

На правах рукописи



Битнер Мария Ивановна

**Особенности структуры популяций *Carassius gibelio* и
Carassius carassius бассейна реки Тура
при раздельном и совместном распространении**

1.5.15. Экология (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Оренбург – 2026

Работа выполнена на кафедре экологии и в научно-исследовательской лаборатории молекулярно-генетических исследований Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Нижевартовский государственный университет».

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Кулагин Андрей Алексеевич

Официальные оппоненты: **Волкова Ирина Владимировна**,
доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Астраханский государственный технический университет», кафедра гидробиологии и общей экологии, заведующая;

Слынько Елена Евгеньевна,
кандидат биологических наук, доцент, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский биотехнологический университет», кафедра биоэкологии и биологической безопасности, доцент.


Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук.

Защита состоится «17» июня 2026 года в 10 часов 00 минут на заседании диссертационного совета 24.2.352.05 на базе федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Оренбургский государственный университет имени В.А. Бондаренко» по адресу: 460018, г. Оренбург, пр. Победы, д.13, аудитория 170215.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Оренбургский государственный университет имени В.А. Бондаренко» по адресу: 460018, г. Оренбург, пр. Победы, д.13 и на сайте <http://www.osu.ru/doc/5595/asp/260>

Автореферат разослан «___» апреля 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Аринжанов
Азамат Ерсайнович

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Пресноводные экосистемы являются одними из самых уязвимых компонентов биосферы, которые значительно изменяются под воздействием биогенных, абиогенных и антропогенных факторов (Абакумов В.А., 1991; Алекин О.А., 1970; Никольский Г.В., 1974; Одум Ю., 1986). Для оценки состояния природных ресурсов на территории Западной Сибири критически важно проводить регулярный мониторинг экосистем с использованием методов экологического контроля и наблюдения за организмами-биоиндикаторами. В контексте изучения гидрохимических факторов среды особое внимание уделяется ихтиофауне, которая представляет собой ценные биоресурсы пресноводных экосистем и служит важным объектом для биологического мониторинга (Абакумов В.А., 1991; Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2018; Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003; Пак И.В., 2005; Ядренкина Е.Н., 2024). Таким образом, в настоящее время становится необходимым углубленное комплексное исследование влияния экологических факторов на популяции рыб, включая анализ генетического разнообразия, морфологии и устойчивости к изменяющимся условиям.

Обычно для характеристики водных биоценозов выбираются распространенные и массовые виды рыб, такие как представители рода *Carassius*, что подтверждает их значимость для управления ресурсами и охраны экосистем (Захаров В.М., 1987; Горлачева Е.П. и др., 2017; Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003; Котегов Б.Г., 2017; Янкова Н.В. и др., 2003). Также рыбы рода *Carassius* являются важными промысловыми объектами на территории Европы и Азии. В водоемах Западной Сибири караси широко распространены и известны с XVIII в. (Анчутин В. М., 1974; Гундизер А.Н., 1963; Интересова Е.А., и др., 2020; Иогансен Б.Г., 1972; Монахов С.П. и др., 2020; Подушка С.Б., 2004; Янкова Н.В., 2006).

Серебряный карась (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) является одним из наиболее распространенных видов в пресноводных водоёмах Евразии (Атлас, 2002; Szczerbowski J.A., 2001; Tapkir S. et al., 2023; Thomas K. et al., 2025). Данный вид играет значительную роль как в промышленном рыболовстве (Скакун В.А. и др., 2011), так и в прудовом (Вехов Д.А., 2013). Резкий рост численности серебряного карася в водоёмах России в конце XX века многие исследователи связывают с мероприятиями по увеличению рыбопродуктивности водоёмов и натурализацией этого вида из реки Амур в период с 1930 по 1970 годы (Горюнова А.И. и др., 2017; Монахов С.П. и др., 2020; Побединцева М.А., 2022; Подушка С.Б., 2004; Ядренкина Е.Н., 2011).

Известно, что *C. gibelio* обладает рядом биологических характеристик, способствующих его быстрой натурализации в новых ареалах и росту численности. К таким особенностям относятся: размножение посредством гиногенеза; различные уровни пloidности в популяциях – диплоиды ($2n=100$), триплоиды ($3n=150$) и тетраплоиды ($4n=200$); неоднородная половая структура и гермафродитизм в популяциях; гибридизация с другими представителями карповых; а также высокая устойчивость к нехватке кислорода в окружающей среде (Абраменко М.И., 2011; Апаликова О.В. и др., 2011; Васильева Е.Д. и др., 2005; Горюнова А.И. и др., 2017; Вехов Д.А., 2013; Корзун А.С., 2011; Котегов Б.Г., 2018; Монахов С.П. и др., 2020; Ядренкина Е.Н., 2011; Янкова Н.В., 2006; Fegernes C.E. et al., 2017; Hanfling V. et al., 2005; Klous L. et al., 2012; Sakai H. et al., 2009). В настоящее время серебряный карась признан опасным инвазивным видом на территории Европы и России (Дгебуадзе Ю.Ю. и др., 2018). Исследование видов вселенцев необходимо не только с экологической точки зрения, но также и с экономической, т.к. показано, что разработка превентивных мер на административном уровне по сохранению биоразнообразия стратегически и финансово обосновано (Cuthbert R.N. et al., 2022).

Золотой карась (*Carassius carassius* (Linnaeus, 1758)) также представляет собой один из наиболее экологически гибких аборигенных видов рыб, способный противостоять различным неблагоприятным факторам окружающей среды, таким как нехватка кислорода, экстремальные температуры и плохие условия кормления. В таких условиях этот вид часто формирует низкотелую карликовую (педоморфную) форму *C. carassius* *morpha humilis* Heckel, 1840

демонстрируя широкий спектр изменчивости в ряде своих биологических и морфологических признаков (Атлас, 2002; Берг Л.С., 1949; Котегов Б.Г., 2017). На юге Западной Сибири в середине XX века золотой карась был относительно распространён, обитая как в составе смешанных популяций с серебряным карасем, так и в малых замерзающих водоёмах (Бабуева Р.В., 1982; Гундризер А.Н., 1963; Горюнова А.И. и др., 2015; Иванова З.А., 1962). В настоящее время, снижение распространённости и общей численности золотого карася на юге Западной Сибири вызывает серьёзную озабоченность (Бакина А.В. и др., 2017), что обуславливает повышенный интерес к биологии и экологии этого вида рыб (Филинова С.А. и др., 2023).

Исследований морфологических и генетических характеристик двух видов карасей при совместном обитании, а также отдельном распространении серебряного карася в гидрологически различающихся водоемах на территории юга Западной Сибири в свете современных меняющихся условиях не достаточно.

Степень разработанности темы. Исследовательских работ, где бы проводился комплексный экологический анализ локальных популяций карасей, включающий: морфологию, генетику, анализ пloidности, наличие гибридизации, биоиндикационную оценку, а также гидрохимические условия обитания обоих видов на территории Западной Сибири - крайне недостаточно.

Существуют данные, касающиеся распределения диплоидных и триплоидных форм серебряного карася, а также соответствия пloidности и филогенетических линий мтДНК в водоёмах Дальнего Востока, Средней Азии и европейской части России (Апаликова О.В. и др., 2011). Также известно, что в популяциях *C. gibelio* на территории Западной Сибири, а именно бассейна Средней Оби, выявлено низкое генетическое разнообразие по сравнению с популяциями Юго-Восточной Азии (Побединцева М.А. и др., 2021; Побединцева М.А., 2022). Было обнаружено девять гаплотипов, принадлежащих двум гаплогруппам А и В. Так как, гаплогруппа В крайне редко встречается в выборках из Юго-Восточной Азии, существует предположение, что представители данной гаплогруппы могут являться нативными формами серебряного карася для Обь-Иртышского бассейна (Апаликова О.В. и др., 2011; Побединцева М.А. и др., 2021; Побединцева М.А., 2022; Подлесных А.В. и др., 2012).

Имеются сведения о пloidности и морфологии популяций некоторых водоемов междуречья Тобол-Тавда, где *C. gibelio* представлен диплоидно-триплоидным комплексом особей с преобладанием диплоидной формы (Янкова Н.В., 2006), однако исследования генетического разнообразия этих популяций с использованием молекулярно-генетических маркеров до настоящего времени не проводились. Генетическое разнообразие популяций серебряного карася обитающих в водоемах левых притоков Иртыша, в литературных источниках отражено недостаточно.

Известно, что *C. carassius* образует двуполые популяции с соотношением самок и самцов близкое к 1:1, где у особей диплоидный (2n) набор хромосом (Астанин Л.П. и др., 1963; Апаликова О.В. и др., 2011; Атлас, 2002; Бакина А.В. и др., 2017; Битнер М.И. и др., 2025; Горюнова А.И. и др., 2017; Межжерин С.В. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022). Исследования генетического разнообразия рода *Carassius* по митохондриальной ДНК (мтДНК) показали, наличие как минимум двух близких гаплотипов (ССА1 и ССА2) золотого карася, один из них изначально был определен в Чехии, другой в Казахстане (Paposek I. et al., 2008; Sakai H. et al., 2009). На территории Западной Сибири данные о разнообразии генетической структуры в популяциях золотого карася практически отсутствуют.

Имеются данные, что при симпатрии в озерных системах темп роста *C. gibelio*, очевидно, всегда выше, чем темп роста низкотелой карликовой формы *C. carassius*, причём экологические ниши обоих видов часто разобщены (Павлов Д.А., 2022; Ручин А.Б., 2014; Tarkan A.S. et al., 2016; Tapkir S. et al., 2023; Thomas K. et al., 2023; Thomas K. et al., 2025). Данные о взаимоотношениях *C. gibelio* и классической формы *C. carassius* практически отсутствуют, и эта форма, по-видимому, может полностью исчезать из водоёмов вследствие пищевой конкуренции и гибридизации (Павлов Д.А., 2022).

Исследования популяций *C. gibelio* и *C. carassius* обитающих отдельно и совместно в водоёмах с разными экологическими характеристиками на территории Западной Сибири необходимы для понимания внутривидовых процессов и гибридизации, а также восстановления и разработки мер по охране популяций последнего вида.

Цели и задачи исследований. Целью работы, которая выполнялась в соответствии с госбюджетной НИР ФГБОУ ВО «Нижевартовский государственный университет» (госрегистрация: № 1028600965997), при финансовой поддержке гранта Фонда содействия инновациям по договору (соглашению) № 59847ГУ/2015 от 11.06.2015, при финансовой поддержке Фонда научно-технологического развития Югры в рамках научного проекта № 2025-604-04 являлось исследование морфологической и генетической структуры популяций *Carassius gibelio* и *Carassius carassius* в разных экологических условиях бассейна реки Тура при раздельном и совместном распространении.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести гидрохимический анализ поверхностной воды из исследуемых водоемов и оценить стабильность развития карасей в разных экологических условиях с помощью флуктуирующей асимметрии;
2. Проанализировать ploидность популяций серебряного и золотого карасей обитающих в четырех водоемах бассейна реки Тура с помощью цитометрии площади ядер эритроцитов (ПЯЭ);
3. Провести генетический анализ выборок из популяций серебряного и золотого карасей по контрольному фрагменту митохондриальной ДНК (мтДНК);
4. Оценить филогенетические связи популяций карасей из бассейна р. Тура с имеющимися литературными данными;
5. Исследовать морфологические особенности популяций *C. gibelio* и *C. carassius* с учетом выявленных гаплотипов мтДНК с помощью дискриминантного анализа;
6. Выявить внутривидовые и межвидовые особенности *C. gibelio* и *C. carassius* по меристическим признакам с учетом гидрологического режима водоемов.

Научная новизна. Впервые проведен гидрохимический анализ поверхностной воды для исследованных водоемов бассейна р. Тура. Также впервые проведена биоиндикационная оценка состояния данных водоемов с помощью анализа флуктуирующей асимметрии рыб.

Впервые получены данные о морфологической и возрастной структуре локальных популяций серебряного и золотого карася обитающих в водоемах поймы реки Тура на территории Слободо-Туринского района Свердловской области.

Для четырех популяций *C. gibelio* обнаружены 8 гаплотипов, из которых два впервые описаны в литературе и депонированы нами в GenBank.

Впервые для популяции *C. carassius* из оз. Среднее получены результаты генетических исследований мтДНК.

Впервые для исследованных популяций серебряного и золотого карася проведен филогенетический анализ.

Впервые выявлены естественные гибриды золотого и серебряного карася в р. Тура по результатам дискриминантного анализа распределения особей по меристическим признакам в зависимости от гаплотипов мтДНК.

Теоретическая значимость заключается в комплексном анализе популяций серебряного и золотого карасей в водоёмах с разным гидрологическим режимом. Впервые для исследованных водоемов бассейна р. Тура получены данные флуктуирующей асимметрии, ploидности, мтДНК и морфометрии рыб и проведен гидрохимический анализ. Обнаружены новые гаплотипы серебряного карася (A12 и B6) и депонированы в GenBank. Подтверждена естественная гибридизация двух видов карасей, что имеет важное значение для изучения репродуктивных процессов карповых видов рыб.

Практическая значимость работы. Результаты работы могут быть использованы в разработке программ мониторинга состояния водных экосистем Западной Сибири. Выявленные морфологические и генетические особенности позволяют идентифицировать исследованные

виды и их гибриды, что важно для рыбохозяйственного контроля и учёта биоресурсов. Данные о критически низком генетическом разнообразии *C. carassius* в озере Среднее обосновывают необходимость включения данной популяции в региональные программы охраны и восстановления биоразнообразия. Полученные данные и материалы внедрены в учебный процесс Нижневартковского государственного университета и включены в курс экологии животных.

Методология и методы исследований. Выполнена экспериментальная работа по сбору материала и проведению биологического, морфологического, цитологического анализа с применением материально-технической базы кафедры экологии НВГУ. Гидрохимический анализ водоемов проводился в лаборатории Тюменского филиала ВНИРО «Госрыбцентр» (г. Тюмень). Генетический анализ мтДНК проводился на базе Института молекулярной и клеточной биологии Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск) в период 2023-2024 гг. В данной работе в качестве маркера для изучения генетического разнообразия взята репрезентативная часть контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК), которая уже доказала свою эффективность в работах с комплексом видов *C. auratus* (Апаликова О.В., 2015; Побединцева М.А., 2022; Murakami M. et al., 2001; Sakai H. et al., 2009; Takada M. et al., 2010). Полученные результаты были обработаны с помощью пакета программ Microsoft Office и интерпретатора Python.

Основные положения, выносимые на защиту:

– в исследованных водоемах показатель флуктуирующей асимметрии серебряного карася служит надёжным индикатором стабильности развития вида и качества водной среды. Морфологическая структура популяций серебряного карася статистически значимо зависит от гидрологического режима и степени изоляции водоемов;

– в исследованных водоемах бассейна р. Тура у серебряного карася доминирует диплоидная форма и гаплогруппа А мтДНК, что может свидетельствовать о замещении аборигенных форм. Обнаружены естественные гибриды серебряного и золотого карасей отличающиеся генетически и морфологически, что подтверждает гибридизацию двух видов;

– исследованная популяция золотого карася обладает крайне низким генетическим разнообразием, что подтверждает её уязвимость, и необходимость специальных мер защиты.

Степень достоверности и апробация работы. Положения, сформированные в научной работе, выводы и предложения согласуются с результатами собственных проведенных исследований. Основные результаты работы вынесены и обсуждены на заседаниях кафедры экологии ФГБОУ ВО «Нижневартковский государственный университет». Полученные результаты являются надёжными и основаны на использовании проверенных биологических и статистических методов в области экологии, популяционной генетики и ихтиологии. Все источники, задействованные при подготовке диссертационной работы, были включены в список литературы.

Материалы диссертационной работы были представлены на конференциях: Международной научно-практической конференции для аспирантов и молодых ученых «Перспективы развития научной и инновационной деятельности молодежи», Тюмень, 2016 г.; Международной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых «Современные тенденции развития АПК в научно-исследовательской деятельности молодых ученых», Тюмень, 2017 г; Всероссийской научно-практической конференции «Современные научно-практические решения в АПК», Тюмень, 8 декабря 2017 г; LVII Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной 90-летию со дня рождения профессора С.Г. Шиятова, Екатеринбург, 17-21 апреля 2023 г.; IV Международной научно-исследовательской конференции «Наука и технологии: путь к устойчивому развитию», Москва, 23 июня 2025 г.

Публикация материалов исследований. По теме работы опубликовано 10 работ, в том числе 4 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК при Минобрнауки РФ.

Реализация результатов исследований. Основные результаты, выводы и рекомендации диссертационного исследования учитываются в рыбоводных работах при зарыблении и

проведении мелиоративных мероприятий на заморных водоемах предприятием ООО «Сибирский Острог» (г. Нижневартовск).

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, результатов, обсуждения, заключения, выводов, списка литературы, содержащего 190 ссылок, в том числе 53 на иностранных языках, 5 приложений. Диссертация состоит из 150 страниц компьютерной верстки, содержит 14 таблиц и 24 рисунка.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу результатов работы положены материалы, собранные автором во время полевых исследований в летний период времени (июнь-август) с 2015 по 2019 гг. на водоемах бассейна р. Тура с различным гидрологическим режимом. Исследованы разнотипные по гидрологии водные объекты, входящие в Обь-Иртышский бассейн (Западная Сибирь): русло р. Тура, р. Ница (левый приток р. Туры), озеро Кривое (старица р. Тура, периодически сообщаемая с ней), озеро Среднее (обособленное, более 70 лет не соединенного с р. Тура). Географические координаты точек анализа следующие: р. Тура - 57°65'82.1"N, 64°36'06.9"E; р. Ница – 57°51'93.6"N, 64°43'51.7"E; оз. Кривое -57°53'87.7"N, 64°51'20.2"E оз. Среднее – 57°38'15.9"N, 64°28'50.9"E.

Основное антропогенное влияние в районах сбора материала связано с ведением сельского хозяйства и размещением сельских населенных пунктов. На этом фоне наибольшее давление со стороны человека испытывает р. Тура на всем своем протяжении, в то время как ее приток, р. Ница, подвержен урбанизации в значительно меньшей степени.

Для оценки среды обитания популяции рыб в местах сбора материала проведен гидрохимический анализ воды по 18 показателям в лаборатории Тюменского филиала ВНИРО «Госрыбцентр» (г. Тюмень). Пробы воды отбирались преимущественно с поверхности водоемов в летний период. Характеристика качества поверхностных вод проводилась согласно О.А. Алекину (1970). Оценка ПДК веществ в воде проведена согласно Приказу Росрыболовства от 26.05.2025 г. №296.

Отбор ихтиологического материала проводился в соответствии со стандартными, широко применяемыми и апробированными методами полевого и камерального анализов (Зиновьев Е.А. и др., 2003; Кафанова В.В., 1984; Министерство природных ресурсов, 2003; Правдин И.Ф., 1966; Романов В.И. и др., 2012; Чугунова Н.И., 1959). Общий объем собранного материала составил 500 экз., что включает в себя размерно-возрастную и половую характеристику, морфометрию (меристические признаки), фиксированные образцы крови для определения плоидности по площади ядер эритроцитов, костные образцы осевого скелета и трех парных костей черепа, фиксированные образцы плавников для генетического анализа.

Для каждой популяции проанализированы 19 меристических признаков (Правдин И.Ф., 1966; Зиновьев Е.А. и др., 2003; Янкова Н.В., 2006). Математический анализ проведен с использованием пакета программы «Excel-2016» (Лакин Г.Ф., 1990). Контроль нормальности распределения признаков проведен с применением критерия Колмогорова-Смирнова, т.к. меристические признаки непараметрические и распределены ненормально, то для сравнения средних значений применяли U-критерий Манна-Уитни ($p \leq 0,05$). Оценка общности популяций по меристическим признакам проведена с применением кластерного анализа WPGMA (Weighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), где метрика расстояния Euclidean distance, визуализация оформлена в интерпретаторе Python используя PyCharm Community Edition 2024.1. Для классификации и выявления морфологических различий между группами гаплотипов применялся метод линейного дискриминантного анализа (LDA) также в Python с использованием библиотек Pandas, Scikit-learn, Matplotlib и Tkinter. Количество дискриминантных функций было ограничено двумя (LDA1 и LDA2) для последующей визуализации.

Для оценки флуктуирующей асимметрии были использованы 10 билатеральных признаков (Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2015; Министерство природных ресурсов, 2003; Янкова Н.В., 2006; Nunes V.C.S. et al., 2022). Стабильность развития

серебряного карася оценивали по показателю дисперсии флуктуирующей асимметрии. Степень отклонения среды от нормы определяется по величине показателя стабильности развития – частоте асимметричных проявлений на признак (ЧАПП) и оценивается по пятибалльной шкале, опираясь на интегральные показатели стабильности развития (Министерство природных ресурсов, 2003).

Цитогенетический анализ проведен микроскопическим способом, цитологические измерения ядер эритроцитов выполнены в лицензионной версии программы Levenhuk Lite. Площадь ядра эритроцита определяли по формуле площади эллипса с учетом измерений длины и ширины эритроцита (Абраменко М.И. и др., 1997; Битнер М.И. и др., 2023; Васильев В.П., 1985; Васильева Е.Д., 1990; Васильева Е.Д. и др., 2000; Горюнова А.И., 1974; Межжерин С.В. и др., 2004; Подлесных А.В. и др., 2012; Черфас Н.Б., 1966; Черфас Н.Б., 1968; Черфас Н.Б. и др., 1970; Янкова Н.В., 2006; Fedorcak J. et al., 2023). В данном исследовании при проведении цитогенетического анализа в группу диплоидов были включены особи, у которых средняя величина ПЯЭ была менее $62,0 \text{ мкм}^2$, а в группу триплоидов – более $67,1 \text{ мкм}^2$. Статистический анализ проведен с использованием пакета программ Microsoft Excel-2016 с учетом общепринятых рекомендаций (Лакин Г.Ф., 1990).

В основе изучения генетического разнообразия лежит репрезентативный фрагмент контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК), зарекомендовавший себя в качестве эффективного маркера при исследовании комплекса видов *C. auratus* (Апаликова О.В., 2008; Побединцева М.А. и др., 2021; Sakai H. et al., 2009; Takada M. et al., 2010). Выделение и анализ митохондриальной ДНК проводили из плавников рыб, зафиксированных в 80-96% этиловом спирте, с использованием набора D-cells (Biolabmix) по протоколу производителя. Плавники предварительно измельчали стерильными ножницами. Фрагмент контрольного района мтДНК амплифицировали набором «БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color» (Biolabmix) с праймерами L15923 и H16150 из работы Takada и др. (2010). Очистку ПЦР-продуктов проводили с помощью ExoSAP-IT (Applied Biosystems). Секвенирование выполняли на 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) с использованием реагентов BigDye™ Terminators v1.1 и очисткой BigDye X Terminator Purification Kit (Thermo Fisher Scientific). Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагмента длиной 460 пн (позиции 15589–16017 на референсном митохондриальном геноме GenBank KT756205.1) осуществляли с помощью алгоритма MAFFT v7.245 в Geneious v10.0.9. Для реконструкции филогенетических взаимоотношений использовали метод максимального правдоподобия в IQ-TREE 3 (Wong M. et al., 2025), визуализацию проводили в iTOL v6 (Letunic I. et al., 2024). Анализ гаплотипов осуществляли с помощью Harplore Viewer, популяционный анализ – в DnaSP 6.12 (Librado P., 2009).

При проведении работы все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Гидрохимический анализ исследуемых водоемов

Реки (проточные системы): В *р. Тура* наблюдаются признаки органического загрязнения (возможно, гуминового или сельскохозяйственного), что отражается на высокой цветности и перманганатной окисляемости при относительно низком значении БПК₅. Вода характеризуется как нейтральная, мезотрофная. В *р. Ница* наблюдаются признаки высокой естественной продуктивности, общей жесткости и активности микрофлоры – относительно повышенные значения рН и БПК₅. Наибольшее значение рН из всех водоемов (рН = 8,7).

Наибольшую нагрузку от деятельности человека испытывает на всей протяженности *р. Тура*, а ее приток *р. Ница* менее урбанизирована. В общем, несмотря на маломинерализованный состав и низкое БПК₅, относительно высокие уровни перманганатной окисляемости и цветности в *р. Тура* требуют внимания, так как это может указывать на определенные экологические проблемы, особенно в летний период.

Озёра (замкнутые системы): В *оз. Среднее* зафиксировано превышения ПДК по четырем гидрохимическим показателям (азот аммонийный, фосфат-ион, общее железо, БПК₅),

что вероятно является признаками эвтрофикации. Также в период исследований в воде зафиксировано интенсивное размножение сине-зеленой водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* L. В связи с повышением первичной продукции в водоеме отмечен высокий риск заморных явлений. В оз. *Кривое* отмечено повышенные БПК₅ и азота аммонийного (2-е место после оз. Среднее), что также может отражать застойность и эвтрофикационные процессы. В данном водоеме зафиксировано наиболее высокое содержание ионов натрия и калия (47,51 мг/дм³), но в целом сумма ионов соответствует маломинерализованному типу. Гидрохимический анализ был проведен в оз. Кривое только во время сбора выборки в 2018 году, в связи с этим нет возможности провести сравнения с выборкой серебряного карася из 2016 г.

Озера Кривое и Среднее характеризуются, как заморные. В оз. Среднее (гидрологически обособленное) обнаруженные превышения ПДК по четырем гидрохимическим показателям действительно могут быть результатом комплексного влияния органических веществ в воде и процессов эвтрофикации, что влияет на условия обитания рыб и может формировать стрессовые условия.

3.2 Биологические характеристики популяций *C. gibelio* и *C. carassius* обитающих раздельно и совместно в различных по гидрологии водоемах бассейна р. Тура

Общая размерная, половая и возрастная характеристика исследованных выборок популяций серебряного и золотого карасей из некоторых водоемов района бассейна реки Тура представлена в таблице 1.

Таблица 1 – Биологическая характеристика исследуемых выборок карасей

Водный объект, год сбора	Вид	Длина промысловая, см			Масса общая, г			Пол, экз.		Средний возраст выборки год	Количество, экз.
		min	max	Средняя ± ошибка	min	max	Средняя ± ошибка	самки	самцы		
р. Тура, 2019 г.	<i>C. gibelio</i>	10,5	23,7	18,5±0,4	38,0	498,0	239,8±14,2	37	13	6+	50
р. Ница, 2019 г.	<i>C. gibelio</i>	16,2	25,2	20,4±0,2	164,0	607,0	287,4±8,2	43	57	6+	100
оз. Кривое, 2016 г.	<i>C. gibelio</i>	12,4	22,5	16,8±0,1	76,0	385,0	176,1±4,6	77	23	4+	100
оз. Кривое, 2018 г.	<i>C. gibelio</i>	17,3	27,0	24,0±0,3	175,0	686,0	500,0±11,2	26	24	5+	50
оз. Среднее, 2018 г.	<i>C. gibelio</i>	8,2	15,4	11,6±0,1	20,0	150,0	47,7±1,6	83	17	4+	100
	<i>C. carassius</i>	10,1	15,2	12,5±0,1	22,0	84,0	47,3±1,8	48	52	7+	100

Промысловая длина рыб в выборках варьируется от 8,2 до 25,2 см. Наибольшие экземпляры серебряного карася были пойманы в озере Кривое в 2018 году, где средняя длина составила 24,0±0,3 см при массе 500,0±11,2 г. В оз. Среднее обитают значительно меньшие особи с длиной 11,6±0,1 см и массой 47,7±1,6 г.

Соотношение полов в выборках серебряного карася составило: в р. Тура - 3:1, тогда как в р. Ница - 1:1. Интересно, что в озере Кривое в 2016 году это соотношение снова 3:1, а в 2018 году уже 1:1. Наиболее выраженный дисбаланс наблюдается в озере Среднее с соотношением 5:1, что может указывать на специфические условия обитания и размножения в разных водоемах.

Исследованная выборка *C. carassius* (100 экз.) состояла из 52 самок и 48 самцов (соотношение близкое к 1:1). Все отловленные рыбы имели четвертую стадию зрелости гонад. Размеры особей в выборке находились в диапазоне: по длине от 10,1 см до 15,2 см, по массе от

22 г до 84 г. Тело особей продолговатое, соотношение высоты тела к длине для всей выборки составило 3,1 раза. Боковая линия прерывистая. Число прободенных чешуй у самок варьировало от 10 до 33, у самцов 17-31. При этом общее количество чешуй вдоль боковой линии для самок определено от 31 до 40, для самцов 33-38. Нижняя челюсть повернута к верху. У выловленных особей имелось темное пятно у основания хвостового плавника. Данные характеристики соответствуют описанию низкотелой карликовой формы *C. carassius morpha humilis* Heckel, 1840 обитающей в мелких заморных водоемах (Атлас, 2002; Берг, 1948; Котегов Б.Г., 2017).

3.3 Анализ флуктуирующей асимметрии для *C. gibelio*, как показателя стабильности развития популяций рыб в разных экологических условиях

Наибольший разброс значений дисперсии флуктуирующей асимметрии (ФА) у серебряного карася во всех выборках был определен для признака числа жаберных тычинок (Sp.br.) (рисунок 1), где значения дисперсии варьировали от 0,19 (р. Ница) до 13,33 (р. Тура). В оз. Среднее данный признак был относительно выражен по ФА и составил 6,33. Относительно высокая доля дисперсии для жаберных тычинок серебряного карася означает, что развитие этого признака у особей в популяции характеризуется высокой изменчивостью, а также вероятно, что популяция рыб обитает в условиях, которые не являются благоприятными.

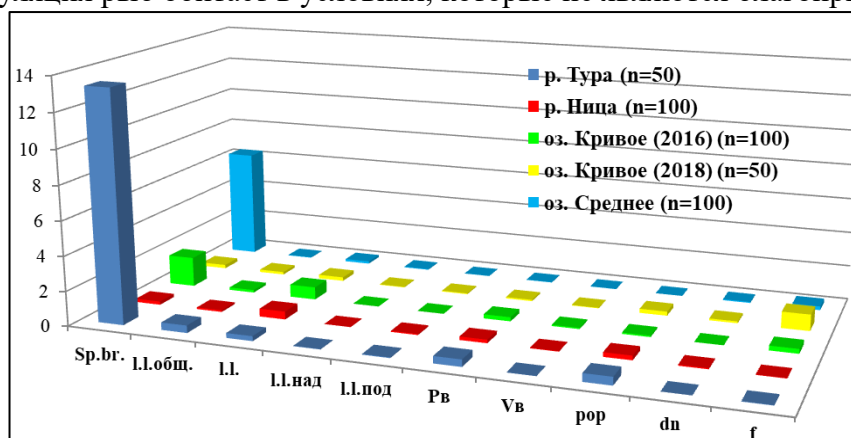


Рисунок 1 – Распределение дисперсии флуктуирующей асимметрии на признак в выборках серебряного карася из исследованных водоемов

В признаках, относящихся к чешуйному покрову рыб, наибольшая доля дисперсии ФА (0,73) по количеству прободенных чешуй в боковой линии отмечено в оз. Кривое (2016). Показатели числа чешуй под и над боковой линией во всех выборках варьировали до 0,06. Уровень дисперсии ФА в грудных плавниках наиболее был выражен в р. Тура (0,41). По показателям ССК на трех парных костях черепа рыб наибольшая дисперсия ФА оказалась у показателей pop (0,47 – р. Тура) и f (0,95 – оз. Кривое, 2018).

Наибольший уровень средней дисперсии ФА в выборках выявлен в р. Тура, где самая высокая доля на признак зарегистрирована в разбросе значений по числу жаберных тычинок, что вероятно отражает наиболее урбанизированную акваторию из всех исследованных. Второе место по уровню средней дисперсии ФА в выборке занимает эвтрофное оз. Среднее, где наибольший вклад также внес признак жаберные тычинки (Sp.br.). Показатель дисперсии ФА в выборках из оз. Кривое 2016 и в 2018 годах изменился не значительно - от 0,33 до 0,21 соответственно. Однако в данном водоеме отмечено увеличение показателя количества ССК на лобных костях головы с 0,27 (2016) до 0,95 (2018), что вероятно может отражать ухудшение условий обитания рыб.

Достоверные различия значений дисперсии (по критерию Фишера) отмечены во всех парах озер по меристическим показателям (рисунок 2).

Наиболее схожие варианты отношений между выборками отмечены для рек Тура и Ница с озерами, что подчеркивает сходства результатов с морфологическим, кластерным анализом выборок. Достоверные различия дисперсии (средних значений) между выборками (группами)

говорят о статистически значимых различиях, обусловленных влиянием факторов окружающей среды. Чем более устойчив и генетически обусловлен признак, тем больше на него влияет ФА и наоборот (Захаров В.М., 1981; Захаров В.М., 1987).

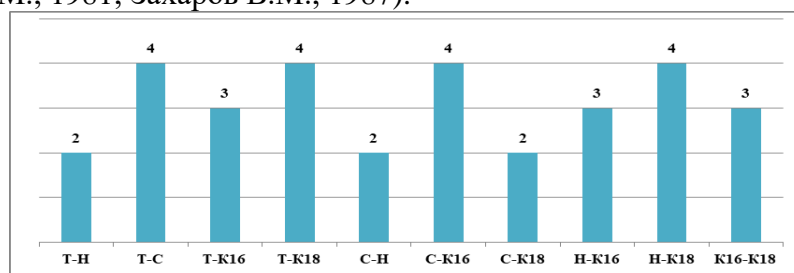


Рисунок 2 – Количество достоверных различий дисперсии ФА билатеральных признаков серебряного карася между исследованными выборками, где: Т – р. Тура, Н – р. Ница, С – оз. Среднее, К16 – оз. Кривое (2016), К18 – оз. Кривое (2018)

Наибольший (4) балл оценки окружающей среды по ЧАПП для серебряного карася оказался в оз. Среднее и оз. Кривое, что характеризует данные водоемы с существенным уровнем отклонения от нормы. Река Тура по результатам исследования относится к среднему уровню загрязнения. Самым благоприятным водоемом оказалась р. Ница, где зафиксирован 1 балл ЧАПП для популяции серебряного карася, что означает условно нормальную среду обитания вида. Полученные сведения согласуются с гидрологическими, гидрохимическими, и морфологическими значениями и подтверждаются литературными данными (Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2015; Пескова Т.Ю. и др., 2013; Янкова Н.В., 2006; Nunes V.C.S. et al., 2022).

По сопоставлению балла качества воды полученного в ходе анализа ЧАПП у серебряного карася в исследованных водоемах с рядом гидрохимических показателей, наиболее влияющих на качество поверхностной воды, можно увидеть зависимость с повышением значений (рисунок 3).

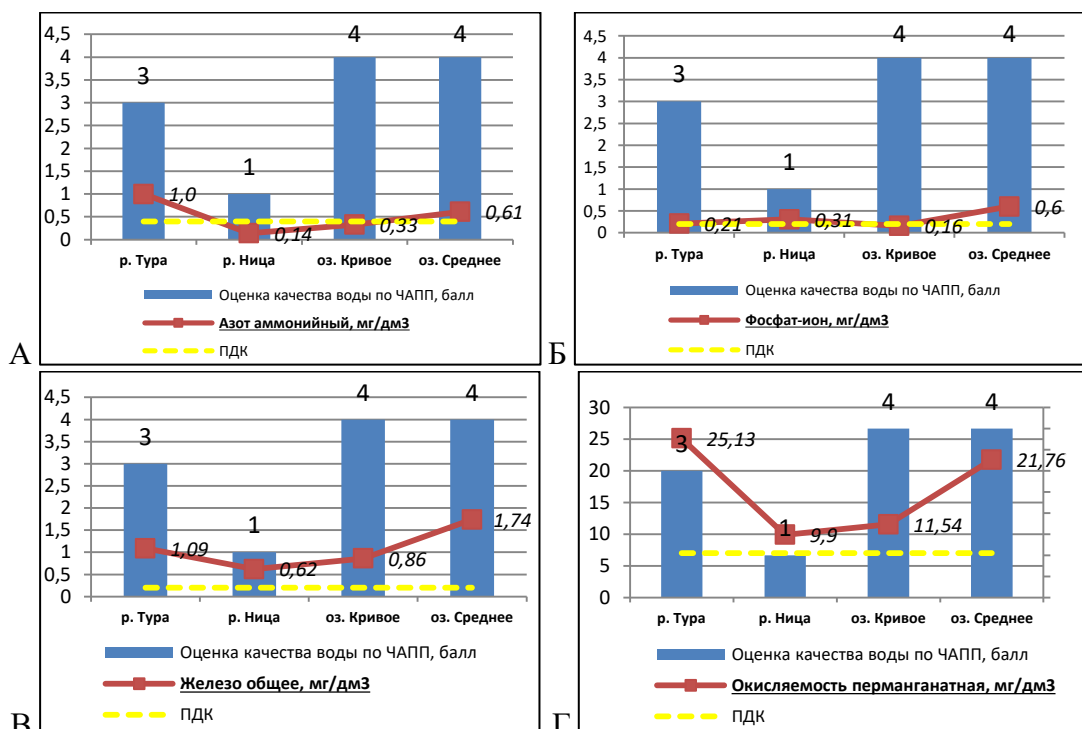


Рисунок 3 – Оценка качества воды по ЧАПП для серебряного карася в сравнении с распределением некоторых гидрохимических показателей воды в исследованных водоемах, где: А – азот аммонийный, Б – фосфат-ион, В – общее железо, Г – перманганатная окисляемость

Так для Туры, озер Кривое и Среднее по показателям азот аммонийный, железо общее, перманганатная окисляемость заметна зависимость, с ростом данных значений ухудшаются условия среды.

Наименьшая корреляция с балом оценки качества воды по асимметрии серебряного карася среди четырех гидрохимических показателей оказалась для фосфат-иона ($r=0,17$). Сильная корреляция была определена для общего железа ($r=0,66$). Показатели азот аммонийный и перманганатная окисляемость продемонстрировали умеренную корреляцию с оценкой качества воды, что подтверждает влияние данных показателей на уровень комфортности среды для популяций рыб в исследованных водоемах.

В целом показатель флуктуирующей асимметрии морфологических признаков для серебряного карася отражает степень комфортности окружающей среды для обитания рыб и нарушения стабильности развития вида, на что указывает зависимость ФА с ухудшением качества воды в исследованных водоемах. Рекомендуется проводить регулярный мониторинг и оценку состояния исследованных водных объектов, а также разработать меры по улучшению качества воды при необходимости.

3.4 Генетические особенности популяций серебряного и золотого карасей в районе исследования

3.4.1 Цитогенетическая структура популяций

Цитогенетическая структура и половой состав популяций серебряного карася, обитающих в разнотипных водоемах бассейна реки Тура представлен в таблице 2.

Таблица 2 - Цитогенетическая структура *C. gibelio* с учётом половых групп

Водоем, год сбора	Доля особей в выборке, %					
	диплоиды, ПЯЭ до 62,0 мкм ²		неизвестные, ПЯЭ от 62,0 до 67,1 мкм ²		триплоиды, ПЯЭ свыше 67,1 мкм ²	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
р. Тура, 2019	30,0	26,0	14,0	0,0	28,0	2,0
р. Ница, 2019	35,0	56,0	4,0	1,0	4,0	0,0
оз. Кривое, 2016	65,0	21,0	7,0	2,0	5,0	0,0
оз. Кривое, 2018	8,0	22,0	8,0	4,0	36,0	22,0
оз. Среднее, 2018	48,0	14,0	17,0	1,0	18,0	2,0

Из полученных данных видно, что выборки серебряного карася включают как диплоидную (ПЯЭ от 30 до 62 мкм²), так и триплоидную (ПЯЭ свыше 67,1 мкм²) формы в следующих соотношениях: река Тура — 2:1, река Ница — 19:1, озеро Кривое (2016 год) — 17:1, озеро Кривое (2018 год) — 1:2, озеро Среднее — 3:1. В целом в исследованных водоемах преобладает диплоидная форма серебряного карася. В период с 2016 по 2018 годы в половой и генетической структуре озера Кривое зафиксированы изменения в сторону увеличения доли триплоидов для обоих полов. В область неопределенности ПЯЭ (от 62,0 мкм² до 67,1 мкм²) в популяциях серебряного карася попали особи из каждого исследуемого водоема. Наибольшее число неопределенных особей оказалось в выборке из оз. Среднее (18 экз.).

Размеры ядер эритроцитов у золотого карася варьировали от 36,92 до 54,04 мкм² (рис. 4). В данном диапазоне было зарегистрировано 72 особи с размерами ядер от 45 до 54 мкм². При этом максимальные значения площади ядер, превышающие 50 мкм², были характерны для генетически определённых диплоидов серебряного карася и наблюдались у 5 самцов.

Необычные размеры и структура ядер эритроцитов могут служить маркером гибридов или аллополиплоидов среди карповых рыб, а также известно, что самцы быстрее вступают в гибридизацию, чем самки (Абраменко М.И., 1997; Апаликова О.В., 2008; Битнер М.И. и др., 2025; Янкова Н.В., 2006; Boron A., 1994; Haynes G.D. et al., 2012).

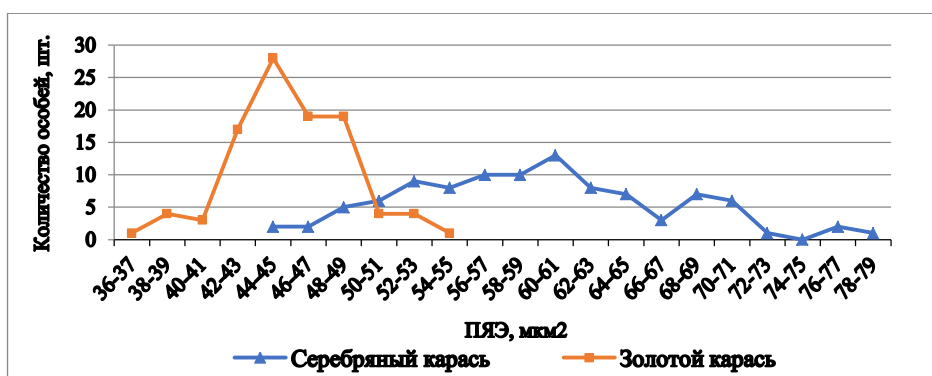


Рисунок 4 – Распределение исследованных особей по ПЯЭ в популяциях серебряного и золотого карасей, совместно обитающих в оз. Среднем

Исходя из полученных данных, можно предположить наличие естественной гибридизации между популяциями золотого и серебряного карасей, которые симпатрически обитают в озере Среднем. Однако для более детального понимания существования возможной гибридизации между двумя видами карасей в исследуемом водоеме рекомендуется проведение дополнительных цитометрических исследований ядерных аномалий (размера, количества ядрышек, сегментации), а также применение поточной цитометрии.

3.4.2 Генетическое разнообразие мтДНК *C. gibelio* и *C. carassius* в исследованных популяциях

В районе исследования на основе участка контрольного района мтДНК (460 пн) для 108 образцов серебряного карася было выявлено 8 различных гаплотипов, принадлежащих двум гаплогруппам: А и В (таблица 3) (по номенклатуре гаплотипов, предложенной М.А. Побединцевой с соавторами (2022)).

Два гаплотипа А12 и В6, ранее не были описаны в литературе и депонированы нами в GenBank (OR941570.1 и OR941571.1 соответственно). Две особи из выборки серебряного карася по контрольному фрагменту мтДНК были определены гаплотипом ССА2, что характерно для золотого карася. Вероятно, эти особи являются гибридными. Сравнительный дискриминантный анализ данных гаплотипов по морфометрии представлен в разделе 3.5.1.

Гаплотипы А1, А2, А6, А9, А11 и А12 отличаются от доминирующего гаплотипа А0 на 1-2 замены. В р. Тура также встречаются особи, принадлежащие к филогенетически значительно отличающийся гаплогруппе В (гаплотип В6). Обнаруженный гаплотип В6 (гаплогруппа В) филогенетически может являться базальным (Побединцева М.А., 2022) и его наличие вероятно указывает на сохранение аборигенных форм серебряного карася в р. Тура. Гаплотипы относящиеся к гаплогруппе А численно доминируют во всех выборках. Предположительно данная генетическая линия является акклиматизированной из р. Амур, и ее доминирование может отражать процессы замещения аборигенных (нативных) форм данного вида интродуцированной.

В исследуемом районе наблюдается более низкое нуклеотидное разнообразие ($P_i = 0,00328 \pm 0,0011$) и гаплотипическое ($H_d = 0,449 \pm 0,064$) по сравнению с популяциями в Азии (Cheng L. et al., 2020) ($P_i = 0,01798 - 0,00942$ и $H_d = 0,676 \pm 0,016$) и схожее с бассейн Средней Оби ($P_i = 0,0035$ и $H_d = 0,656$) (Побединцева М.А. и др. 2021). Полученные данные могут свидетельствовать о более позднем формировании популяции Обь-Иртышского бассейна, чем в Азии и вероятно являются следствием эффекта основателя, однако для более точного анализа генетического разнообразия необходимо провести дополнительные исследования с использованием ядерных маркеров.

Исследование генетического разнообразия золотого карася из оз. Среднее по презентативному участку контрольного района мтДНК (460 пн) показало, что все 30 особей имеют одинаковый гаплотип ССА2, что указывает на низкое генетическое разнообразие данной популяции в исследуемом водоеме.

Таблица 3 - Полиморфизм гаплотипов *C. gibelio* в исследованных водных объектах бассейна р. Тура и ранее описанные гаплотипы в литературе и имеющиеся в GenBank

Название гаплотипов	Общее количество особей в выборках	Номер в GenBank	Место и год сбора материала	Ранее описанные или близкие гаплотипы в GenBank и литературе	Нуклеотидные замены
A0	100	KT756205	р. Тура (2019), р. Ница (2019), оз. Среднее (2018), оз. Кривое (2016; 2018)	оз. Штаны, р. Обь (Александровский р-н), р. Обь (Парабельский р-н), оз. Сартлан, оз. Монатка; р. Чара, Казахстан; р. Амур; бассейн р. Волга, оз. Ханка	- (референс)
A1	9	JN790653	р. Тура (2019), оз. Среднее (2018)	оз. Штаны, р. Обь (Парабельский р-н); бассейн р. Волга, оз. Ханка	15688 delA (Относительно KT756205)
A2	1	JN790652	оз. Кривое (2018)	оз. Штаны, оз. Монатка бассейн р. Волга, оз. Ханка	15770 G>A (Относительно KT756205)
A6	11	AB274415	р.Тура (2019), р. Ница (2019), оз. Среднее (2018), оз. Кривое (2016)	оз. Чаны, оз. Яркуль, оз. Костомар (Казахстан) р. Чара, Казахстан	15688 delA, 15825 A>G (Относительно KT756205)
A9	1	OR941567	р. Тура (2019)	р.Амур	15672 A>G (Относительно KT756205)
A11	2	OR941569	оз. Кривое (2018)	р. Амур, оз. Ханка	15933 A>T (Относительно KT756205)
A12	1	OR941570	р. Тура (2019)	Ранее не встречался	15897 T>C (Относительно KT756205)
B6	5	OR941571	р. Тура (2019)	Ранее не встречался	15575 C>T (относительно GQ985474)

3.4.3 Филогенетические взаимоотношения обнаруженных гаплотипов серебряного и золотого карасей из исследованных водоемов бассейна р. Тура

Филогенетический анализ взаимоотношений между гаплотипами серебряного карася (рисунок 5), исследованными в данной работе из р. Тура (выделены красным), в работе Побединцевой М.А. и др., 2021. (выделены синим) и азиатскими митохондриальными линиями из работ Cheng H. et al. (2020) и Gu Q. et al. (2022) показал, что гаплотипы, обнаруженные в р. Тура объединяются в схожие клады с гаплотипами из бассейна Средней Оби. Гаплотипы гаплогруппы В (В0 и В6) формируют обособленную кладу вместе с азиатской линией С7, в то время как гаплотипы гаплогруппы А (А0-А11) группируются с линией С2, что может указывать на их общее эволюционное происхождение.

Для понимания филогенетических взаимоотношений популяции золотого карася из оз. Среднее взяты все доступные в базе данных GenBank последовательности контрольного района мтДНК данного вида и реконструированы с другими видами рода *Carassius* (рисунок 5).

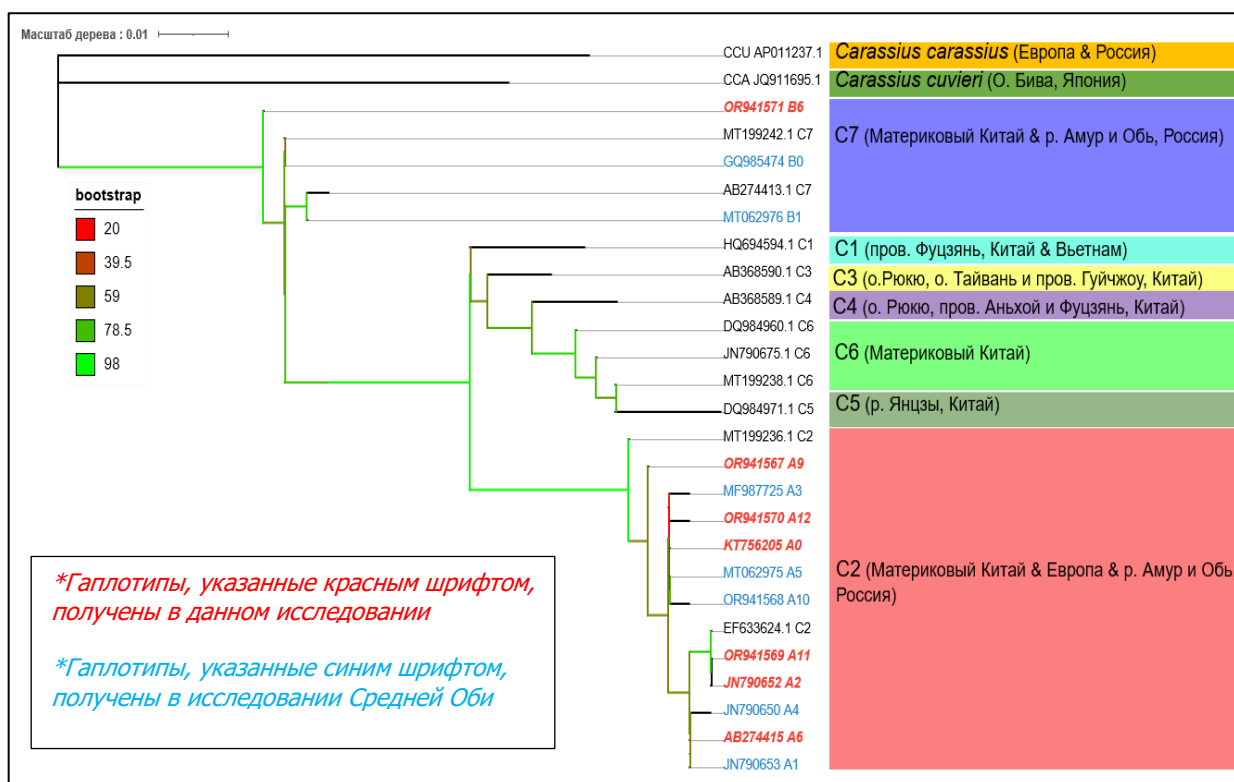


Рис. 5 – Филогенетические взаимоотношения обнаруженных гаплотипов серебряного карася

Все последовательности *C. carassius*, объединяются в отдельный от *C. gibelio* и *C. cuvieri* кластер, разделяющийся на две ветви, соответствующие двум разным гаплотипам CCA1 и CCA2, как ранее и было показано Sakai H. и др. (2011) (рисунок 6).

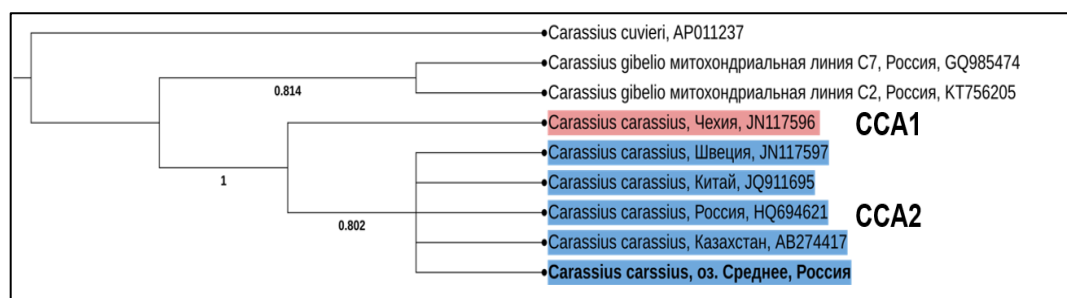


Рис. 6 – Филогенетические взаимоотношения золотого карася с другими видами рода

Последовательности золотого карася из оз. Среднее (полученные в данном исследовании) имеют 100 % гомологию с последовательностями AB274417 (Казахстан), JN117597 (Швеция), HQ694621 (Россия) и JQ911695 (Китай). Полученные данные указывают на то, что исследованные нами из выборки особи генетически относятся к виду *C. carassius* и принадлежат к широко распространённому по Евразии гаплотипу CCA2.

Обнаружение всего лишь двух гаплотипов золотого карася во всей Евразии отражает его низкое генетическое разнообразие и с большой вероятностью является следствием динамического сокращения его численности (Апаликова О.В. и др., 2011; Jeffries D.L. et al., 2017; Kalous L. et al., 2012; Knytl M. et al., 2017; Paposek I. et al., 2008; Sakai и др., 2011; Tarkan A.S. et al., 2016; Tapkir S. et al., 2023; Thomas K. et al., 2023; Thomas K. et al., 2025; Wouters J. et al., 2012). В целом, это подчеркивает необходимость дополнительного проведения мониторинговых исследований за изменениями в структуре популяций золотого карася, а также служит основанием для разработки мер по сохранению данного вида.

3.5 Морфологические характеристики исследованных популяций *C. gibelio* и *C. carassius*

В изученных популяциях наибольший коэффициент вариации отмечен по числу позвонков в переходном отделе (CV от 16,7% до 24,2%), по числу сейсмочувствительных каналов на лобных костях (для CV от 12,4% до 18,4%), а также по признакам: количество колючих лучей в анальном плавнике (CV до 15,1 %), количество жаберных тычинок (CV до 13,8%), количество колючих лучей в спинном плавнике (CV до 12,1%) и числу сейсмочувствительных каналов на предкрышечной кости (CV до 11,7%), что характеризует данные морфологические признаки среднего уровня изменчивости. Самым маловариабельным и стабильным признаком для серебряного карася является количество однорядных глоточных зубов (CV = 0%). Остальные 12 меристических признаков имеют слабую (менее 10%) изменчивость признака, и могут являться надёжными показателями биоиндикации. В целом, показатели основных меристических признаков популяций серебряного карася исследованных водоемов лежат в пределах изменчивости вида, и соответствует литературным данным (Янкова Н.В., 2006).

Не обнаружено достоверных отличий по исследуемым меристическим признакам в отношении р. Тура к р. Ница и оз. Кривое (2016), водоёмами которые гидрологически сообщаются между собой. При анализе выборки серебряного карася из оз. Среднее обнаружены достоверные различия в каждом сравнении с другими тремя водоёмами. Наибольшее количество различий выявлено между оз. Среднее и оз. Кривое (2016) (по 10 признакам), и с р. Ница (по 7 признакам) на разных уровнях значимости. Данные морфологические особенности популяции серебряного карася оз. Среднее могут отражать гидрологическую изолированность и зависимость морфологии от факторов окружающей среды, включая гидрохимические показатели воды. Также высокая доля достоверных различий (по 10 признакам) выявлено между парой Тура – Кривое (2018), что вероятно свидетельствует об экологических и популяционных изменениях в оз. Кривое произошедших в течение двух лет.

Наиболее информативными по достоверности различий между популяциями серебряного карася в исследуемых водоёмах оказались 13 меристических признаков, из которых чаще других выявлены различия по числу лучей в брюшных плавниках (5 раз), количеству чешуй в боковой линии (4 раза), количеству позвонков в хвостовом отделе включая уростиль (4 раза), числу лучей в грудных плавниках и общему количеству позвонков (по 3 раза соответственно).

При кластерном анализе выборок (по средним значениям 19 меристических признаков в зависимости от гидрологического режима) разделение произошло на 3 кластера: 1 – включил выборку из оз. Среднее; 2 – объединил выборки из оз. Кривое (2016), р. Тура и р. Ница; 3 – выборка из оз. Кривое (2018) (рисунок 7).

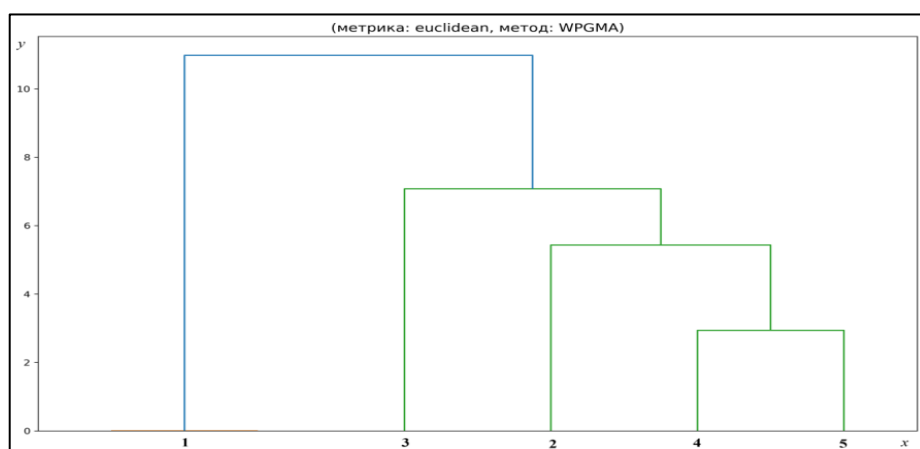


Рис. 7 – Дендрограмма сходства меристических признаков серебряного карася в исследуемых водоёмах, где: ось x – водоёмы (1-оз. Среднее, 2 – оз. Кривое (2016), 3 – оз. Кривое (2018), 4 – р. Тура, 5 – р. Ница); ось y – расстояние объединения

Локальные популяции серебряного карася в р. Тура, р. Ница и оз. Кривое образуют общий кластер, что отражает связь водоемов и возможную миграцию особей серебряного карася. Выборка из оз. Среднее вновь проявила обособленность, что согласуется и с гидрологией водоема и с результатами морфометрии. Выборка из оз. Кривое (2018) оказалась отделена, что может подтверждать морфологические изменения, произошедшие в водоеме за 2 года. В целом распределение популяций серебряного карася в дендрограмме кластерного анализа обусловлено интенсивностью обмена генофондом между изученными популяциями.

При сравнении 19 меристических признаков между популяциями золотого и серебряного карася симпатрически обитающих в оз. Среднее, обнаружены достоверные различия для 8 показателей (45 %). Наиболее важным морфометрическим признаком, различающим данные два вида, является число жаберных тычинок на первой дуге – у золотого карася 23-33 или 24-28; у серебряного – 39-58 или в среднем 46-47 (Атлас, 2002; Горюнова А.И. и др., 2017; Павлов Д.А., 2022). Также для серебряного карася характерное количество лучей в грудных плавниках – 16-21; для золотого – 12-17.

Таким образом, явные межвидовые отличия серебряного и золотого карасей обитающих симпатрически в оз. Среднее заключаются в числе тычинок на первой жаберной дуге, в количестве лучей в грудном плавниках, а также в размахе варьирования числа прободенных чешуй, числе позвонков в хвостовом отделе включая уростиль, ССК на лобных костях черепа и на кости нижней челюсти. Полученные данные соответствуют литературным источникам о различии двух видов карасей (Вехов Д.А, 2013; Горюнова и др., 2017; Котегов Б.Г., 2018; Павлов, 2022) и подтверждают сохранение морфологической стабильности в условии симпатрии. Для дальнейшего контроля гибридизационных процессов двух видов карасей в данных акваториях необходимо продолжать исследования.

3.5.1 Дискриминантный анализ морфологических особенностей исследованных популяций *C. gibelio* и *C. carassius* с учетом гаплотипов мтДНК

Результаты дискриминантного анализа для выявления морфологических различий между группами гаплотипов из р. Тура были валидными, с отсутствием пропущенных значений и выбросов. Критерий Лямбда Уилкса для первой дискриминантной функции оказался равен 0,000, что указывает на наличие статистически значимых различий между группами ($\chi^2 = 109,270$, $p < 0,01$) и свидетельствует о высокой эффективности первой функции в разделении групп, особенно по переменным, связанным с жаберными тычинками (Sp.br.). Также первая дискриминантная функция объясняет 84,8% общей вариации данных, демонстрируя каноническую корреляцию 0,997. Матрица структуры также выявила относительное влияние различных предикторов на дискриминацию. Например, по общему количеству чешуй в боковой линии (I.I.общ) продемонстрирован высокий положительный коэффициент (14,404) в первой функции, что указывает значимость данного показателя для разделения.

Далее был проведен дискриминантный анализ всех выборок *C. gibelio* и *C. carassius* для выявления морфологических различий между группами гаплотипов в четырех водоемах района исследования (рис. 8).

Почти каждая переменная имеет разные уровни влияния на дискриминацию между группами. Например: показатель прободенной чешуи вдоль боковой линии имеет коэффициентом 0,636 в 3 функции, что показывает мощное положительное влияние и указывает на сильную корреляцию с определенными группами гаплотипов. Также показатель общее количество позвонков (V_0) демонстрирует отрицательное влияние в нескольких функциях, что может указывать на его обратную связь с различаемыми группами. В матрице выявлены ключевые переменные, значительно влияющие на классификацию. К примеру, количество жаберных тычинок и количество прободенных чешуй в боковой линии имеют наиболее высокие абсолютные значения (0,503 и 0,367 соответственно), что говорит об их значительном влиянии на разъединение групп.

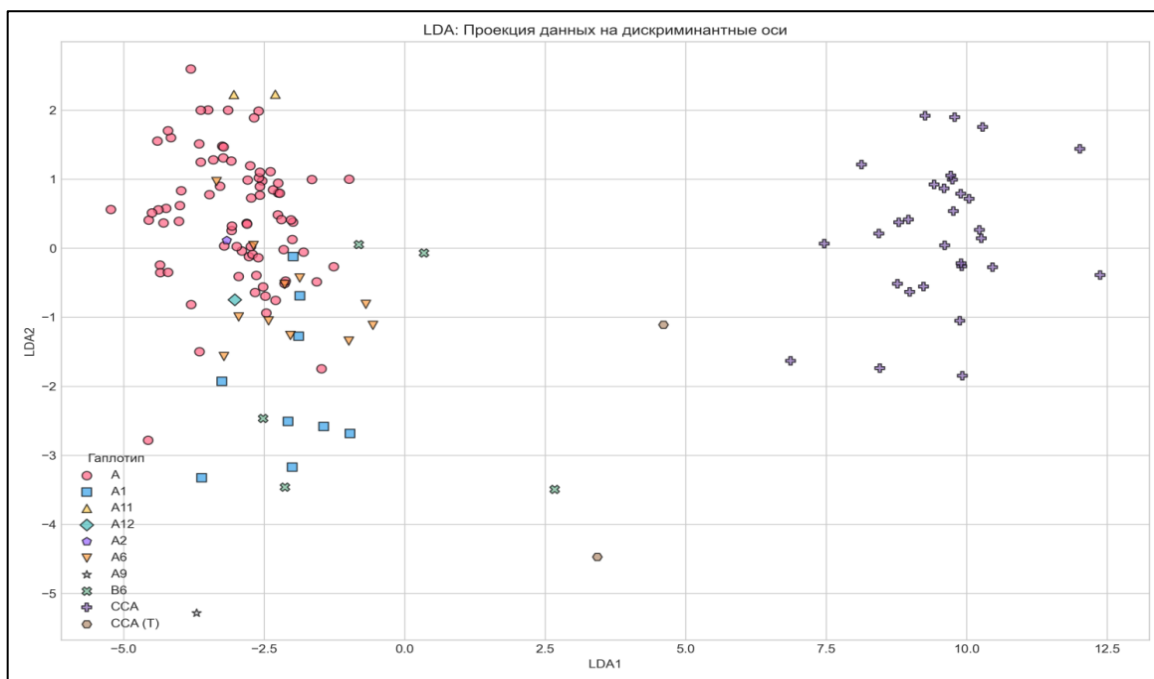


Рис. 8 – Результаты дискриминантного анализа всех выборок *C. gibelio* и *C. carassius* для выявления морфологических различий между группами гаплотипов

На проекции распределения гаплотипов особей в зависимости от меристических признаков (рис. 8) видно два облака распределения гаплотипа А серебряного карася из исследованных четырех водоемов и гаплотипа ССА золотого карася из оз. Среднее. Это свидетельствует о сохранении морфологической изолированности двух видов. Однако, особи с гаплотипами В6 и ССА (Т) серебряного карася попавшие в диапазон LDA1 2,5-5,0 имеют гибридные характеристики и все пойманы в р. Тура.

Две особи серебряного карася из выборки р. Тура, по мтДНК были определены как гаплотип ССА (100% золотой карась). Но во время проведения биологического анализа по внешним признакам идентифицированы как серебряный карась (форма тела, цвет плавников и чешуйного покрова, темная брюшина). По цитометрическому анализу ПЯЭ и половой принадлежности данные особи являются диплоидными самцами. Зная, что наиболее значимым признаком для дискриминации особей по гаплотипам оказались жаберные тычинки, то именно по данному показателю у этих особей интервал варьирования от 29 до 34 шт, что характерно для золотого карася. Особь с гаплотипом В6 попавшая в диапазон гибридизации является диплоидной самкой с числом жаберных тычинок 32-34 и лучами в грудных плавниках - 15-16 шт, чешуй в боковой линии 34-35. Вероятно, три экземпляра являются естественными гибридами золотого и серебряного карася в р. Тура, что требует дальнейших исследований морфометрии и генетики гибридов двух видов карасей возможно с применением ядерных маркеров.

Полученные результаты свидетельствуют о наличии значимых различий между группами и естественной гибридизации в р. Тура. Последующий анализ поможет более точно охарактеризовать эти различия и улучшить методологию дальнейшего исследования.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Уровень флуктуирующей асимметрии (ФА) серебряного карася, особенно по признаку числа жаберных тычинок, является чувствительным индикатором стабильности развития и соотносится с качеством водной среды, демонстрируя наиболее высокие значения в антропогенно-нагруженных и эвтрофированных водоемах (р. Тура, оз. Среднее).

2. В водоемах бассейна реки Тура у серебряного карася (*Carassius gibelio*) доминирует диплоидная форма и гаплогруппа А мтДНК (предположительно амурского происхождения) что может отражать процесс замещения аборигенных (нативных) форм вида.

3. Популяции серебряного карася в бассейне реки Тура характеризуются низким уровнем генетического (нуклеотидного и гаплотипического) разнообразия, что указывает на сравнительно недавнее формирование данных популяций и вероятно является следствием эффекта основателя.

4. Популяция золотого карася (*Carassius carassius*) в изолированном озере Среднее обладает крайне низким генетическим разнообразием (представлена единственным обнаруженным в Евразии гаплотипом ССА2), что подтверждает критическое состояние вида, и необходимость разработки специальных мер по его сохранению.

5. В русле реки Тура впервые обнаружены естественные гибриды двух видов карасей, что подтверждается данными дискриминантного морфологического анализа и несоответствием гаплотипа мтДНК внешним видовым признакам.

6. Морфологическая структура популяций серебряного карася статистически значимо зависит от гидрологического режима и степени изоляции водоемов, что проявляется в обособлении выборки из гидрологически изолированного водоема (оз. Среднее) и в изменениях за двухлетний период оз. Кривое.

5. ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для оценки качества среды обитания гидробионтов в бассейне р. Тура рекомендуется проведение регулярных исследований (ежеквартально) гидрохимических показателей воды и анализ структуры сообществ фито-, зоопланктона и зообентоса как индикаторов трофического статуса и оценки уровня антропогенной нагрузки на водоемы.

2. Для выявления изменений в структуре популяций карповых видов рыб и предотвращения потери генофонда аборигенного золотого карася необходимо организовать систематический генетический контроль с использованием ядерных маркеров и проточной цитометрии для отслеживания соотношения видов и доли гибридных форм в уловах. В случае выявления негативных изменений в водных экосистемах бассейна р. Тура с использованием рыбохозяйственных аквакультурных методов необходимо регулировать соотношение и численность популяций карповых рыб, направленных на сохранение золотого карася.

6. ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Направление диссертационной работы открывает возможности дальнейших исследований:

– проведение мониторинговых исследований гидрохимических показателей воды в данных водоемах с разных глубин, включая физико-химический анализ донных отложений, а также исследование сообществ гидробионтов (фитопланктон, зоопланктон, зообентос) для целей биоиндикации и в качестве кормовой базы рыб;

– анализ различий в питании двух видов рыб обитающих симпатрически в оз. Среднее, включая наполнение и структуру ЖКТ;

– проведение цитологических исследований крови популяций карасей с применением кариологического анализа и поточной цитометрии для выявления гибридизации и аллополиплоидии;

– генетический анализ ядерной ДНК рыб с целью точной идентификации видов и понимания процессов гибридизации полиплоидных рыб;

– разработка стратегии сохранения золотого карася на территории Западной Сибири, с применением аквакультурных методов, включающих создание ремонтно-маточного стада и получения жизнеспособного потомства.

7. СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендуемых ВАК при Минобрнауки РФ

1. Сидорова М.И. Фенотипические различия в строении осевого скелета у самок и самцов популяции серебряного карася *Carassius auratus* (L., 1782) sensu lato в пойменном озере р. Тура / М.И. Сидорова, Н.В. Янкова // Вестник Государственного аграрного университета Северного Зауралья. – 2017. - №2 (37). - С. 83-89.

2. Битнер М.И. Некоторые Цитогенетические особенности популяций *Carassius gibelio* и *Carassius carassius*, обитающих в гидрологически разнотипных водных объектах бассейна реки Тура / М.И. Битнер, Н.В. Смолина // Вестник Нижневартовского государственного университета. – 2023. - №3 (63). – С. 47-57. DOI: 10.36906/2311-4444/23-3/04.

3. Битнер М.И. Половой диморфизм и генетическое разнообразие популяции *Carassius carassius* в эвтрофном водоеме бассейна реки Тура / М.И. Битнер, Н.В. Смолина, Я.А. Уткин // Вестник Нижневартовского государственного университета. - 2025. - №4 (72). - С. 70 – 83. DOI: 10.36906/2311-4444/25-4/06

4. Битнер М.И. Внутривидовое разнообразие популяций *Carassius gibelio* в некоторых водоемах бассейна реки Тура / М.И. Битнер, Н.В. Смолина, Я.А. Уткин, А.А. Кулагин // Проблемы региональной экологии. – 2025. - №5. - С. 5-14. DOI: 10.24412/1728-323X-2025-5-5-13

Публикации в других научных изданиях и в материалах научно-практических конференций

5. Сидорова М.И. Современное состояние изученности генетической структуры популяции серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в бассейне реки Тура / М.И. Сидорова // Молодой ученый. - 2016. - №6 (5). - С. 156-158.

6. Сидорова М.И. Определение морфологических различий между самками и самцами в популяциях серебряного карася Тюменской области / М.И. Сидорова, Н.В. Янкова // Проблемы современной науки и образования. - 2016. - №37 (79). - С. 21-26.

7. Сидорова М.И. Половой диморфизм в популяции серебряного карася *Carassius auratus* (L., 1782) sensu lato в пойменном озере р. Тура / М.И. Сидорова, Н.В. Янкова // Молодой учёный. - 2016. - №29 (133). - С. 190-194.

8. Сидорова М.И. Фенетические исследования парных плавников серебряного карася / М.И. Сидорова, Н.В. Янкова, К.А. Панасенко // Наука и образование: новое время. – 2017. - №4 (5). - С. 6-7.

9. Сидорова М.И. Фенетическое исследование пор сейсмодатчиков на некоторых костях головы у самок и самцов серебряного карася / М.И. Сидорова, К.А. Панасенко // Сборник статей Всероссийской научной конференции «Современные научно-практические решения в АПК», 08 декабря 2017, Тюмень. - 2017. - Т. 1. - С. 361-366.

10. Битнер М.И. Исследование морфометрических и цитогенетических особенностей популяций *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) и *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), совместно обитающих в заморном водоеме Свердловской области / М.И. Битнер, Н.В. Смолина // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых, 17–21 апреля 2023 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: ООО Универсальная Типография «Альфа Принт». - 2023. - С. 27-32.

Подписано в печать «06» апреля 2026 г.

Формат 60x90/16. Усл. печ. л 1,0

Тираж 100 экз. Заказ № ___

Издательский центр ФГБОУ ВО НВГУ. 628605, г. Нижневартовск, ул. Маршала Жукова, 4