

Вехов Д.А. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus s.lato* // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2013. Вып. 19. С. 5-38.

Рассматриваются проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus s. lato*, населяющего европейские водоемы, и их взаимосвязь - неопределенный таксономический статус, причины быстрых изменений численности и трансформации половой структуры, неясное происхождение и история формирования популяций.

Показано, что существующие подразделения серебряного карася, населяющего материковую часть Евразии на два таксона (*auratus* и *gibelio*) в рамках подвидов или видов основаны на морфологических признаках неясной диагностической ценности и, вероятно, на традиции, что золотые рыбки, а вместе с ними и все караси Китая, за исключением бассейна р.Амур, представляют собой нечто обособленное. Рассматривается разнообразие биотипов серебряного карася. Под биотипом понимается группа особей одного вида (видового комплекса) со сходными биологическими свойствами. Применительно к серебряному карасю это способ размножения (гиногенетический, бисексуальный, смешанный), уровень ploидности (диплоидный, триплоидный, тетраплоидный, мозаики) и происхождение (в результате межвидовой гибридизации или негибридное). Показано, что разнообразие биотипов, достаточно большое и не укладывается в существующее ранее представление о наличии только двух форм – однополой и двуполой. Предполагается, что общая картина разнообразия биотипов серебряного карася, их распределения в ареале, возможностей взаимных переходов между ними и роли в экосистемах только начинает вырисовываться. Соответственно адекватное представление о таксономии серебряного карася - дело будущего.

Рассматриваются изменения численности и трансформация половой структуры в крупных промысловых пресноводных водоемах Понто-Каспийского региона. В этих водоемах серебряный карась за 10-15 лет резко увеличил численность и стал, из незаметного в составе промысловых уловов видов, одним из основных промысловых объектов. Наряду с ростом численности во многих популяциях серебряного карася отмечались быстрые изменения половой структуры, связанные с устойчи-

вым увеличением в них относительного количества самцов, от практически полного их отсутствия до состояния, когда доля самцов составляет не менее 25%. Показано, что из-за многообразия биотипов и форм серебряного карася и неопределенности его таксономии причины, которые совместно привели как к изменению численности, так и к трансформации половой структуры, не ясны.

Рассматривается вопрос происхождения и истории формирования европейских популяций. Показано, что помимо неясного происхождения первых популяций серебряного карася не ясна также и дальнейшая история формирования популяций, т.к. возможны многократные вселения разных биотипов серебряного карася из разных регионов, которые могли изменять характер развития популяций. Предполагается, что многие современные популяции (стада) серебряного карася представляют собой сложные генетические смеси (комплексы) от рыб из разных регионов с разными биологическими свойствами (плоидность, форма размножения).

Делается вывод, что при изучении популяционной биологии серебряного карася больше внимания следует уделять популяциям (стадам, комплексам) серебряного карася конкретных водоемов, изучать историю их вселения и последующего развития, обращать внимание на плоидность особей, генетический и половой состав популяции, способность самок к гиногенезу. При этом обозначать серебряного карася как таксон *Carassius auratus* s. lato или *Carassius auratus*-complex, а в случае обнаружения каких-то форм не торопиться с приданием им таксономического статуса.

Библиогр. 152 назв.

**НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМНЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ
СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ *CARASSIUS AURATUS* S. LATO**

Серебряный карась *Carassius auratus* s. lato – один из самых обычных обитателей равнинных пресноводных водоёмов Евразии (Мовчан, Смирнов 1983; Атлас, 2002; Szczerbowski, 2001 б). Этот вид играет заметную роль как объект промышленного рыболовства (Скаун, Бражник, 2011), прудового рыбоводства (Дорохов и др., 1981; SOFIA, 2012), а его одомашненная форма – золотая рыбка, вероятно, самая распространённая аквариумная рыба. Существует большое количество публикаций, где в той или иной степени затрагиваются различные аспекты биологии серебряного карася. Только в русскоязычной литературе за последние 50 лет опубликовано более 500 таких работ. Тем не менее, многие важные черты биологии этого вида остаются менее ясными, чем у многих других промысловых рыб и объектов рыборазведения. Цель данного сообщения – рассмотреть проблемные вопросы биологии серебряного карася, населяющего европейские водоёмы, и их взаимосвязь – неопределённый таксономический статус, причины быстрых изменений численности и трансформации половой структуры, неясное происхождение и история формирования популяций. Некоторые из этих проблем в той или иной степени ранее уже обсуждались (см., например, Kottelat, 1997; Васильева, Васильев, 2000; Подушка, 2004; Kalous et al., 2004; Вехов, 2007 в), однако в совокупности и во взаимосвязи они рассматриваются, по-видимому, впервые.

Неопределённый таксономический статус. В настоящее время параллельно существует несколько таксономических подразделений рода *Carassius* Nilsson. Традиционное подразделение, сформировавшееся после работ П.А. Дрягина (1930, 1933) и Л.С. Берга (Берг, 1932, 1949; Berg, 1932), признает существование только двух видов: золотой карась *C. carassius* L. и серебряный карась *C. auratus* L. У последнего выделяют два подвида: *C. auratus gibelio* Bloch евроазиатский, или обыкновенный серебряный карась, в настоящее время распространенный от Центральной Европы до северо-востока Китая,

и китайский серебряный карась *C. auratus auratus* L., к которому часто относят карасей, в настоящее время обитающих южнее Амурского бассейна. В последний таксон также включают золотых рыбок и популяции из различных частей Земли с тёплым климатом, которые, как считается, возникли в результате их натурализации. Эта классификация используется в некоторых крупных сводках по европейской ихтиофауне (Мовчан, Смирнов 1983, Szczerbowski, 2001a,б; Атлас..., 2002; Промысловые..., 2006; Рыбы..., 2010) и большом количестве статей (см., например, Slavik, Bartoš, 2004; Lusková et al., 2010; Апаликова и др., 2011).

Другое подразделение появилось сравнительно недавно. Оно основано на работах М. Коттела (Kottelat, 1997, Kottelat, Freyhof 2007), в которых представление о таксономическом статусе золотого карася остаётся неизменным, однако китайский и евроазиатский серебряные караси рассматриваются уже в качестве самостоятельных видов *C. auratus* L. и *C. gibelio* Bloch. Данная классификация разделяется некоторыми систематиками (Богуцкая, Насека, 2004) и используется многими ихтиологами, экологами и генетиками (см., например, Kalous et al. 2004; Gorski et al., 2010; Дирипаско и др., 2011). Кроме того, на Японских островах описано ещё 5 местных подвигов (видов) карасей (*C. auratus* subsp., *C. (a) burgeri* Temm. et Schl., *C. (a) grandoculis* Temm. et Schl., *C. (a) cuvieri* Temm. et Schl., *C. (a) langsdorffii* Temm. et Schl.), ранее относимых к *C. auratus* (Васильева, Васильев, 2000).

Что такое китайский карась, чем этот таксон отличается от евроазиатского серебряного карася и в каких отношениях он находится с золотыми рыбками, к настоящему времени не ясно. В доступной литературе не удалось обнаружить описания границы распространения китайского и евроазиатского карасей на территории Китая. Кроме того, не определены чёткие диагностические признаки для их разграничения (в ранге вида или подвида).

Обобщённо вопрос о таксономических различиях этих двух форм карасей можно представить следующим образом. К. Линней (1758) из видов, которые впоследствии были отнесены к роду *Carassius*, описал «дикого» карася *Cyprinus carassius* из европейских вод, а из водоёмов Китая и Японии декоративную золотую рыбку *Cyprinus auratus*. Для послед-

него вида среди прочих признаков он указывает вуалевидные плавники: двухлопастной анальный и трехлопастной хвостовой. До 30-х гг. XX в. карасей Японии и Китая считали особым видом, близким, но отличным от карасей, населяющих остальную часть материковой Евразии (см. например, Seeley, 1886; Грацианов, 1907; Берг, 1909; 1916, 1923).

За 100 лет, прошедших после публикации работы Линнея, было описано ещё 9 видов карасей из европейских водоёмов (Kottelat, 1997). Однако к концу XIX – началу XX вв. сложилось мнение, что от Европы и до бассейна Амура обитает только один вид карасей, у которого можно выделить несколько разновидностей, соответствующих жизненным формам (см., например, Кесслер, 1887; Варпаховский, 1886; Тихомиров, 1897; Берг, 1916, 1923). Причём в одних работах этот вид обозначался *C. carassius* L. (см., например, Günter, 1880; Берг, 1916, 1923; Книпович, 1923), в то время как в других *C. vulgaris* Nilss (см., например, Seeley, 1886; Грацианов, 1907; Недошивин, 1928). Среди выделяемых разновидностей этого карася была форма *gibelio*, описанная в Германии (Bloch, 1783). К данной форме в начале XX в. часто относили продолговатых карасей с серебристыми боками (Берг, 1916, 1923, Книпович, 1923).

В начале 1930-х гг. было обосновано, что в роде *Carassius* можно считать только две формы с видовым таксономическим статусом – *Carassius carassius* и *Carassius auratus* (Дрягин, 1930, 1933). Эта классификация и признаки, предложенные для различения данных видов, с небольшими уточнениями используется до сих пор.

Л.С. Берг (Берг, 1932, 1949; Berg, 1932) выделил *C. auratus*, обитающих от Европы до бассейна р. Амур включительно, в подвид *C. auratus gibelio* Bloch, назвав его серебряный карась. Другая форма *C. auratus*, обитающая в Китае южнее бассейна р. Амур и в Японии, была названа им китайским карасём, причем для этой формы Л.С. Берг оставил биномиальное название. Различались эти таксоны только одним признаком – числом чешуй в боковой линии: у китайского карася было 26-31 чешуй, в то время как у серебряного 29-37 чешуй (Берг, 1932а, 1949)¹. В дальнейшем это представление о наличии на

¹ Л.С. Берг так же, как и многие ихтиологи отождествлял число чешуй в боковой линии и поперечное число рядов чешуй, в этой работе они также рассматриваются как тождественные (подробнее о соотношении данных признаков у серебряного карася см. Вехов, 2008).

материковой части Евразии двух подвигов (*auratus* и *gibelio*) стало общепринятым. Важно, что чётких признаков для их разграничения так и не было выявлено. В сводке по пресноводным рыбам Европы (Szczerbowski, 20016) вышеназванные подвиды также отличаются только числом чешуй в боковой линии, только для китайского караса указаны значения 21-36, а для серебряного – 27-35.

М. Коттела совместно с Й. Фрайхофом (Kottelat, Freyhof, 2007) предложили свой ключ для определения *C. auratus* и *C. gibelio*, основанный на окраске рыбы: у *C. auratus* окраска золотисто-бурая и бронзовая, у *C. gibelio* серебристо-бурая. Однако, как на практике пользоваться таким ключом, не ясно, так же, как не ясно, на каком основании выбраны эти цвета и оттенки. Кроме того, они считают, что *C. auratus* состоит только из диплоидов, при этом не приводя информации об уровне ploидности у *C. gibelio*. Ещё эти виды немного различаются числом чешуй в боковой линии: 26-31 у *C. auratus* и 29-33 у *C. gibelio*.

Также важно, что пояснений, на основе какого материала и как были получены диапазоны изменчивости числа чешуй в боковой линии у китайского и серебряного (евроазиатского) карасей, в работах Л.С. Берга (1932; 1949), А. Щербовского (Szczerbowski, 20016), М. Коттела и Й. Фрайхофа (Kottelat, Freyhof, 2007) не приводится. Разнообразие биологических форм серебряного караса на территории Китая значительно превышает разнообразие золотых рыбок, разводимых в культуре (см. ниже). Караси Японии тоже достаточно разнообразны и отличаются от карасей материковой части Евразии (см. Takada et al., 2010). В связи с этим неясно, диагностирует данный признак золотых рыбок и/или все многообразие диких форм карасей Китая, а также Японии или только диких карасей Китая. Кроме того, большое перекрытие значений единственного отличительного признака сильно ограничивает возможности идентификации диких популяций. Данные молекулярно-генетических исследований показывают, что караси со сходными гаплотипами с территории Китая могут быть идентифицированы и как евроазиатский карась, и как китайский (Rylkova et al, 2010).

Золотые рыбки, разводимые в культуре, помимо специфической окраски, характеризуются равным соотношением полов (Головинская, Ромашов, 1947) и диплоидным

набором хромосом, $2n=100$ (Васильев, 1985). По данным филогенетического анализа, культурные золотые рыбки образуют монофилетическую группу (Komiyama et al., 2009; Rytkova et al., 2010).

Разнообразие биологических свойств у карасей из диких популяций Центрального и Южного Китая значительно шире, чем у разводимых в культуре золотых рыбок и примерно соответствует разнообразию карасей, относимых к евроазиатской форме. Во многих областях были обнаружены триплоиды, $3n=150$ (Hong et al., 2005; Xiao et al., 2011), а в одной из локальностей бассейна Янцзы и тетраплоиды, $4n=200$ (Xiao et al., 2011). Исследование размножения некоторых триплоидных самок показало, что они могут воспроизводиться гиногенезом, т.е. при осеменении другими видами рыб получается жизнеспособное потомство, состоящее из самок без признаков гибридизации (Hong et al., 2005; Xiao et al., 2011). Важно отметить, что одна из исследованных популяций с триплоидными гиногенетическими самками состояла из особей красного цвета, в ней был небольшой процент самцов, и известна она была в данной области Китая на протяжении более 100 лет (Hong et al., 2005)². Кроме того, по данным филогенетических анализов, караси из центрального Китая не образуют отдельной линии, отличной от серебряных карасей р. Амур, водоёмов Казахстана и Европы (Takada et al., 2010).

Экспериментальные скрещивания разных видов карповых рыб показали, что золотые рыбки, взятые из культуры (Кузема Томиленко, 1965), и красноокрашенные диплоидные караси из Китая (Liu, 2010) при скрещивании с другими видами карповых могут давать не только жизнеспособных гибридов, но и устойчивые самовоспроизводящиеся гибридные линии (см. ниже). Поэтому возможно, что некоторые особи, линии или даже популяции серебряного карася на территории Китая, впрочем, как и в других регионах, могут иметь гибридное происхождение.

Следует отметить, что в Китае разведение золотой рыбки в декоративных целях и разведение серебряного карася в пищевых имеет давнюю историю. Поэтому вероятно, что

² В этой связи следует отметить, что одна из особей, по внешнему виду соответствующая золотой рыбке (красноокрашенная с удлинёнными плавниками), пойманная в Ставропольском крае, оказалась способной размножаться гиногенезом (Подушка, Ивойлов 2009, 2012).

современные популяции (группировки, стада) китайских карасей представляют смеси (комплексы) из диких карасей, ведущих своё происхождение из разных регионов, одичавших золотых рыбок и новых форм, возникших в результате их скрещивания друг с другом и с другими видами карповых. Также возможно, что эти смеси (комплексы) могут иметь достаточно длительную историю существования. Разобраться в происхождении китайских популяций, чтобы определить естественно-исторические территориальные группировки карасей, представляется сложной задачей.

Отсутствие ясных таксономических признаков, разделяющих *auratus* и *gibelio*, вероятно, приводит к тому, что многие авторы, причисляя исследованных ими серебряных карасей к одному из вышеописанных таксонов, не поясняют оснований, на которых было сделано данное заключение. Эти основания можно понять только из контекста работы. Например, часто за *C. auratus gibelio* / *C. gibelio* принимают диких серебряных карасей с территории Восточной Европы (см., например, Slavik, Bartoš, 2004; Gorski et al., 2010; Дирипаско и др., 2011). Серебряных карасей из Центрального и Южного Китая или популяции, которые, как считается, возникли от завезённых китайских карасей или золотых рыбок, обозначают как *C. auratus auratus* / *C. auratus* (см., например, Сальников, 1998; Lorenzoni et al. 2010; Xiao et al., 2011). Некоторых авторы относят диплоидных особей к *C. auratus*, а полиплоидных к *C. gibelio* (Межжерин, Лисецкий, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007; Кокодий, 2010). Все это вносит путаницу в понимание истории формирования популяций (видовых комплексов) и распределения в ареале разных биотипов серебряного карася.

Таким образом, существующее устойчивое представление о наличии двух таксономических форм серебряного карася (*auratus* / *gibelio*) основано на морфологических признаках неясной диагностической ценности и, вероятно, на традиции, что золотые рыбки, а вместе с ними все караси Китая, за исключением бассейна р. Амур, представляют собой нечто обособленное.

Кроме вышеописанных подвидов (видов) у серебряного карася выявлено относительно большое число биотипов. Под биотипом в данной работе понимается группа особей одного вида (видового комплекса) со сходными биологичес-

кими свойствами. Применительно к серебряному карасю это способ размножения (гиногенетический, бисексуальный, смешанный), уровень пloidности (диплоидный, триплоидный, тетраплоидный, мозаики) и происхождение (в результате межвидовой гибридизации или негибридное). Таксономическое положение этих биотипов неясное, некоторые из них относительно друг друга можно рассматривать как разные виды. Например, гиногенетических триплоидов и бисексуальных диплоидов (Васильева, Васильев, 2000).

До недавнего времени существовало представление о наличии у серебряного карася двух форм, морфологически не отличимых, но репродуктивно изолированных друг от друга: однополый (состоящей практически из одних самок) и двуполой (состоящей из самцов и самок в разных соотношениях). Считалось, что однополая форма представлена полиплоидами ($3n=150$; $4n=200$), размножающимися только гиногенезом, двуполовая – диплоидами ($2n=100$), размножающимися обычным половым путём (Головинская и др., 1965; Васильев, 1985; Черфас, 1987; Васильева, 1990 а, б). Появление редких самцов в однополых популяциях связывали с гормональным переопределением пола (Гоюнова, 1960; Макеева, Никольский, 1965; Журавлев, 1989; Черфас, 1987). Популяции с большой долей самцов (обычно более 10%) считались и зачастую считаются до сих пор смесью из этих двух форм (см., например, Горюнова, 1974; Гончаренко, 2001; Абраменко, 2011).

Данные представления основывались на том, что до середины 70-х годов XX в. широко были распространены однополые популяции с долей самцов менее 5%. Такие популяции преобладали в Европейской части СССР, на Урале, в Западной Сибири и Казахстане (Ромашов, Головинская, 1960, Черфас, 1987), в то время как на Дальнем Востоке однополых популяций обнаружено не было (Ромашов, Головинская, 1960; Макеева, Никольский, 1965; Черфас, 1987). Скрещивания самок из однополых популяций с самцами других видов рыб, самцами золотой рыбки и «исключительными» самцами из однополых популяций приводило к женскому потомству без внешних признаков гибридизации, и/или изучение развития осеменённой в этих скрещиваниях икры показывало, что ядро спермия не сливается с женским ядром (Головинская,

Ромашов, 1947; Иванова, 1953, 1954³; Статова, 1963; Рейаз et.al, 1979; Черфас, 1987). Во время специально организованных исследований репродуктивных свойств самцов из однополых популяций удалось изучить только одного самца, который оказался бесплодным (Головинская, Ромашов, 1947; Головинская, 1960).

Изучение дальневосточных карасей выявило две категории самцов и самок. Одна категория – двуполоая форма состояла из самок и самцов, размножающихся обычным половым путём, которые при скрещивании с другими видами давали нежизнеспособное или гибридное потомство, а в скрещиваниях друг с другом – нормальное обоеполое потомство. Ко второй категории были отнесены самки, дающие женское потомство при осеменении их икры спермой других видов рыб, инактивированной облучением спермой и спермой собственных самцов. К этой же категории были отнесены самцы, дающие нежизнеспособное потомство в скрещиваниях с другими видами рыб, но способные стимулировать к развитию икру гиногенетических самок (Головинская и др., 1965). Впоследствии выяснилось, что самки однополой формы оказались триплоидными, а самки двуполой – диплоидными (Черфас, 1966).

В казахских водоёмах среди однополых популяций были обнаружены популяции с относительно большим процентом самцов, причём в этих водоёмах отмечалась большая доля разнообразных гермафродитов, на основании чего было сделано заключение, что самцы в них возникли путем переопределения пола самок (Горюнова, 1960). Применяя гормональное воздействие к личинкам триплоидной гиногенетической линии серебряного карася, при разведении которой в течение многих лет не было замечено ни одного самца, были получены самцы с нормально развитыми гонадами, сперма которых оказалась способна к инициации гиногенетического развития самок этой же линии серебряного карася (Гомельский, Черфас, 1982).

Все исследованные до середины 1980-х гг. гиногенетические самки серебряного карася оказались полиплоидами: триплоидами и тетраплоидами из японских популяций и триплоидами из популяций материковой части Евразии

³ В работах Н.Т. Ивановой (1953, 1954) описан только внешний вид личинок от скрещиваний самок серебряного карася с собственными самцами и самцами сазана из Веселовского водохранилища.

(Васильев, 1985; Черфас, 1987). Кроме того, у других видов рыб триплоидные формы были представлены только самками, размножающимися путём гиногенеза (Васильев, 1985).

Однако исследования двух последних десятилетий показали, что ситуация значительно сложнее. Разнообразие биотипов серебряного карася и путей их возникновения оказалось значительно шире, чем предполагалось ранее, и оно не укладывается в представление о наличии только двух форм – однополой и двуполой. Кроме того, появились сведения о возможностях одностороннего или двустороннего потока генов между биотипами, ранее относимыми к разным формам. Также возможно возникновение некоторых биотипов в результате гибридизации серебряного карася с другими видами рыб, причём эти биотипы могут возникать заново. Возможна интрогрессивная гибридизация уже существующих биотипов серебряного карася с другими видами рыб.

В разных частях материковой Евразии были обнаружены триплоидные самцы с нормально развитыми гонадами (Fan, Shen, 1990; Абраменко, 2004; Flajšhans et al., 2007, 2008; Liasko et al., 2010; Jakovlic, Gui, 2011; Boron et al., 2011). Причём в китайских популяциях, как в пределах условного ареала евроазиатского карася, так и китайского, триплоидные самцы оказались многочисленными (Fan, Shen, 1990; Jakovlic, Gui, 2011; Xiao et al., 2011). В ряде европейских и китайских популяций выявлены относительно немногочисленные тетраплоидные самцы и самки (Flajšhans et al., 2008; Luskova et al., 2010; Liasko et al., 2010; Xiao et al., 2011). Есть сообщения об однополых женских популяциях из диплоидов (Пипоян, Рухкян, 1998; Abramenko, 2001) и мозаичных особях (Кравченко, 2000; Абраменко, 2004; Toth et al., 2005).

Скрещивания триплоидных самок серебряного карася из разных частей Китая одновременно с самцами других видов рыб и с триплоидными самцами своего вида показали, что в первом случае получается многочисленное гиногенетическое потомство, состоящее из самок, а во втором появляется также многочисленное потомство, но с большой долей самцов, 14–15%. Таким образом, эти самки обладали способностью размножаться двумя способами: гиногенетическим и бисексуальным (Fan, Shen, 1990; Zhou et al., 2000; Xiao et al., 2011).

Исследования спермы некоторых полиплоидных самцов выявило в ней вдвое меньшее количество ДНК, чем

в соматических клетках (Fan, Shen, 1990; Абраменко, 2004; Flajšhans et al., 2008; Xiao et al., 2011). Некоторые из исследованных самцов производили разнообразные по плоидности живые спермии (Flajšhans et al., 2008).

Генетический анализ потомства от скрещивания триплоидных самцов и триплоидных самок серебряного караса, относящихся к двум разным линиям, способных воспроизводиться как гиногенезом, так и бисексуально, открыл наличие рекомбинации (Zhou et al., 2000).

В одном случае осеменения спермой карпа икры триплоидной линии, до этого воспроизводимой гиногенезом, было получено потомство, на 97% состоящее из самцов (Wang et al., 2009). Самцы были с нормально развитыми гонадами. При оплодотворении ими самок из этого же потомства в новой генерации самцов было 20%. При оплодотворении этих же самок спермой карпа получено только женское потомство. Был выделен специфический фрагмент ДНК, который присутствовал у всех самцов первого и второго поколения, а также у самки-основательницы, но отсутствовал у остальных самок (как первой, так и второй генерации) и исходного самца карпа (Wang et al., 2009).

В другом случае от двуполого скрещивания двух разных хромосомных линий ($3n=162$ и $3n=156$), состоящих из особей, способных воспроизводиться как гиногенезом, так и бисексуально, получена новая линия, воспроизводимая гиногенезом, у которой ядерные гены были унаследованы от отцовской линии, а цитоплазматические – от материнской (Wang et al., 2011). Таким образом, новая линия исходно возникла путём андрогенеза. Интересно, что эта линия обладает высокой скоростью роста и разводится гиногенетически, скрещиванием с самцами карпа, во многих рыбоводных хозяйствах Китая (Wang et al., 2011).

Скрещивание триплоидных самок из европейских популяций с диплоидными самцами (золотая рыбка, дикий серебряный карась) показало, что в потомстве иногда появляются гибриды (Toth et al., 2005; Flajšhans et al., 2007). В одном из таких скрещиваний обнаружена мозаичная особь (Toth et al., 2005). Скрещивание этих же самок с другими видами рыб приводит к потомству, состоящему из самок без признаков гибридизации, т.е. гиногенетическому (Toth et al., 2005; Flajšhans et al., 2007). В этой связи следует обратить внимание на давно известные факты: появление карасекарповых гибри-

дов в водоёмах, населённых только однополыми популяциями серебряного карася (Никольский, 1940; Шапошникова, 1950; Серов, 1966; Varuš et al., 2001).

Генетическое разнообразие триплоидов в природных популяциях может соответствовать разнообразию диплоидов (Jakovlic, Gui, 2011). Отмечается также разнообразие числа хромосом у триплоидов от 141 до 166 (см., например, Черфас, 1966; Васильев, 1985; Boron et al., 2011). У некоторых триплоидов обнаружены микрохромосомы (Zhou, Gui 2002; Boron et al., 2011; Xiao et al., 2011).

При филогенетическом анализе триплоиды и диплоиды не кластеризуются на уровне пloidности, что предполагает возможность генетического обмена между ними (Брыков и др., 2002; Takada et al., 2010; Jakovlic, Gui, 2011; Подлесных и др., 2012). Анализ генетического разнообразия диплоидов и триплоидов из водоёмов Хорватии показал возможность двустороннего генетического обмена между ними (Jakovlic, Gui, 2011). Кроме того, многообразие известных биотипов, часть из которых можно рассматривать в качестве переходных (мозаики, особи продуцирующие гаметы разной пloidности или особи, способные одновременно размножаться гиногенетически и бисексуально), также предполагает возможность генетического обмена хотя бы между некоторыми из них.

В скрещиваниях серебряного карася с другими видами были получены разнообразные гибридные биотипы. При оплодотворении икры триплоидной линии ($3n=156$), ранее воспроизводимой гиногенезом, спермой короткорылого леща (*Megalobrama amblycephala* Yin, $2n=48$) с последующим воздействием холодового шока, у потомства наряду с набором хромосом, соответствующим материнскому, дополнительно было ещё от 5 до 15 микрохромосом. Специфическое окрашивание этих хромосом показало, что все они имеют включения, идентичные короткорылому лещу и отсутствующие в материнской линии. Интересно, что потомство от этого скрещивания отличалось типом телосложения, уклоняющимся в сторону короткорылого леща (Yi et al., 2003).

В случае оплодотворения икры диплоидных красноокрашенных самок серебряного карася ($2n=100$) спермой короткорылого леща ($2n=47$) были получены гибриды разной пloidности: самки и самцы со 100 хромосомами, стерильные особи с 124 хромосомами, самки с 148 хромосомами. Соотношение

полов у гибридов со 100 хромосомами было 1:1, гибриды были красного цвета и плодовиты. Спариваясь друг с другом, они давали как красноокрашенных, так и сероокрашенных потомков. Скрещивание гибридных самок с 148 хромосомами с самцами короткорылового леща привело к формированию потомства со 172 и 198 хромосомами. Морфологически все гибриды практически соответствовали серебряному карасю, у гибридов со 148 хромосомами были усы⁴, отсутствующие у обоих родительских видов, а гибриды со 172 и 198 хромосомами отличались высокими числами чешуй в боковой линии 34-36. Гибриды со 124 и 148 хромосомами характеризовались растительноядностью, свойственной короткорылому лещу (Liu et al., 2007; Liu, 2010).

Разнообразные по плоидности гибриды (диплоиды, триплоиды, тетраплоиды) были получены в скрещиваниях диплоидных серебряных карасей с карпом (см., например, Черфас и др., 1989; Гомельский и др., 1988; Liu et al., 2001; Zhu, Gui 2007; Xiao et al., 2011; Рекубратский и др., 2012). Важно, что во всех случаях потомство морфологически соответствовало серебряному карасю или мало отличалось от него.

Китайскими генетиками была получена тетраплоидная ($4n=200$) самовоспроизводящаяся карасекарповая гибридная линия (Liu et al., 2001; Liu, 2010). Линия получена при оплодотворении икры красноокрашенного серебряного карася молоками карпа. Гибриды первого поколения были диплоидами со 100 хромосомами, 4,7% самцов и 44,3% самок этих гибридов оказались плодовитыми. При их искусственном скрещивании было получено второе поколение гибридов, которое также состояло из диплоидных самцов и самок. Среди гибридов второго поколения некоторые особи оказались плодовитыми. При их искусственном скрещивании было получено третье поколение гибридов, которое состояло уже из тетраплоидных ($4n=200$) самцов и самок. Полученные тетраплоидные самцы и самки в массе оказались плодовитыми и в основном давали диплоидные гаметы. Затем в течение 20 лет было получено еще 15 последовательных поколений тетраплоидных гибридов. Тетраплоидные гибриды похожи на серебряного карася, отличаясь от него наличием двух пар еле заметных

⁴ Интересно также сообщение Н.И. Николюкина (1952), обнаружившего большое число необычных усатых золотых карасей в озерах Верхнего Дона.

усов. Эти гибриды оказались скороспелыми, они созревают на 2-ом году жизни. При скрещивании самцов тетраплоидных гибридов с диплоидными японскими серебряными карасями *C. auratus cuvieri* и цветным карпом массово получают стерильные триплоидные гибриды. У триплоидных гибридов, полученных в скрещиваниях с карасем, одна пара маленьких усиков, в скрещиваниях с карпом – две, похожие на усы карпа. Триплоидные гибриды отличаются высоким темпом роста и выращиваются во многих хозяйствах Китая (Liu et al., 2001; Liu, 2010).

Есть сведения о похожих опытах по гибридизации серебряного карася с карпом в Украине и России (Кузема, Томиленко, 1965; Черфас и др., 1989). В Украине были получены два поколения карасекарповых гибридов. Первое поколение – от искусственного скрещивания самок золотой рыбки с самцами карпа, второе – при естественном нересте самок карасекарповых гибридов с самцами карпа или с самцами карасёвых гибридов (см. ниже) (Кузема, Томиленко, 1965). Опубликованы сведения о получении трёх поколений карасекарповых гибридов в России (Черфас и др., 1989). Первое поколение получено при искусственном скрещивании самок диплоидного серебряного карася с карпом. Второе – при осеменении икры гибридных самок первого поколения спермой диплоидного серебряного карася. Третье – при осеменении икры самок второго поколения, инактивированной УФ облучением спермой карпа. Отмечалось, что большая часть гибридов второго поколения была стерильна (Черфас и др., 1989).

Известно также о получении четырёх последовательных поколений гибридов золотых рыбок с золотым карасем (Кузема, Томиленко, 1965). Большая часть гибридов первого поколения (в разных сочетаниях самцов и самок родительских форм) были стерильными. Однако в результате отбора самок с развитыми половыми признаками и скрещиванием их с самцами золотой рыбки было получено потомство, состоящее из плодовых самцов и самок. В дальнейшем в результате отбора особей с развитыми внешними половыми признаками (самок и самцов) и скрещиваний их между собой удалось получить ещё два последовательных поколения карасёвых гибридов. При этом в каждом новом поколении отмечалось большее, в сравнении с предыдущим, количество особей, пригодных к воспроизводству. Самцы и самки карасёвых

гибридов активно перестились друг с другом, производя многочисленное потомство (Жузема, Томиленко, 1965). Судя по отсутствию последующих заметных публикаций, работы по выращиванию полученных линий карасёвых гибридов не получили продолжения.

Использование в последние годы генетических маркеров для изучения структуры популяций карасей позволило выявить в природе гибридов серебряного карася с золотым карасем (Hänfling et al., 2005; Pardošek et al., 2008; Кокодий, 2010; Wouters et al., 2012) и карпом (Haunes et al., 2011). В ряде случаев количество особей, идентифицированных в исследованных выборках как гибриды, было велико (Hänfling et al., 2005; Кокодий, 2010; Haunes et al., 2011; Wouters et al., 2012). Были обнаружены возвратные гибриды с золотым карасем (Hänfling et al., 2005) и карпом (Haunes et al., 2011), что может служить свидетельством потока генов между серебряным карасем и этими видами в природе (Hänfling et al., 2005; Haunes et al., 2011).

Важно, что количество работ, где бы определялась плоидность рыб, тип размножения, величина гибридизации с совместно обитающими видами карповых рыб очень мало относительно современного ареала серебряного карася, его численности и разнообразия возможных биотипов и путей их появления. Пока не ясно, какова роль различных биотипов в резком увеличении численности серебряного карася во многих европейских водоемах и заселении им новых водоёмов, отмеченном во второй половине XX в. (см. ниже). Поэтому кажется, что общая картина разнообразия биотипов серебряного карася, их распределения в ареале, возможности взаимных переходов между ними и роли в экосистемах только начинает вырисовываться. Соответственно адекватное представление о таксономической подразделённости – дело будущего.

Предложения о таксономическом обособлении филогенетических линий, выделяемых некоторыми авторами (Sakai et al., 2009; Kalous et al., 2012), вероятно носят временный характер, т.к. основания для их выделения разные и пока не ясно, как они соотносятся друг с другом. Также непонятно, как эти линии соотносятся со всем многообразием форм серебряного карася.

Некоторые авторы рассматривают серебряного карася как видовой комплекс *Carassius auratus*-complex (см.,

например, Vetešnik et al., 2007; Takada et al., 2010; Luskova et al., 2010). Видимо, на современном уровне знаний это наиболее приемлемо.

Причины быстрых изменений численности и трансформаций популяционной структуры. В 60–80-е годы XX века в крупных промышленных пресноводных водоёмах Понто-Каспийского региона неожиданно стало наблюдаться быстрое увеличение численности серебряного карася. Ранее практически не заметный в составе промысловых уловов вид за какие-то 10–15 лет резко увеличил численность, став одним из основных промысловых объектов (см. например, Holčić, 1980; Козлов, 1993; Абраменко, 2003). Например, в бассейне Дуная до середины XX в. серебряный карась был известен только в нижнем течении. Его область распространения составляла около 9% всего бассейна. С начала 60-х гг. он стал обнаруживаться в верхнем течении реки, а к концу 70-х гг. этот вид встречался уже примерно на 59% площади этого бассейна. Причём промысловые уловы серебряного карася с начала 60-х гг. до середины 70-х гг. возросли почти в 7 раз с 0,6 тыс.т до 4,7 тыс.т (Holčić, 1980). Отмечается, что в 70-х гг. на Дунае даже возникла проблема «борьбы» с серебряным карасем (Сальников, 1993).

Другой пример. В дельте Волги серебряный карась до 60-х гг. встречался единично (Коблицкая и др., 1991; Вехов, 2007 а). К середине 70-х гг. он достиг промысловой численности. Согласно оценкам, приведённым в диссертации Т.А. Ветлугиной (2005), в этот период биомасса его промыслового запаса в Волго-Каспийском районе составляла 0,1–0,2 тыс. т., а доля в уловах мелких пресноводных рыб – порядка 0,5%. С конца 70-х гг. и до середины 80-х гг. биомасса промыслового запаса находилась на уровне 1,0 тыс.т., а доля в уловах мелких пресноводных рыб – 2,5%. К началу 90-х гг. биомасса промыслового запаса стала составлять уже порядка 8,0 тыс. т. и держалась на этом уровне до середины 00-х гг., а доля в уловах мелких пресноводных рыб колебалась от 5,6 до 30,4% (Ветлугина, 2005). К концу XX века серебряный карась, ранее редкий и малочисленный, стал одним из самых распространённых видов рыб, а в Восточной Европе ещё и одним из самых массовых (Абраменко, 2003; Copp et al., 2005; Вехов, 2007 а).

Наряду с ростом численности во многих популяциях серебряного карася (от Дуная до Волги) отмечались быстрые изме-

нения половой структуры, связанные с устойчивым увеличением в них относительного количества самцов: от практически полного их отсутствия до состояния, когда доля самцов составляет не менее 25% (см., например, Козлов, 1993; Абраменко, 2003; Lusková et al., 2010). В 1950-е гг. в большинстве исследованных популяций из Румынской части Дунайского бассейна встречались только самки, хотя в отдельных водоёмах доля самцов доходила до 26% (Бушницэ, Кристиан, 1959). В 70-е гг. в Нижнем Дунае в среднем самцы составляли 29% (Ровин и др., 1977). В 1988 г. в выборке из Нижнего Дуная из 295 особей оказалось 120 самцов (40,6%) (Гончаренко, 2001).

В дельте Волги весной 1984 г. в выборке из 406 экз. серебряного карася самцов не обнаружено, а в аналогичной по размеру выборке, взятой осенью того же года, самцы составили 3% (Ветлугина, 1984). В выборках из разных частей дельты Волги в середине 80-х гг. самцы составляли менее 2% (Гудков, 1985; Кизина, 1986; Пурцман, Зыкова, 1989). С начала 90-х гг. доля самцов в дельте Волги стала составлять уже около 30% (Ветлугина, 2005).

Причины, которые совместно привели как к изменению численности, так и к трансформации половой структуры, не ясны. Отмечается только, что рост доли самцов в популяции способствует росту её численности, т.к. исчезает зависимость воспроизводства от других видов рыб – половых партнёров гиногенетических самок серебряного карася. Эта зависимость оценивается как сдерживающий фактор, т.к. сроки нереста и особенности нерестового поведения самцов других видов рыб, используемых в качестве половых партнёров самками серебряного карася, совпадают с ними не полностью, что снижает эффективность размножения (см., например, Абраменко, 2003; Вехов, 2007 в).

Увеличение численности связывают с изменениями экологической обстановки, причём разные авторы называют различные экологические причины изменения численности серебряного карася (см., например, Holčík, 1980; Гудков, 1985; Кизина, 1986; Козлов, 1993). Другое объяснение – вспышка численности, вызванная вселением серебряного карася или какой-то его новой формы в водоёмы, где он ранее отсутствовал (см., например, Кукрадзе, Марияш, 1975; Иванченко, Баландина, 1987; Подушка, 2004).

Предполагают, что изменения половой структуры вызваны балансом однополой и двуполой форм. В благоприятных условиях среды доминирует однополая гиногенетическая форма, в неблагоприятных – обоеполая. Соответственно трансформация половой структуры обусловлена изменениями окружающей среды, к которым однополая форма не успела приспособиться (Абраменко и др., 1997; Васильева, Васильев, 2000; Абраменко, 2003).

Многообразии биотипов и форм и неясность таксономии не позволяют принять какую-то определённую версию. В случае, если эти события произошли с одним видом, то изменения окружающей среды в качестве главной причины увеличения численности и/или трансформации половой структуры представляются малоубедительными. В этом случае логично полагать, что изменения экологической обстановки в водоёмах были сходными. Однако сложно представить, какие сходные процессы произошли в 1960–1980-е гг. в бассейне Дуная и Волги, степных прудах и крупных водохранилищах, что могли столь сильно повлиять на численность серебряного карася. Кроме того, серебряный карась рыба эврибионтная, приспособленная жить в водоёмах с быстроменяющимися условиями среды, например, в мелководных степных прудах и лиманах или в лесных болотах. Причём эти свойства характерны как для однополых женских, так и для обоеполых популяций. В этой связи неясно, почему столь эврибионтный вид ранее был малочислен в Восточной Европе и был представлен преимущественно однополыми популяциями.

Если вышеописанные изменения численности и половой структуры связаны с наличием у серебряного карася нескольких видов, то необходимо определить эти виды. Кроме того, надо выяснить источники, время их вселения и адаптивные преимущества применительно к условиям, сложившимся в рассматриваемый период изменения численности и половой структуры у серебряного карася.

Сходные проблемы возникают и при объяснении изменения численности и трансформации половой структуры серебряного карася как результата акклиматизации. Это связано с тем, что серебряный карась во многих регионах встречался задолго до резкого увеличения своей численности. Однако насколько давно серебряный карась обитает в европейских водоёмах, тоже не ясно.

Неясное происхождение и история формирования европейских популяций. В Европе серебряный карась обитает совместно с золотым. Золотой карась считается аборигенным видом, нативность серебряного карася дискуссионна (Szczerbowski, 2001 а). В археологическом материале признаки, отличающие золотого карася от серебряного (число жаберных тычинок, цвет брюшины, форма края непарных плавников, размер и форма зубцов зазубренных лучей и др. (Дерягин, 1930, Берг, 1949; Васильева, 1990а), обычно не сохраняются (Лебедев, 1960). Поэтому, несмотря на то, что остатки карасей из четвертичных отложений находили во многих местах Европы, определить их видовую принадлежность не представлялось возможным (Лебедев, 1960)⁵. Литературные данные не вносят особой ясности в этот вопрос. Это связано с описанной выше неопределённостью в систематике карасей, существовавшей до 30-х гг. XX в. Причём признаки, позволяющие отличать золотого карася от серебряного, в литературе тех лет практически не использовались. Специальных обзоров карасей из старейших европейских коллекций нет.

Следует отметить, что первоначально после выделения серебряного карася в ранге самостоятельного вида (Дрягин, 1930, Берг, 1932, Berg, 1932), считалось, что он встречается всюду совместно с золотым карасём, за исключением региона, расположенного восточнее бассейна Лены, где золотой карась отсутствовал (Берг, 1932, 1949; Berg, 1932). Необходимости уточнять его место обитания не было, а с конца 40-х и до конца 50-х гг. XX в. серебряный карась активно пропагандируется и внедряется как добавочная рыба к карпу в прудовых хозяйствах и как объект зарыбления разнообразных водоёмов (см., например, Суховерхов, 1953; Циунчик, 1953; Карзинкин Г.С., Карзинкин С.Г, 1962). Соответственно сложившаяся до этого структура распространения серебряного карася в целом и отдельных его биотипов существенно нарушилась. Таким образом, сложно определить нативность или инвазионность его в каких-то регионах.

Очевидной инвазионной формой серебряного карася в Европе является золотая рыбка, которая завозится сюда

⁵ В некоторых работах в списке видов, идентифицированных в археологическом материале с территории Европы, указывается только *C. carassius* L (Цепкин, 1995; Chelkowski et. al., 2005; Аськеев и др., 2011).

с XVII в. (Szczerbowski, 2001 б). Не вызывает особых сомнений чужеродность серебряного карася на юге Скандинавии, в Западной и Южной частях Европы, где он, вероятно, представлен натурализовавшейся золотой рыбкой (Szczerbowski, 2001б). Известно также, что в Белоруссии и Прибалтике серебряный карась появился только в 40–60-х годах XX века в результате преднамеренной интродукции из амурского бассейна (Андрушайтис, 1963; Вибрицкас, Манюкас, 1971; Пенязь и др., 1973; Vetemaa et al., 2005). В водоёмах среднего Дуная его появление датируется 1960–70 гг. (Holčic, 1980), а в польских – 1900 г. (Gasowska 1936).

В других регионах серебряного карася одни нынешние авторы считают чужеродным видом (см., например, Витковский, Богачев, 2005; Кругликов, 2009; Куцоконь, 2010), в то время как другие не считают его таковым (см. например, Абраменко, 2001; Иванов, Комарова, 2008; Иванчев, Иванчева, 2010).

Однако представления о нативности или инвазионности серебряного карася в Европе недостаточно для выяснения рассматриваемых в данной работе взаимосвязанных проблемных вопросов биологии данного вида, т.к. возможны многократные вселения разных биотипов серебряного карася из разных регионов. Эти вселения могли существенно изменять характер развития популяций серебряного карася.

Караси, как золотой, так и серебряный, отличаются большой живучестью и хорошо переносят перевозку. Их с давних времён переселяли в разные водоёмы (см., например, Гримм, 1902; Кириллов, 2002). Во второй половине XX в. пересадки карасей между географически удалёнными регионами приобрели массовый характер. В рамках акклиматизационных работ в СССР с 1948 по 1972 годы было перевезено 137 млн. экз. серебряного карася в 336 природных водоемов. Причём рыб из реки Амур вселяли от Красноярского края до Прибалтики (Бердичевский и др., 1968; Карпевич, 1975). Помимо этого, серебряный карась часто выращивался в прудовых хозяйствах (Суховерхов, 1953; Дорохов и др., 1981). Из этих хозяйств он в массе мог попадать в естественные водоёмы как преднамеренно в качестве объекта зарыбления, так и непреднамеренно. Последнее можно проиллюстрировать следующим примером: при размножении карася в нагульном пруду его молодь проходит через рыбозаградительную решетку,

поставленную для товарной рыбы, и выносятся в приёмный водоём. Сводок о распространении серебряного карася по прудовым хозяйствам СССР и величине его продукции в них нет⁶. Для регионов с тёплым климатом положение ещё более усложняется возможностью выживания в водоёмах относительно теплолюбивой золотой рыбки и формированием ею самовоспроизводящихся популяций или гибридных популяций с местным карасём (Szczerbowski, 2001a, Подушка, 2005; Вехов, 2008, 2011; Подушка, Ивойлов, 2009, 2012). Есть данные о вселении в Европу японских карасей (Gasowska 1936; Kalous et al., 2007 б). Таким образом, можно полагать, что многие современные популяции (стада) серебряного карася стали представлять собой сложные генетические смеси (комплексы) из рыб разных регионов с разными биологическими свойствами (плоидность, форма размножения).

Для бассейнов Волги и Дона предлагается гипотеза о различных источниках, путях и сроках вселения серебряного карася (Вехов, 2007 а, 2007 б). Предполагается, что пионерные популяции, появившиеся здесь ориентировочно в XVIII–XIX вв., были однополыми женскими. Они вселились с востока (из Западной Сибири и Казахстана), в результате поэтапного расселения серебряного карася из Амурского бассейна. В начале XX века в бассейны Волги и Дона с запада, по-видимому, стали проникать другие формы серебряного карася. Прежде всего, это одичавшая золотая рыбка. Популяции, произошедшие от золотой рыбки, были двуполыми, однако из-за теплолюбивости и неспособности к гиногенезу они расселялись медленно. Кроме того, возможно расселение завозимых в Европу японских карасей, а также, вновь образующихся здесь гибридов золотой рыбки с золотым карасем и сазаном (Вехов, 2007 а). В 40–60-х годах XX века в прудовых хозяйствах Средней Волги и Верхнего Дона начинают разводить серебряного карася из амурского бассейна. В рыбоводные пруды Нижнего

⁶ В прудовых хозяйствах Волгоградской обл. серебряный карась считается сорной рыбой. Многие показатели, характеризующие его продукцию, специально не документируются и не документировались. Например, доля и численность карася в завезённом и/или отпущенном рыбопосадочном материале, его доля в вылове прочих рыб или мелочи 2 группы, особенно если эти доли не велики. Подобная ситуация, вероятно, широко распространена в прудовых хозяйствах бывшего СССР (см. например, Мурин, 1972; Чмырь, 2010).

Дона и Нижней Волги амурский карась попадает в 70–80-е гг. XX в., но уже не в качестве специального объекта разведения, а попутно с карпом. Из прудовых хозяйств амурский карась проникает в естественные водоёмы, где акклиматизируется и резко наращивает численность (Вехов, 2007 б). Возможно, что аналогичная картина, т.е. вселение из различных источников, разными путями и в разное время имело место и в бассейнах других европейских рек.

Наличие рассмотренных проблемных вопросов биологии серебряного карася вызвано не только сложностью самого объекта, но и тем, что его массовое распространение, особенно в европейских водоёмах, произошло сравнительно недавно, и материалы по его биологии не успели накопиться. В этой связи кажется перспективным больше внимания уделять популяциям (стадам, комплексам) серебряного карася конкретных водоёмов, изучать историю их вселения и последующего развития, обращать внимание на плоидность особей, генетический и половой состав популяции, способность самок к гиногенезу. Накопление таких материалов со временем наверняка позволит разрешить имеющиеся вопросы. В настоящее время в свете вышеизложенного, серебряного карася следует обозначать как таксон *Carassius auratus* s. lato или *Carassius auratus*-complex, а в случае обнаружения каких-то форм не торопиться с приданием им таксономического статуса.

Автор глубоко признателен В.С. Болдыреву (Волгоградское отд. ГосНИОРХ) и С. Б. Подушке (ИНЭКО РАН) за обсуждение материалов статьи и ценные замечания и К. Górski (Universidad de Concepción, Chile) за помощь в подборе литературы.

Литература

Абраменко М.И. 2001. Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного карася в Понто-Каспийском регионе // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. – Апатиты: КНЦ РАН. – С. 152-173.

Абраменко М.И. 2003. 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: КНЦ РАН. – С. 276-380.

Абраменко М.И. 2004. Распространение и цитогенетические особенности триплоидных самцов серебряного карася из Азовского бассейна // Онтогенез. – Т. 35. – № 5. – С. 375-386.

Абраменко М.И. 2011. Адаптивные механизмы распространения и динамики численности *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе (на примере Азовского бассейна) // Российский журнал биологических инвазий. – № 2. – С. 3-27.

Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоуваненко А.Е. 1997. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch в бассейне нижнего Дона. // Вопросы ихтиологии. – Т. 37. – № 1. – С. 62-71.

Андрушайтис Г.П. 1963. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах Латвийской ССР // Акклиматизация животных в СССР (Мат. конф. по акклиматизации животных в СССР 1963., г. Фрунзе). – Алма-Ата. – С. 212-213.

Апаликова О.В., Подлесных А.В., Кухлевский А.Д., и др. 2011. Филогенетические отношения серебряных карасей *Carassius auratus gibelio* и *Carassius auratus cuvieri* золотого карася *Carassius carassius* и карпа *Cyprinus carpio* на основе изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. – Т. 47. – № 3. – С. 368-378.

Аськеев И.В., Аськеев О.В., Галимова Д.Н. 2011. Археологические исследования на территории Волжско-Камского края // Археология и естественные науки Татарстана. Кн. 4. – Казань: ООО «Фолиант»; Ин-т истории им. Ш.Марджани АН РТ. – С. 44-156.

Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. – Т. 1. – М.: Наука, 2002. – 379 с.

Берг Л.С. 1909. Рыбы бассейна Амура. *Carassius Nilson* // Записки Императорской академии наук. По физико-математическому отделению. – Т. 24. – № 9. – С-Пб. – С. 70-73.

Берг Л.С. 1916. Рыбы пресных вод Российской Империи. – М.: Департамент Земледелия. – С. 330-332.

Берг Л.С. 1923. Рыбы пресных вод России. – Л.: Государственное издательство. – С. 304-306.

Берг Л.С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – Л.: ВНИОРХ. – С. 529-532.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 2. М.-Л.: АН СССР, 1949. 456 с.

Бердичевский Л.С., Каревич А.Ф., Локшина И.Е. 1968. Итоги и эффективность акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР за 15 лет // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. – М.: Наука. – С. 5-28.

Богучкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. – М.: Товарищество науч. изд. КМК. – 389 с.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., и др. 2002. Изменчивость митохондриальной ДНК у серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) в водоемах Дальнего Востока // Генетика. – Т. 38. – № 10. – С. 1387-1392.

Бушницэ Т., Кристиан А. 1959. Разновидности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в водах Румынии и причины их вызывающие // Revue de Biologie. – Т. 4. – № 1. – Academia Republice populare Romania. – С. 1-23.

Варнаховский Н. 1886. Очеркъ ихтиологической фауны Казанской губернии. – СПб. – 70 с.

Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. – М.: Наука. – 300 с.

Васильева Е.Д. 1990 а. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*, Pisces) // Зоологический журнал. – Т. 69. – Вып. 11. – С. 97-110.

Васильева Е.Д. 1990 б. Морфологическая изменчивость клональных видов позвоночных животных: полиплоидные щиповки (род *Cobitis*, Pisces) и серебряный карась (*Carassius auratus gibelio*, Pisces) // Журнал общей биологии. – Т 51. – № 6. – С. 775-782.

Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2000. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (CYPRINIDAE). // Вопросы ихтиологии. – Т. 40. – № 5. – С. 581-592.

Ветлугина Т.А. 1984. Структура популяций карасей дельты Волги // Сб. научных трудов ГосНИОРХ НПО по промышленному и тепловодному рыбоводству. – Вып. 218. – С. 98-100.

Ветлугина Т.А. 2005. Эколого-биологические особенности состояния популяций серебряного карася и линя в дельте Волги и перспективы их промыслового использования: Дис... канд. биол. наук. – Астрахань. – 152 с.

Вехов Д.А. 2007 а. Вероятные пути появления первых популяций серебряного карася в бассейнах Волги и Дона // Биология внутренних вод: Мат. докл. XIII Междунар. Молодежной школы-конференции (Борок, 23–26 окт. 2007 г.). – Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати». – С. 40-50.

Вехов Д.А. 2007 б. Вероятные пути проникновения серебряного карася в бассейны Волги и Дона // Тез. докл. XIII Междунар. Молодежной школы-конференции (Борок, 23–26 окт. 2007 г.). – Борок: ИБВВ РАН. – С. 9.

Вехов Д.А. 2007 в. К вопросу о механизмах трансформации половой структуры популяций серебряного карася // Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов: Материалы международной научно-практической конференции. – Волгоград. – С. 50-57.

Вехов Д.А. 2008. Популяция серебряного карася *Carassius auratus* (Cypriniformes, Cyprinidae) с «золотыми» особями в пруду города Волгограда // Вопросы ихтиологии. – Т. 48. – № 3. – С. 374-383.

Вехов Д.А. 2011. Рыбы с необычным внешним видом из водоемов бассейна Волго-Донского междуречья Волгограда // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. – Вып. 17. – С. 37-41.

Вибрицкас Ю., Манюкас И. 1971. О преобразовании фауны рыб водоемов Литвы // Материалы XVI конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. – Ч. 1. (лимнология). – Петрозаводск. – С. 112-115.

Витковский А.З., Богачев А.Н. 2005. Распространение инвазионных видов рыб в Азово-Донском бассейне // Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 2). Тез. Докл. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом Печати». – С. 139-140.

Головинская К.А. 1960. О самцах серебряного карася и их скрещивании с карпом // Рыбоводство и рыболовство. – № 6. – С. 16-17.

Головинская К.А., Ромашов Д.Д. при участии Мусселиус В.А. 1947. Исследование по гиногенезу у серебряного карася. // Труды ВНИПРХ. – Т. 4. – С. 73-113.

Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. 1965. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопросы ихтиологии. – Т. 5. – Вып. 4 (37). – С. 614-629.

Гомельский Б.И., Емельянова О.В., Рекубатский А.В. 1988. Получение и некоторые биологические особенности амфидиплоидных гибридов серебряного карася с карпом // Доклады АН СССР. – Т. 301. – № 5. – С. 1210-1213.

Гомельский Б.И., Черфас Н. Б. 1982. Гормональная инверсия пола у самок однополой формы серебряного карася. // Онтогенез. – Т. 13. – №. 3. – С. 235-242.

Гончаренко Н.И. 2001. Особенности половой структуры популяций карася серебристого в низовье Дуная. // Вестник зоологии. Киев. – Т. 35. – № 2. – С. 89-92.

Горюнова А.И. 1960. О размножении серебряного карася // Вопросы ихтиологии. – Вып. 15. – С. 106-110.

Горюнова А.И. 1974. Применение цитометрического анализа крови при изучении внутривидовой дифференциации у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch). // Вопросы ихтиологии. – Вып. 5(88). – С. 912-917.

Грацианов В.И. 1907. Опыт обзора рыб Российской Империи в систематическом и географическом отношении. – СПб: тип Вильде. – С. 71-72.

Гримм О.А. 1902. Отчего в прудах караси перевелись. – СПб: Тип. В. Демакова. – 19 с.

Гудков П.К. 1985. Данные по биологии серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) (Cyprinidae) дельты Волги // Вопросы ихтиологии. – Вып. 3. – С. 517-520.

Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря. Под.ред. Н.Г. Богуцкой. – Бердянск: Из-во ООО НПК «Интер-М». – 288 с.

Дорохов С.М., Пахомов Г.Д., Поляков Г.Д. 1981. Прудовое рыбоводство. – М.: Высш. шк. – 240 с.

Дрягин П. А. 1930. Ихтиофауна бассейна реки Вятки от г. Вятки до р. Летки // Вятское хозяйство. – № 3. – С. 103-106.

Дрягин П.А. 1933. Рыбы бассейна реки Вятки от города Вятки до реки Летки // Тр. Вятского НИИ Краеведения. – Вятка: Горьковское краевое издательство ОГИЗ. – Т. 6. – С. 110-144.

Журавлев В.Б. 1989. Биологические особенности карасей (род *Carassius* Cyprinidae) и перспективы их промысла в разнотипных озерах Алтайского края: Автореф. дисс... канд. биолог. наук. – Москва. – 25 с.

Иванов В.П., Комарова Г.В. 2008. Рыбы Каспийского моря (систематика, биология, промысел). – Астрахань: Из-во АГТУ. – 224 с.

Иванова Н.Т. 1953. Биология серебряного карася Веселовского водохранилища: Дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. – Ростов н/Д. – 167 с.

Иванова Н.Т. 1954. Биология серебряного карася Веселовского водохранилища: Автореф.дис... канд. биолог. наук. – Ростов-на-Дону. – 11 с.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. 2010. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. – Рязань: Голос губернии. – 292 с.

Иванченко И.Н., Баландина Л.Г. 1987. Серебряный карась в водоёмах Азовского бассейна // Тез. докл. Всесоюз. Конф. «Современное состояние и перспективы рационального использования и охраны рыб. хозяйства в бассейне Азовского моря». – М.: ВНИРО. – С. 61-62.

Карзинкин Г.С., Карзинкин С.Г. 1962. Богатство колхозных прудов. – М.: Знание. – 48 с.

Карневич А.Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов. – М.: Пищевая промышленность. – 432 с.

Кесслер К.Ф. 1877. Рыбы водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтической ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экс. – СПб. – Вып. 4. – С. 246-247.

Кизина Л.П. 1986. Некоторые данные по биологии карасей род *Carassius* низовьев дельты Волги // Вопросы ихтиологии. – Т. 26. – Вып. 3. – С. 416-424.

Кирилов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. – М.: Научный мир. – 194 с.

Книпович Н. М. 1923. Определитель рыб Черного и Азовского морей. – М. – С 46-47.

Коблицкая А.Ф., Кизина Л.П., Аленътьева Л.Е. 1991. Рыбы. // В кн.: Русаков Г.В., Конечный А.Г., Косова А.А. и др. «Астраханский заповедник». – М.: Агропромиздат. – С. 104-105.

Козлов В.И. 1993. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона). – М.: ВНИРО. – 252 с.

Кокодий С.В. 2010. Естественная гибридизация золотого карася *Carassius carassius* (L., 1758) с серебряным *C. auratus* (L., 1758) s.lato в бассейне Днепра // Автореф. дис. ... канд. биол. Наук. – Киев. – 27 с.

Кравченко О.В. 2000. Хромосомная мозаичность в соматических клетках у серебряного и золотого карасей (Pisces:

Суприниде) // Тез. докл. II съезда Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров. г. Санкт-Петербург, 1–5 февраля 2000 г. – СПб. – Т. 1. – С. 237-238.

Кругликов С.А. 2009. Ихтиофауна Брянской области. – Брянск: Гос. заповедник «Брянский лес». – 87 с.

Кузема А.И., Томиленко В.Г. 1965. Выведение новых карповых рыб методом отдаленной гибридизации. // Рыбное хозяйство. – Киев. – Вып. 2. – С. 3-17.

Кукрадза А.М., Марьяш Л.Ф. 1975. Материалы к экологии серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) низовьев Дуная // Вопросы ихтиологии. – Т. 15. – Вып. 3 (92). – С. 456-462.

Куцоконь Ю.К. 2010. Распространение и морфобиологические особенности чужеродных видов рыб в бассейне р. Рось (приток р. Днепр) // Российский Журнал Биологических Инвазий. – № 1. – С. 19-29.

Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. – М: МГУ. – 404 с.

Макеева А.П., Никольский Г.В. 1965. Половая структура нерестовой популяции рыб, её приспособительное значение и способы регуляции // Теоретические основы рыбоводства. – М.: Наука. – С. 53-72.

Межжерин С.В., Лисецкий И.Л. 2004. Генетическая структура популяции карасей (Супринiformes, Супринidae, *Carassius* L. 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна // Цитология и генетика. – № 5. – С. 35-44.

Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1983. Карась серебристый *Carassius auratus gibelio* // Фауна Украины. – Т. 8. Рыбы. – Вып. 2. Карповые. – Ч. 2. – Киев: Наук. думка. – С. 243-265.

Мурин В.А. 1972. Интенсификация рыбного хозяйства. – Киев: Урожай. – 116 с.

Недошивин А.Я. 1928. Материалы по изучению Донского рыболовства // Труды Азово-Черноморской Научно-Промысловой Экспедиции. – Вып. 4. – 304 с.

Никольский Г.В. 1940. Рыбы Аральского моря. – М.: Московское общество испытателей природы. – С. 152-154.

Николюкин Н.И. 1952. Межвидовая гибридизация рыб. – Саратов: Областное гос. из-во. – 312 с.

Пенязь В.С., Шевцова Т.М., Нехаева Т.И. 1973. Биология рыб водоемов Белорусского полесья. – Минск: Наука и техника. – 234 с.

Пипоян С.Х., Рухкян Р.Г. 1998. Размножение и развитие серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783) в водоемах Армении // Вопросы ихтиологии. – Т. 38. – № 3. – С. 353-358.

Подлесных А.В., Аналикова О.В., Брыков В.А. 2012. Филогенетические отношения серебряного карася в комплексе *Carassius auratus* на основе анализа митохондриальной ДНК // Генетика. – Т. 48. – № 12. – С. 1389-1400.

Подушка С.Б. 2004. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭКО. – Вып. 8. – С. 5-15.

Подушка С.Б. 2005. Промысловая золотая рыбка – новый элемент в ихтиофауне России // Аквакультура и интегрированные технологии: проблемы и возможности. – Материалы Международной научно-практической конференции. – Сб. научных трудов / ГНУ ВНИИР. – М. 2005. – Т. 1. – С. 321-326.

Подушка С.Б., Ивойлов А.А. 2009. Промысловая золотая рыбка – гиногенетическая форма // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭКО. – Вып. 15. – СПб. – С. 10-16.

Подушка С.Б., Ивойлов А.А. 2012. Промысловая золотая рыбка: введение в лабораторную аквакультуру // Российская аквакультура: состояние, потенциал и инновационные производства в развитии АПК. Материалы Междунар. конф., 20-22 нояб. 2012 г. – Воронеж. – С. 43-44.

Промысловые рыбы России. В двух томах. Под ред. Гриценко О.Ф., Котляр А.Н., Котенева Б.Н. – Т. 1. – М.: ВНИРО, 2006. – 656 с.

Пуцман А.В., Зыкова Г.Ф. 1989. О причинах увеличения численности серебряного карася в восточных рукавах дельты Волги // Проблемы изучения, охраны и рационального использования природных ресурсов Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги. – Астрахань. – С. 89-90.

Рекубратский А.В., Иванёха Е.В., Балашов Д.А., и др. 2012. Триплоидные гибриды серебряного карася с карпом – новый объект аквакультуры // Вопросы рыболовства. – Т. 13. – № 3. – С. 626-642.

Ровин А. А., Кукрадзе А. М., Стахорская Н.И. 1977. Некоторые вопросы биологии серебряного карася и его роль в экосистеме Дунайского бассейна // Рыбное хозяйство. – № 2. – С. 9-11.

Ромашов Д.Д., Головинская К.А. 1960. Гиногенез и отдаленная гибридизация у рыб // Отдаленная гибридизация растений и животных. – М.: Наука. – С. 496-510.

Рыбы в заповедниках России. В двух томах (под ред. Ю.С. Решетникова). – Т. 1. – М.: Товарищество научн. изданий КМК, 2010. – 627 с.

Сальников Н.Е. 1993. Необычное увеличение численности и расширение ареала серебряного карася в низовьях рек южных морей // Эколог. проблемы басс. крупных рек. Тез. междунар. конф. – Тольятти: ИЭВБ РАН. – С 136-137.

Сальников В.Б. 1998. Антропогенные переселения рыб в Туркменистане. // Вопросы ихтиологии. – Т. 38. – № 5. – С. 615-626.

Серов Н. П. 1966. Гибрид серебряный карась × сазан // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. – Алма-Ата: Изд-во АН КазахССР. – Вып. 2. – С. 352-353.

Скакун В.А., Бражник С.Ю. 2011. Современное состояние запасов серебряного карася (*Carassius auratus*) в пресноводных водоемах Российской Федерации // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Мат. Докл. I Всероссийской конф. Борок, 12–16 сентября 2011 г. – Т. 2. – М.: Изд-во «Акварос». –С. 710-714.

Статова М.П. 1963. Материалы по размножению серебряного карася в прудах Молдавии // Изв. АН Молдавск. ССР. – № 5. – С. 49-55.

Суховерхов Ф.М. 1953. Прудовое рыбоводство. – М: Изд-во с-х лит-ры. – 419 с.

Тихомиров А. 1897. Виды и разновидности карася // Из Дневника зоологического отделения и зоологического музея. – М.: Универ. Типография. – Т. 2. – № 5. – 4 с.

Цепкин Е.А. 1995 Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в Четвертичный период // Вопросы ихтиологии. – Т. 35. – № 1. – С. 3-17.

Циунчик Р.И. 1953. Передовой опыт прудовых рыбоводных хозяйств. – М.: Пищепромиздат. – 72 с.

Черфас Н.Б. 1966. Естественная триплоидия у самок однополой формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Генетика. – № 5. – С. 16-24.

Черфас Н.Б. 1987. Гиногенез у рыб // в кн. Кирпичникова В.С. Генетика и селекция рыб. – Л.: Наука Ленингр. отд. – С. 309-335.

Черфас Н.Б., Емельянова О.В., Рекубатский А.В., и др. 1989. 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 г. – Л.: Наука. – С. 137-152.

Чмырь Ю.Н. 2010. Серебряный карась в прудах Новочеркасского рыбокомбината // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭКО. – СПб. – Вып. 16. – С. 32-33.

Шапошникова Г.Х. 1950. Рыбы Амударьи // Тр. Зоологического института АН СССР. – Т. 9. – С. 16-54.

Abramenko M.I. 2001. Possibility of existence of natural diploid gynogenesis in Russian populations of silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* // Chromosome Research. – V. 9 (Suppl. 1). – P. 61.

Baruš V., Peňáz M., Kohlmann K. 2001. *Cyprinus carpio* // The Freshwater Fisher of Europe. – Vol. 5. Cyprinidae 2/III. AULA – Verlag. Wiebelsheim. – P. 85-180.

Berg L.S. 1932. Über *Carassius carassius* und *C. gibelio* // Zoologisch. Anzeiger. – V. 98. – P. 15-18.

Boron A., Szlachciak J., Juchno D., et al. 2011. Karyotype, morphology, and reproduction ability of the Prussian carp, *Carassius gibelio* (Actinopterygii: Cyprinoformes: Cyprinidae), from unisexual and bisexual populations in Poland // Acta Ictiologica et Piscatoria. – V. 41. – № 1. – P. 19-28.

Chelkowski Z., Klyszejko B., Chelkowska B., Sobocinski A. 2005. The fish fauna of the early-medieval layers of the vegetable market excavation site in Szczecin, Poland // Acta ichthyologica et piscatorial. – V. 35. – № 1. – P. 15-27.

Copp G.H., Bianco P.G., Bogutskaya N.G., et al. 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? // J. Appl. Ichthyol. – V. 21. – P. 242-262.

Fan Z., Shen J. 1990. Studies on the evolution of bisexual reproduction in crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Aquaculture. – V. 84. – P. 235-244.

Flajšhans M., Rodina M., Halačka K., et al. 2007. Ploidy levels and reproductive patterns of *Carassius auratus gibelio* as revealed by means of artificial hybridization and flow cytometry // [Conference Information: 9th International Symposium on Genetics in Aquaculture]. – Aquaculture. – V. 272. – Suppl. 1. – P. 256.

Flajšhans M., Rodina M., Halačka K., et al. 2008. Characteristics of sperm of polyploid Prussian carp *Carassius gibelio* // Journal of Fish Biology. – V. 73. – P. 323-328.

Gasowska M. 1936. Der Giebel – eine ostasiatische Silberkarausche (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Zeitschrift für Fischerei. – Bd. 34. – Ht. 4. – P. 719-725.

Górski K., Winter H.V., De Leeuw J.J., et al. 2010. Fish spawning in a large temperate floodplain: the role of flooding and temperature // Freshwater Biology. – V. 55. – P. 1509-1519.

Günter A. 1880. An introduction study of fishes. Edinburg: Adam and Charles Black. – 720 p.

Hänfling, B., Bolton, P., Harley, M., Carvalho G.R. 2005. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwater Biology. – V. 50. – P. 403-417.

Haynes G.D., Gongora J., Gilligan D.M., et al. 2012. Cryptic hybridization and introgression between invasive Cyprinid species *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus* in Australia: implications for invasive species management // Animal Conservation. – V. 15. – P. 83-94.

Holčic J. 1980. *Carassius auratus* (Pisces) in the Dunube river. – Praha: Academia. – 43 p.

Hong Y.J., Yu Z.J., Zhou L., Gui J.F. 2005. A population of red-transparent, triploid *Carassius auratus* // Journal of Fish Biology. – V. 67. – P. 1139-1143.

Jakovlic I., Gui J. 2011 Recent invasion and low level of divergence between diploid and triploid forms of *Carassius auratus* complex in Croatia. // Genetica. – V. 139. – № 6. – P. 789-804.

Kalous L., Bohlen J., Rab P. 2004. What fish *Carassius gibelio* is taxonomic and nomenclatoric notes // XI European Congress of Ichthyology. September 6-10. Estonia. Tallin. – P. 26-27.

Kalous L., Bohlen J., Rylková K., Petrýl M. 2012. Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for *Carassius gibelio* (Teleostei: Cyprinidae) // Ichthyol. Explor. Freshwaters. – Vol. 23. – No. 1. – P. 11-18.

Komiyama T., Hiroyuki K., Yoshio T., et al. 2009. An evolutionary origin and selection process of goldfish // Gene. – V. 430. – № 5. – 11 p.

Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR) // *Biologia*. – Bratislava. – V. 52. – Suppl. 5. – P. 1-271.

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. – Kottelat, Formol, Switzerland and Freyhof. – Germany. – Berlin. – 646 p.

Liasko R., Lioussia V., Vrazeli P., et al. 2010. Biological traits of rare males in the population of *Carassius gibelio* (Actinopterygii: Cyprinidae) from Lake Pamvotis (north-west Greece) // *J Fish Biol.* – V. 77. – P. 570-584.

Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* – Tomus 1. – Editio decima, reformata. – Imp. direct. Holmia [Stockholm]: Laurentii Salvii. – I-IV+824 p.

Liu S.J., Liu Y., Zhou G.J., et al. 2001. The formation of tetraploid stocks of red crucian carp × common carp hybrids as an effect of interspecific hybridization // *Aquaculture*. – V. 192. – P. 171-186.

Liu S., Qin Q., Xiao J., et al. 2007. The Formation of the Polyploid Hybrids From Different Subfamily Fish Crossings and Its Evolutionary Significance // *Genetics*. – V. 176. – P. 1023-1034.

Liu S-J. 2010. Distant hybridization leads to different ploidy fishes // *Sci. China Life Sci.* – V. 53. – P. 416-425.

Lorenzoni M., Ghetti L., Pedicillo G., Carosi A. 2010. Analysis of the biological features of the goldfish *Carassius auratus auratus* in Lake Trasimeno (Umbria, Italy) with a view to drawing up plans for population control // *Folia Zool.* – V. 59. – № 2 – P. 142– 156.

Lusková V., Lusk S., Halačka K., Vetešník L. 2010. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic // *Российский журнал биологических инвазий*. – № 2. – С. 24-28.

Papošek I., Vetešník L., Halacka K., et al. 2008. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic) // *Journal of Fish Biology* – V. 72. – P. 1230-1235.

Peňáz M., Rab P., Prokeš M. 1979. Cytological analysis, gynogenesis and early development of *Carassius auratus gibelio* //

Acta scientiarum naturalium academiae scientiarum. – Brno. Praha: academia. – V. 13. – No 7. – 33 p.

Rylkova K., Kalous L., Slechtova V., Bohlen J. 2010. Many branches, one root: First evidence for a monophyly of the morphologically highly diverse goldfish (*Carassius auratus*) // Aquaculture. – V. 302. – № 1-2. – P. 36-41.

Sakai H., Iguchi K., Yamazaki Y., et al. 2009. Morphological and mtDNA sequence studies on three crucian carps (*Carassius*: Cyprinidae) including a new stock from the Ob River system, Kazakhstan // Journal of Fish Biology. – V. 74 – P. 756-1773.

Seeley H.G. 1886. The Fresh-water Fishes of Europe. – London, Paris, New York, Melbourne: Cas Sell & Company, Limited. – 444 p.

Slavik O., Bartoš L. 2004. What are the reasons for the Prussian carp expansion in the upper Elbe River, Czech Republic? // J. Fish Biol. – V. 65. – Suppl. A. – P. 240–253.

SOFIA. 2012 The State of World Fisheries and Aquaculture 2012. – Rome, FAO. – 209 pp.

Szczerbowski J.A. 2001 a. *Carassius* // The Freshwater Fisher of Europe. – Vol. 5. Cyprinidae 2/III.. – AULA – Verlag. Wiebelsheim. – P. 1-4.

Szczerbowski J.A. 2001 b. *Carassius auratus* // The Freshwater Fisher of Europe. – Vol. 5. Cyprinidae 2/III.. – AULA – Verlag. Wiebelsheim. – P. 5-41.

Takada M., Tachihara K., Kon T., et al. 2010. Biogeography and evolution of the *Carassius auratus*-complex in East Asia // BMC Evolutionary Biology. – V. 10. – № 7. – 18 p.

Tóth B., Várkonyi E., Hidas A., et al. 2005. Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus* gibelio by chromosome and RAPD analysis // Journal of Fish Biology. – V. 66. – P. 784-797.

Vetemaa M., Eschbaum R., Albert A., Saat T. 2005. Distribution, sex ratio and growth of *Carassius gibelio* (Bloch) in coastal and inland waters of Estonia (north-eastern Baltic Sea) // J. Appl. Ichthyol. – V. 21. – P. 287–291.

Vetešník, L., Papoušek, I., Halačka, K., et al. 2007. Morphometric and genetic analysis of *Carassius auratus* complex from an artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic // Fisheries Science. – V. 73. – P. 817-822.

Wang D., Mao H.L., Peng J.X., et al. 2009. Discovery of a male-biased mutant family and identification of a male-specific

SCAR marker in gynogenetic gibel carp *Carassius auratus gibelio* // Prog in Nat Sci. – V. 19. – P. 1537-1544.

Wang Z-W., Zhu H-P., Wang D., et al. 2011. A novel nucleocytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid gibel carp // BMC Res Notes. – V. 4. – 13 p.

Wouters J., Janson S., Lusková V., Olsén K. H. 2012. Molecular identification of hybrids of the invasive gibel carp *Carassius auratus gibelio* and crucian carp *Carassius carassius* in Swedish waters // Journal of Fish Biology. – V. 80. – № 7. – P. 2595–2604.

Xiao J., Zou T., Chen Y., et al. 2011. Coexistence of diploid, triploid and tetraploid crucian carp (*Carassius auratus*) in natural waters // BMC Genetics. – V 12. – 20 p.

Yi M.S., Li Y.Q., Liu J.D., et al. 2003. Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogynogenetic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. // Chromosome Research. – V. 11. – P. 665-71.

Zhou L., Wang Y., Gui J.F. 2000. Genetic Evidence for Gonochoristic Reproduction in Gynogenetic Silver Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as Revealed by RAPD Assays // J. Mol Evol. – V. 51. – P. 498–506.

Zhou L., Gui J.F. 2002. Karyotypic diversity in polyploid gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch // Genetica. – V. 115. – P. 223–232.

Zhu H., Gui J. 2007. Identification of genome organization in the unusual allotetraploid form of *Carassius auratus gibelio* // Aquaculture. – V. 265. – P. 109–117.