебряного карася.

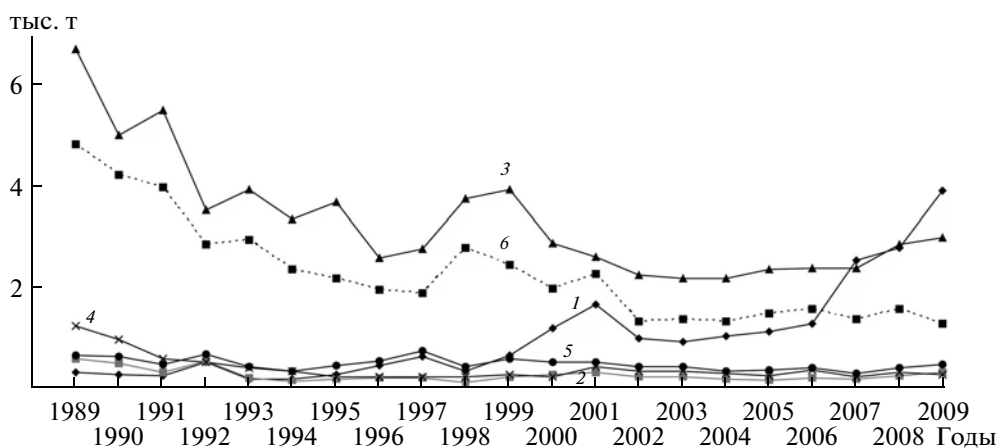


Рис. 4. Сравнительная динамика вылова основных промысловых видов рыб Цимлянского водохранилища: 1 – серебряный карась, 2 – сазан, 3 – лещ, 4 – судак, 5 – плотва, 6 – густера.

ставило 931 т. В текущий период *C. a. gibelio* – основной промысловый компонент ихтиоценоза Цимлянского водохранилища.

Представлены современная размерно-возрастная, половая и генетическая структуры, а также линейный, массовый темпы роста и динамика коэффициента упитанности цимлянской популяции серебряного карася (см. таблицу и рис. 5). В 90-х годах XX в. цимлянская популяция серебряного карася характеризовалась возрастной структурой, состоящей из 13 групп. В промысловых уловах *C. a. gibelio* имел длину 18–30 см и сырую массу от 100 до 1000 г. Основу уловов составляли четырех-, пяти- и шестигодовики [34]. На современном этапе наблюдается 19 возрастных групп с доминированием 5–8-годовалых рыб (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В отличие от других крупных водоемов Азовского бассейна в Цимлянском водохранилище трансформация генетической структуры популяции серебряного карася в результате “эксперимента” произошла фактически мгновенно [3]. С появлением большого количества особей диплоидной бисексуальной формы *C. a. gibelio* исчезла зависимость, регулировавшая размножение ранее доминировавшей гиногенетической формы посредством прямой связи с численностью и сроками нереста самцов массовых видов карповых рыб – сазана *Cyprinus carpio* (Linne), леща, золотого карася *Carassius carassius* (Linne), плотвы и др. Резкое повышение уловов серебряного карася с 1987 г. (рис. 2 и 3) обусловило выделение данного вида в

Размерно-возрастные характеристики, стадии зрелости гонад, половой состав и плоидность серебряных карасей из рядовых выборок

| Номер участка сбора | Количество рыб, экз. | Длина, см | Масса, г | Возраст, годы | Половой состав и плоидность, % | | | Стадии зрелости | |
|---------------------|----------------------|--------------------------|--------------------------|---------------|--------------------------------|------------------|-------------------|-----------------|-------|
| | | | | | Диплоидные самки | Диплоидные самцы | Триплоидные самки | Самки | Самцы |
| 2000 г. | | | | | | | | | |
| 1 | 150 | $\frac{13.5-29.5}{19.6}$ | $\frac{70-1000}{316.4}$ | 3+–18+ | 65.3 | 34.0 | 0.7 | II–III; VI | III–V |
| 2 | 116 | $\frac{13.5-27.5}{19.8}$ | $\frac{80-800}{332.5}$ | 3+–17+ | 57.7 | 41.4 | 0.9 | II–III; VI | IV–V |
| 3 | 84 | $\frac{13.7-26.5}{19.4}$ | $\frac{50-550}{280.5}$ | 3+–14+ | 86.9 | 13.1 | 0 | II–III; VI | III–V |
| 4 | 160 | $\frac{16.5-29.5}{20.1}$ | $\frac{180-960}{340.6}$ | 3+–19+ | 78.1 | 21.9 | 0 | II–III; VI | IV–V |
| Всего | 510 | $\frac{13.5-29.5}{19.7}$ | $\frac{70-1000}{321.7}$ | 3+–19+ | 71.2 | 28.4 | 0.4 | II–III; VI | III–V |
| 2002 г. | | | | | | | | | |
| 5 | 53 | $\frac{15.0-29.0}{21.6}$ | $\frac{80-880}{402.5}$ | 5+–11+ | 79.2 | 18.9 | 1.9 | II, III, IV | IV, V |
| 1 | 100 | $\frac{17.0-28.0}{22.2}$ | $\frac{170-800}{402.5}$ | 5+–13+ | 66.0 | 33.0 | 1.0 | III, IV | IV, V |
| 6 | 41 | $\frac{16.0-30.0}{23.2}$ | $\frac{150-1150}{524.4}$ | 5+–14+ | 92.7 | 7.3 | 0 | II, III, IV | IV, V |
| 7 | 20 | $\frac{15.0-27.5}{21.4}$ | $\frac{80-680}{373.0}$ | 4+–11+ | 55.0 | 45.0 | 0 | III, IV | V |
| Всего | 214 | $\frac{15.0-30.0}{22.2}$ | $\frac{80-1150}{439.3}$ | 4+–14+ | 73.4 | 25.7 | 0.9 | II–IV | IV–V |

Примечание. Над чертой – минимальные и максимальные значения, под чертой – средние.

разряд промысловых рыб, т.е. у *Carassius auratus gibelio* увеличение естественного воспроизводства достигло высокого уровня и этот вид рыб стал абсолютным лидером [14]. Неизбежные перепады уровня воды Цимлянского водохранилища в связи с нахождением на его акватории Цимлянской ГЭС, Ростовской АЭС, судоходного и оросительного каналов в наименьшей степени влияют на нерест таких эврибионтных и многопорционных видов как серебряный карась.

По мнению некоторых авторов [15, 37], высокая численность серебряного карася в Цимлянском водохранилище на современном этапе – следствие эвтрофикации водоема. За 58 лет существования шли закономерные процессы эволюции этой водной экосистемы, его кормовой базы и всего ихтиокомплекса, состоящего из 53–55 видов [16]. Повышенная неспецифическая резистентность к гидрохимическому режиму – один из биотических факторов, способствующих поддержанию высокой численности и эврибионтности серебряного карася в Цимлянском водохранилище. По результатам токсикологических опытов, *C. a. gibelio* – один из наиболее устойчивых видов ихтиофауны Донского бассейна [13]. Высокая плотность популяции серебряного карася обусло-

вила острую внутривидовую пищевую конкуренцию, выраженную в низком линейном и массовом темпах роста (рис. 5).

Наблюдается дальнейшая трансформация генетической структуры цимлянской популяции *C. a. gibelio*, выразившаяся в увеличении доли диплоидных самок и резком снижении доли триплоидных самок, по сравнению с данными 1990 г. (см. таблицу). Аналогичная картина имеет место и в эстуарной популяции серебряного карася, проводящей зимовку и нагул в Таганрогском заливе Азовского моря и размножающейся в дельте р. Дон [11].

Согласно математической модели [9], при трансформации генетической структуры популяций *C. a. gibelio* для перехода из состояния А (только триплоидные самки с незначительной долей триплоидных самцов) к состоянию Б (только диплоидные самки и самцы) необходимо наличие гиногенетического механизма в развитии диплоидной икры, продуцируемой диплоидными (XX) или триплоидными (XXX и XXУ) самками [46, 49]. (В последней комбинации половых гетерохромосом гены, ответственные за детерминацию мужского пола, находятся в репрессивном состоянии и фенотипически не проявляются [3, 48]). Имеется

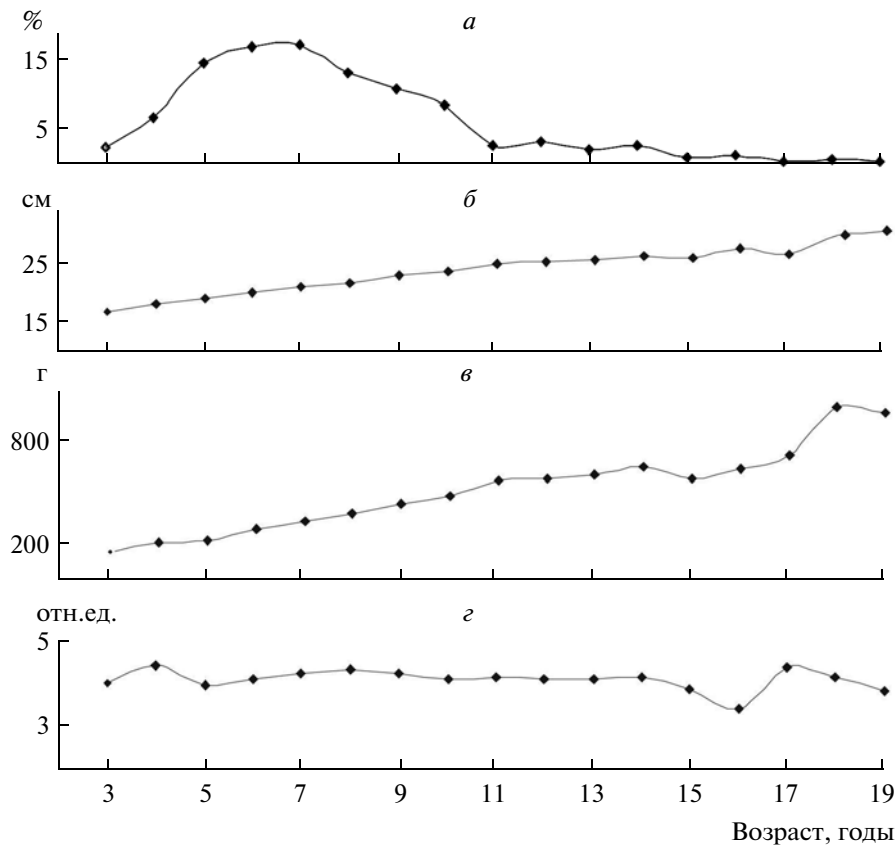


Рис. 5. Размерно-возрастная структура цимлянкой популяции серебряного караса: а – возрастная структура, %, б – линейный темп роста, см, в – массовый темп роста, г, г – динамика коэффициента упитанности (по Фультону), отн. ед.

ряд экспериментальных цитологических, генетических (постановка скрещиваний) и натуральных цитогенетических исследований [5, 18, 27, 38, 41], подтверждающих возможность диплоидного гиногенеза у *C. a. gibelio*.

Достаточно, чтобы было выполнено одно из условий: а) овулировавшая икра, продуцируемая триплоидными самками, должна содержать небольшой процент гаплоидных яйцеклеток, а также относительно небольшую долю (33%) гиногенетически развивающихся диплоидных икринок; б) высокая (>80%) доля зрелой диплоидной икры, продуцируемая диплоидными самками, с гиногенетическим механизмом развития.

Миксоплоидный характер гаметогенеза у азово-донских триплоидных и диплоидных самок *C. a. gibelio* имеет натурное подтверждение [4]. Триплоидные самки могут одновременно продуцировать триплоидные ($3n - 51.2\%$), диплоидно-триплоидные ($2n-3n - 31.0\%$), диплоидные ($2n - 12.7\%$) и гаплоидные ($n - 5.1\%$) зрелые яйцеклетки. Диплоидные самки также могут одновременно продуцировать гаметы ниже гаплоидного ($<n - 9.3\%$, скорее всего, нежизнеспособные), гаплоидного ($n - 66.9\%$) и диплоидного ($2n - 23.8\%$) уровней. Продуцирование зрелых яйцеклеток различной пloidности

как у диплоидных, так и у триплоидных самок *C. a. gibelio* носит индивидуальный характер.

В результате свободной рекомбинации хромосом на ранней профазе мейоза I [40] и редукционного деления некоторой доли триплоидных ооцитов до диплоидного уровня соотношение генотипов диплоидных яйцеклеток от триплоидных (XXY) самок будет равно $1.2 XX : 1.6 XY : 0.2 YY$ [9]. В случае гиногенетического развития части диплоидных яйцеклеток уже в первом поколении появятся диплоидные самки (XX) и диплоидные самцы (XY и YY). У триплоидных самок с XXX гомосомами при гиногенетическом развитии части рекомбинантных диплоидных икринок в потомстве будут наблюдаться только диплоидные самки (XX). Если развитие диплоидной икры от триплоидных самок (XXX и XXY) идет только по механизму сингамии (с гаплоидными мужскими гаметами X и Y) с появлением триплоидных особей – самок XXX, XXY и самцов XYY, YYY [12]), условная популяция *C. a. gibelio* из состояния А “не уходит” при любом сочетании частотного распределения яйцеклеток с $2n$ и $3n$ наборами хромосом [9].

Увеличение доли диплоидных самок в обследованных выборках (см. таблицу), вероятно, отражает реализацию перехода популяции *C. a. gibelio* к

состоянию Б как некое промежуточное состояние В, при котором еще могут наблюдаться все известные геноформы *C. a. gibelio* [9].

Наблюдаемый процесс также может быть связан с саморегуляцией численности, предотвращающей данный вид с очень высоким репродуктивным потенциалом от биологического вырождения в карликовую морфу *humilis* [3]. При низкой плотности нерестовой группы наблюдается преимущественное избирание самцами самок бисексуальной формы. При увеличении плотности нерестовой группы ассортативность полового избирания снижается, а репродуктивные отношения в большей степени определяются частотой встречаемости одной из геноформ [7, 47]. В результате возникают автоматические колебания численности бисексуальной и однополо-женской диплоидной форм, поддерживающих общую численность популяции *C. a. gibelio* на уровне, соответствующем размеру экологической ниши и пищевым ресурсам. Но при такой ситуации многие виды рыб могут быть вытеснены из ихтиоценоза [8].

Наглядный пример – вытеснение серебряным карасем в Азовском бассейне ближайшего родственного вида – золотого карася *Carassius carassius* [3]. В Цимлянском водохранилище *C. a. gibelio* уже вытеснил *C. carassius*, ранее широко распространенного в займищах Среднего и Нижнего Дона [26] и одного из основных половых партнеров при размножении самок гиногенетической формы серебряного карася. С 1989 г. в водохранилище наблюдается отсутствие промысловых уловов линя *Tinca tinca* (Linnaeus) и хронически низкие уловы сазана (рис. 4), т.е. видов, занимающих с *Carassius auratus gibelio* одни экологические и трофические ниши. Размножившийся до критической численности серебряный карась стал пищевым конкурентом другим промысловым бентосоядным рыбам – лещу, рыбку *Vimba vimba* (Linnaeus) и густере [3].

Важно отметить, что в рамках модельной конструкции переход из состояния А к состоянию Б – обратимый процесс [9]. На историческом этапе исследований в 30–40-х годах XX в. локальные популяции серебряного карася Азовского бассейна представлены триплоидными самками (98.0–99.8%) и незначительной долей триплоидных самцов (0.2–2.0%), размножение *Carassius auratus gibelio* осуществлялось посредством триплоидного гиногенеза [2, 3]. При увеличении в частотном распределении доли диплоидной икры, развивающейся по гиногенетическому механизму, система начала переход к состоянию Б. Но если в дальнейшем доля триплоидной икры в нерестовых порциях ряда поколений триплоидных самок будет неуклонно возрастать, система может вернуться в состояние А [9].

В результате “обеднения” видовой структуры ихтиоценозов Азовского бассейна гиногенетические самки *C. a. gibelio* в текущий период зависимы в размножении от конспецифичных самцов [6].

При активном регулировании численности серебряного карася и одновременном восстановлении ранее основных компонентов ихтиоценоза Цимлянского водохранилища (рис. 4) можно добиться перехода популяции *C. a. gibelio* на цитологически стабильный гиногенетический способ размножения с самцами карповых видов, как это произошло на историческом этапе [2]. Благодаря двукратному преимуществу по самкам и более экономному использованию пищевых ресурсов (без конспецифичных самцов) однополо-женская геноформа может вытеснить бисексуальную. При этом будет восстановлена репродуктивная зависимость (и регуляция численности) серебряного карася от динамики численности других карповых рыб.

Выводы. На начальном этапе функционирования Цимлянского водохранилища (50–70-е годы XX в.) низкая численность популяции *C. a. gibelio* обуславливалась слабым уровнем эвтрофирования водоема и абсолютным доминированием гиногенетической формы, зависимой в размножении от самцов массовых видов карповых рыб. Антропогенная трансформация генетической структуры цимлянской популяции серебряного карася с появлением конспецифичных самцов в середине 80-х годов XX в. вызвала резкий скачок ее численности на фоне усиливающейся эвтрофикации водоема. На современном этапе доминирование серебряного карася в ихтиоценозе Цимлянского водохранилища определяется подходящими для биологии этого вида озерно-болотистыми условиями среды и отсутствием зависимости в размножении от других карповых рыб.

Авторы выражают искреннюю признательность Е.М. Архипову и С.В. Яковлеву за организацию сбора материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *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.
2. *Абраменко М.И.* Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2001. Ч. 1. С. 152–173.
3. *Абраменко М.И.* Эколого-генетические закономерности вспышки численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Азовском море и других бассейнах Понто-Каспийского региона // Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2003. Т. 5. Ч. 3. С. 276–380.
4. *Абраменко М.И.* Размерная характеристика и плоидность овулировавшей икры диплоидных и трип-

- лоидных самок серебряного карася из Азовского бассейна // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2005. Т. 7. С. 218–251.
5. *Абраменко М.И.* К вопросу о естественном диплоидном гиногенезе в популяциях серебряного карася Азовского бассейна // Вестн. Юж. науч. центра РАН. 2006. Т. 2. № 1. С. 61–64.
 6. *Абраменко М.И.* Причины современного географического распределения гиногенетических и бисексуальных геноформ в однополо-двуполом комплексе серебряного карася Азовского бассейна // Современные климатические и экосистемные процессы в уязвимых природных зонах (арктических, аридных, горных): Тез. докл. междунар. конф. Азов, 2006. С. 9–11.
 7. *Абраменко М.И.* Эволюция сексуальной мимикрии в однополо-двуполых комплексах серебряного карася Азовского бассейна // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2007. С. 180–190.
 8. *Абраменко М.И.* Динамика генетической структуры и промысловых уловов серебряного карася на Цимлянском водохранилище (р. Дон) // Рыбное хозяйство. 2009. Вып. 66. С. 16–20.
 9. *Абраменко М.И., Бердников С.В., Кравченко О.Ю.* Модельная оценка современной генетической структуры в популяциях однополо-двуполого комплекса серебряного карася Азовского бассейна // Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2004. Т. 6. С. 317–329.
 10. *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 // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С. 62–67.
 11. *Абраменко М.И., Матишов Г.Г.* Обнаружение интерсексов у серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) из эстуарной популяции // Вестн. Южн. науч. центра РАН. 2010. Т. 6. № 4. С. 68–75.
 12. *Абраменко М.И., Надтока Е.В., Махоткин М.А. и др.* Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 5. С. 375–386.
 13. *Абраменко М.И., Предеина Л.М., Хоружая Т.А. и др.* Изучение сравнительной выживаемости у серебряного карася 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 водоемов Азово-Черноморского бассейна. Ростов-на-Дону: Изд-во Азов. НИИ рыб. хоз-ва, 1998. С. 461–472.
 14. *Архипов Е.М., Автонов Ю.С.* Многолетние изменения в естественном воспроизводстве рыб Цимлянского водохранилища // Информационный пакет. Сер. Аквакультура: Прудовое и озерное рыбоводство / Всерос. н.-и. и проект.-конструкт. ин-т экон., информ. и АСУ рыб. хоз-ва. 1999. № 1. С. 38–43.
 15. *Архипов Е.М., Хоружая В.В.* Распространение серебряного карася в Цимлянском водохранилище // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. СПб.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 2002. С. 73–80.
 16. *Бандура В.И., Архипов Е.М., Яковлев С.В.* Видовой состав рыб Цимлянского водохранилища // Биоразнообразие водных экосистем юго-востока европейской части России. Волгоград: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 2000. Ч. 1. С. 66–74.
 17. *Бойко Е.Г.* Методика определения возраста рыб по спиалам плавников // Тр. Азовско-Черномор. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр. Симферополь, 1951. Вып. 15. С. 141–168.
 18. *Головинская К.А.* Размножение и наследственность у серебряного карася // Тр. Всерос. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М.: Пищепромиздат, 1954. Т. 7. С. 34–57.
 19. *Дарлингтон С.Д., Ла Кур Л.Ф.* Хромосомы. Методы работы. М.: Атомиздат, 1980. 182 с.
 20. *Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А.* Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов-на-Дону: Книж. изд-во, 1989. 112 с.
 21. *Кузнецов В.А.* Изменение структуры популяции и биологических показателей серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища в условиях усиления антропогенной нагрузки на экосистему // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 257–264.
 22. *Лапицкий И.И.* Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоград. отд. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1970. Т. 4. С. 5–280.
 23. *Макгрегор Г., Варли Дж.* Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир, 1986. 272 с. (*Macgregor H.C., Varley J.M.* Working with animal chromosomes. Chichester; N.Y.: Wiley, 1983. 250 p.)
 24. *Межжерин С.В., Лисецкий И.Л.* Генетическая структура европейского серебряного карася *Carassius auratus s. lato* (Cyprinidae) водоемов Украины: анализ двуполых выборок // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. № 6. С. 689–697.
 25. *Михеев П.В., Мейснер Е.В.* Развитие рыбного населения водохранилищ во второй год существования Волго-Донского канала имени В.И. Ленина // Тр. Всерос. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М.: Пищепромиздат, 1954. Т. 7. С. 187–219.
 26. *Недошивин А.Я.* Материалы по изучению Донского рыболовства // Тр. Азовско-Черномор. науч.-промысл. экспедиции. М., 1929. Вып. 4. С. 3–149.
 27. *Пипоян С.Х., Рухьян Р.Г.* Размножение и развитие серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в водоемах Армении // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 3. С. 353–358.
 28. *Подушка С.Б.* О причинах вспышки численности серебряного карася // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиологии ИНЭНКО. СПб., 2004. Вып. 8. С. 5–15.
 29. *Предтеченский В.Е., Боровская В.М., Марголина Л.Т.* Руководство по лабораторным методам исследования. М.: Медгиз, 1950. 804 с.
 30. Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области // Тр. Волгоград. отд. Гос. НИИ

- озер. и реч. рыб. хоз-ва. Волгоград, 1976. Т. 10. Вып. 1. 160 с.
31. Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск: Изд-во Поляр. ин-та рыб. хоз-ва и океаногр., 1968. 47 с.
 32. Суворов Е.К. Основы ихтиологии. М.: Сов. наука, 1948. 579 с.
 33. Сыроватская Н.И., Светличная Р.И. Материалы по плодовитости донских рыб // Тр. НИИ биологии Ростов. гос. ун-та. Харьков, 1955. Т. 29. Вып. 2. С. 67–81.
 34. Хоружая В.В. Структура популяции серебряного карася Цимлянского водохранилища // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск: Сиб. рыб. НИИ проект, 1997. С. 114–115.
 35. Черфас Н.Б. Естественная триплоидия у самок однополой формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Генетика. 1966. Т. 2. № 5. С. 16–24.
 36. Черфас Н.Б. Гиногенез у рыб // Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. С. 309–335.
 37. Яковлев С.В. Экологические аспекты сохранения рыбных запасов на примере Цимлянского водохранилища // Поволж. экол. вестн. 1999. Вып. 6. С. 52–58.
 38. Abramenko M.I. Possibility of existence of natural diploid gynogenesis in Russian populations of silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* // Chromosome Res. 2001. V. 9. (Suppl. 1). P. 61.
 39. Boroň A. Use of erythrocyte measurements to detect natural triploids of spined loach *Cobitis taenia* (L.) // Cytobios. 1994. V. 78. № 315. P. 197–202.
 40. Feng Zhang, Oshiro T., Takashima F. Chromosome synapsis and recombination during meiotic division in gynogenetic triploid ginbuna, *Carassius auratus langsdorfii* // Jap. J. Ichthyol. 1992. V. 39. № 2. P. 151–155.
 41. Lieder U. Über die eientwicklung bei männchenlosen stämmen der Silberkarasche *Carassius auratus gibelio* (Bloch) (Vertebrata, Pisces) // Biol. Zentrbl. 1959. Bd 78. H. 2. S. 284–291.
 42. Lin S.M., Sezaki K., Kobayasi H. et al. Simplified techniques for determination of polyploidy in ginbuna *Carassius auratus langsdorfii* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1978. V. 44. № 6. P. 601–606.
 43. Luskova V., Lusk S., Halačka K. et al. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech republic // Rus. j. biol. invasions. 2010. № 2. P. 24–28.
 44. Onozato H., Torisawa M., Kusama M. Distribution of the gynogenetic polyploid crucian carp, *Carassius auratus* in Hokkaido, Japan // Jap. J. Ichthyol. 1983. V. 30. № 2. P. 184–190.
 45. Thibault R.E. Ecological and evolutionary relationships among diploid and triploid unisexual fishes, associated with the bisexual species, *Poeciliopsis lucida* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) // Evolution. 1978. V. 32. № 3. P. 613–623.
 46. Ueda T., Ojima Y. Differential chromosomal characteristics in the funa subspecies (*Carassius*) // Proc. Jap. Acad. Sci. 1978. Ser. B. V. 54. № 6. P. 283–288.
 47. Vrijenhoek R.C. Unisexual fish: model systems for studying ecology and evolution // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1994. V. 25. P. 71–96.
 48. Wu Qingjiang, Ye Yuzhen, Dong Xinhong. Two unisexual artificial polyploid clones constructed by genome addition of common carp (*Cyprinus carpio*) and crucian carp (*Carassius auratus*) // Sci. China. 2003. Ser. C. V. 46. № 6. P. 595–604.
 49. Zan R. Studies of sex chromosomes and C-banding karyotypes of two forms of *Carassius auratus* in Kunming lake // Acta genet. sinica. 1982. V. 9. № 1. P. 32–39.

Ecological and Genetic Mechanisms of Silver Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782)) Population Abundance Dynamics from the Tsymlyansk Reservoir

M. I. Abramenko

Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 344006 Rostov-on-Don, Chekhov av., 41, Russia

At present silver crucian carp is the main trade fish of the Tsymlyansk Reservoir (the Don River). The retrospective analysis of the ecological and genetic factors that determine the dynamics of the silver crucian carp population at different stages of the reservoir functioning is made out. At the modern stage the domination of silver crucian carp in the ichthyocenosis of the Tsymlyansk Reservoir is determined by suitable for this species lake-swamp characteristics of the environment and the lack of dependence on during reproduction other cyprinid fishes. The size, sex and genetic structure of silver crucian carp population that is characterized by many age groups and low linear and weight rates of growth are presented.

Keywords: silver crucian carp, Tsymlyansk Reservoir, trade catches, genetic forms, eutrophication, domination, ichthyocenosis.

| | | | |
|-----------------------------|----------------------------------|--|-----------------|
| Сдано в набор 27.07.2012 г. | Подписано к печати 11.10.2012 г. | Формат 60 × 88 ¹ / ₈ | |
| Цифровая печать | Усл. печ. л. 9.5 | Усл. кр.-отт. 1.8 тыс. | Уч.-изд. л. 9.5 |
| | Тираж 186 экз. | Зак. 740 | Бум. л. 4.75 |

Учредители: Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”
Отпечатано в ППП «Типография “Наука”», 121099 Москва, Шубинский пер., 6