



Волгоградское
отделение
ФГНУ ГосНИОРХ

Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоёмов

Материалы международной
научно-практической конференции

Волгоград
2007



Волгоградское отделение
ФГНУ ГосНИОРХ



**Состояние, охрана, воспроизводство
и устойчивое использование
биологических ресурсов
внутренних водоемов**

Материалы международной
научно-практической конференции

Волгоград **2007**

Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоёмов: Материалы международной научно-практической конференции. Волгоград, 2007.- 332с.

Главный редактор:	Зыков Л.А. (КаспНИРХ, г. Астрахань)
Зам. главного редактора:	Калюжная Н.С. (ВО ФГНУ ГосНИОРХ, г. Волгоград)
Редакционная коллегия:	Абраменко М.И. (НИИ Биологии Ростовского государственного университета, г. Ростов-на-Дону) Калинина С.Г. (ВО ФГНУ ГосНИОРХ, г. Волгоград) Клинкова Г.Ю. (ВО ФГНУ ГосНИОРХ, г. Волгоград) Позняк В.Г. (Калмыцкий государственный университет, г. Элиста) Ходяков Е.А. (ВО ФГНУ ГосНИОРХ, г. Волгоград) Яковлев С.В. (ВО ФГНУ ГосНИОРХ, г. Волгоград)

Рецензент: Алтуфьев Ю.В., д-р. б. н., профессор (Естественный институт Астраханского государственного университета, г. Астрахань)

В сборник включены материалы международной научно-практической конференции, посвященной 55-летию Волгоградского отделения ФГНУ ГосНИОРХ, проходившей 13-18 августа 2007 года в г. Волгограде. Представленные материалы отражают широкий спектр научных и практических проблем, связанных с изучением, охраной и использованием биоресурсов внутренних водоемов. Сборник предназначен для широкого круга специалистов научных, научно-производственных, управленческих, контролирующих и прочих организаций.

ББК 47.2

Материалы публикуются в авторской редакции.



Таким образом, несмотря на то, что вопрос о возможности применения сообщества зоопланктона для биоиндикации текучих вод до сих пор дискутируется [1], по нашему мнению, для характеристики водотоков возможно применение таких показателей развития зоопланктона, как индекс видового разнообразия, величины численности и биомассы, количество доминирующих видов, индекс сапробности и также некоторых других, которые дают адекватные результаты.

Л и т е р а т у р а

1. Афанасьев С.А. Развитие европейских подходов к биологической оценке состояния гидроэкосистем в мониторинге рек Украины // Гидробиол. журн. 2001. № 5 (37). С. 3–18.
2. Вежновец В.В. Видовой состав зоопланктона малых рек Березинского биосферного заповедника и верхнего течения р. Березина // Вестник ВГУ им. П.И. Машерова. № 1 (31). Витебск, 2004. С. 102–108.
3. Sladeczek V. System of water quality from biological point of view // Arch. fur Hydrobiologie. Beiheft 7. Stuttgart, 1973. 218 s.



К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМАХ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ

Д.А. Вехов

Волгоградское отделение ФГНУ ГосНИОРХ, Волгоград, Россия, VekhovDA@yandex.ru

Быстрые и кардинальные изменения полового состава популяций серебряного карася – один из интересных моментов его популяционной биологии. За какие-то 5-10 лет однополые женские популяции этого вида могут превращаться в двуполые с долей самцов от 10 до 50% [1].

Существует несколько различных точек зрения на причины подобных изменений половой структуры серебряного карася [1-6]. Наиболее распространенными являются представления о ведущей роли изменений условий существования [1, 4-6]. В общем виде они выглядят так: при благоприятных условиях преобладают однополые популяции, при неблагоприятных – двуполые. При этом предполагается, что однополые популяции представлены однополой гиногенетической формой, репродуктивно мало связанной или совсем не связанной с двуполой формой. Основная причина смены полового состава видится в том, что однополая форма не успевает приспособиться к быстрым изменениям окружающей среды, ее численность резко падает, и это место занимает двуполовая форма, которая благодаря комбинативной изменчивости может приспособиться к таким изменениям значительно быстрее.

Однако данные представления не учитывают два момента. Во-первых, серебряный карась – рыба эврибионтная, хорошо приспособленная к обитанию в небольших водоемах с быстрой сменой условий среды, например, в степных пересыхающих лиманах или таежных заморных озерах. Известно, что в таких водоемах однополые популяции серебряного карася

не редкость и зачастую весьма многочисленны, в то время как другие виды рыб обычно находятся в подавленном состоянии [7-9]. Следовательно, однополые популяции серебряного карася весьма устойчивы к разного рода неблагоприятным воздействиям и их быстрой смене. Во-вторых, в низовьях крупных рек Понто-Каспийского бассейна изменение половой структуры популяций серебряного карася происходило наряду с резким увеличением численности вида или же по мере достижения некоторой ее стабилизации на достаточно высоком уровне [3, 5], что свидетельствует о благоприятных условиях внешней среды.

Другой причиной трансформации половой структуры популяций серебряного карася называется отсутствие достаточного количества самцов других видов рыб – основных половых партнеров гиногенетических самок серебряного карася [2, 3, 5, 6]. Однако механизмы такой трансформации неясны. Единственное известное нам предположение о том, что недостаток «чужих» самцов в смешанных популяциях серебряного карася, состоящих из гиногенетических триплоидов и бисексуальных диплоидов, может привести к доминированию последних [6, 10], нельзя считать удовлетворительным, т.к. логично предположить, что нерест триплоидных самок с диплоидными самцами серебряного карася будет значительно эффективней, чем с другими видами рыб.

М.И. Абраменко [5, 11] считает, что ведущую роль в трансформации половой структуры популяций серебряного карася от однополых к двуполой, помимо смены условий существования, играют автогенетические процессы. Согласно его предположению, самцы в однополых популяциях, состоящих из триплоидов, могут возникать автоматически в потомствах самок с генотипом ХХУ в результате рекомбинации половых хромосом в мейозе. При этом возможность существования Y-хромосомы в генотипе триплоидных самок предположительна. Также предполагается, что у триплоидных самок под воздействием каких-то экологических факторов возможна трансформация оогенеза с амейотического на мейотический. Триплоидные самцы, по-видимому, производят различные по плоидности гаметы [5, 12]. Предположительно, некоторые из этих гамет могут быть гаплоидными и содержать Y хромосому. При оплодотворении такими гаметами икры триплоидных самок, у которых произошла трансформация оогенеза, возможно появление диплоидной формы [5], для которой характерно относительно большое количество самцов. Однако предлагаемый механизм трансформации половой структуры можно назвать частным, т.к. он предполагает обязательное наличие в популяции самок с генотипом ХХУ. Кроме того, из данных работ не ясно, какие факторы и как могут влиять на трансформацию оогенеза у самок.

Таким образом, процесс трансформации половой структуры популяций серебряного карася от однополых к двуполой еще далек от окончательного понимания. В связи с этим в настоящей работе рассматривается ряд аспектов данного процесса: появления самцов в однополых популяциях и влияния состава популяций на возможность трансформации половой структуры и скорость этого процесса.

Серебряный карась – вид с неустойчивым генетическим механизмом определения пола. На это указывает тот факт, что, применяя гормональное воздействие на ранних стадиях онтогенеза, у серебряного карася сравнительно легко можно изменить пол, причем даже у размножающихся путем облигатного гиногенеза триплоидных самок [13-15], а во многих его популяциях встречаются гермафродиты [16-21]. В частности, гермафродиты были встречены нами в Волго-Ахтубинской пойме, пруду-испарителе Большой Лиман и Цимлянском водохранилище. Неустойчивость генетических механизмов определения пола обуславливает возможность появления самцов в однополых женских популяциях серебряного карася. Существование популяций, в которых доля самцов длительное время не превышает 1-2% [22, 23], и появления самцов в Саввинской однополых линии [23, 24] показывает, что они действительно в них возникают.

Можно предположить два пути появления самцов в однополых женских популяциях серебряного карася. Первый – в результате спонтанного переопределения пола в раннем онтогенезе у генетических самок. Второй – в результате переопределение пола у самок с развитыми гонадами.

Известно, что первостепенная роль в развитии мужского или женского фенотипа принадлежит гормонам, поэтому переопределение пола самок следует связывать с несогласованностью гормональных процессов и дисбалансом мужских и женских половых гормонов в организмах самок. Собственные данные показывают, что дисбаланс половых гормонов – обычное явление в популяциях серебряного карася на территории Волгоградской



области. У некоторых самок серебряного карася во время нерестового периода на жаберных крышках и грудных плавниках появляется жемчужная сыпь – вторичный мужской половой признак. Такие самки были обнаружены нами во всех водоемах, в которых проводились исследования в нерестовый период (Цимлянское вдхр., Волго-Ахтубинская пойма, р. Аксай Курмоярский, пруд-испаритель Большой Лиман, пруд Россошинский, прудовое хозяйство «Северное»). Частота, с которой они встречаются, колеблется от десятых долей процента до 5-7. Жемчужная сыпь у самцов во время нереста также бывает не всегда. В то же время нам встретился самец, у которого жемчужная сыпь была очень крупной и покрывала не только жаберные крышки и грудные плавники, как это обычно бывает, но и все тело. В связи с тем, что вторичные половые признаки, к которым относится жемчужная сыпь, развиваются под контролем гормонов, то различные нарушения в их развитии связаны с гормональными нарушениями в организме. Другим показателем гормональных нарушений является наличие гермафродитов, которые, как уже было сказано, встречаются во многих популяциях серебряного карася, в том числе и в однополых [18, 20]. Таким образом, различного рода гормональные нарушения весьма распространены в популяциях серебряного карася.

Степень гормональных нарушений у серебряного карася может быть различной. По-видимому, небольшие нарушения, такие, как неправильное развитие вторичных половых признаков, встречаются часто. Значительные нарушения, которые приводят к половому переопределению гонад и всего фенотипа в целом, в норме редки, на это указывает небольшая частота гермафродитов, тем не менее они имеют место.

Среди гормональных нарушений, которые могут привести к переопределению пола наиболее распространенными можно считать нарушения в раннем онтогенезе у генетических самок, когда гонады еще не дифференцированы и происходит выбор направления их развития в сторону одного пола. Изменить дифференцированную гонаду значительно сложнее, поэтому представляется, что ее изменение может происходить только в результате какого-то сильного стрессового воздействия. Таким воздействием, на наш взгляд, могут быть изменения, происходящие в организмах готовых к нересту самок при отсутствии половых партнеров.

О значительности этих изменений свидетельствуют исследования М.П. Статовой [25-27], проведенные в Кучурганском Лимане и Дубосарском вдхр. Они показали, что несовпадение сроков нереста однополых популяций серебряного карася и сазана – их основного полового партнера, приводили к различным нарушениям полового цикла самок, вплоть до яловости. В Кучурганском Лимане в результате подобных нарушений до 15% самок не могли участвовать в нересте.

Можно предположить, что сочетание благоприятных абиотических условий и невозможность выметать созревшие половые продукты в результате отсутствия самцов, способных участвовать в нересте, вызывает у самок серебряного карася различные гормональные нарушения. Возможно, что в отдельных случаях содержание мужских половых гормонов становится настолько большим, что приводит к переопределению пола отдельных самок.

Количество самцов, появившихся в результате переопределения пола самок, не может быть большим. Представляется, что частота гормональных нарушений в раннем онтогенезе, приводящих к переопределению пола особей, находится на уровне других спонтанных нарушений развития. Низкая частота гермафродитов, не более 2%, в тех популяциях, где наблюдался процесс появления и увеличения доли самцов [17, 21], свидетельствует о редкости переопределения пола у половозрелых самок. Поэтому возможность дальнейшего увеличения количества самцов будет определяться долей самцов, появляющихся в потомстве от скрещивания самок серебряного карася с собственными самцами. В свою очередь, эта доля будет зависеть от генетических свойств самок, исходно составляющих популяцию.

Самки, составляющие однополые популяции серебряного карася, могут существенно различаться по своим генетическим и репродуктивным свойствам. Они могут быть

диплоидными и триплоидными, продуцировать два типа икры, гиногенетическую и бисексуальную, или же только один тип и т.д. Если самки, составляющие популяцию, продуцируют только гиногенетическую икру [28], то самцы в таких популяциях будут появляться только в результате переопределения пола самок. Вследствие редкости этого процесса их численность всегда будет небольшой. Если же популяция состоит из самок, способных, помимо гиногенетической, производить и редуцированную бисексуальную икру [15], то при скрещивании с инвертированными самцами, которые могут производить редуцированные гаметы [13, 15], возможно воспроизводство самцов и рост их численности. Однако в этом случае необходимо, чтобы в популяции в достаточном количестве имелись мужские гены определения пола.

Теоретически можно допустить несколько вариантов появления мужских генов определения пола в однополых женских популяциях. Они могут быть унаследованы самками, составляющими популяцию, от самки или самок основательниц и не проявляться до тех пор, пока их икра оплодотворяется другими видами рыб. В длительно существующих однополых популяциях возможно также появление и накопление этих генов в результате мутационного процесса. Не исключен также вариант заимствования самками серебряного карася мужских генов определения пола в результате их гибридизации с близкородственными видами рыб – золотым карасем и карпом. Принципиальную возможность такой гибридизации показывают находки гибридов серебряного карася с сазаном в водоемах, населенных только однополыми популяциями серебряного карася [29-31].

Помимо способности производить гаметы разного типа, на саму возможность трансформации половой структуры и ее скорость могут влиять плоидность и происхождение самок, исходно составляющих однополую популяцию. Как показывают литературные [5, 32] и собственные данные, формировать однополые популяции могут не только триплоидные, но и диплоидные самки. Нами была обнаружена однополая диплоидная популяция в Россошинском пруду Волгоградской области. Среди 158 пойманных в этом пруду половозрелых рыб не было ни одного самца. Размеры ядер эритроцитов (косвенный показатель плоидности), измеренные у 101 особи из этой популяции, колебались в пределах $37 - 77 \text{ мкм}^2$, что соответствует интервалу, характерному для диплоидных особей из популяций Азовского бассейна ($36-72 \text{ мкм}^2$ – диплоиды и $80-108 \text{ мкм}^2$ – триплоиды), для которых плоидность определялась также кариологическим методом [4, 5].

Представляется, что диплоидные самки серебряного карася различаются по способности к гиногенезу. В связи с тем, что диплоидный гиногенез для серебряного карася пока не доказан, а исследованные диплоидные формы серебряного карася размножаются бисексуально [33, 34], можно предположить, что большая часть диплоидных самок производит только бисексуальную икру или преимущественно бисексуальную икру. Наличие однополых диплоидных популяций, в свою очередь, показывает, что есть самки, производящие большое количество гиногенетической икры.

Вероятно, процесс роста численности самцов в однополых диплоидных популяциях будет проходить значительно сложнее, чем в однополых триплоидных. Это связано с хромосомным механизмом определения пола. Возможность воспроизводства самцов в скрещиваниях самок XX с превращенными самцами XX очень невелика.

В популяциях серебряного карася встречаются мозаичные особи, причем как диплоидные, так и триплоидные [12, 35, 36]. Известно, что если мозаичными оказываются генеративные ткани, то это может привести к образованию гамет с разным числом хромосом. Если в популяции в большом количестве встречаются мозаичные особи, то они могут производить большое количество различных по плоидности гамет, что, в свою очередь, может привести к появлению различных по плоидности особей. В связи с тем, что особи с разным уровнем плоидности отличаются по способности к гиногенезу, то это будет сказываться на процессе трансформации половой структуры.



Триплоидные самки серебряного карася могут различаться по происхождению – автополиплоидному или аллополиплоидному. В настоящее время вопрос о происхождении триплоидов у этого вида остается открытым. Экспериментальные данные свидетельствуют, что триплоидные особи, фенотипически соответствующие серебряному карасю, могут возникать как в результате автополиплоидии, так и в результате скрещивания с другими видами рыб [34, 37-39]. Результаты сравнений различных диплоидных и триплоидных особей серебряного карася из разных популяций, проведенных с использованием разных методов, можно интерпретировать как в пользу автополиплоидного, так и гибридного происхождения исследованных триплоидов [28, 40-43]. Вероятно, такая ситуация связана с тем, что в природе триплоиды серебряного карася имеют как автополиплоидное, так и аллополиплоидное происхождение. Влияние особенностей происхождения триплоидов на процесс трансформации половой структуры их популяций может быть связано с различным проявлением мужских генов определения пола, полученных от своего или чужого вида.

Соотношения разных категорий самок в популяциях серебряного карася могут сильно отличаться. Это связано с тем, что в результате многочисленных массовых пересадок между удаленными друг от друга водоемами и последующего распространения вселенцев в близлежащих водоемах, разведения в прудовых хозяйствах, случайного распространения с другими видами рыб, а так же выпуска декоративной формы серебряного карася - золотой рыбки, во многих водоемах могли оказаться особи с самыми разными свойствами из различных частей ареала. Вследствие их скрещивания друг с другом, местными формами серебряного карася, с золотым карасем и карпом могли сформироваться популяции, представляющие собой сложные генетические смеси. Анализ литературного материала, данных рыбохозяйственных организаций Волгоградской области, коллекций Зоологического института РАН и Зоологического музея Московского государственного университета показывает, что современные популяции серебряного карася в бассейне Нижней Волги могут быть родственно связанными с однополыми популяциями Западного Казахстана, золотыми рыбками и с двуполыми популяциями Амурского бассейна (неопубликованные данные автора). Именно родство с последними и обусловило, по нашему мнению, появление мужских генов определения пола в волжских популяциях серебряного карася и дальнейшую быструю трансформацию их половой структуры. Этой же причиной мы объясняем и трансформации половой структуры популяций в других регионах Европейской части бывшего СССР и в Западной Сибири, произошедшие в 70-х гг. XX в. – начале XI в.

Важно, что как только самцы серебряного карася начинают воспроизводиться в скрещиваниях самок серебряного карася с собственными самцами, их численность в популяции начинает быстро расти. В основе этого лежит экология размножения серебряного карася.

Несмотря на то, что стимулировать к развитию гиногенетическую икру серебряного карася может сперма многих видов пресноводных рыб [34], что предполагает потенциально большие возможности для размножения, при отсутствии собственных самцов эти возможности реализуются не часто. Самки серебряного карася откладывают икру на различные предметы, находящиеся в верхних слоях воды, что сильно уменьшает число самцов других видов, способных участвовать с ними в нересте. Рыбы, которые нерестятся в тех же местах, что и серебряный карась (сазан, золотой карась, линь), размножаются в несколько иные сроки. Так, в Волгоградской области серебряный карась обладает самым растянутым нерестовым периодом – его нерест начинается обычно в начале апреля, вскоре после распаления льда, и продолжается до середины июля. Поэтому в начале и в конце нерестового периода самки серебряного карася могут нереститься только с собственными самцами.

Еще одну проблему представляет преимущественное оплодотворение самцами других видов рыб собственных самок. Опыты, проведенные М.И. Абраменко [44], показали, что

даже различные по плоидности особи серебряного карася могут скрещиваться между собой избирательно; как диплоидные, так и триплоидные самцы больше предпочитают диплоидных самок, чем триплоидных. Представляется, что селективность межвидовых скрещиваний еще выше. Можно предположить, что в тех водоемах, где основным нерестовым партнером однополых популяций серебряного карася является сазан, например, в низовьях Амударьи [45], размножаться будут только крупные самки, которые примерно соответствуют по размерам половозрелым самцам сазана.

Нарушения полового цикла, возникающие у самок из-за невозможности выметать зрелые половые продукты [25-27], дополнительно снижают эффективность нереста однополых популяций серебряного карася. Таким образом, способность самцов серебряного карася оплодотворять собственных самок в течение всего нерестового периода будет содействовать быстрому росту их численности. Присутствие самцов других видов рыб, нерестящихся вместе с самками серебряного карася, наоборот, будет сдерживать этот процесс, т.к. в результате такого нереста будут воспроизводиться только гиногенетические самки.

В заключение хотелось бы остановиться на связи между двуполом составом популяций серебряного карася и неблагоприятными условиями среды [1, 4, 6]. На наш взгляд, эта связь объясняется следующим. Серебряный карась обладает значительно большей устойчивостью к неблагоприятным воздействиям (заморы, пересыхание водоемов, резкие колебания температуры и состава воды, различные инфекционные и паразитарные заболевания), чем его потенциальные половые партнеры. Поэтому в тех водоемах, где условия среды в целом малопригодны для обитания рыб (болота, степные пруды), или же при наступлении неблагоприятных условий в водоемах будет наблюдаться значительное превышение численности серебряного карася над численностью его основных половых партнеров. Недостаток половых партнеров во время нерестового сезона будет вызывать процесс переопределения пола у половозрелых самок серебряного карася. Если вновь появившиеся самцы (полученные разными путями) оказываются полноценными и в результате их скрещивания с собственными самками в потомстве будут самцы, то в сложившихся условиях их численность все время будет увеличиваться до тех пор, пока не сформируется устойчивая двуполовая популяция.

Л и т е р а т у р а

1. Макеева А.П., Никольский Г.В. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965. С. 53–72.
2. Добринская Л.А., Огурцов Г.И., Климов В.И. Особенности изменчивости морфофизиологических признаков двуполой популяции серебряного карася // Экология. 1978. № 2. С. 55–60.
3. Козлов В.И. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона). М.: ВНИРО, 1993. 252 с.
4. Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch в бассейне нижнего Дона // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37. № 1. С.62–71.
5. 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 в. а). Апатиты: КНЦ РАН, 2003. С. 276-380.
6. Васильева Е.Д., Васильев В.П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40. № 5. С. 581–592.
7. Кривошеков Г.М. Караси Западной Сибири // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ, 1953. Т. 6. С. 71–123.



8. Сидорова А. Ф. Караси водоемов Иргиз-Тургайского бассейна // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии ин-та зоологии Каз. ССР. Вып. 1. Алма-Ата: АН Каз. ССР, 1956. С. 172–214.
9. Соловкина Л.Н. О находках серебряного карася [*Carassius auratus gibelio* (Bloch)] и красноперки [*Scardinius erythrophthalmus* (L.)] на Европейском Северо-востоке СССР // Вопросы ихтиологии. 1969. Т. 9. Вып. 5 (58). С. 945–948.
10. Горюнова А.И. Применение цитометрического анализа крови при изучении внутривидовой дифференциации у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) // Вопросы ихтиологии. 1974. Вып. 5 (88). С. 912–917.
11. Абраменко М.И. Размерная характеристика и пloidность овулировавшей икры диплоидных и триплоидных самок серебряного карася из Азовского бассейна // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива. Т. 7. Апатиты: КНЦ РАН, 2005. С. 218–251.
12. Абраменко, М.И. Абраменко М.И. Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез, 2004. Т. 35. № 5. С. 375–386.
13. Гомельский Б.И., Черфас Н. Б. Гормональная инверсия пола у самок однополой формы серебряного карася // Онтогенез, 1982. Т. 13. № 3. С. 235–242.
14. Liu G., Shen J. Исследование регуляции пола и бесполого размножения серебряного карася в системе р. Хейлунцзя // Шуйчань сюэбао = J. Fish Chin, V. 11. № 4. 1987. – P. 323–333. (кит.).
15. Fan Z., Shen J. Studies on the evolution of bisexual reproduction in crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Aquaculture. 1990. V. 84. P. 235–244.
16. Иванова Н.Т. Биология серебряного карася Веселовского водохранилища: Дис... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону. 1953. 167 с.
17. Горюнова А.И. О размножении серебряного карася // Вопросы ихтиологии. 1960. Вып. 15. С. 106–110.
18. Харченко Л.Н. О внутривидовых и межвидовых отношениях у серебряного карася // Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск: Томский ун-т, 1962. С. 67–69.
19. Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1987. 296 с.
20. Медведев В.И. Морфо-биологические особенности бисексуальных, гиногенетических популяций карасей озер Урала и циклические колебания их уловов: Автореф. дис... канд. биол. наук. Свердловск, 1976. 25 с.
21. Журавлев В.Б. Биологические особенности карасей (род *Carassius* Cyprinidae) и перспективы их промысла в разнотипных озерах Алтайского края: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.
22. Головинская К.А. Размножение и наследственность у серебряного карася // Тр. ВНИПРХ. Т. 7. 1954. С. 34–57.
23. Ромашев Д.Д., Головинская К.А. Гиногенез и отдаленная гибридизация у рыб // Отдаленная гибридизация растений и животных. М.: Наука, 1960. С. 496–510.
24. Суховерхов Ф.М. Изменение природы рыб и повышение рыбопродуктивности прудов // Агробиология. 1960. № 2 (122). С. 271–278.
25. Статова М.П. Биология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) водоемов Молдавии: Автореф. дис... канд. биол. наук. Кишинев, 1968. 19 с.
26. Статова М.П. Нарушение овогенеза и цитологические особенности резорбции овоцитов серебряного карася // Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Вып. 7. 1970. С. 87–91.
27. Статова М.П. Половое созревание, размножение и плодовитость в кн. Кучурганский лиман-охладитель Молдавской ГРЭС. Кишинев: Штинница, 1973. С. 148–169.
28. Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып 4(37). С. 614–629.
29. Никольский Г.В. Рыбы Аральского моря. М.: Московское общество испытателей природы, 1940. С. 152–154.
30. Серов Н.П. Итоги акклиматизации рыб в оз. Балхаш // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 237–242.
31. Baruš V., Peňáz M., Kohlmann K. *Cyprinus carpio* // The Freshwater Fisher of Europe. Vol. 5. Cyprinidae 2/III. AULA – Verlag. Wiebelsheim. 2001. P. 85–180.
32. Пипоян С.Х., Рухкян Р.Г. Размножение и развитие серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783) в водоемах Армении // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 3. С. 353–358.

33. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.
34. Черфас Н.Б. Гиногенез у рыб // Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1987. С. 309–335.
35. Murayma Y., Hijikata M., Kojinia K., Nakakuki M., Noda M., Kajishima T. The appearance of diploid-triploid and diploid-tetraploid-tetraploid mosaic individuals in polyploid fish, glnbuna (*Carassius auratus langsdorfii*) // *Experientia*. 1986. V. 42. P. 187–788.
36. Кравченко О.В. Хромосомная мозаичность в соматических клетках у серебряного и золотого карасей (*Pisces: Cyprinidae*): Тез. докл. II съезда Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров. СПб., 2000. Т. 1. С. 237–238.
37. Черфас Н.Б. Основные итоги цитогенетического анализа однополой и двуполой форм серебряного карася // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука, 1969. С. 85–98.
38. Черфас Н.Б., Емельянова О.В., Рекубатский 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: Тр. 3-го Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. Тарту, 1986. Л.: Наука, 1989. С. 137–152.
39. Gui J., Xiao W., Chen L., Liang S., Jiang Y. Развитие гонад у искусственно триплоидизированных серебряных карасей // *Дунъу сюэбао = Acta. zool. Sin.* 1991. V. 37. № 3. P. 297–304.
40. Похиль Л.И. Эритроцитарные антигены карпа (*Cyprinus carpio* L.) белого амура (*Stenopharyngodon idella* (Vall)) и серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) // Вопросы прудового рыбоводства. Тр. ВНИИПРХ. Т.15. М.: Пищепромиздат, 1967. С. 278–283.
41. Васильева Е.Д. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*, *Pisces*) // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 11. С. 97–110.
42. Трувеллер К.А., Абраменко М.И. Оценка дивергенции некоторых представителей карповых (*CYPRINIDAE*) по электрофоретическим спектрам белков и трансплантационному тесту // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 669–681.
43. Fan L. C., Yang S. T., Gui J. F. Differential screening and characterization analysis of the egg envelope glycoprotein ZP3 cDNAs between gynogenetic and gonochoristic crucian carp // *Cell Research*, 2001. V. 11. No 1. P. 17–27.
44. Абраменко М.И. Дифференциальная избирательность самцов серебряного карася *Carassius auratus gibelio* при брачном ухаживании за самками бисексуальной и гиногенетической форм // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М.: ВНИРО, 1997. С. 185.
45. Шапошникова Г.Х. Рыбы Амударьи // Тр. ЗИН. Т. IX. 1950. С. 16–54.



МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОМАССЫ РАКООБРАЗНЫХ И УСЛОВИЙ НАГУЛА МОЛОДИ НЕРКИ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗ. ДАЛЬНЕЕ

Н.М. Вецлер

Камчатский НИИ рыбного хозяйства и океанографии,
Петропавловск-Камчатский, Россия, vetsler@kamniro.ru

Оз. Дальнее является нерестово-нагульным водоёмом, обеспечивающим естественное воспроизводство небольшого по численности стада тихоокеанского лосося – нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb). Озеро находится на юго-востоке Камчатского полуострова в бассейне р. Паратунки, впадающей в Авачинскую губу. Его длина составляет 2,5 км; средняя ширина – 0,54 км; площадь зеркала – 1,36 км²; средняя глубина – 31,5 м. Максимальная глубина (60,5 м) находится в центральной части водоёма [4].

Всестороннее изучение озера было начато в тридцатые годы прошлого столетия и продолжается до настоящего времени. За время многолетнего мониторинга (1938-2005 гг.) экосистема водоёма претерпевала значительные изменения, обусловленные, в основном, динамикой нерестовых заходов половозрелой нерки. Наибольшие возвраты рыб-производителей в озеро, достигающие численности 25-150 тысяч штук, наблюдались