

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«НИЖНЕВАРТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

На правах рукописи



БИТНЕР МАРИЯ ИВАНОВНА

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

1.5.15. Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
А.А. Кулагин

Нижевартовск - 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	5
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	15
1.1 Популяционная экология рода <i>Carassius</i> : структура, динамика и современное состояние	15
1.2 Видовые характеристики <i>Carassius gibelio</i>	22
1.3 Видовые характеристики <i>Carassius carassius</i>	29
1.4 Особенности обитания двух видов карасей в условиях симпатрии	31
1.5 Заключение по обзору литературы	33
2 РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ	36
2.1 Характеристика района исследования	36
2.2 Материалы и методы, использованные в работе	41
2.3 Гидрохимический анализ воды исследуемых водоемов.....	53
2.4 Биологические характеристики популяций <i>C. gibelio</i> и <i>C. carassius</i> обитающих раздельно и совместно в различных по гидрологии водоемах бассейна р. Тура	57
2.5 Анализ флуктуирующей асимметрии для <i>C. gibelio</i> , как показателя стабильности развития популяций рыб в разных экологических условиях ...	60
2.6 Генетические особенности популяций серебряного и золотого карасей в районе исследования.....	68
2.6.1 Цитогенетическая структура популяций.....	68
2.6.2 Генетическое разнообразие мтДНК <i>C. gibelio</i> и <i>C. carassius</i> в исследованных популяциях	73
2.6.3 Филогенетический анализ популяций рыб.....	79
2.7 Морфологические характеристики <i>C. gibelio</i> и <i>C. carassius</i> в районе исследования.....	82

2.7.1. Дискриминантный анализ морфологических особенностей исследованных популяций <i>C. gibelio</i> и <i>C. carassius</i> с учетом гаплотипов мтДНК	88
3 ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ.....	93
4 ЗАКЛЮЧЕНИЕ	102
5 ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	103
6 ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ	104
7 СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	105
8 ПРИЛОЖЕНИЯ.....	131
8.1 Приложение 1	131
8.2 Приложение 2	132
8.3 Приложение 3	133
8.4 Приложение 4	134
8.5 Приложение 5	135

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

БПК₅ - количество растворённого кислорода, израсходованного в течение 5 суток на окисление веществ

ПДК – предельно допустимая концентрация вещества

ПЯЭ – площадь ядер эритроцитов

ССК – сейсмочувствительные каналы

ФА – флуктуирующая асимметрия

экз. – экземпляры

мт – митохондриальный

пн – пары нуклеотидов

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

РНК - рибонуклеиновая кислота

мтДНК – митохондриальная дезоксирибонуклеиновая кислота

ПЦР – полимеразная цепная реакция

ТАЕ – (Tris-Acetate Buffer) - трис-ацетатный буфер

MAFFT – Multiple Alignment using Fast Fourier Transform

Pi – нуклеотидное разнообразие

Hd – гаплотипическое разнообразие

ВВЕДЕНИЕ

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; Иоганзен 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 распространённых 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 ploидности в популяциях – диплоиды ($2n=100$), триплоиды ($3n=150$) и тетраплоиды ($4n=200$); неоднородная половая структура и гермафродитизм в популяциях; гибридизация с другими представительницами 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 (Берг Л.С., 1949; Атлас, 2002; 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 не достаточно.

Существуют данные, касающиеся распределения диплоидных и триплоидных форм серебряного карася, а также соответствия плоидности 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 плоидности 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 Чехии, другой в Казахстане (Paprosek 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 отдельном 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 плоидность 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, пloidности, 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 значимо 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 общей 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 «Нижевартовский государственный университет». Полученные результаты являются надежными 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.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Популяционная экология рода *Carassius*: структура, динамика и современное состояние

Экология популяций (демэкология) имеет особое значение в существовании и развитии жизни на Земле, поскольку именно на этом уровне осуществляется как генетическая преемственность между поколениями в популяциях, так и регуляция таких важных биологических признаков, как плодовитость, численность, устойчивость к заболеваниям и неблагоприятным условиям окружающей среды. Все эти характеристики зависят от особенностей популяционных генофондов, т.е. совокупности наследственной информации, которая надежно передается от родителей к потомкам и сохраняется во времени при нормальных колебаниях среды. Однако в условиях резкого изменения окружающей среды генетическая структура популяций перестраивается, что приводит к значительным изменениям в природе (Алтухов Ю.П., 2003; Одум Ю., 1986).

Состояние популяций рыб во многом определяется гидрологическим режимом водоемов и химическим качеством воды (Абакумов В.А., 1991; Захаров А.Б. и др., 2011; Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2015; Кузнецов В.А., 2005; Макоедов А.Н. и др., 1999; Никольский Г.В., 1974; Пескова Т.Ю. и др., 2013; Шилов И.А., 1984). Для характеристики водных экосистем выбирают обычные, массовые виды рыб, например рыбы рода *Carassius* (Баранов В.Ю. и др., 2008; Бельченко Л.А., 2000; Горлачева Е.П. и др., 2017; Горюнова А.И. и др., 2017; Журавлев В.Б. и др., 1988; Киргинцева Н.П. и др., 2004; Котегов Б.Г., 2017; Котегов Б.Г., 2018; Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003; Михеев В.А., 2006; Пескова Т.Ю. и др., 2013; Ядренкина Е.Н., 2024; Янкова Н.В. и др., 2003; Янкова Н.В., 2006).

Рыбы рода *Carassius* (семейство Cyprinidae) в основном обитают в пресной воде и широко населяют Евразийский континент и его пределы. Также известно распространение карасей и в водоемах Северной Америки, Южной Америки, Австралии и Африки (Аннотированный каталог, 1998; Атлас, 2002; Берг Л.С., 1949; Горюнова А.И. и др., 2017; Дгебуадзе Ю.Ю. и др., 2018; Журавлев В.Б., 2003; Интересова Е.А., 2022; Кривошеков Г.М., 1950; Маркевич А.И., 2020; Михеев В.А., 2006; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.С. и др., 2011; Побединцева М.А., 2022; Подушка С.Б., 2004; Шаповалов М.Е. и др., 2005; Dereli H. et al., 2021; Gu Q. et al., 2022; Haynes G.D. et al., 2012; Japoshvili B. et al., 2017; Jeffries D.L. et al., 2017; Jiang F. et al., 2013; Luskova V. et al., 2010).

В современной ихтиофауне мира насчитывается 6 видов рода *Carassius* и один неописанный вид. В России обитают три основных вида: серебряный карась (*C.gibelio*), золотой карась (*C. carassius*) и японский белый карась (*C. cuvieri*) (Монахов С.П. и др., 2020).

Ранее серебряный карась, обитавший на территории Европы и Западной Сибири, являлся повсеместным преимущественно озерным видом и не проявлял признаки инвазии (Абраменко М.И., 2003; Алдохин А.С. и др., 2012; Апаликова О.В., 2008; Битнер М.И. и др., 2023; Вехов Д.А., 2013; Горюнова А.И. и др., 2017; Дгебуадзе Ю.Ю. и др., 2018; Иоганзен Б.Г., 1951; Иоганзен Б.Г., 1972; Интересова Е.А., 2022; Корзун А.С., 2011; Монахов С.П. и др., 2020; Подушка С.Б., 2004; Скакун В.А. и др., 2011; Янкова Н.В., 2006; Fuad M.M.H. et al., 2021). При проведении масштабных работ по повышению рыбопродуктивности водоемов с середины XX в. на территории России было отмечено «вспышкообразное» наращивание численности серебряного карася во многих водоемах. Используемая при искусственном расселении форма серебряного карася из р. Амур внешне практически неотличима от серебряного карася, исторически обитающего на обширных пространствах Европы и Азии (Абраменко М. И. и др., 2011; Монахов С.П. и др., 2020;

Побединцева М.А., 2022; Янкова Н.В., 2006). Но по биологическим характеристикам представляет собой совершенно иную экологическую форму.

Известно, что интродуцированные виды оказывают существенное воздействие на местное биоразнообразие и функции экосистем, но наибольший риск представляют виды с широкой экологической пластичностью, как серебряный карась (Cuthbet R.N. et al., 2022; Fuad M.M.H. et al., 2021; Review E., 2020; Smejkal M. et al., 2024; Tapkir S. et al., 2023).

C. gibelio обладает рядом биологических особенностей, которые вероятно помогают данному виду быстро натурализоваться в новых ареалах, к ним относятся: размножение посредством гиногенеза, при котором активация яиц происходит за счет спермия самцов других видов карповых рыб; гибридизация с другими карповыми видами; разный уровень ploидности особей в популяциях - диплоиды ($2n=100$), триплоиды ($3n=150$) и тетраплоиды ($4n=200$); неравномерная половая структура в популяциях; гермофродитизм; высокая устойчивость к дефициту кислорода в окружающей среде, что связано с иным механизмом блокирования ацидоза, который включает превращение молочной кислоты, накапливающейся в условиях анаэробного метаболизма, в этанол, который выводится жабрами в воду (Абраменко М.И. и др., 1997; Апаликова О.В., 2008; Васильева Е.Д., 1990; Васильева Е.Д. и др., 2005; Вехов Д.А., 2013; Горюнова А.И. и др., 2017; Маркевич А.И., 2020; Михеев В.А., 2006; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022; Побединцева М.А. и др., 2021; Чефас Н.Б., 1968; Янкова Н.В., 2006; Fagernes C.E. et al., 2017; Thomas K. et al., 2025).

Также в пределах одной популяции могут сосуществовать как бисексуальные (гонохористы), так и моносексуальные (размножающиеся гиногенетически) особи имеющий разный уровень ploидности (Вехов Д.А., 2013; Горюнова А.И. и др., 2017; Павлов Д.А., 2022; Boron A., 1994; Raposek I. et al., 2008; Zhou L et al., 2000; Zou B. et al., 2001). Данные характеристики

сделали этот вид одним из самых успешных чужеродных инвазивных видов рыб в водоёмах Центральной и Восточной Европе и Западной Сибири. В настоящее время серебряный карась на территории Европы и России отнесен к опасным инвазивным видам (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 (Cuthbet R.N. et al., 2022; Review E., 2020).

В генетике серебряного карася показано наличие двух филогенетических линий (гаплогруппа А и В). Гаплогруппа В крайне редко встречается в выборках из Юго-Восточной Азии и предположительно относится к нативной форме серебряного карася (Побединцева М.А. и др., 2021; Побединцева М.А., 2022). Гаплогруппа А в литературе описывается как инвазивная форма из р. Амур, в ряде исследований ее называют «китайский карась», «амурская форма», «пруссский карп», «gibel carp» и др. (Корзун А.С., 2011; Михеев В.А., 2006; Подушка С.Б., 2004; Ядренкина Е.Н., 2024; Янкова Н.В., 2006; Fedorcak J. et al., 2023; Fuad M.M.H, 2021; Kalous L. et al., 2012). В популяциях *C. gibelio* бассейна Средней Оби выявлено низкое генетическое разнообразие по сравнению с популяциями Юго-Восточной Азии (Побединцева М.А., 2022).

Генетическое и морфологическое разнообразие популяций серебряного карася обитающих в водоемах левых притоков Иртыша, в литературных источниках отражено недостаточно. Имеются сведения о пloidности популяций некоторых водоемов междуречья Тобол-Тавда, где *C. gibelio* представлен диплоидно-триплоидным комплексом особей с преобладанием диплоидной формы (Янкова Н.В., 2026), однако исследования генетического разнообразия популяций в данном регионе с использованием молекулярно-генетических маркеров до настоящего времени не проводились. *C. gibelio*, из-за наличия триплоидных популяций, размножающихся посредством

гиногенеза и гонохорически, создает трудности анализа ядерного генома, а также является сложным объектом для популяционно-генетических исследований (MacGuigan D.J. et al., 2025; Murakami M. et al., 2001; Podlesnykh A.V. et al., 2012; Sakai H. et al., 2009; Sakai H. et al., 2011; Takada M., 2010; Wouters J. et al., 2012).

Учет внутривидовой структуры и популяционного разнообразия рыб играет ключевую роль при реализации программ зарыбления естественных водоемов. Интродукция особей с новыми гаплотипами способна спровоцировать аутбредную депрессию, тогда как снижение генетического разнообразия может обернуться инбредной депрессией. Кроме того, последствия вселения новых видов зачастую непредсказуемы: процесс натурализации чужеродного организма неизбежно влечет за собой изменения в принимающей экосистеме как подчеркивает (Побединцева М.А., 2022). В этой связи, выпуску молоди из рыбоводных хозяйств должны предшествовать тщательные исследования всех перечисленных факторов.

Инвазия серебряного карася привела к значительному сокращению численности, а некоторых случаях и к полному исчезновению аборигенного вида – золотого карася (Павлов Д.А., 2022). Также в причины сокращения ареала может входить и низкое генетическое разнообразие золотого карася, в отличии от серебряного, что предполагает более низкую способность адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды (Битнер М.И. и др., 2025; Hanfling B. et al., 2005; Raposek I. et al., 2008; Sakai H. et al., 2009; Smejkal M. et al., 2024). Резкое сокращение численности *C. carassius* отмечено в водоемах России (Бакина А.В. и др., 2017; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.С. и др., 2011; Поспелова Е.С. и др., 2021; Филинова С.А. и др., 2023), Англии (Jeffries D.L. et al., 2017; Tarkan A.S. et al., 2016), Чехии (Raposek I. et al., 2008; Tapkir S. et al., 2023; Thomas K. et al., 2023; Thomas K. et al., 2025) и в целом в Европе (Fedorcak J. et al., 2023; Fuad M.M.H, 2021) и Азии (Dereli H. et al., 2021; Li X.Y. et al., 2018; Li X.Y. et al., 2020; Takada M.

et al., 2010).

C. carassius, по сравнению с серебряным является в биологическом плане более «консервативным видом»: образует двуполые популяции с соотношением самок и самцов 1:1, где у особей диплоидный (2n) набор хромосом. 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 Чехии, другой в Казахстане (Pavosek I. et al., 2008; Sakai H. et al., 2009). Также известно, что сравнительный анализ мтДНК золотого карася и серебряного карася, показал отличие примерно на 6 % нуклеотидных замен, что подтверждает родство между двумя видами (Апаликова О.В. и др., 2011). Анализ мтДНК золотого карася в районе исследования ранее не проводился.

В основе выделения внутривидовых группировок у костистых рыб (особенно карповых) лежит метод сравнения встречаемости счетных (мерестических) признаков. Эти морфологические характеристики отличаются высоким уровнем наследуемости и формируются на ранних этапах индивидуального развития (Киргинцева Н.П. и др., 2004; Котегов Б.Г., 2015; Макоедов А.Н. и др., 1999; Павлов Д.А., 2007). Данные показатели позволяют оценить степень генетического сходства между популяциями (Кирпичников В.С., 1987). Также среди ключевых морфометрических характеристик исследуются элементы сейсмодатчиков каналов (ССК) головы у костистых рыб (Котегов Б.Г., 2018; Сидорова М.И. и др., 2017; Зиновьев Е.А., 2003). В основе подсчета лежит связь исследуемого признака с первичными невромастами — органами чувств, расположенными в каналах покровных костей и отвечающими за восприятие колебаний воды от движущихся объектов (Котегов Б.Г., 2018). Удобство для исследователей заключается в том, что количество первичных невромастов (в отличие от вторичных) константно и не изменяется с возрастом. Их число определяется

путем прямого подсчета соответствующих отверстий в костях черепа с левой и правой сторон (Зиновьев Е.А., 2003).

Влияние экологического стресса на устойчивость онтогенетических процессов часто приводит к фенотипическим изменениям организмов (Захаров В.М. и др., 2019; Павлов Д.А., 2007; Пак И.В., 2005; Шилов И.А., 1963; Сидорова М.И. и др., 2017; Ядренкина Е.Н., 2011; Янкова Н.В. и др., 2003). Неспособность особей нормально развиваться в условиях стресса обычно проявляется в увеличенной асимметрии билатеральных признаков (Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Макоедов А.Н. и др., 1999; Пескова Т.Ю. и др., 2013; Романов Н.С., 2019; Nunes V.C.S. et al., 2022). Одной из форм такой асимметрии является флуктуирующая асимметрия, рассматриваемая как случайное макроскопическое явление, проявляющееся независимо как на левой, так и на правой стороне тела. Флуктуирующая асимметрия (ФА) представляет собой отклонения от строгой билатеральной симметрии (Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003; Янкова Н.В., 2006). Таким образом, состояние экосистемы, определяемое гидрологическим режимом и гидрохимическими показателями воды, оказывает значительное влияние на морфологические характеристики популяций карповых рыб (Котегов Б.Г., 2018; Пак И.В., 2005), а флуктуирующая асимметрия отражает уровень экологического стресса и здоровья популяции (Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003; Nunes V.C.S. et al., 2022).

В действительности существует недостаток количества работ, где бы определялась половая структура, мтДНК, морфологические особенности, наличие гибридизации и флуктуирующей асимметрии в различных экологических условиях для представителей рода *Carassius* (Вехов Д.А., 2013; Павлов Д.А., 2022). Таким образом, общая картина разнообразия биотипов *C. gibelio* на территории Западной Сибири, их распределения в ареале, возможности взаимных переходов между ними и другими карповыми

видами, в частности золотым карасем, а также роли в экосистемах требует большей детальной проработки и новой информации. Повсеместное интенсивное снижение численности *C. carassius* формирует необходимость исследования экологии данного вида, с возможностью разработки стратегий по его сохранению в естественной среде.

В данном исследовании впервые проведен комплексный анализ гидрохимических показателей окружающей среды, морфометрических, цитогенетических, молекулярно-генетических (мтДНК) и ФА для популяций серебряного и золотого карасей обитающих отдельно и совместно в четырех гидрологически различающихся водоемах поймы реки Тура (Обь-Иртышский бассейн, Западная Сибирь). В качестве маркера для изучения генетического разнообразия взята часть контрольного региона митохондриальной ДНК (мтДНК), которая уже доказала свою эффективность и удобство в работах с полиплоидными видами, а также с комплексом видов *C. auratus*. Исследование популяции по материнской линии дает обширное представление о ее состоянии, стабильности и демографической истории (Побединцева М.А., 2022). Более того, обилие опубликованных последовательностей контрольного фрагмента мтДНК делает его привлекательным для филогенетического анализа, поскольку эти последовательности можно использовать для сравнительного анализа.

1.2 Видовые характеристики *Carassius gibelio*

Таксономический статус серебряного карася (Атлас, 2002):

Класс: Actinopterygii – лучепёрые рыбы

Отряд: Cypriniformes - карпообразные

Семейство: Cyprinidae - карповые

Род: *Carassius* - караси

Вид: *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) - серебряный карась

Систематика *C. gibelio* является наиболее сложной в связи с его высокой изменчивостью (Монахов С.П. и др., 2020). Таким образом, во многих работах серебряного карася обозначают как *Carassius auratus sensu lato* или как *Carassius auratus complex* (Вехов Д.А., 2013; Дгебуадзе Ю.Ю. и др., 2018; Монахов С.П. и др., 2020; Подлесных А.В. и др., 2012; Gu Q. et al., 2022). Также существует одомашненная декоративная форма серебряного карася – золотая рыбка (*C. auratus auratus*), которая широко распространена по всему миру (Монахов С.П. и др., 2020; Подушка С.Б., 2005; Подушка С.Б. и др., 2009; Подушка С.Б. и др., 2012; Chen D. et al., 2020; Fagernes С.Е. et al., 2017). Отечественные ихтиологи, как правило, используют научное название серебряного карася как – *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758), либо – *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) (Монахов С.П. и др., 2020). На данный момент принято обозначать серебряного карася как *C. gibelio* (Дгебуадзе Ю.Ю. и др., 2018; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.С., 2022). Но популяции серебряного карася включают, по меньшей мере, две гаплогруппы (А и В) и гибридные формы, а также в условиях одной популяции образуют формы разной ploidy, представляя проблему для таксономии (Абраменко М.И., 2011; Васильева Е.Д. и др., 2000; Васильева Е.Д. и др., 2005; Вехов Д.А., 2013; Горюнова А.И., 2012; Kalous L. et al., 2012; Kottelat M., 2017). В данной работе используется распространенное современное таксономическое название серебряного карася - *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) (Атлас, 2002; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.С., 2022; Dereli H. et al., 2021).

C. gibelio характеризуется высокой экологической адаптивностью, что позволяет ему обитать в разнообразных условиях. Он населяет как стоячие, так и проточные пресные водоемы, включая крупные озера и реки, и зачастую встречается крупными стадами, предпочитая участки с развитой растительностью. Серебряный карась также обитает в участках рек с быстрым течением и отмечен в солоноватых водах (Абраменко М.И., 1997; Абраменко М.И., 2003; Абраменко М.И., 2011; Абраменко М.И. и др., 2011;

Берг Л.С., 1949; Никольский Г.В., 1974; Маркевич А.И., 2020; Межжерин С.В. и др., 2004; Михеев В.А., 2006; Поспелова Е.С. и др., 2021; Ручин А.Б., 2014; Ядренкина Е.Н., 2011; Fedorcak J. et al., 2023).

Средняя продолжительность жизни серебряных карасей составляет 7-10 лет, а максимальный возраст может достигать 20 лет. Половая зрелость у этих рыб наступает в возрасте 1-2 лет при длине 10-15 см. Нерест происходит в весенне-летний период порциями, на мелководьях в прибрежной зоне при температуре 14-20°C. Икра клейкая и откладывается на растительность. Эмбриональное развитие серебряного карася при температуре 20-22°C занимает 5 дней. На восьмой день после появления, при длине 7 мм, предличинки начинают переходить на внешний корм и формируют стайки (Журавлев В.Б., 1988; Кривошеков Г.М., 1950; Михеев В.А., 2006; Янкова Н.В., 2006; Szczerbowski J.A., 2001a; Szczerbowski J.A., 2001b).

Согласно литературным данным, обычные размеры серебряного карася достигают 50 см и 2 кг (Аннотированный каталог, 1998; Атлас, 2002), хотя в более ранних источниках упоминаются экземпляры массой до 3 кг (Берг Л.С., 1949). В современных уловах основу популяции составляют особи длиной 12–20 см и массой 150–500 г. Как отмечает Н.В. Янкова (2006), темпы роста этого вида подвержены значительной изменчивости и тесно связаны с конкретными условиями обитания.

По типу питания серебряный карась всеядный, в разных водоемах в пище преобладает зообентос, детрит, зоопланктон. Питается также нитчатými водорослями и высшими водными растениями (Атлас, 2002; Берг Л.С., 1949; Янкова Н.В., 2006; Szczerbowski J.A., 2001a; Szczerbowski J.A., 2001b).

По морфометрическим показателям наиболее особенными для серебряного карася являются число жаберных тычинок на первой жаберной дуге - 35-50; количество лучей в грудных плавниках – 16-21; число прободенных чешуй боковой линии – 29-33. Также отличительными

признаками фенотипа серебряного карася являются: цвет перитонеума - от темно-серого до черного, и серебристо-коричневая окраска тела с преобладанием серого оттенка (Берг Л.С., 1949; Горюнова А.И. и др., 2015; Горюнова и др., 2017).

Исследования показывают, что популяции серебряного карася могут быть представлены двумя типами. В первом случае (диплоидные популяции) присутствуют оба пола в примерном равенстве, и размножение идет классическим половым путем: через мейоз, образование гаплоидных клеток и их слияние. Во втором случае (гиногенетические популяции) обитают преимущественно самки, использующие особый механизм размножения — гиногенез (Апаликова О.В., 2008; Янкова Н.В., 2006).

Гиногенез представляет собой форму полового размножения, при которой самки производят нередуцированные яйцеклетки (с диплоидным набором хромосом). Осеменение в данном случае необходимо для стимуляции развития, однако генетический материал сперматозоида инактивируется, и дальнейшее развитие эмбриона идет исключительно под контролем материнского генома. Серебряный карась входит в число первых позвоночных животных, для которых был описан данный тип размножения (Абраменко М.И., 2003; Апаликова О.В., 2008; Васильева Е.Д., 1990; Чефас Н.Б., 1968; Янкова Н.В., 2006).

В естественных условиях популяции серебряного карася чаще всего организованы в сложные однополо-двуполые комплексы с варьирующим соотношением полов. Согласно литературным данным, исторически в восточной части ареала преобладала двуполая форма, но при движении на запад доля самцов снижалась, и в европейской части вид был представлен почти исключительно однополой триплоидной формой (Васильева Е.Д. и др., 2005).

Ситуация начала меняться во второй половине XX века: в 1970–1980-е годы в европейских популяциях зафиксированы резкий рост численности и

одновременное увеличение доли самцов (Абраменко М.И., 1997; 2003; Вехов В.А., 2013; Горюнова А.И. и др., 2017; Подушка С.Б., 2004; Янкова Н.В., 2006). Как отмечает М.И. Абраменко (2003), в водоемах Понто-Каспийского региона в настоящее время доминирующее положение занимает диплоидная форма.

В настоящее время серебряный карась является наиболее часто встречаемым видом в водоёмах озерного типа и имеет значительную долю в рыбных сообществах речных экосистем. Он распространен повсеместно и охватывает широкий ареал на практически всех континентах (Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022). Такой простор границ ареала, достигнут путем искусственного расселения данного вида, но по генетическим данным считается, что его местом естественного обитания является река Амур с прилегающими водоемами (Побединцева М.А., 2022).

В Западной Сибири известно, что в 1994 году амурская форма серебряного карася была акклиматизирована в оз. Чаны (Новосибирская область) (Ядренкина Е.Н. и др., 2005), где вселенец вытеснил аборигенную форму. Следует отметить, что информация о многих интродукциях серебряного карася в водоемы Обь-Иртышского бассейна не отражена в соответствующих обзорах, поскольку такие вселения рассматривались не как акклиматизация, а как расселение в пределах естественного ареала (Горюнова А.И. и др., 2017; Монахов С.П. и др., 2020; Подушка С.Б., 2004).

Внешне серебряный карась амурской формы практически неотличим от серебряного карася, исторически обитающего на обширных пространствах Европы и Азии. Но по биологическим характеристикам он представляет собой совершенно иную экологическую форму. Это преимущественно речная рыба, приспособленная к размножению в придаточных водоемах. Обитая в большой реке с богатой и разнообразной ихтиофауной, амурский карась, тем не менее, имеет высокую численность, служит объектом промысла почти на всем протяжении бассейна и по величине вылова

занимает первое место среди частичковых рыб Амура (Подушка С.Б., 2004). Инвазия серебряного карася амурской формы, вероятно, является одной из причин сокращения численности золотого карася на территории Западной Сибири (Горюнова А.И. и др., 2017; Павлов Д.А., 2022; Ручин А.Б., 2014; Ядренкина Е.Н., 2012; Jeffries D.L. et al., 2017; Knytl M. et al., 2013; Knytl M. et al., 2018).

Как было описано, в популяциях серебряный карась представлен формами с разным уровнем ploидности - диплоидной ($2n=100$), триплоидной ($3n=150$) и тетраплоидной ($4n=200$), при этом морфологически эти формы трудно различимы. Диплоидная форма размножается преимущественно гонохорически. Триплоидная форма серебряного карася гиногенетическая, преимущественно представлена женским полом (Апаликова О.В., 2008; Янкова Н.В., 2006). Также показано, что в генетической структуре митохондриальной ДНК у популяций серебряного карася существует две гаплогруппы: А – характерна для большинства выборок из бассейна р. Амур (амурская форма); В – предположительно базальной (нативной) для всех гаплотипов, ранее описана в Верхнем Иртыше (Побединцева М.А., 2022).

Серебряный карась – вид с неустойчивым генетическим механизмом определения пола. В ответ на изменения окружающей среды, вероятно, происходят гормональные изменения на ранних стадиях онтогенеза, и у данного вида сравнительно легко меняется пол, причем даже у размножающихся путем облигатного гиногенеза триплоидных самок. Таким образом, в популяциях могут образоваться гермафродитные особи (Горюнова А.И. и др., 2017).

Гиногенетические особи отличаются быстрым ростом и высокой плодовитостью (Fuad M.M.H. et al., 2021). С эволюционной точки зрения бесполое размножение имеет преимущество перед половым, поскольку при половом размножении затраты на производство самцов удваиваются, следовательно, гиногенез обеспечивает более быстрый рост популяции

самок. На основе математического моделирования было выдвинуто предположение, что половина бесполой особей имитирует затраты на размножение, не производя потомства, и что только наличие невоспроизводящих особей у бесполой самок может привести к долгосрочному сосуществованию половых и бесполой видов (или форм) (Fedorcak J. et al., 2023; Fuad M.M.H. et al., 2021; Knytl M. et al., 2013).

Пространственные литературные данные о росте и развитии гиногенетических и половых форм серебряного карася показывают, что у гиногенетических триплоидных самок темпы роста значительно выше, чем у половых диплоидных. Однако было показано, что у гиногенетических и половых самок одинаковый гонадосоматический индекс, который считается показателем репродуктивной способности или приспособляемости, и что у обеих форм самок одинаковый уровень эстрадиола в плазме крови (Fedorcak J. et al., 2023; Fuad M.M.H. et al., 2021).

Известно, что диплоидные и триплоидные формы серебряного карася морфологически имеют специфичные незначительные отличия (Янкова Н.В., 2006). Однако, существуют сведения о наличии полового диморфизма в популяциях этого вида (Горюнова А.И. и др., 2017; Сидорова М.И. и др., 2016; Янкова Н.В. и др., 2013). В целом информации о взаимосвязи фенотипических морфологических характеристик с генетическим разнообразием форм у серебряного карася недостаточно (Сидорова М.И., 2016).

Данные о морфологической и генетической структуре популяций серебряного карася в водоемах юга Западной Сибири, в частности, на участке бассейна реки Тура в Слободо-Туринском районе Свердловской области, в литературе ранее не были отражены.

1.3 Видовые характеристики *Carassius carassius*

Таксономический статус золотого карася (Атлас, 2002):

Класс: Actinopterygii – лучепёрые рыбы

Отряд: Cypriniformes - карпообразные

Семейство: Cyprinidae - карповые

Род: *Carassius* - караси

Вид: *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) - золотой карась

Золотой карась широко распространен в водоемах Северной Евразии. В последние десятилетия наблюдается повсеместное сокращение ареала и снижение численности данного вида как в Западной Европе (Jeffries D.L. et al., 2017; Tarkan A.S. et al., 2016), так и на территории России (Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022; Ручин А.Б., 2014; Ядренкина Е.Н., 2012).

Carassius carassius относится к некрупным стайным видам. Его типичные местообитания — мелководные участки водоемов с обильной высшей водной растительностью, а также медленнотекущие реки, старицы и заводи. Вид отличается высокой экологической пластичностью: он толерантен к значительным колебаниям температуры и дефициту кислорода в воде. По типу питания является эврифагом. Нерест преимущественно порционный (2-3 раза за весенне-летний сезон).

Размеры золотого карася от 7 до 45 см сильно зависят от условий обитания (Атлас, 2002; Берг Л.С., 1949). Масса особей вида до 1,5 кг. Половой зрелости может достигать и при длине тела от 7-16 см и массе 20-150 г. Самки начинают нереститься на 3-4 году жизни, самцы на 2-3 году. Нерест приходится в весенне-летний период при начальной температуре воды от 14°C. Клейкая икра откладывается на прошлогоднюю и вегетирующую растительность на мелководье. Выклев личинок происходит на 3-7 сутки. Молодь преимущественно питается мелкими организмами

зоопланктона и бентоса. Взрослые особи золотого карася потребляют бентос, подводную низшую и высшую водную растительность. Данный вид в целом является одним из экологически пластичных аборигенных видов рыб, устойчивым к различным неблагоприятным факторам природной среды, таким как дефицит кислорода, экстремальные значения температуры и плохие кормовые условия. В подобных условиях этот вид часто образует низкотелую карликовую форму *C. carassius* morpha *humilis* Heckel, 1840, демонстрируя широкий размах изменчивости ряда своих биологических и морфологических признаков (Берг Л.С., 1949; Котегов Б.Г., 2017).

Морфологически золотой карась от серебряного отличается меньшим числом жаберных тычинок на первой дуге – 23-33. Также окрас тела золотого карася от тёмно-коричневой до золотистой с зеленоватым отливом, и парные плавники преимущественно окрашены в розовато-красный цвет. Перитониальная выстилка светлая. Также отличием является размах прободенных чешуй вдоль боковой линии до 32-33 (Атлас, 2002; Берг Л.С., 1949; Горюнова А.И. и др., 2017; Павлов Д.А., 2022).

По половой и генетической структуре золотой карась преимущественно образован двуполовыми популяциями с диплоидным (2n) набором хромосом (Горюнова А.И. и др., 2017). 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 Чехии, другой в Казахстане (Raposek I. et al., 2008; Sakai H. et al., 2009). Сравнительный анализ митохондриальной ДНК золотого карася показывает, что она отличается от мтДНК *Carassius gibelio* обеих филогрупп примерно на 6% по количеству нуклеотидных замен, что подтверждает родство двух видов карасей (Апаликова О.В. и др., 2011).

В водоемах Западной Сибири в середине XX века был относительно многочислен, обитая совместно с серебряным карасем *C. gibelio*

(предположительно нативной формой) так и самостоятельно. С конца XX века в части озер степной и лесостепной зон, а также пойменных и таежных озер Средней Оби отмечают исчезновение или динамичное снижение его численности (Иоганзен Б.Г., 1954; Иоганзен Б.Г., 1972; Истомина А.М. и др., 2008; Литвиненко А.И. и др., 2014; Поспелова Е.С. и др., 2021; Филинова С.А. и др., 2023). Это обуславливает повышенный интерес к биологическим, генетическим и экологическим особенностям данного вида рыб (Филинова С.А. и др., 2023).

1.4 Особенности обитания двух видов карасей в условиях симпатрии

Симпатрия обоих видов, очевидно, широко распространена в водоёмах Центральной России, степных высыхающих озерах Казахстана, некоторых водоемах Южного Урала, в степной, лесостепной и таежной зоне Западной Сибири (Анчутин В.М., 1972; Астанин Л.П. и др., 1963; Баранов В.Ю. и др., 2008; Горюнова А.И. и др., 2017; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022; Ручин А.Б., 2014; Ядренкина Е.Н., 2012). Также ведутся исследования симпатрии и возможной гибридизации двух видов карасей в странах Европы и Азии (Fedorcak J. et al., 2023; Fuad M.M.H. et al., 2021; Smejkal M. et al., 2024; Тао W. et al., 2019).

При симпатрии темп роста серебряного карася, вероятно, всегда выше, чем у золотого, причем экологические ниши обоих видов разобщены, и рост особей, скорее всего, не зависит от совместного или отдельного обитания (Павлов Д.А., 2022; Tapkir S. et al., 2023; Thomas K. et al., 2023). Следует отметить, что данные о симпатрии и взаимоотношениях *C. gibelio* и классической формы *C. carassius* практически отсутствуют, и данная форма, вероятно, может полностью исчезнуть из водоёмов из-за пищевой конкуренции (Павлов Д.А., 2022), гибридизации, трансгрессии, а также

интродукции амурской формы серебряного карася (Горлачева Е.П. и др., 2017; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022; Ручин А.Б., 2014). Обзор жизненных циклов карасей двух видов в различных условиях свидетельствует об их экологической пластичности и способности к взаимной трансформации (Горюнова А.И. и др., 2017).

Применение генетических маркеров в изучении популяций карасей выявило широкое распространение гибридизации между серебряным карасем, золотым карасем и карпом (Hanfling B. et al, 2005; Haynes G.D. et al., 2012). В ряде выборок доля гибридных особей оказалась значительной (Wouters J. et al., 2012), причем обнаружены и возвратные гибриды, что указывает на существование естественного потока генов между этими видами (Горюнова А.И. и др., 2017).

Гибриды характеризуются промежуточным или мозаичным наследованием признаков, что особенно проявляется при изменении условий среды (Горюнова А.И. и др., 2017). Так, у гибридов двуполой формы серебряного карася с золотым карасём из водоемов Казахстана зафиксированы следующие показатели:

- Число жаберных тычинок: 40,5–44,0 (в среднем 42,2), что близко к показателю серебряного карася ($45,29 \pm 0,28$) и значительно выше, чем у золотого ($27,93 \pm 0,76$);
- Количество чешуй в боковой линии: в среднем 30,1 (у золотого — $26,57 \pm 0,95$, у серебряного — $30,90 \pm 0,10$).

Количество позвонков - 28,9 шт против 29,2 у золотого и 28,5 у серебряного. Внешняя окраска гибрида - голубоватобирюзовая, тогда как у золотого она бронзовая, а у серебряного - серая. Кроме того, у таких гибридов отмечается белая окраска перитонеальной выстилки и увеличенное число зубчиков на жестком луче спинного плавника по сравнению с серебряным карасём.

Цитометрическим анализом крови установлено, что гибриды светлой перитонеальной выстилкой брюшиной полости имели однородную генетическую структуру и являются триплоидами на 100%. Гибридов с темной перитонеальной выстилкой в приведённом исследовании не было обнаружено. Описано, что гибриды растут лучше: их масса в 1,8 - 2,5 раза превышает массу диплоидов серебряного карася и их плодовитость также выше.

Важно, что количество работ, где бы определялась ploидность рыб, генетическая структура, тип размножения, величина гибридизации с совместно обитающими видами карповых рыб очень мало относительно современного ареала серебряного карася, его численности и разнообразия экологических условий обитания (Горлачева Е.П. и др., 2017; Павлов Д.А., 2022).

Анализ генетической и морфологической структуры отдельно и совместно обитающих популяций серебряного и золотого карасей в бассейне р. Тура позволит лучше понять взаимоотношения этих видов в ареале исследования.

1.5 Заключение по обзору литературы

Анализ литературных данных показал, что популяции карасей (род *Carassius*) являются высокорелевантными модельными объектами для демозокологических исследований в водных экосистемах. Их состояние интегрирует влияние гидрологического и гидрохимического режимов, что делает их чуткими индикаторами качества среды. Особый интерес представляет потенциальный конфликт между инвазивной формой серебряного карася (*Carassius gibelio*) и аборигенным золотым карасем (*C. carassius*), что может отражать антропогенную трансформацию экосистем и её генетических последствий.

Серебряный карась (*C. gibelio*) представляет собой уникальный биологический феномен и одного из наиболее успешных инвазивных видов в пресноводных экосистемах Евразии. Его инвазионный успех детерминирован комплексом взаимосвязанных особенностей, что включает гиногенез, приводящий к формированию однополых (триплоидных) линий, и способность к гибридизации с другими карповыми, сосуществование в популяциях ди-, три- и тетраплоидных особей и наличие двух основных филогенетических линий (гаплогрупп А и В), а также общей высокой экологической пластичности видов рода *Carassius*, включая уникальную физиологическую устойчивость к гипоксии. Вероятно, эта комбинация признаков обеспечивает данному виду быструю способность к натурализации, быстрому росту численности и вытеснению аборигенных видов.

Золотой карась (*C. carassius*), напротив, является биологически более консервативным видом с типичным двуполым диплоидным размножением. Повсеместное сокращение его ареала и численности в Европе и Азии, в том числе на территории России, связывается как с прямым конкурентным давлением со стороны инвазивного серебряного карася, так и, возможно, с его более низким исходным генетическим разнообразием, ограничивающим адаптивный потенциал.

Взаимоотношения видов в условиях симпатрии (совместного обитания) изучены недостаточно. Существующие данные указывают на возможную гибридизацию, разобщение экологических ниш и превосходство серебряного карася в темпах роста. Однако комплексных исследований, особенно в водоемах Западной Сибири, явно не хватает для понимания механизмов их взаимодействия и долгосрочных последствий инвазии.

Существует значительный пробел в изучении популяций карасей в регионе исследования (бассейн р. Тура, Западная Сибирь). Несмотря на отдельные сведения о ploидности, отсутствуют комплексные работы,

совмещающие анализ: генетического разнообразия (на основе мтДНК для последующего выявления филогенетических взаимоотношений и гибридов), цитогенетической структуры (определение пloidности), морфологической изменчивости и флуктуирующей асимметрии (как индикаторов фенотипической стабильности и уровня стресса), а также параметров среды обитания (гидрохимический анализ). Именно такой интегративный подход необходим для оценки реального состояния популяций, степени их генетической и фенотипической дифференциации, а также уровня антропогенного стресса.

Отсутствие комплексных данных по популяциям карасей в бассейне р. Тура не позволяет адекватно оценить масштабы распространения инвазии серебряного карася и угрозу для сохранившихся популяций золотого карася, а также разработать научно обоснованные стратегии сохранения биоразнообразия в регионе исследований.

Опираясь на литературные данные и опыт предыдущих исследований, нами были проведены исследования молекулярно-генетических, цитогенетических, морфометрических характеристик популяций карасей включая гидрохимический анализ воды и общие экологические условия обитания в некоторых водоемах бассейна реки Тура на юге Западной Сибири.

2 РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Характеристика района исследования

В основу результатов работы положены материалы, собранные автором во время полевых исследований в летний период времени (июнь-август) с 2016 по 2019 гг. на водоемах бассейна р. Тура. Для исследования подбирались разнотипные по гидрологии водные объекты, входящие в Обь-Иртышский бассейн (Западная Сибирь): р. Тура (русло), р. Ница (левый приток р. Туры), озеро Кривое (старица р. Тура, периодически сообщающаяся с ней), озеро Среднее (обособленное, более 70 лет не соединенного с р. Тура). Географические координаты точек анализа следующие: р. Тура - $57^{\circ}65'82.1''N$, $64^{\circ}36'06.9''E$; р. Ница - $57^{\circ}51'93.6''N$, $64^{\circ}43'51.7''E$; оз. Кривое - $57^{\circ}53'87.7''N$, $64^{\circ}51'20.2''E$ оз. Среднее - $57^{\circ}38'15.9''N$, $64^{\circ}28'50.9''E$ (рисунок 1).

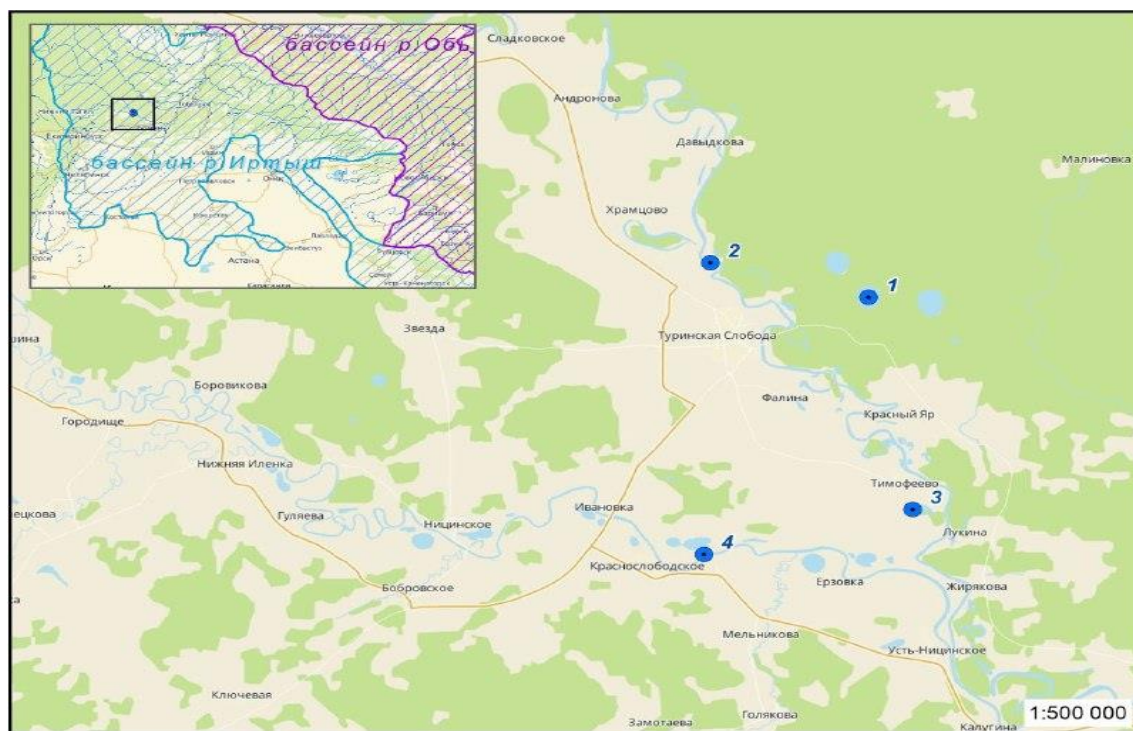


Рисунок 1 – Карта-схема района исследования, где точки сбора материала:
1 – оз. Среднее, 2 – р. Тура, 3 – оз. Кривое, 4 – р. Ница

Общий вид в местах сбора материала представлен на рисунках 2, 3, 4 и 5 соответственно (все фотоснимки сделаны автором).



Рисунок 2 - Место сбора р. Тура



Рисунок 3 - Место сбора р. Ница



Рисунок 4 - Место сбора оз. Кривое



Рисунок 5 - Место сбора оз. Среднее

Река Тура - это водоем, протекающий через Свердловскую и Тюменскую области России и являющийся левым притоком Тобола, который относится к бассейну Оби и Иртыша (рисунок 2). Длина реки составляет 1030 км, а площадь её бассейна - 80400 км². Тура подходит для сплава и судоходна на протяжении 635 км от своего устья. Вдоль её русла расположены три водохранилища в окрестностях городов Верхотурье, Туринск и Тюмень. Высота устья реки достигает 42 м над уровнем моря, а средний расход воды составляет 202,7 м³/с. В течение года водный режим реки четко делится на

четыре фазы: 1 - высокое весеннее половодье; 2 - летне-осенняя межень, обычно характеризующаяся минимальным уровнем воды с августа по октябрь; 3 - небольшие паводки, возникающие осенью во время дождей; 4 - долгая зимняя межень, продолжающаяся в среднем от 140 до 160 дней. Она устанавливается во второй половине ноября и может начаться раньше при наличии осенних дождевых паводков; минимальный уровень воды, как правило, фиксируется в январе и марте. Температура воды составляет: в зимний период - около 3 °С, в летний период - до 22,5 °С.

Высшая водная растительность по береговой линии представлена преимущественно следующими видами: рогоз широколистный *Typha latifolia* L., рдест плавающий *Potamogeton natans* L., тростник обыкновенный *Phragmites australis* L., кубышка желтая *Nuphar lutea* L., осоки род *Carex*, элодея *Elodea canadensis* (Michx, 1830).

В реке Тура обитают следующие виды рыб: щука обыкновенная *Esox lucius* (L., 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* (L., 1758), лещ *Abramis brama* (L., 1758), язь *Leuciscus idus* (L., 1758), плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758), сибирский елец *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874), золотой карась *Carassius carassius* (L., 1758), серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), линь *Tinca tinca* (L., 1758), сибирский пескарь *Gobio gobio cynocephalus* (Dybowski, 1869), обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (L., 1758), обыкновенный судак *Sander lucioperca* (L., 1758), головешка-ротан *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (L., 1758), обыкновенный налим *Lota lota* (L., 1758), Сибирская стерлядь *Acipenser ruthenus marsiglii* (Brandt, 1833).

Река Ница образуется при слиянии рек Нейвы и Режа. Впадает в р. Тура в районе села Усть-Ницинское. Длина р. Ницы составляет 262 км, площадь бассейна равна 22300 км². Течёт по Западно-Сибирской равнине. Питание реки смешанное, с преобладанием снегового. Замерзает в конце октября - начале ноября, вскрывается в конце апреля. Несудоходна. Течение

медленное, от 0,7 м/с Ница протекает в пределах Свердловской области, по землям Алапаевского и Ирбитского, Байкаловского и Слободо-Туринского районов. В летний период берега в местах, где образуются заводи, образуется высокий уровень распространения высшей водной растительности по видовому составу схожей с р. Тура (рисунок 3).

Ихтиофауна р. Ница образована следующими видами: *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Abramis brama*, *Leuciscus idus*, *Rutilus rutilus*, *Alburnus alburnus* (L., 1758), *Leuciscus leuciscus baicalensis*, *Carassius carassius*, *Carassius gibelio*, *Tinca tinca*, *Gobio gobio cynocephalus*, *Gymnocephalus cernuus*, *Sander lucioperca*, *Percottus glenii*.

Озеро Кривое - это озеро-старица, петлеобразной формы (рисунок 4), связанное с водосбором реки Туры на территории Слободо-Туринского района Свердловской области. Оно практически ежегодно соединяется с речной системой в период весенних паводков. Площадь водного зеркала старицы около 3733,5 га, преобладающая глубина - 1,5-2 м, максимальная глубина 3,8 м. Берега, обильно поросшие высшей водной растительностью (Рисунок 4). Грунт песчано-илистый. В зимний период озеро заморное, в нем постоянно обитают только *C. gibelio*, *C. carassius*, *Rhynchocypris percunurus*, *Percottus glenii*. В период весенне-летнего половодья в озеро на нагул могут заходить *Esox lucius*, *Rutilus rutilus*, *Perca fluviatilis*.

Озеро Среднее - небольшой таежный водоем округлой формы расположенный на территории Свердловской области, в Слободо-Туринском районе, на расстоянии 5,5 км от села Туринская Слобода. Озеро заболочено с запада и окружено смешанным лесом со всех сторон. Общая площадь водного зеркала составляет 1,07 км², а глубина водной толщи до донных отложений достигает 1,25 м. Водоем эвтрофный и относится к заморному типу. Ихтиофауна данного водоема представлена следующими видами: *C. gibelio* и *C. carassius*, *R. percunurus*, *P. glenii*, *P. fluviatilis*. В период проведения исследований наблюдалась эвтрофикация по всей площади озера. Особенно

массово отмечены следующие виды высших водных растений: *Typha latifolia* L., *Nuphar lutea* L., *Lemna minor* L., *Potamogeton natans* L. Также в период исследований в воде зафиксировано интенсивное размножение сине-зеленой водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* L. в монокультуре (рисунок 5, приложение 3).

Гидрологическая обособленность подразумевает различия гидрохимических характеристик водоемов, что взаимно оказывает влияние на экологические и биологические характеристики организмов. Реки получают воду из разных источников, что определяет сезонный характер химического состава. Проточность рек обеспечивает быструю смену воды, что позволяет ей непродолжительное время воздействовать на населяющие их виды. Озёра обычно питаются только за счёт притока воды, что приводит к аккумуляции солей в бессточных водоёмах или накоплению органических веществ в озерах со стоком.

В литературе имеются сведения о влиянии абиотических факторов на формирование различных счетных признаков рыб (Артющик С.Т., 1975; Анчутин В.М., 1972; Битнер М.И. и др., 2025; Ковалев М.Ю. и др., 2004; Котегов Б.Г., 2015; Котегов Б.Г., 2018; Кожара А.В., 2002; Кузнецов В.А., 2005; Матковский А.К., 2018; Мироновский А.Н., 1991; Янкова Н.В., 2006). Известно, что наиболее благоприятной средой для большинства рыб является нейтральная ($\text{pH} \approx 7,0$ ед. pH). При значительных сдвигах, в кислую или щелочную сторону, возрастает кислородный порог, ослабляется интенсивность дыхания. Также для нормального развития рыб важен ионный состав воды, кислородный режим, наличие азота, углекислоты, фосфатов, свободной углекислоты (Котегов Б.Г., 2018).

Для оценки среды обитания популяции рыб в местах сбора материала проведен гидрохимический анализ по 18 показателям в лаборатории Тюменского филиала ВНИРО «Госрыбцентр», г. Тюмень. Пробы воды отбирались точно с поверхности водоемов в летний период. Общая

характеристика качества поверхностных вод проводилась согласно О.А. Алекину (1970). Оценка предельно допустимых концентрации веществ (ПДК) проведена согласно Приказу от 26 мая 2025 г. n 296 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» (Приказ №296 от 26.05.2025).

Основные результаты гидрохимического анализа поверхностной воды из исследованных четырех водоемов представлены в разделе 2.3 и приложениях 1 - 4.

2.2 Материалы и методы, использованные в работе

Отбор ихтиологического материала проводился в период с 2016 по 2019 годы 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). На всех водоемах лов производился преимущественно рыболовным бреднем (длиной до 20,0 м, высотой - 1,5 м, с ячейей 24 мм).

Объектом исследования послужили четыре популяции *C. gibelio* из двух рек и двух озёр и одна популяция *C. carassius*, совместно обитающая с серебряным карасём в оз. Среднем (рисунок 6). Общий объем выборок рыб представлен в таблице 1.

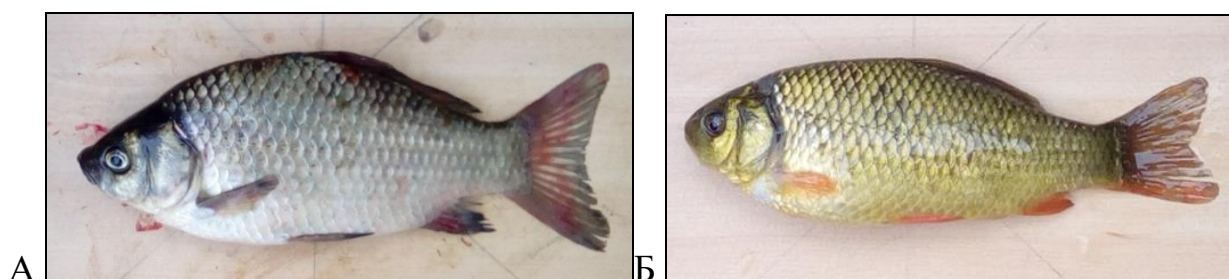


Рисунок 6 – Образцы *C. gibelio* (А) и *C. carassius* (Б) из оз. Среднее

Таблица 1 - Объем собранного ихтиологического материала

Водный объект, год сбора	Вид	Количество, экз.
р. Тура, 2019 г.	<i>C. gibelio</i>	50
р. Ница, 2019 г.	<i>C. gibelio</i>	100
оз. Кривое, 2016 г.	<i>C. gibelio</i>	100
оз. Кривое, 2018 г.	<i>C. gibelio</i>	50
оз. Среднее, 2018 г.	<i>C. gibelio</i>	100
	<i>C. carassius</i>	100

Общий объем собранного материала составил 500 экз. рыб, что включает в себя размерно-возрастную и половую характеристику, морфометрию (меристические признаки), фиксированные образцы крови для определения ploидности по площади ядер эритроцитов, костные образцы осевого скелета и трех парных костей черепа, фиксированные образцы плавников для генетического анализа. Объем исследованного ихтиологического материала в разных направлениях исследований приведен в таблице 2.

Таблица 2 - Количество исследованных экземпляров рыб

Направление исследований	Количество, экз.
Биологический анализ (определение пола, возраста, размерно-весовые характеристики)	500
Цитометрия ПЯЭ	500
Морфометрический анализ, включая остеологический анализ расположения сейсмодатчиков каналов на костях головы и количества позвонков в осевом скелете	500
Генетический анализ	140
Флуктуирующая асимметрия	400

Промысловую длину тела (SL, мм) и массу (Q, г) определяли непосредственно после отлова, возраст определен по чешуе (Кафанова В.В., 1984; Правдин И.Ф., 1966).

Сбор и обработка биологического материала, во время проведения исследования, проведены с учетом правил работы с лабораторными животными в соответствии с Федеральным законом Российской Федерации № 498 «Об ответственном обращении с животными» от 19.12.2018 г.. В связи с этим автор декларирует, что все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Метод оценки состояния водных экосистем по флуктуирующей асимметрии рыб:

Оценка стабильности развития рыб в водоемах с разным гидрологическим режимом по отношению к руслу р. Тура проводилась по выборкам серебряного карася.

При анализе внутрипопуляционной изменчивости показателя флуктуирующей асимметрии (ФА) особое внимание уделяется возможным различиям между полами. При этом не учитываются возрастные изменения, и отбираются признаки, которые уже полностью сформированы у исследуемых особей и не подвержены дальнейшим возрастным изменениям. Рассматриваются также различия между быстро и медленно растущими формами, генетически детерминированными морфами и особями с разным уровнем гетерозиготности, а также группами, отличающимися по времени рождения, модальными и краевыми группами, а также особями, обитающими в различных условиях среды (Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2015; Янкова Н.В., 2006; Nunes V.C.S. et al., 2022).

Для оценки флуктуирующей асимметрии были использованы 10 билатеральных признаков, таких как: количество тычинок на первой жаберной дуге (Sp.br.), прободенных чешуй (I.I.); лучей в грудном плавнике (Pв), лучей в брюшном плавнике (Vв); общее число чешуй в боковой линии (I.I.общ.), количество рядов чешуй над боковой линией (I.I.над) и под боковой

линией – (l.l.под); ССК на praeperculum (pop), ССК на dentale (dn), ССК на parientale (p) (Зиновьев Е.А. и др., 2003; Министерство природных ресурсов, 2003; Правдин И.Ф., 1966).). Стабильность развития серебряного карася оценивали по показателю дисперсии флуктуирующей асимметрии (1).

$$\sigma d^2 = \Sigma (d_{l-r} - M_d)^2 / (n-1) \quad (1)$$

где: σd^2 – показатель дисперсии ФА; M_d — среднее значение отклонений от симметрии в выборке; d — величина асимметрии каждой особи; l –левая сторона; r – правая сторона; n — число особей в выборке (Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2015; Янкова Н.В., 2006).

Достоверность различий показателей флуктуирующей асимметрии между популяциями оценивали по критерию Фишера, где $\sigma_1^2 > \sigma_2^2$ (2) (Лакин Г.Ф., 1990):

$$F = \sigma_1^2 / \sigma_2^2 \quad (2)$$

Для анализа стабильности развития рыб применен показатель частота асимметричных проявлений на признак (ЧАПП). ЧАПП рассчитывается как отношение числа признаков, проявляющих асимметрию, к общему числу учтенных признаков. Статистическая значимость различий между выборками по величине интегрального показателя стабильности развития (ЧАПП) определяется по t-критерию Стьюдента (Министерство природных ресурсов, 2003). Степень отклонения среды от нормы определяется по флуктуирующей асимметрии особей наиболее массово населяющих ареал и оценивается по пятибалльной шкале, опираясь на интегральные показатели стабильности развития (таблица 3) (Министерство природных ресурсов, 2003; Пескова Т.Ю. и др., 2013).

Таблица 3 - Шкала для оценки отклонений состояния рыб от условий нормы

Балл	Величина показателя стабильности развития рыб (ЧАПП)	Качество воды
1	До 0,30	Условно нормальное
2	0,30-0,34	Начальные (незначительные) отклонения от нормы
3	0,35-0,39	Средний уровень отклонений от нормы
4	0,40-0,44	Существенные (значительные) отклонения от нормы
5	0,44 и выше	Критическое состояние

Для некоторых гидрохимических показателей превышающим ПДКРХ и наиболее влияющих на состояние водных экосистем был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона в зависимости от балла оценки качества воды по ЧАПП серебряного карася. Формула расчета коэффициента корреляции Пирсона (Лакин Г.Ф., 1990) (3):

$$r = \frac{\sum[(X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})]}{\sqrt{[\sum(X_i - \bar{X})^2 * \sum(Y_i - \bar{Y})^2]}} \quad (3)$$

где: X_i , Y_i — значения переменных X и Y соответственно; \bar{X} , \bar{Y} — средние значения переменных X и Y .

Метод цитометрического анализа площади ядер эритроцитов:

Одним из косвенных и достаточно достоверных способов определения уровня плоидности считается анализ площади ядер эритроцитов (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).

Для измерения площади ядер эритроцитов (ПЯЭ) у особей в живом состоянии отбирался образец артериальной крови с дальнейшей фиксацией и окраской ядер эритроцитов.

Для минимизации стресса после лова рыбы сразу переносились в ведро с водой из водоёма в соотношении 1:10, содержащей релаксирующую концентрацию анестетика (гвоздичное масло - 3 капли на 1 л), далее проводилась аэрация во время транспортировки особей к месту проведения анализа. Кровь отбиралась из сердца шприцом с инъекционной иглой, которая наносилась на покровные стекла и далее с помощью фиксатора-красителя (0,3 % раствор сухого красителя эозин метиленовый синий по Май-Грюнвальду в метаноле) окрашивались, затем излишки красителя удалялись дистиллированной водой. После фиксации мазки крови высушивались на воздухе и далее анализировались.

Цитогенетический анализ проведен микроскопическим способом с применением окуляра 100X и иммерсионного масла. Измерения ядер эритроцитов выполнены в лицензионной версии программы Levenhuk Lite. Представленные снимки (рисунок 7) имеют максимальное разрешение 3264×2448 пикселей (8 Мп).

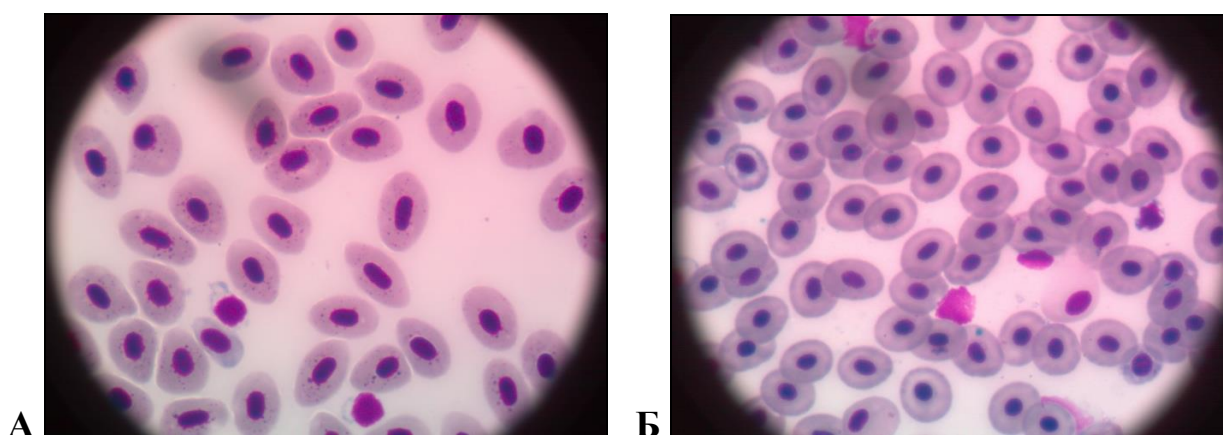


Рисунок 7 - Эритроциты триплоида (А) и диплоида (Б)

C. gibelio из оз. Кривое

Площадь ядра эритроцита определяли по формуле площади эллипса с учетом измерений длины и ширины эритроцита (Янкова Н.В., 2006). Для статистической достоверности определения ПЯЭ число измеренных эритроцитов у каждой особи составило 20 случайных экземпляров.

Распределение особей на диплоидов и триплоидов с учетом ПЯЭ осуществлено на основании сведений о разделении определённых размеров ПЯЭ у диплоидов и триплоидов (Абраменко М.И., 1997). Например, по материалам Н.Б. Черфас (1968), ПЯЭ диплоидов составляла $50,2 \text{ мкм}^2$, а у триплоидов – $71,6 \text{ мкм}^2$, а по данным М.И. Абраменко с соавторами (Абраменко М.И. и др., 1997; Абраменко М.И., 2003) ПЯЭ диплоидов составило $51,0 \pm 11,0 \text{ мкм}^2$, у триплоидов $79,4 \pm 12,3 \text{ мкм}^2$. В работе Н.В. Янковой (2006) в некоторых озерах междуречья Тобол-Тавда к диплоидам были отнесены особи, у которых средняя величина ПЯЭ была менее $62,0 \text{ мкм}^2$, а к триплоидам - более $67,1 \text{ мкм}^2$. В данном исследовании размеры ПЯЭ серебряных карасей распределились подобным образом (приложение 5, таблица 3). Статистический анализ проведен с использованием пакета программ Microsoft Excel-2016 с учетом общепринятых рекомендаций (Лакин Г.Ф., 1990).

Метод генетического анализа контрольного района мтДНК рыб:

Выделение и анализ митохондриальной ДНК проводили из плавников рыб, предварительно зафиксированных в 80-96% этиловом спирте, при помощи набора D-cells для выделения ДНК из клеток животных и бактерий (Biolabmix) в соответствии с протоколом производителя, предварительно измельчив плавники при помощи стерильных ножниц.

Фрагмент контрольного района мтДНК амплифицировали набором «БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color» (Biolabmix) с использованием следующих праймеров: L15923 (5'-ТТАААГСАТСГГТСТТГТАА3') и H16150 (5'-GCCCTGAAАТАGGAАССАGА3') (Takada M. и др., 2010).

Очистка ПЦР-продуктов из смеси проводилась с использованием реагентов ExoSAP-IT (Applied Biosystems). Секвензную реакцию проводили в амплификаторе, с использованием реагентов BigDye™ Terminators v1.1 (Applied Biosystems) согласно следующему температурному профилю: первичная денатурация (1 цикл) – 96 °С (4 мин); 40 циклов ((денатурация – 98 °С (10 сек), отжиг праймеров – 57 °С (10 сек), элонгация – 60 °С (4 мин)); деактивация – 96 °С (3 мин); хранение – 4 °С (∞). Продукт реакции очищали с использованием BigDye XTerminator Purification Kit (Thermo Fisher Scientific). Секвенирование очищенной смеси ДНК проводили с использованием капиллярного секвенатора 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems).

Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагмента контрольного района мтДНК серебряного карася длиной 460 пн (позиции 15589–16017 на референсном митохондриальном геноме – GenBank KT756205.1) выполняли с использованием алгоритма MAFFT v7.245 (Multiple Alignment using Fast Fourier Transform) в программном обеспечении Geneious v 10.0.9 (Kato K. et al., 2013; Kearse M. et al., 2012; Takada M. и др., 2010).

Для реконструкции филогенетических взаимоотношений использовали метод максимального правдоподобия в программном обеспечении IQ-TREE 3 (Wong M. et al., 2025). Визуализацию проводили в веб-интерфейсе iTOL v6 (Letunic I. et al., 2024). Анализ взаимоотношений между гаплотипами проводили с помощью программы Haplotype Viewer (Stamatakis A., 2014), используя топологию филогенетического древа, построенного по методу максимального правдоподобия. Популяционный анализ проводили в программном обеспечении DnaSP 6.12 (Librado P., 2009).

Метод морфологического анализа меристических признаков рыб:

Методика исследований внутрипопуляционных групп карповых рыб основана на сравнительном анализе частотного проявления счетных морфологических признаков, характеризующихся высокой наследственностью и ранним проявлением в онтогенезе (Макоедов А.Н. и др., 1999; Никольский Г.В., 1974; Павлов Д.А., 2007; Пак И.В., 2005). Также известно, что по данным показателям, возможно, оценить степень генетической общности популяций (Кирпичников В.С., 1987). Однако исследований включающих в морфологический анализ не только 12 меристических признаков («классический набор»), а также количество сейсмоденситометрических каналов (ССК) на костях головы и число позвонков в разных отделах позвоночника не достаточно.

В данном исследовании для каждой популяции проанализированы 19 меристических признаков, таких как: количество колючих лучей в спинном плавнике (Dк); ветвистых лучей в спинном плавнике (Dв); колючих лучей в анальном плавнике (Aк); ветвистых лучей в анальном плавнике (Aв); тычинок на первой жаберной дуге (Sp.br.); прободенных чешуй (l.l.); лучей в грудном плавнике (Pв); лучей в брюшном плавнике (Vв); общее число чешуй в боковой линии (l.l.общ.); количество рядов чешуй над боковой линией (l.l.над) и под боковой линией – (l.l.под); общее число позвонков в позвоночнике (Vo); число позвонков в туловищном отделе (Va), в переходном отделе (Vi) и в хвостовом отделе включая уростиль (Vс+ ст); количество однорядных глоточных зубов (dentes); также ССК, расположенных на трех парных костях головы - praeoperculum (pop), dentale (dn), frontale (f) (Зиновьев Е.А. и др., 2003; Макоедов А.Н. и др., 1999; Монахов С.П. и др., 2020; Павлов Д.А., 2022; Пак И.В., 2005; Правдин И.Ф., 1966; Романов В.И., 2012; Ядренкина Е.Н., 2011; Янкова Н.В., 2006).

Перед проведением анализа костей черепа и позвоночника ихтиологический материал подвергался термической обработке паром для

более удобного освобождения костей от мягких тканей. Подсчет ССК проводили на трех парных костях черепа представленных на рисунке 8.

Исследованию сейсмодатчиков каналов на трех парных костях черепа рыб подверглись все выборки серебряного карася и золотого карася, обитающих в исследуемых водоемах.

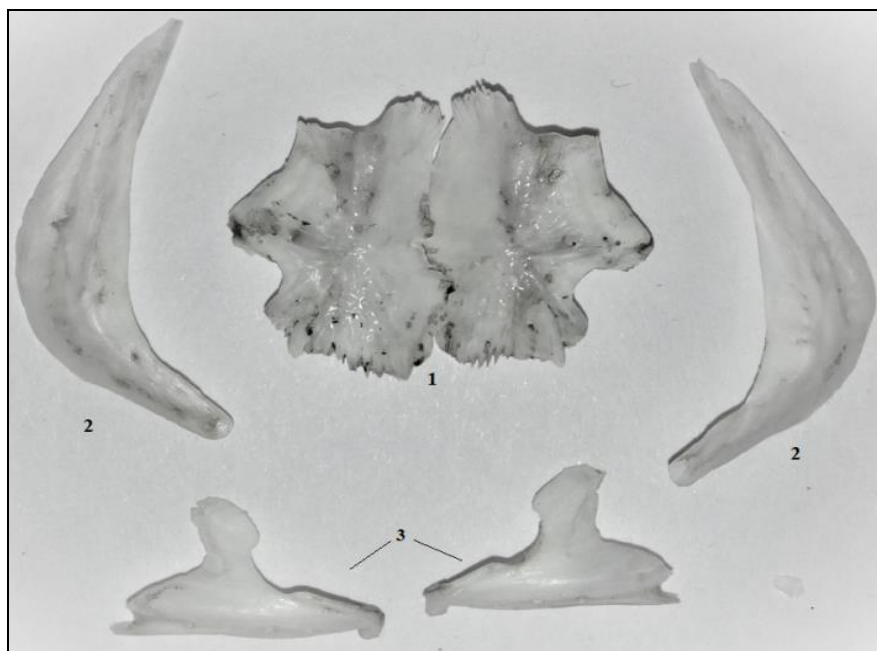


Рисунок 8 - Парные кости черепа *C.gibelio* из оз. Кривое, где:
1- *preoperculum*, 2- *frontale*, 3- *dentale*

В качестве дискретных меристических признаков позвоночника использовалось число позвонков в каждом отделе, включая уростиль (рисунок 9).

Задние позвонки туловищного отдела у карповых отличаются от типичных туловищных наличием парапофизов, срастающихся с их телами и от хвостовых – отсутствием нижнего остистого отростка – это так называемый переходный отдел, выделяющийся наибольшим числом аномалий (Ядренкина Е.Н. и др., 2005). Обычно отдел охватывает 3-4 позвонков двух типов: тип А – парапофизы срастаются, образуя костную перемычку под гемальным каналом, тип Л – не срастаются (рисунок 9).

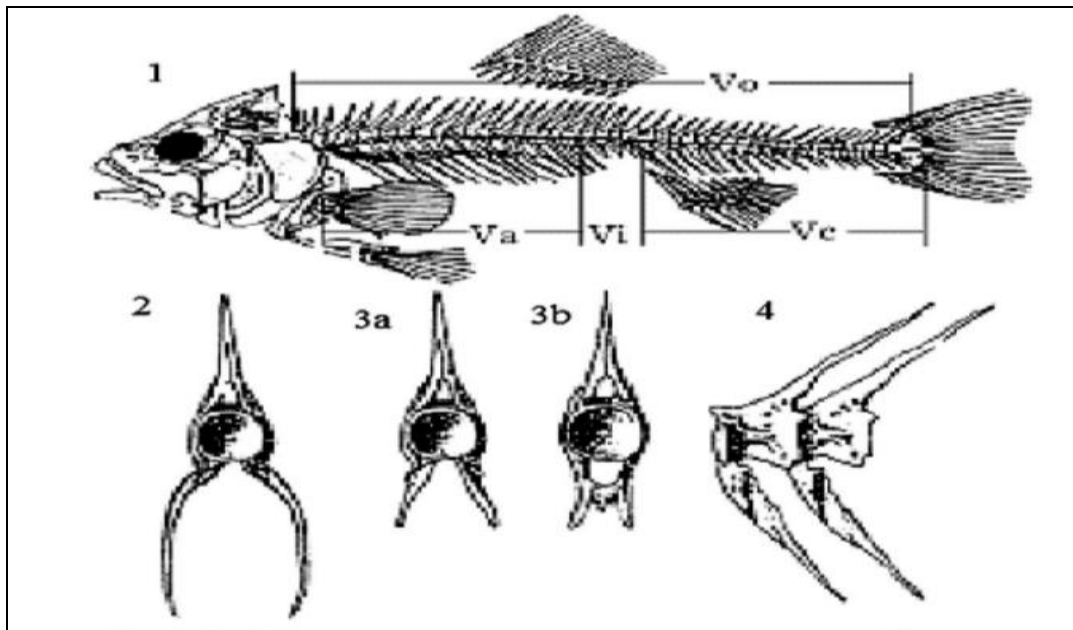


Рисунок 9 - Остеометрические признаки карповых рыб:

1 – число позвонков в различных отделах осевого скелета – туловищном (Va), переходном (Vi) и хвостовом (Vc), общего числа позвонков (Vo); 2 – внешний вид позвонков туловищного отдела, 3а – внешний вид позвонков переходного отдела по типу «Л»; 3b – внешний вид позвонков по типу «А»; 4 – внешний вид позвонков хвостового отдела (Ядренкина Е.Н. и др., 2005)

Статистическая обработка полученных данных велась с расчетом среднего значения, стандартного отклонения (σ) (4), ошибки средней (mX) (5), коэффициента вариации (CV) (6) (Лакин Г.Ф., 1990; Плохинский Н.А., 1978). Анализ проведен с использованием пакета программы «Excel-2016».

$$\sigma = \sqrt{(\sum(x - \bar{x})^2 / (n - 1))} \quad (4)$$

где: σ — стандартное отклонение выборки; x — каждое значение в выборке; \bar{x} — среднее арифметическое выборки; n — размер выборки.

$$mX = \sigma / \sqrt{n} \quad (5)$$

где: mX — стандартная ошибка среднего; σ — стандартное отклонение генеральной совокупности; n — размер выборки.

$$CV = (\sigma / \mu) \times 100\% \quad (6)$$

где: CV — коэффициент вариации; σ — стандартное отклонение, показывающее разброс данных; μ — среднее арифметическое значение выборки.

Контроль нормальности распределения признаков проведен с применением критерия Колмогорова-Смирнова, т.к. меристические признаки непараметрические и их распределение отличается от нормального, то для сравнения средних значений применяли U-критерий Манна-Уитни ($p \leq 0,05$) (Лакин Г.Ф., 1990).

Оценка общности популяций серебряного карася из четырех гидрологически различающихся водоёмов 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. В дискриминантном анализе использовались все 19 показателей меристических признаков с учетом билатерального распределения, а также был включен показатель ПЯЭ. Количество дискриминантных функций было ограничено двумя (LDA1 и LDA2) для последующей визуализации.

2.3 Гидрохимический анализ исследуемых водоемов

Результаты гидрохимического анализа проб поверхностной воды из четырех исследованных водоемов представлены в таблице 4 и приложениях 1 - 4.

Таблица 4 - Гидрохимические показатели воды

Наименование компонентов, единица измерения	р. Тура	р. Ница	оз. Кривое	оз. Среднее	Нормативный документ
Водородный показатель, ед. рН	6,24	8,7	6,38	6,52	РД 52.24.495-2017
Азот аммонийный, мг/дм ³	1,00	0,14	0,33	0,61	ПНД Ф 14.1:2:4.262-10
Азот нитритный, мг/дм ³	0,009	<0,02	<0,006	<0,006	ПНД Ф 14.1:2:4.3-95
Азот нитратный, мг/дм ³	0,24	0,154	<0,1	0,15	ПНД Ф 14.1:2:4.4-95
Фосфат-ион, мг/дм ³	0,21	0,31	0,16	0,60	ПНД Ф 14.1:2:4.112-97
Железо общее, мг/дм ³	1,09	0,62	0,86	1,74	ПНД Ф 14.1:2:4.50-96
БПК ₅ , мгО ₂ /дм ³	1,40	4,7	2,70	3,85	ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97
Растворенный кислород, мг/дм ³	4,80	10,74	11,00	15,30	РД 52.24.419-2019
Окисляемость перманганатная, мг/дм ³	25,13	9,9	11,54	21,76	ПНД Ф 14.1:24.154-99
Жесткость общая, мг/дм ³	1,20	3,78	1,50	1,30	ПНД Ф 14.1:2:3.98-97
Гидрокарбонаты, мг/дм ³	61,02	183,0	97,63	109,84	РД 52.24.493-2020
Сульфат-ион, мг/дм ³	4,80	8,64	3,84	4,80	ПНД Ф 14.1:2:3.108-97
Хлорид-ион, мг/дм ³	<10,0 (8,51)	32,2	<10,0 (7,50)	<10,0 (4,25)	ПНД Ф 14.1:2:3.96-97
Кальций, мг/дм ³	16,03	41,6	16,03	18,04	РД 52.24.403-2018
Магний, мг/дм ³	4,86	20,7	8,61	4,86	Расчетный метод
Натрий + калий, мг/дм ³	3,50	22,7	47,51	31,51	Расчетный метод
Сумма ионов, мг/дм ³	115,74	308,84	226,32	141,79	Расчетный метод
Цветность, °цветности	115	73	40	100	РД 52.24.497-2019

Согласно полученным данным, классификация воды по химическому составу в р. Тура: класс гидрокарбонатный, группа кальциевая, тип первый (маломинерализованная), водородный показатель (рН) равен 6,24 ед. рН (нейтральная). Небольшое повышение перманганатной окисляемости в р. Тура (25,13 мг/дм³) и высокий уровень цветности (115° цветности), могут обосновываться повышенным наличием растительности, разложением

органических остатков, а также возможно стоком с земель сельскохозяйственного значения.

Низкий уровень БПК₅ (менее 2 мгО₂/дм³) говорит о том, что в воде присутствует умеренное количество органических веществ, вероятно, экосистема не испытывает серьезного стресса от загрязнения. Азот аммонийный в воде из р. Тура составил 1,0 мг/дм³, что характеризует данный водоем как мезотрофный.

Вода в р. Ница классифицируется как: гидрокарбонатного класса, кальциевой группы, второго типа (с малой и умеренной минерализацией). В пробах из данной реки зафиксировано небольшое повышение уровня рН (до 8,7) и БПК₅, что явилось наиболее высоким по сравнению с другими исследованными водоемами. Вероятно, это отражает наличие в воде активной микрофлоры, также органических веществ и растительности в летний период.

Гидрохимический анализ воды из оз. Кривое (2018) определил гидрокарбонатный класс, натриевой группы, первого типа, нейтральная. В данном водоеме зафиксировано наиболее высокое содержание ионов натрия и калия (47,51 мг/дм³), но в целом сумма ионов соответствует маломинерализованному типу. Данные ионы могут поступать в водоем из естественных источников, таких как грунтовые воды, минералы и почвы, а также с применением удобрений в сельском хозяйстве, которые содержат натрий и калий. Значения БПК₅ и азота аммонийного (2,70 мгО₂/дм³ и 0,33 мг/дм³ соответственно) в данном водоеме уступают только показателям в оз. Среднее (3,85 мгО₂/дм³ и 0,61 мг/дм³), что может отражать застойность воды в озерных экосистемах.

По техническим причинам, гидрохимический анализ воды из оз. Кривое проведен только во время сбора второй выборки серебряного карася в 2018 году. В связи с этим нет возможности сравнить показатели за 2016 и 2018 года.

В оз. Среднем классификация воды следующая: класс гидрокарбонатный, группа натриевая, I-го типа (маломинерализованная), рН = 6,52 ед. рН (нейтральная). Обнаружено небольшое превышение ПДК для водоемов рыбохозяйственного назначения по четырем показателям: БПК₅, фосфат-ион, азот аммонийный, общее железо. Во время летнего вегетационного периода активный рост растений и повышение температуры приводят к увеличению разложения органических веществ, что может способствовать повышению концентраций вышеописанных показателей. Это также может свидетельствовать о дополнительном окислении и уменьшении уровня растворенного кислорода. Обнаруженные превышения ПДК по указанным параметрам могут быть результатом комплексного влияния органических веществ в воде и процессов эвтрофикации, а также свидетельствовать о заморности водоема.

При сопоставлении данных было отмечена тенденция к понижению и повышению некоторых значений в исследованных водоемах, вероятно влияющих на качество воды (рисунки 10 и 11).

Антропогенное воздействие в местах сбора материала в основном связано с сельским хозяйством и расположением сельских населенных пунктов. Однако 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, высокие уровни перманганатной окисляемости и цветности в р. Тура требуют внимания, так как это может указывать на определенные экологические проблемы, особенно в летний период.

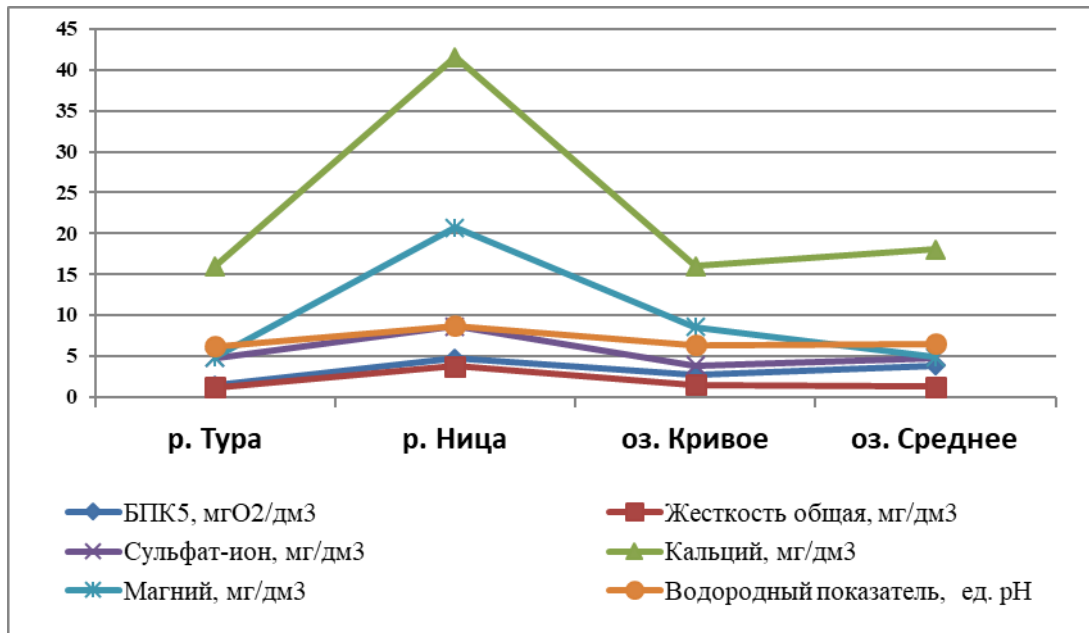


Рисунок 10 - Гидрохимические показатели (БПК₅, сульфат-ион, магний, кальций, жесткость общая, рН) со схожим общим содержанием в исследованных пробах воды

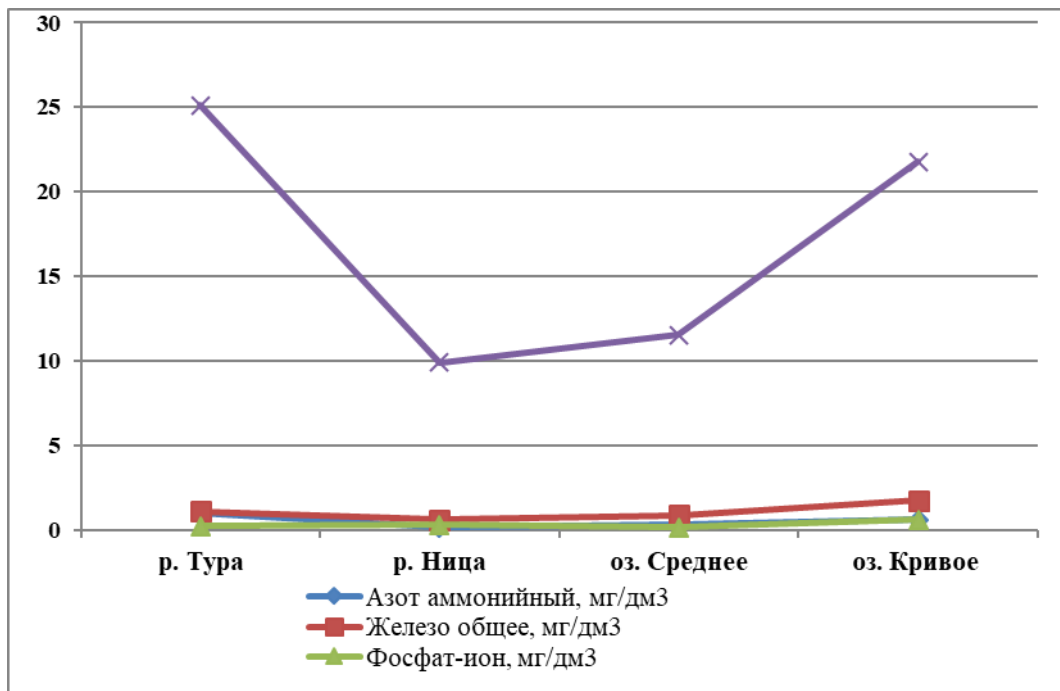


Рисунок 11 - Гидрохимические показатели (азот аммонийный, железо общее, фосфат-ион, перманганатная окисляемость) со схожей картиной общего содержания и распределения между водными объектами

Водоёмы Кривое и Среднее характеризуются, как заморные. В оз. Среднее (гидрологически обособленное) обнаружены превышения ПДК по четырем параметрам (фосфат-ион, азот аммонийный, общее железо, перманганатная окисляемость) действительно могут быть результатом комплексного влияния органических веществ в воде и процессов эвтрофикации, что влияет на условия обитания рыб и может формировать стрессовые условия.

В разделе 2.5 данной работы приведено соотнесение значений некоторых гидрохимических показателей (фосфат-ион, азот аммонийный, общее железо, перманганатная окисляемость) поверхностной воды из четырех исследованных водоёмов к баллу оценки качества воды по ЧАПП серебряного карася, а также рассчитан коэффициент корреляции Пирсона.

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

Общая размерная, половая и возрастная характеристика исследованных выборок из популяций серебряного и золотого карасей Слободо-Туринского района бассейна реки Тура представлена в таблице 5 и приложении 5, таблица 1.

Промысловая длина особей серебряного карася во всех выборках варьировала от 8,2 до 27,0 см. Наиболее крупные особи пойманы в оз. Кривое (2018), где средний показатель промысловой длины составил $24,0 \pm 0,3$ см, а массы – $500,0 \pm 11,2$ г. Самые мелкие особи серебряного карася пойманы в оз. Среднее, длина которых составляла от 8,2 см при массе 20,0 г до 15,4 – 150,0 г.

Таблица 5 - Общие размерные, возрастные и половые характеристика
выборки серебряного и золотого 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

C. gibelio – вид с неустойчивым генетическим механизмом определения пола, что обуславливает возможность появления самцов в однополых женских популяциях данного вида (Абраменко М.И., 1997; Апаликова О.В., 2008; Васильева Е.Д. и др., 2005; Вехов Д.А., 2013; Горюнова А.И. и др., 2017). На изменения в половой структуре могут влиять: гормональные процессы, как в раннем онтогенезе, так и у взрослых особей; заимствования самками серебряного карася мужских генов определения пола в результате их гибридизации с близкородственными видами рыб (золотым карасем, карпом), а также неблагоприятные условия среды (Абраменко М.И., 1997; Абраменко М.И., 2003; Апаликова О.В. и др., 2011; Павлов Д.А., 2022; Подлесных А.В. и др., 2012; Hanfling V. et al., 2005; Haynes G.D, et al., 2012; Tapkir S, et al., 2023; Wouters J. et al., 2012).

Существуют данные о формировании двух полов с преобладанием самцов в популяциях серебряного карася при ухудшении экологических условий и усилении антропогенного влияния на экосистему. Соотношение полов в выборках серебряного карася является важным показателем, свидетельствующим о преобладающем типе размножения популяции (половом или гиногенетическом) и адапционных механизмах вида к условиям среды (Абраменко М.И., 1997; Абраменко М.И., 2003; Апаликова О.В., 2008; Горлачева Е.П. и др., 2017; Подушка С.Б., 2004; Янкова Н.В., 2006).

Соотношение самок и самцов в выборках серебряного карася во время проведения исследования было следующее: в р. Тура – 3:1 (74/26 %) , в р. Ница – 1:1 (43/57 %), в оз. Кривое (2016)– 3:1 (77/23 %), оз. Кривое (2018) – 1:1 (52/48 %), в оз. Среднее – 5:1 (83/17 %). Гермафродитные особи в выборках не обнаружены. Доля самцов во всех выборках варьировала от 17 до 57 %. Наименьшее количество самцов обнаружено в выборке из оз. Среднее, которое исторически долговременно изолировано от поймы р. Туры, и вероятно отражает преимущественно гиногенетический способ размножения внутри популяции. Сходное соотношение полов (1:1) наблюдалось в водоемах р. Ница и оз. Кривое, которые регулярно соединяются с поймой р. Тура во время паводков.

Для более полного понимания преимущественного способа размножения в популяциях серебряного карася проведено распределение особей по плоидности (раздел 2.6.1).

Исследованная выборка *C. carassius* (100 экз.) состояла из 52 самок и 48 самцов (соотношение близкое к 1:1). 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 кверху. У выловленных особей имелось темное пятно у основания хвостового плавника (рисунок 6 (Б)). Данные характеристики соответствуют описанию низкотелой карликовой формы *C. carassius morpha humilis* Heckel, 1840 обитающей в мелких заморных водоемах (Берг Л.С., 1949; Котегов Б.Г., 2017). Возраст особей в выборке был представлен четырьмя группами от 5+ до 8+ (приложение 5, таблица 1). Младшие возрастные группы в период сбора материала не были выловлены. Средний возраст золотого карася в выборке составил 7+.

В оз. Среднее при симпатическом обитании двух видов карасей (серебряного и золотого) не наблюдалось существенного доминирования ни одного из видов по размерам (таблица 5 и приложение 5, таблица 1), что вероятно связано с экологическими условиями обитания.

2.5 Анализ флуктуирующей асимметрии, как показателя стабильности развития популяций рыб в разных экологических условиях

По литературным данным уровень флуктуирующей асимметрии (ФА) служит индикатором условий обитания популяции (Захаров В.М., 1981; Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Котегов Б.Г., 2015; Янкова Н.В., 2006; Nunes V.C.S. et al., 2022). Низкая ФА обычно соответствует оптимальной среде обитания вида, а более высокие значения — стрессовой (например: периферия ареала, загрязнение, интродукция). В связи с этим особый интерес представляет изучение серебряного карася, т.к. данный вид известен выживанием в экстремальных условиях среды, и сравнение величины ФА для его популяций может дать понимание адаптивных возможностей вида и биоиндикационную характеристику водного объекта

(Захаров В.М. и др., 2019; Пескова Т.Ю. и др., 2013; Янкова Н.В., 2006; Nunes V.C.S. et al., 2022).

В данном исследовании серебряный карась был пойман во всех четырех водоемах исследования, а золотой карась только в одном водоеме (оз. Среднее), соответственно оценка качества воды была проведена по показателям серебряного карася.

В литературе величина дисперсии ФА сравнивается с величиной общей фенотипической дисперсии или сокращенно ОФД (Захаров В.М., 1981; Захаров В.М., 1987; Янкова Н.В., 2006). В этом случае оценивается дисперсия суммы значений признака слева и справа (ОФД) и дисперсия их разности (дисперсия ФА). ФА является негенетической составляющей ОФД, и поэтому может служить также косвенным показателем генетической обусловленности изменчивости (Захаров В.М., 1987). Чем более устойчив и генетически детерминирован признак, тем больше вклад ФА в ОФД (Янкова Н.В., 2006).

Результаты дисперсионного анализа флуктуирующей асимметрии по 10 меристическим признакам в выборках серебряного карася из разнотипных по гидрологии водоемов представлены на рисунке 12 и приложении 5, таблица 2.

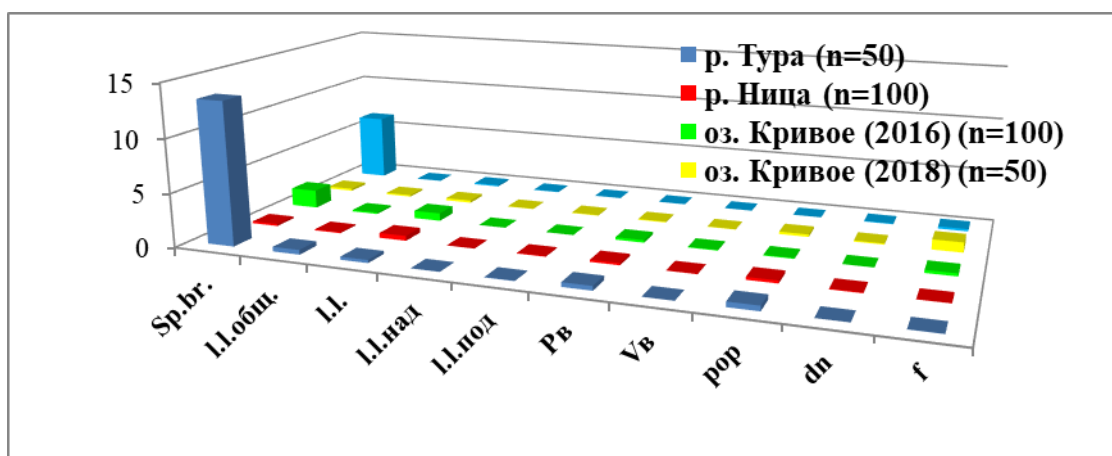


Рисунок 12 – Распределение дисперсии флуктуирующей асимметрии на признак в выборках серебряного карася из исследованных водоемов

Наибольший разброс значений дисперсии ФА во всех выборках был определен для признака числа жаберных тычинок (Sp.br.), 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.

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 *por* (0,47 – р. Тура) и *f* (0,95 – оз. Кривое, 2018).

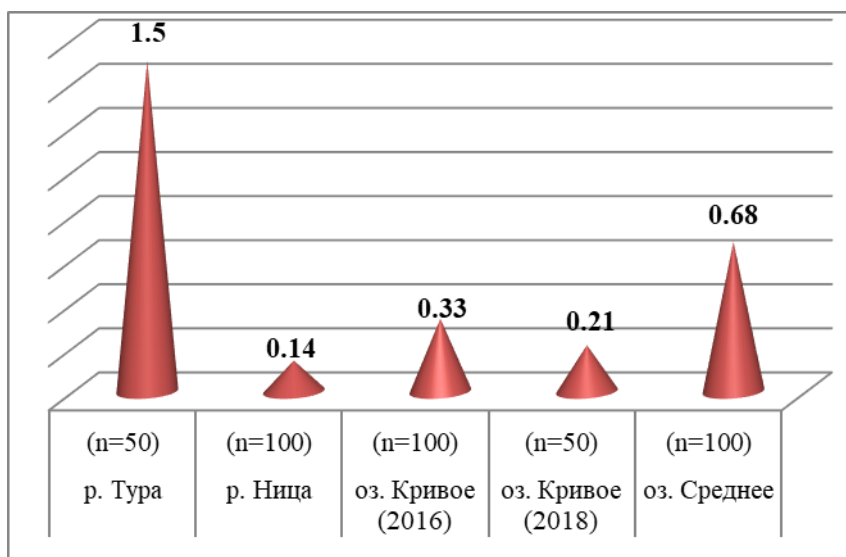


Рисунок 13 – Среднее значение дисперсии флуктуирующей асимметрии в исследованных выборках серебряного карася

Наибольший уровень средней дисперсии ФА в выборках выявлен в р. Тура (рисунок 13), 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 оз. Среднее, где наибольший вклад также внес признак Sp.br., где зафиксированна эвтрофикация. 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 14).

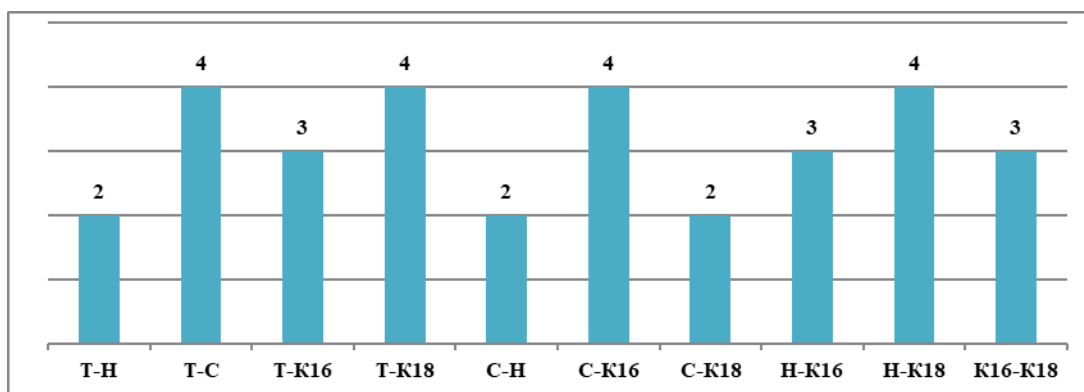


Рисунок 14 - Количество достоверных различий дисперсии флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков между исследованными выборками серебряного карася, где: Т – р. Тура, Н – р. Ница, С – оз. Среднее, К16 – оз Кривое (2016), К18 – оз. Кривое (2018)

Достоверные различия дисперсии ФА по 4 признакам зафиксированы при попарном сравнении оз. Среднее с оз. Кривое (2016) и р. Тура, а также между р. Ница и р. Ница с оз. Кривое (2018). Количество различий между р. Тура и р. Ница с оз. Кривое (2018) возросло на 1 признак по сравнению с

выборкой из данного водоема в 2016 году. Также выборки из оз. Кривое в 2016 и 2018 году различаются по дисперсии ФА на три морфологических признака. По двум морфологическим признакам различается дисперсия ФА в водоемах Тура/Ница, Среднее/Ница и Среднее/Кривое 2018. Наиболее схожие варианты отношений между выборками отмечены для рек Туры и Ницы 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).

Среднее значение рассчитанной общей фенотипической дисперсии (ОФД) на признак в выборках серебряного карася из исследованных водоемов варьировала в диапазоне от 3,28 (оз. Кривое, 2018) до 9,4 (р. Тура) (приложение 5, таблица 2). Наибольшей средней величиной ОФД, как и при анализе дисперсии ФА, характеризуется выборка из р. Тура. Наименьшее среднее значение ОФД зафиксированно в оз. Кривое (2018). А наименьшее среднее значение дисперсии ФА отмечено для выборки из р. Ница, что характеризует данный водоем как акваторию с наиболее благоприятными условиями обитания для серебряного карася.

Результаты оценки гомеостаза серебряного карася из четырех водоемов по показателю частоты асимметричного проявления признаков приведены в таблице 6.

В оз. Среднее наибольшая доля особей с асимметричными признаками пришлась на группу рыб возрастом 5+ (44%). В реках Тура и Ница максимальные значения количества асимметричных признаков на особь (78 и 79%) обнаружены для особей серебряного карася в возрасте 6+ и 7+.

Таблица 6 - Частота асимметричного проявления признаков у разновозрастных представителей серебряного карася в районе исследования

Водоем	Возраст	Число особей в выборке, асимметричных по числу признаков (%)	Среднее значение ЧАПП± mX для выборки	Балл - качество воды*
оз. Среднее	4+	37	0,40±0,02	4 – значительные отклонения от нормы
	5+	44		
	6+	16		
	7+	3		
Оз. Кривое (2016)	2+	1	0,37±0,02	3 – средний уровень отклонений от нормы
	3+	41		
	4+	41		
	5+	12		
	6+	2		
	7+	1		
	8+	2		
Оз. Кривое (2018)	3+	2	0,41±0,02	4 – значительные отклонения от нормы
	4+	8		
	5+	42		
	6+	32		
	7+	14		
	8+	2		
р. Тура	5+	14	0,35±0,02	3 – средний уровень отклонений от нормы
	6+	34		
	7+	44		
	8+	8		
р. Ница	5+	13	0,22±0,01	1 – условно нормальное
	6+	52		
	7+	27		
	8+	8		

Примечание: mX - ошибка среднего, * - оценка согласно нормативного документа «Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003».

В оз. Кривое (2016) наибольшая доля асимметричных особей пришлась на возрастные группы 3+ и 4+ (в сумме 82%). Спустя два года в 2018 г. выборке из этого водоема наибольшая доля асимметричных особей пришла на возраст 5+ и 6+ (74%), что хорошо согласуется между собой и подтверждает качество сделанных измерений.

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 и превышающих ПДКРХ (рисунок 15), можно увидеть зависимость с повышением значений.

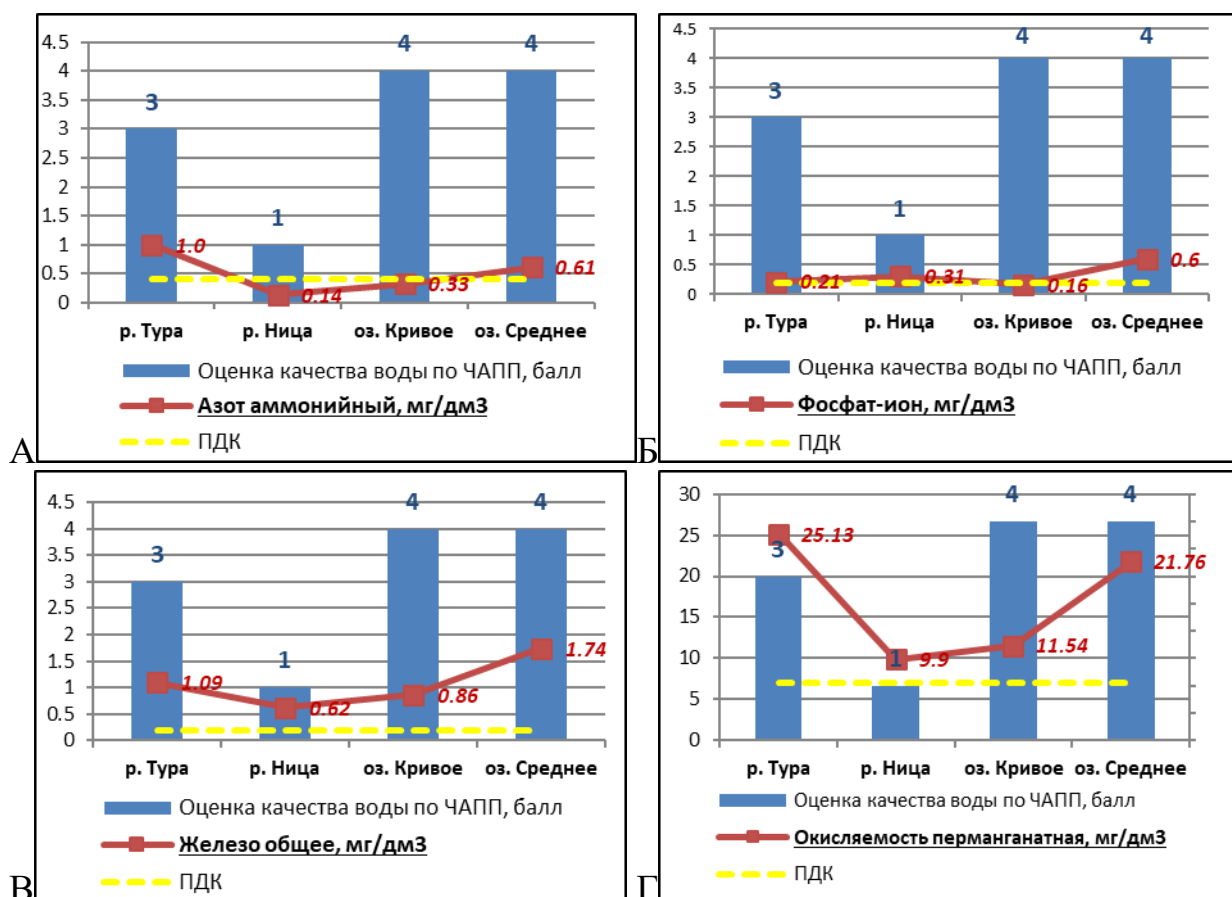


Рисунок 15 – Оценка качества воды по ЧАПП для серебряного карася в сравнении с распределением некоторых гидрохимических показателей воды в исследованных водоемах, где: А – азот аммонийный, Б – фосфат-ион, В – общее железо, Г – перманганатная окисляемость

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

По данным четырех гидрохимических показателей (азот аммонийный, фосфат-ион, железо общее, окисляемость перманганатная) и балом оценки качества воды по показателям асимметрии серебряного карася был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона (таблица 7).

Таблица 7 - Коэффициент корреляции некоторых гидрохимических показателей с балом оценки качества воды по ЧАПШ серебряного карася

Гидрохимический показатель	Коэффициент корреляции (r) с балом оценки качества воды	Общепринятая интерпретация
Азот аммонийный, мг/дм ³	0,42	0,3≤ r ≤0,5 — умеренная корреляция
Фосфат-ион, мг/дм ³	0,17	r <0,3 — слабая корреляция
Железо общее, мг/дм ³	0,66	r >0,5 — заметная/сильная корреляция
Окисляемость перманганатная, мг/дм ³	0,42	0,3≤ r ≤0,5 — умеренная корреляция

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.

2.6 Генетические особенности популяций серебряного и золотого карасей в районе исследования

2.6.1 Цитогенетическая структура популяций

Соотношение полов и генотипов в популяции, а также распределение особей по размерным и возрастным группам и изменения в половой и генетической структуре в процессе размножения, различаются у разных видов рыб. Данные характеристики, обыкновенно, отражают специфику влияния окружающей среды на популяций данного вида (Алдохин А.С. и др., 2012; Алтухов Ю.П., 2003; Берендеев С.Ф., 2006; Иванов А.А., 2011; Котегов Б.Г., 2018; Макоедов А.Н. и др., 1999; Михеев В.А., 2006; Никольский Г.В., 1974; Никольский Г.В., 1980; Пак И.В., 2005; Ядренкина Е.Н., 2011).

Цитогенетическая структура и половой состав популяций серебряного карася, обитающих в разнотипных по гидрологическому режиму водоемах бассейна реки Тура, представлен в таблице 8 и приложении 5, таблица 3.

В выборках из р. Тура, р. Ница, оз. Кривое (2016), оз. Среднее наблюдается преобладание доли диплоидов. Высокое количество триплоидных особей было обнаружено в р. Тура (30%) и в оз. Среднее (20%). В реке Ница и озеро Кривое (2016) доля триплоидов не превысила 5% от общего числа выборки. В выборке из оз. Кривое в 2018 г. 58% особей определены как триплоиды. В водоемах р. Тура, оз. Кривое (2018), оз. Среднее были обнаружены триплоидные самцы, что подтверждает

правильность примененного метода определения ploидности для особей серебряного карася (Абраменко М.И., 1997; Янкова Н.В., 2006; Boron A., 1994; Haynes G.D. et al., 2012).

Таблица 8 - Цитогенетическая структура с учётом половых групп в локальных популяциях серебряного карася

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

Общее распределение особей по ploидности в выборках серебряного карася, обитающих в разнотипных водоемах бассейна реки Тура, представлено на рисунке 16.

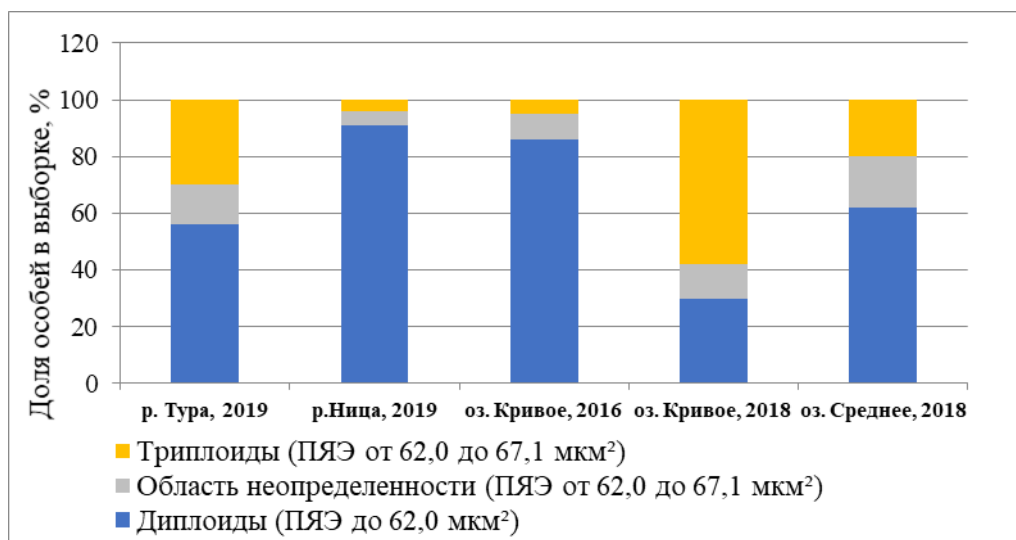


Рисунок 16 - Распределение особей по ploидности в исследуемых выборках серебряного карася

Соотношение диплоидной (ПЯЭ от 30 до 62 мкм²), и триплоидной (ПЯЭ свыше 67,1 мкм²) форм серебряного карася могут отражать преимущественный способ размножения в популяциях (половой или гиногенетический соответственно) (Янкова Н.В., 2006).

В выборках плоидность распределилась следующим образом: в р. Тура — 2:1, в р. Ница — 19:1, в оз. Кривое (2016 год) — 17:1, в оз. Кривое (2018 год) — 1:2, а в оз. Среднее — 3:1. Все выборки из исследуемых водоемов продемонстрировали наличие особей в области неопределенности ПЯЭ (от 62,0 мкм² до 67,1 мкм²) (Битнер М.И. и др., 2023).

В озере Среднее было обнаружено высокое количество триплоидных особей (20 экземпляров), что может свидетельствовать о половом размножении в популяции и отражать наличие инвазивной формы серебряного карася из р. Амур. Также в популяции серебряного карася из реки Тура было определено относительно высокая доля триплоидов (15 экземпляров или 30%). В реках Ница и в озере Кривое (2016 год) доля триплоидов не превышала 5% от общего числа выборки, что тоже символизирует о двуполом размножении в этих популяциях. В целом в исследованных водоемах преобладает диплоидная форма серебряного карася.

В период с 2016 по 2018 годы в половой и генетической структуре озера Кривое, основываясь на результатах исследованных выборок, произошла перестройка с преимущественно диплоидной формы на триплоидную.

Общее распределение диплоидных и триплоидных форм в исследованных популяциях серебряного карася из р. Тура, р. Ница, оз. Кривое (2016), оз. Среднее по площади ядер эритроцитов представлено на рисунке 17.

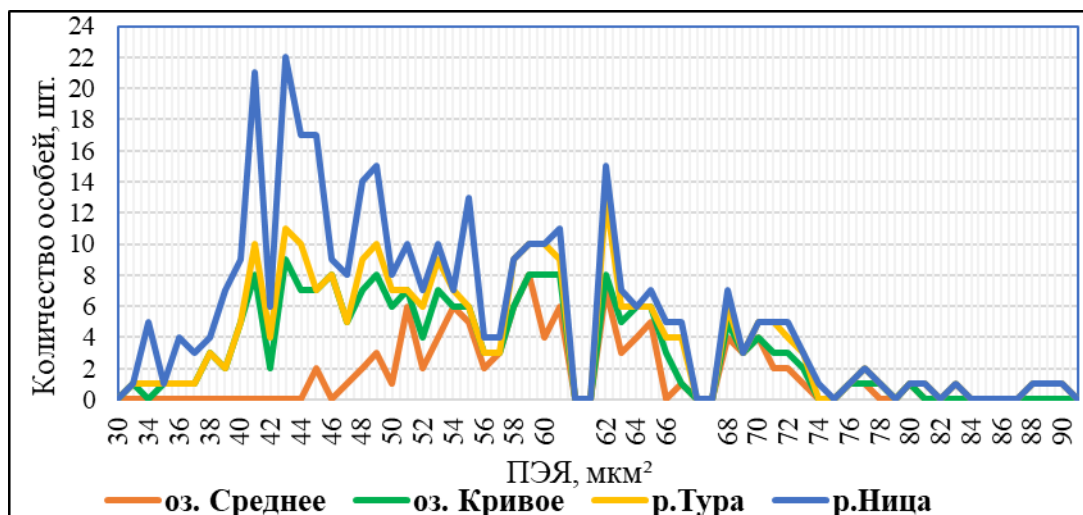


Рисунок 17 - Распределение исследованных особей серебряного карася по площади ядер эритроцитов в популяциях бассейна реки Тура

Из графика видно, что 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 экземпляров.

Сравнение цитологических характеристик популяций серебряного и золотого карасей, симпатрически обитающих в оз. Среднем, представлено в виде графика на рисунке 18.

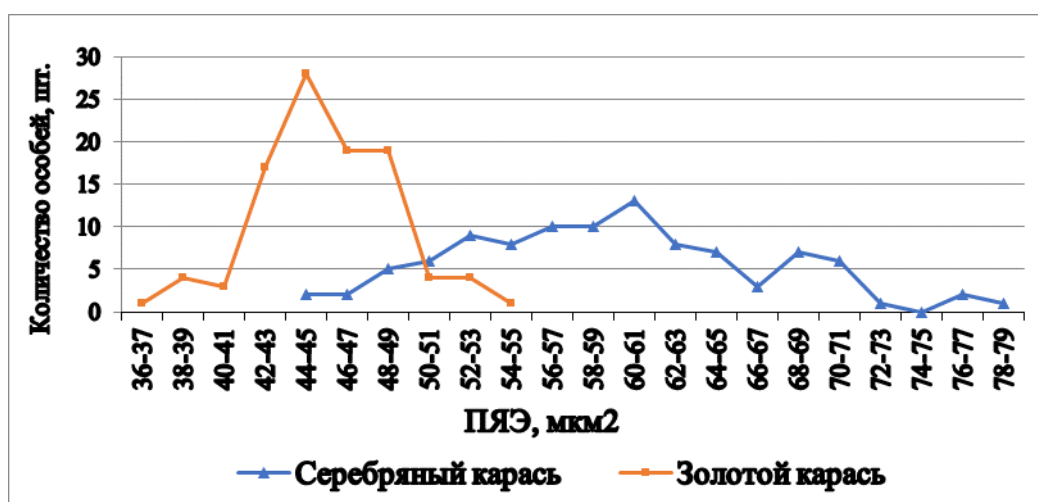


Рисунок 18 - Распределение исследованных особей по ПЯЭ в популяциях серебряного и золотого карасей, совместно обитающих в оз. Среднем

В ходе цитологического исследования популяции серебряного карася озера Среднее были выявлены диплоиды (62 особи) и триплоиды (20 особей). Площадь ядерных эритроцитов у диплоидных особей варьировала от 44,60 до 62,85 мкм², в то время как у триплоидных — от 63,24 до 79,75 мкм².

Размеры ядер эритроцитов у золотого карася находились в диапазоне от 36,92 до 54,04 мкм². В этой области пересечения было зафиксировано 72 особи с размерами ядер от 45 до 54 мкм². При этом максимальные показатели площади ядер свыше 50 мкм², характерные для генетически определённых диплоидов серебряного карася, наблюдались у 5 самцов.

Известно, что необычные эритроциты по размеру и структуре ядра могут быть маркерным признаком гибридов (или аллополиплоидов) карповых рыб (Апаликова О.В., 2008). Также показано, что самцы карповых видов при совместном обитании других родственных видов, например серебряного карася, могут быстрее вступать в гибридизацию, чем самки (Абраменко М.И., 1997; Янкова Н.В., 2006).

Исходя из полученных данных, можно предположить наличие естественной гибридизации между популяциями золотого и серебряного карасей, которые симпатрически обитают в озере Среднем Слободо-Туринского района Свердловской области. 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) (Апаликова О.В. и др., 2011; Барсегян Н.Э. и др., 2017).

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

В ходе исследования были получены последовательности контрольного района мтДНК для 110 образцов серебряного карася (*C. gibelio*) и 30 образцов золотого карася (*C. carassius*) длиной 460 пн, собранных в водоемах: оз. Среднее, оз. Кривое, р. Ница и р. Тура.

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 9) (по номенклатуре гаплотипов, предложенной М. А. Побединцевой с соавторами (2021)). Гаплотипы А12 и В6, ранее не были описаны в литературе и депонированы нами в GenBank (OR941570.1 и OR941571.1 соответственно).

Две особи из выборки р. Тура 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 2.7.1.

Гаплотипы А1, А2, А6, А9, А11 и А12 отличаются от доминирующего гаплотипа А0 на 1-2 замены (таблица 9). В р. Тура также встречаются особи, принадлежащие к филогенетически значительно отличающейся гаплогруппе В (гаплотип В6), которая описана в литературе в Верхнем Иртыше (Побединцева М.А. и др., 2021) и предположительно являющейся базальной для гаплогруппы А (Апаликова О.В., 2008), наличие ее может свидетельствовать о сохранении аборигенных форм серебряного карася в русле реки Тура.

Таблица 9 - Полиморфизм гаплотипов *C. gibelio* в исследованных водных объектах бассейна р. Тура, а также ранее описанные или близкие гаплотипы в GenBank и литературе

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. Сарглан, 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	155775 C>T (относительно GQ985474)

Примечание: *Нумерация полиморфизмов основана на референсной последовательности KT756205.1 (16581 п.н.)

Распределение гаплотипов серебряного карася в выборках из четырех исследуемых водоемов бассейна р. Тура представлено на рисунке 19.

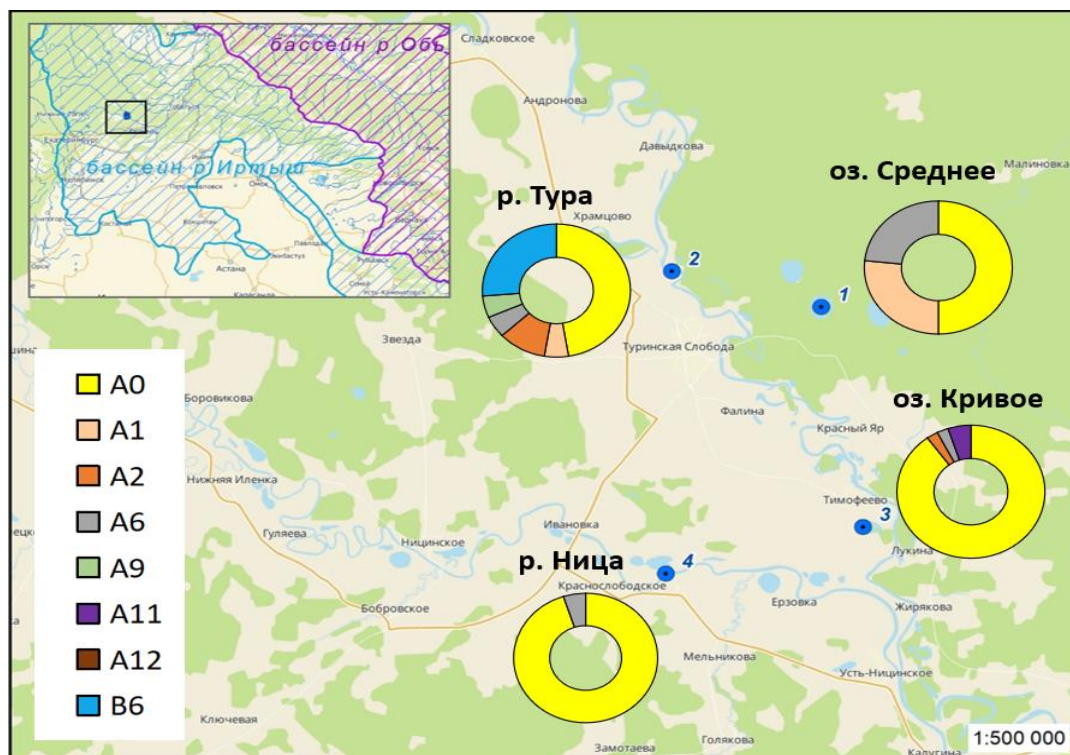


Рисунок 19 - Распределение гаплотипов *C. gibelio* в местах сбора материала

Гаплотипы A0 и A6 обнаружены во всех четырех исследуемых водоемах. Можно заметить, что популяции серебряных карасей из оз. Кривое (2016) и р. Ница (2019) преимущественно сформированы одинаковыми гаплотипами - A0 и A6, что может свидетельствовать об обменных процессах в популяциях и схожим экологическим условиям. Преобладание гаплогруппы A во всех исследованных популяциях серебряного карася вероятно указывает на процессы интродукции амурской формы вида.

С экологической точки зрения необходимо изучение демографической истории видов для понимания законов влияющих на популяции, для прогнозирования возможных изменений, для выявления факторов регулирующих численность популяций и для объяснения механизмов формирования генетического разнообразия (Алтухов Ю.П., 2003). Это подразумевает описание различных эволюционных событий происходящих в популяциях, например, такие как эффект «бутылочного горлышка», при котором генетическое разнообразие популяции резко снижается при

уменьшении численности под воздействием климатических, экологических и антропогенных факторов. Хотя численность может восстанавливаться, относительные и абсолютные частоты аллелей изменяются, что приводит к низкому уровню генетического разнообразия, которое может увеличиваться только при притоке генов из других популяций или медленно через случайные мутации, что может снижать устойчивость популяции, а также способствовать развитию новых адаптаций к изменяющимся условиям.

Другим важным событием является «эффект основателя», который возникает, когда новая территория заселяется небольшим количеством особей. Это может привести к утрате генетической изменчивости и значительным генетическим и фенотипическим отличиям от родительской популяции. В крайних случаях эффект основателя может способствовать видообразованию, но также увеличивает чувствительность к дрейфу генов и инбридингу (Побединцева М.А., 2022).

Генетический дрейф является изменением частот аллелей в популяции под действием случайных факторов, и его интенсивность зависит от эффективного размера популяции. В больших популяциях частоты аллелей остаются стабильными, тогда как в малых они подвержены случайным флуктуациям, что ведет к увеличению различий между изолированными популяциями и повышению инбридинга, что снижает генетическое разнообразие. Анализ таких демографических событий помогает предположить, как развивалась история вида или конкретной популяции и оценить стабильность популяции на данный момент (Побединцева М.А., 2022).

Молекулярное разнообразие в популяции оценивается с помощью индексов нуклеотидного (P_i) и гаплотипического (H_d) разнообразия (таблица 10). Нуклеотидное разнообразие отражает степень полиморфизма последовательностей ДНК внутри популяции, и определяется средним количеством нуклеотидных различий на сайт между двумя

последовательностями ДНК во всех возможных парах анализируемых последовательностей. Гаплотипическое разнообразие, в свою очередь, характеризует уникальность определенного гаплотипа в данной популяции.

Таблица 10 - Индексы молекулярного разнообразия популяций серебряного карася, полученные на основе последовательностей CR мтДНК (индексы получены в программе DnaSP)

Популяция/ выборка	Среднее (2018)	Ница (2019)	Кривое (2016)	Кривое (2018)	Тура (2019)	Весь район исследования
Кол-во экземпляров	30	20	20	20	18	108
Число полиморфных сайтов (вставки/замены/делеции)	2	2	2	3	14	15
Число гаплотипов	3	2	2	3	6	8
Pi*	0,00135 ±0,0027	0,00026 ±0,0005	0,00026 ±0,0005	0,00102 ±0,0011	0,01191 ±0,0112	0,00328 ±0,0011
Hd*	0,517 ±0,052	0,100 ±0,040	0,100 ±0,040	0,279 ±0,110	0,745 ±0,078	0,449 ± 0,064

Примечание: *Pi – нуклеотидное разнообразие, *Hd – гаплотипическое разнообразие

По сравнению с популяциями серебряного карася в Азии (Cheng L. et al, 2012) ($P_i = 0,01798 \pm 0,00942$ и $H_d = 0,676 \pm 0,016$) в популяциях серебряного карася в исследуемом районе наблюдается более низкое нуклеотидное ($P_i = 0,00328 \pm 0,0011$) и гаплотипическое ($H_d = 0,449 \pm 0,064$) разнообразие. Полученные результаты близки со значениями в бассейне Средней Оби ($P_i = 0,0035$ и $H_d = 0,656$) (Побединцева М.А., 2022) (таблица 10).

Полученные данные могут свидетельствовать о более позднем формировании популяций Обь-Иртышского бассейна, чем в Азии, и могут являться следствием эффекта основателя (Побединцева М.А., 2022). Однако

для более точного анализа генетического разнообразия необходимо провести дополнительные исследования с использованием ядерных маркеров.

Соотношение гаплотипов в русле р. Тура среди диплоидных и триплоидных особей различается, где диплоидные особи преимущественно представлены гаплогруппой А, а триплоидные особи имели равные доли А и В. Гаплогруппа В, представленная одним гаплотипом В6, определена у одной диплоидной самки и у триплоидных трех самок и одного самца серебряного карася (таблица 11).

Таблица 11 - Соотношение полов, пloidности и гаплогрупп *C. gibelio* в районе исследования бассейна р. Тура

Выборка	Число особей при анализе ПЯЭ	Самки/ Самцы	Диплоиды/ триплоиды	Число особей при анализе мтДНК	Гаплогруппы А/В	Гаплогруппы А/В диплоиды	Гаплогруппы А/В триплоиды
р. Тура, 2019	48	3:1	2:1	18	3:1	9:1	1:1
р. Ница, 2019	100	1:1	19:1	20	все А	все А	все А
оз. Кривое, 2016	100	3:1	17:1	20	все А	все А	все А
оз. Кривое, 2018	50	1:1	1:2	20	все А	все А	все А
оз. Среднее, 2018	100	5:1	3:1	30	все А	все А	все А
Всего особей	398			108			

В большинстве исследованных водоемах наблюдается преобладание гаплогруппы А, диплоидной формы с высокой долей самцов в выборках серебряного карася, что согласуется с литературными данными о распространении и инвазии данного вида из р. Амур (Апаликова О.В., 2008; Вехов Д.А., 2013; Горюнова А.И. и др., 2017; Подушка С.П., 2004; Побединцева М.А., 2022).

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.

2.6.3 Филогенетический анализ популяций рыб

Результаты филогенетического анализа популяций серебряного карася представлены на рисунке 20.

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 (рисунок 20), что может указывать на их общее эволюционное происхождение. Гаплогруппа В, занимает базальное положение по отношению к другим ранее описанным митохондриальным линиям *C.gibelio* С1-С6, что может свидетельствовать о ее более древнем происхождении в сравнении с остальными изученными митохондриальными линиями.

Вероятно, генетическим обменом может объясняться высокое морфологическое и генетическое сходство двух форм карася с разными типами репродукции. В то же время две образовавшиеся после дивергенции форм филогруппы мтДНК эволюционируют у этого вида независимо как результат материнского наследования и отсутствия рекомбинации (Апаликова О.В. и др., 2011; Gu Q. et al., 2022). Для более точного анализа генетического разнообразия и внутривидовых изменений в популяциях серебряного карася необходимо провести дополнительные исследования с использованием ядерных маркеров ДНК.

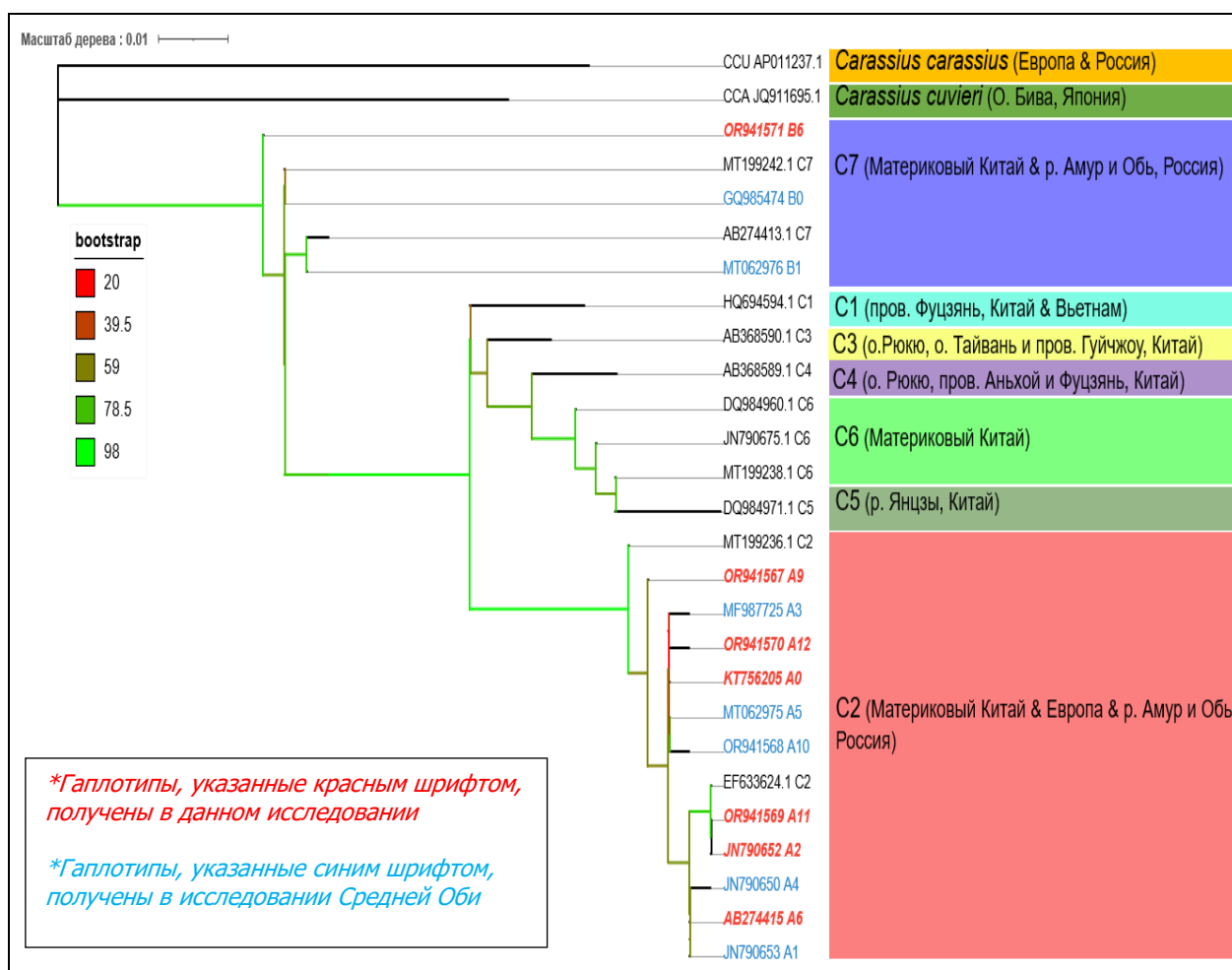


Рисунок 20 - Филогенетические взаимоотношения обнаруженных гаплотипов серебряного карася в сравнении с другими митохондриальными линиями комплекса видов *Carassius auratus*, населяющих Евразию

Далее для рассмотрения филогенетических взаимоотношений особей *C. carassius* из оз. Среднее с другими видами рода *Carassius* были взяты все доступные в базе данных GenBank последовательности контрольного района мтДНК золотого карася и реконструированы. Обнаруженные последовательности *C. carassius*, объединяются в отдельный от *C. gibelio* и *C. cuvieri* кластер, разделяющийся на две ветви, соответствующие двум разным гаплотипам CCA1 и CCA2, что ранее и было показано Sakai и др. (2009). Филогенетическое древо построено методом максимального правдоподобия (RaxML) и представлено на рисунке 21, где цифры под ветвями (1; 0,814; 0,802) отражают надежность бутстреп поддержки.

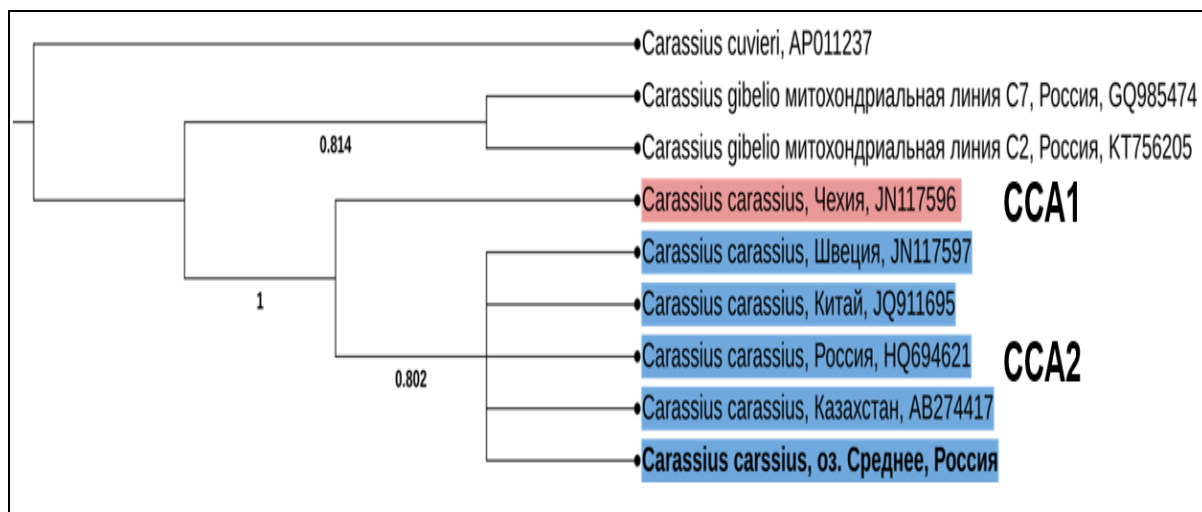


Рисунок 21 - Филогенетические взаимоотношения золотого карася с другими видами рода *Carassius*

Последовательности золотого карася из оз. Среднее (полученные в данном исследовании) имеют 100 % гомологию с последовательностями AB274417 (Казakhstan), JN117597 (Швеция), HQ694621 (Россия) и JQ911695 (Китай). Полученные данные указывают на то, что исследованные 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; Sakai H. et al., 2009; Jeffries D.L. et al., 2017; Kalous L. et al., 2012; Knytl M. et al., 2017; Raposek I. et al., 2008; 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.

2.7 Морфологические характеристики *C. gibelio* и *C. carassius* в районе исследования

Исследование меристических признаков серебряного карася имеет важное систематическое значение (Васильева Е.Д., 1990; Васильева Е.Д. и др., 2005; Журавлев В.Б., 1988; Киргинцева Н.П. и др., 2004; Корзун А.С., 2011; Михеев В.А., 2006). Меристические признаки в популяциях рыб достаточно устойчивы и генетически закреплены, что в определенной степени позволяет оценить степень генетической общности популяций (Кирпичников В.С., 1987; Кодухова Ю.В., 2005; Пак И.В., 2005; Янкова Н.В., 2006).

Средние значения меристических признаков популяций серебряного карася из р. Тура, р. Ница, оз. Кривое (2016 год и 2018 год) и оз. Среднее представлены в таблице 12.

Таблица 12 – Средние значения меристических признаков серебряного карася в выборках из исследованных водоемов

Признак	р. Тура		р. Ница		оз. Кривое (2016)		оз. Кривое (2018)		оз. Среднее	
	X± mX	CV	X± mX	CV	X± mX	CV	X± mX	CV	X± mX	CV
Sp.br.	46,8±0,90	13,8	47,9±0,40	8,3	48,4±0,34	6,9	48,9±0,91	6,0	44,8±0,48	10,6
l.l.общ.	32,3±0,18	3,9	31,5±0,09	2,7	31,6±0,10	3,1	31,5±0,13	2,8	32,3±0,10	3,0
l.l.	30,6±0,16	3,8	30,1±0,15	4,9	30,2±0,13	4,3	30,2±0,14	3,4	31,0±0,10	3,3
l.l.над	6,0±0,03	3,4	5,8±0,05	7,9	5,7±0,05	8,3	6,0±0,06	7,5	5,3±0,05	8,8
l.l.под	5,9±0,02	2,4	5,8±0,05	8,0	6,1±0,05	7,9	5,7±0,06	7,9	5,5±0,05	9,1
Дк	4,4±0,07	11,3	4,3±0,05	11,7	-	-	4,4±0,07	12,1	4,3±0,05	10,9
Дв	19,9±0,12	4,9	18,1±0,10	5,3	-	-	18,1±0,14	5,6	17,9±0,12	4,9
Ак	3,3±0,07	15,1	3,1±0,03	10,5	-	-	3,2±0,05	12,2	3,1±0,03	10,8
Ав	6,1±0,05	5,4	6,0±0,01	2,3	-	-	6,0±0,02	2,3	6,0±0,00	0,0
Рв	17,6±0,17	6,8	17,5±0,11	6,3	16,9±0,12	6,9	17,3±0,16	6,6	17,8±0,12	6,8
Вв	9,9±0,07	5,0	9,8±0,04	4,6	8,8±0,05	5,3	8,9±0,05	4,3	10,1±0,03	3,3
Vo	32,8±0,11	2,5	31,8±0,08	2,6	30,6±0,10	3,4	32,0±0,14	3,2	32,6±0,13	4,0
Va	15,7±0,08	3,6	14,6±0,11	7,5	13,7±0,08	6,2	14,3±0,12	6,1	14,5±0,11	7,5
Vi	3,7±0,10	18,6	3,7±0,06	17,0	3,3±0,08	24,2	3,5±0,09	17,6	3,4±0,06	16,7
Vc+ ct	13,4±0,10	5,2	13,6±0,07	5,0	14,1±0,09	6,2	14,2±0,10	4,8	14,6±0,06	4,2
dentes	4,0±0,00	0,0	4,0±0,00	0,0	4,0±0,00	0,0	4,0±0,00	0,0	4,0±0,00	0,0
pop	11,0±0,12	7,7	10,4±0,10	9,4	9,4±0,11	11,7	10,2±0,17	11,7	10,8±0,13	8,6
dn	6,1±0,07	7,6	6,3±0,05	7,5	6,1±0,05	7,7	6,1±0,10	11,3	6,6±0,06	9,5
f	6,2±0,11	12,4	5,7±0,08	13,7	6,2±0,11	18,4	7,3±0,21	20,6	6,1±0,08	12,4

Примечание: mX - ошибка среднего, CV – коэффициент вариации

В изученных популяциях наибольший коэффициент вариации отмечен по числу позвонков в переходном отделе (CV от 16,7% до 24,2%), по числу сейсмодатчиков на лобных костях (для f CV от 12,4% до 18,4%), а также по признакам Ак (CV до 15,1 %), Sp.br. (CV до 13,8%), Дк (CV до 12,1%) и por (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 (Янкова Н.В., 2006).

В целом, показатели основных меристических признаков популяций серебряного карася исследованных водоемов лежат в пределах изменчивости вида.

Результаты попарного сравнения меристических значений выборок по U-критерию Манна-Уитни ($p < 0,05$) из вышеназванных озёр представлены в таблице 13 и приложении 5, таблицы 4 - 13.

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.

Таблица 13 - Достоверные различия меристических признаков популяций серебряного карася в районе исследования

Признак	Значение U-критерия Манна-Уитни при попарном сравнении выборок									
	Т-Н	Т-С	Т-К16	Т-К18	С-Н	С-К16	С-К18	Н-К16	Н-К18	К16-К18
Sp.br.	1,346	1,554	0,946	0,000***	1,835	1,988	0,1777	1,822	1,968	0,175
l.l.общ.	2,000	1,945	2,000	0,000***	0,000***	0,011**	0,053*	1,637	1,949	1,985
l.l.	2,000	2,000	2,000	2,000	0,000***	0,015**	2,000	1,584	2,000	2,000
l.l.над	2,000	2,000	2,000	0,434	2,000	2,000	2,000	1,996	2,000	2,000
l.l.под	2,000	2,000	1,939	0,000***	2,000	2,000	1,972	0,492	1,732	0,008**
Дк	2,000	2,000	-	0,070	1,992	-	2,000	-	2,000	-
Дв	1,998	1,832	-	0,001**	1,864	-	1,990	-	2,000	-
Ак	2,000	2,000	-	0,157	1,992	-	2,000	-	2,000	-
Ав	2,000	2,000	-	0,113	2,000	-	2,000	-	2,000	-
Рв	2,000	1,897	2,000	0,000***	0,025*	0,000***	1,307	2,000	1,865	1,994
Вв	2,000	1,340	2,000	0,000***	0,014**	0,000***	0,000***	2,000	0,000***	1,939
Vo	2,000	2,000	2,000	0,000***	0,042*	0,000***	0,891	2,000	1,865	2,000
Va	2,000	2,000	2,000	0,000***	2,000	0,000***	2,000	2,000	0,030*	2,000
Vi	2,000	2,000	2,000	0,015*	2,000	0,000***	2,000	2,000	1,999	2,000
Vc+ ct	1,960	0,000***	0,155	1,813	0,000***	0,002**	0,817	0,006**	2,000	2,000
dentes	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
pop	2,000	1,986	2,000	0,000***	0,123	0,000***	2,000	2,000	2,000	2,000
dn	1,996	1,602	2,000	0,147	0,009**	0,005**	1,613	2,000	1,952	2,000
f	2,000	2,000	2,000	1,814	1,185	1,827	2,000	1,724	1,935	2,000

Примечание: Т – р. Тура, Н – р. Ница, С – оз. Среднее, К16 – оз Кривое (2016), К18 – оз. Кривое (2018), «-» - данные отсутствуют, * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$), ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$), *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$)

Наиболее информативными по достоверности различий между популяциями серебряного карася в исследуемых водоемах оказались 13 меристических признаков, из которых чаще других выявлены различия по Вв (5 раз), l.l.общ. (4 раза), Vc+ ct (4 раза), Рв и Vo (по 3 раза соответственно). При сравнении не обнаружено различий по 6 признакам, таким как количество колючих лучей в спинном плавнике, колючих лучей в анальном плавнике, ветвистых лучей в анальном плавнике, число позвонков в переходном отделе, количество однорядных глоточных зубов и количество ССК на лобных костях черепа.

Результаты кластерного анализа сходства популяций по средним значениям 19 меристических признаков в зависимости от гидрологического режима водоемов представлены на рисунке 22.

При кластерном анализе выборок по морфометрии 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). 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 (рисунок 22).

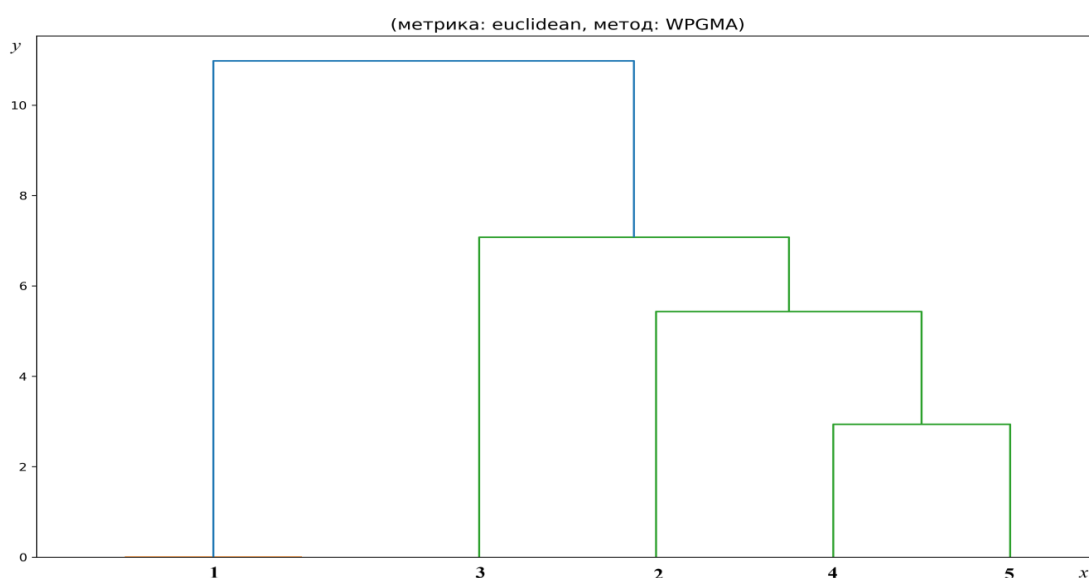


Рисунок 22 - Дендрограмма сходства меристических признаков серебряного карася в исследуемых водоемах, где: ось x – водоемы (1-оз. Среднее, 2 – оз. Кривое (2016), 3 – оз. Кривое (2018), 4 – р. Тура, 5 – р. Ница); ось y – расстояние объединения (изображение создано с помощью Phiton)

В целом распределение популяций серебряного карася в дендрограмме кластерного анализа обусловлено интенсивностью обмена генофондом между изученными популяциями, но одновременно и обособленностью популяций из оз. Среднее от соединения с поймой.

При сравнении 19 меристических признаков между популяциями золотого и серебряного карася симпатрически обитающих в оз. Среднее, обнаружены достоверные различия по 8 признакам (45 %) (таблица 14).

Рассматривая полученные данные 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 карая характерное количество лучей в грудных плавниках – 16-21; для золотого – 12-17. Считается, что гибридные особи рыб обладают промежуточными морфологическими значениями (Горюнова А.И. и др., 2017; Кодухова Ю.В., 2005; Монахов С.П. и др., 2020; Черфас Н.Б., 1984; Hanfling B. et al., 2005).

Таблица 14 - Результаты сравнения меристических характеристики популяций серебряного и золотого карася из оз. Среднее

Признак	Серебряный карась (100 экз.)					Золотой карась (100 экз.)					pTU
	min	max	Xcp	mXcp	CV	min	max	Xcp	mXcp	CV	
Sp.br.	38	58	44,8	0,5	10,6	22	32	27,1	0,2	6,5	0,000***
I.I.общ.	30	35	32,3	0,1	3,0	34	39	35,9	0,1	3,2	2,000
I.I.	29	33	31,0	0,1	3,2	12	33	24,8	0,4	17,3	0,000***
I.I.над	5	6	5,2	0,0	8,1	5	7	5,8	0,0	6,8	2,000
I.I.под	5	6	5,5	0,1	9,1	5	7	6,0	0,0	5,0	2,000
Dк	4	5	4,3	0,1	10,9	4	4	4,0	0,0	0,0	0,268
Dв	16	20	18,4	0,1	4,9	16	19	17,5	0,1	4,1	0,001***
Aк	3	4	3,14	0,0	12,0	3	3	3,0	0,0	0,0	1,940
Aв	6	6	6,0	0,0	0,0	6	8	6,8	0,1	6,8	2,000
Pв	16	21	18,1	0,1	6,7	12	17	14,7	0,1	6,1	0,000***
Vв	10	11	10,1	0,0	3,3	8	11	9,8	0,1	5,1	0,047*
Vo	30	36	32,6	0,1	4,0	31	37	33,9	0,1	2,8	2,000
Va	11	16	14,5	0,1	7,5	15	19	16,6	0,1	4,9	2,000
Vi	2	5	3,4	0,1	16,7	2	6	4,1	0,1	18,8	2,000
Vc+ct	13	16	14,6	0,1	4,2	12	15	13,2	0,1	5,8	0,000***
dentes	4	4	4,0	0,0	0,0	4	4	4,0	0,0	0,0	2,000
pop	9	13	10,7	0,1	8,8	6	12	9,0	0,1	11,8	0,000***
dn	5	9	6,6	0,1	9,5	5	7	5,7	0,1	9,1	0,000***
f	4	7	6,0	0,1	10,0	6	9	6,9	0,1	11,2	2,000

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$)

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, что соответствует литературным данным и частично дополняет их (Вехов Д.А., 2015; Горюнова А.И. и др., 2017; Котегов Б.Г., 2018; Павлов Д.А., 2022).

Полученные данные соответствуют литературным источникам о различии двух видов карасей и подтверждают сохранение морфологической стабильности в условии симпатрии. Для дальнейшего контроля гибридизационных процессов двух видов карасей и изменений популяции золотого карася в оз. Среднее необходимо продолжать исследования.

2.7.1 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 представлены на рисунке 23.

Все значения данной выборки (20 экз.) 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 ($\text{Chi-squared} = 109,270$, $p < 0,01$) 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.

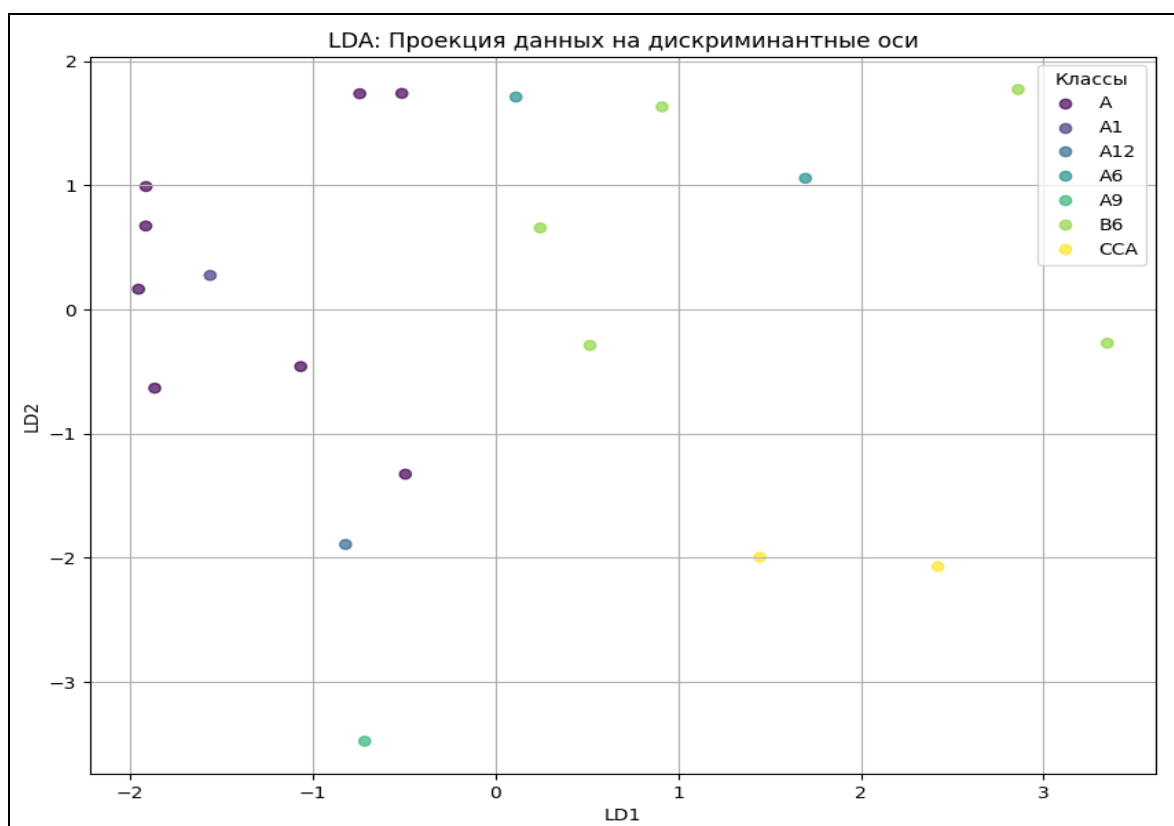


Рисунок 23 – Распределение гаплотипов серебряного карася в р. Тура по морфологическим признакам (изображение создано с помощью Phiton)

Все значения данной выборки (20 экз.) 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 ($\text{Chi-squared} = 109,270$, $p < 0,01$) 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 на значимость данного показателя для разделения.

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. Также по количеству лучей в грудных плавниках у данных особей находилось в диапазоне 15-17, что является промежуточным значением для двух видов карасей (Горюнова А.И. и др., 2017) и подтверждает наличие естественной гибридизации.

Далее был проведен дискриминантный анализ всех выборок *C. gibelio* и *C. carassius* в районе исследований для выявления морфологических различий между группами гаплотипов (рисунок 24).

Стандартизованные коэффициенты, позволяющие оценить относительный вклад каждой дискриминантной переменной в различие исследуемых групп для выборки из р. Тура и всех исследуемых выборок представлены в приложении 5, таблицы 14 и 15 соответственно. Если абсолютная величина коэффициента для данной переменной у всех значимых дискриминантных функций мала, то эту переменную исключают и тем самым сокращается число переменных.

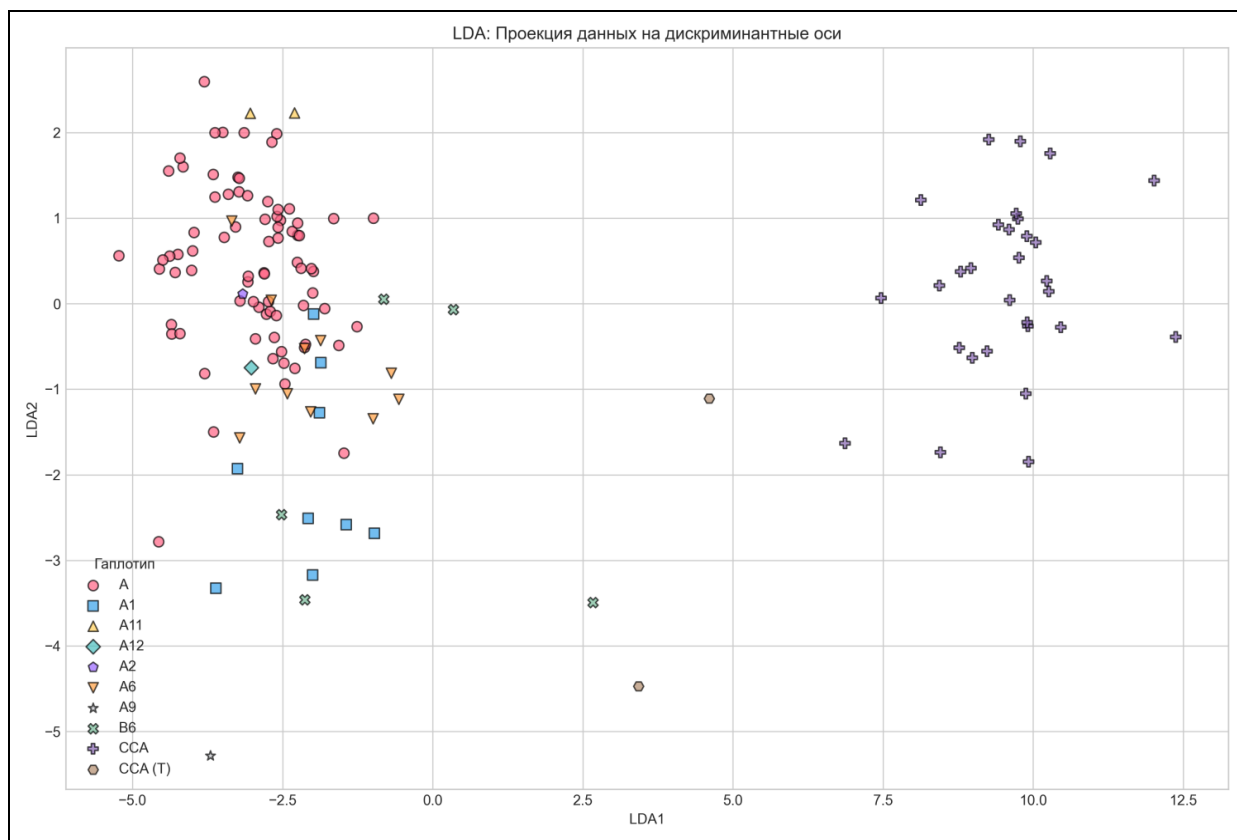


Рисунок 24 – Результаты дискриминантного анализа всех выборок *C. gibelio* и *C. carassius* для выявления морфологических различий между группами гаплотипов в районе исследований (изображение создано с помощью Phiton)

При обработке статистической классификации данных показано, что 119 показателей были использованы для окончательного анализа из 140 (общего количества), где 21 наблюдение были исключены по причине количественного несоответствия выборок (Тура, Кривое, Ница – по 20 экз., Среднее по 30 экз. каждого вида). Особенно выделяется группа золотого карася из оз. Среднее с 30 наблюдениями.

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, Sp.br. и l.l.общ имеют наиболее высокие абсолютные значения (0,503 и 0,367 соответственно), что говорит об их значительном влиянии на разъединение групп.

На проекции распределения гаплотипов особей в зависимости от меристических признаков четко видно два облака распределения гаплотипа А серебряного карася из исследованных четырех водоемов и гаплотипа ССА золотого карася из оз. Среднее (рисунок 24), что вероятно 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. 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. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о наличии значимых различий между группами и естественной гибридизации в р. Тура.

3 ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведённое исследование комплексно охарактеризовало влияние гидрологической обособленности и гидрохимических условий на популяционно-генетическую и морфологическую структуру двух видов карасей - *Carassius gibelio* и *Carassius carassius* в водоёмах бассейна реки Тура (Западная Сибирь). Впервые для данного региона были одновременно оценены гидрохимические условия обитания, стабильность развития (флуктуирующая асимметрия), морфологическая изменчивость, цитогенетическая структура (плоидность) и генетическое разнообразие на основе митохондриальной ДНК. Такой интегративный подход позволил выявить сложные взаимосвязи между абиотическими факторами среды и биологическими характеристиками двух близкородственных видов, один из которых (*C. gibelio*) преимущественно представлен инвазивной формой, а другой (*C. carassius*) - аборигенный, чья численность повсеместно сокращается.

Гидрохимический анализ подтвердил, что исследованные водные объекты относятся к гидрокарбонатному классу с малой минерализацией, и в целом характерно для вод Западной Сибири и благоприятно для обитания карповых рыб (Алекин О.А., 1970). Несмотря на общую нейтральность среды, каждый водоём обладает специфическими особенностями, обусловленными его гидрологическим режимом и антропогенной нагрузкой.

Река Тура, испытывающая наибольшее антропогенное влияние как транзитный водоток вблизи населённых пунктов, характеризуется повышенными показателями цветности (115°) и перманганатной окисляемости ($25,13 \text{ мг/дм}^3$). Это может быть связано с поступлением органических веществ с водосбора и развитием прибрежной растительности (Кузнецов В.А., 2005). В то же время, относительно низкие значения БПК₅ ($1,4 \text{ мгО}_2/\text{дм}^3$) и содержание аммонийного азота указывают на отсутствие

острого органического загрязнения. Её приток, река Ница, напротив, демонстрирует наиболее благоприятные показатели: низкую цветность, минимальную перманганатную окисляемость и содержание аммонийного азота, что, вероятно, связано с меньшей антропогенной нагрузкой и хорошей перемешиваемостью водной массы.

Изолированные озёрные экосистемы (Кривое и Среднее) характеризуются чертами, типичными для заморных водоёмов лесостепной зоны (Князев И.В. и др., 2019). В них отмечено повышенное содержание биогенных элементов (фосфат-ионов, аммонийного азота) и общего железа, особенно в гидрологически обособленном озере Среднее, где зафиксировано превышение ПДК_{рх} по четырём показателям. Это свидетельствует о процессах эвтрофикации, усугубляющихся застойным режимом и, вероятно, периодическими заморными явлениями, характерными для таких водоёмов.

Оценка стабильности развития серебряного карася с помощью метода флуктуирующей асимметрии (ФА) подтвердила его эффективность как интегрального биоиндикационного показателя (Захаров В.М., 1987; Захаров В.М. и др., 2019; Янкова Н.В., 2006). Установлена чёткая градация уровня стресса в зависимости от качества водной среды. Наибольшие значения как общей дисперсии ФА (1,5), так и среднего показателя частоты асимметричного проявления признаков (ЧАПП = 0,35-0,41) зафиксированы в реке Тура и озёрах Кривое (2018) и Среднее. В реке Тура высокий уровень ФА, особенно по признаку числа жаберных тычинок (Sp.br.), вероятно, отражает комплексное воздействие антропогенных факторов и нестабильность условий в речной экосистеме. В озёрах повышенный уровень ФА коррелирует с их эвтрофным статусом и неблагоприятным кислородным режимом. Для озера Среднее балл оценки качества воды по шкале (Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2003) соответствовал 4 (значительные отклонения от нормы), что хорошо согласуется с выявленными гидрохимическими нарушениями.

Наиболее благоприятные условия для серебряного карася, согласно показателям ФА, сложились в реке Ница (ЧАПП = 0,22, 1 балл — условно нормальное). Этот результат подтверждает, что даже для такого экологически пластичного и толерантного вида, как серебряный карась, ФА может служить надежным инструментом для дифференциации качества среды обитания. Сильная положительная корреляция ($r = 0,66$) балла ЧАПП с содержанием общего железа и умеренная — с аммонийным азотом и перманганатной окисляемостью, позволяет предположить, что именно эти факторы (вероятно, связанные с эвтрофикацией и органическим загрязнением) вносят существенный вклад в нарушение стабильности развития рыб в исследованных водоёмах. Полученные данные согласуются с исследованиями на других видах рыб, где также показана связь ФА с химическим загрязнением (Котегов Б.Г., 2015; Пескова Т.Ю. и др., 2013).

Морфологический анализ меристических признаков выявил статистически значимые различия между популяциями серебряного карася из разных водоёмов, что подтверждает высокую пластичность вида и его способность реагировать на локальные условия обитания (Васильева Е.Д. и др., 2005; Янкова Н.В., 2006).

Ключевым фактором, определяющим морфологическую обособленность, является гидрологический режим и, как следствие, степень изоляции популяции. Наибольшие различия зафиксированы для популяции из изолированного озера Среднее. Она достоверно отличалась от всех остальных выборок по наибольшему числу признаков (от 7 до 10 в разных сравнениях), что наглядно отражено и в дендрограмме сходства, где оз. Среднее формирует отдельный кластер. Это свидетельствует о том, что длительная изоляция (более 70 лет) и специфические условия заморного эвтрофного водоёма привели к формированию отличного фенотипа. В частности, для этой популяции характерны наименьшее среднее число жаберных тычинок (44,8) и наименьшее количество рядов чешуй над и под

боковой линией (5,3 и 5,5 соответственно) по сравнению с другими выборками. Подобная редукция меристических признаков может быть связана с условиями гипоксии и особенностями трофики в замкнутом водоёме, что согласуется с представлениями о модификационной изменчивости (Никольский Г.В., 1980; Кожара А.В., 2002).

Напротив, популяции из гидрологически связанных водоёмов — рек Тура и Ница, а также сообщаемого с рекой озера Кривое (выборка 2016 г.) — демонстрируют высокое морфологическое сходство, объединяясь в один кластер. Это указывает на возможно активный обмен генофондом и нивелирование морфологических различий за счёт миграции особей во время паводков (Павлов Д.С. и др., 2011).

Особого внимания заслуживает динамика морфологических и популяционных характеристик в озере Кривое за двухлетний период (2016–2018 гг.). Выборка 2018 г. не только достоверно отличалась от выборки 2016 г. (по 2 признакам), но и обособилась в отдельный кластер, сместившись от речных популяций. Это сопровождалось кардинальным изменением пloidного состава: от доминирования диплоидов (в 2016 г. их доля составляла 86%) к доминированию триплоидов (58% в 2018 г.). Подобная быстрая перестройка генетической структуры и сопутствующее ей изменение морфологии могут быть связаны с несколькими факторами. Возможно, в этот период произошло массовое вселение или активизация размножения триплоидной гиногенетической формы, что могло быть спровоцировано какими-либо изменениями условий среды (например, уровнем воды, температурным режимом) (Абраменко М.И., 2011). Другой причиной может быть элиминация части диплоидной популяции в результате неблагоприятных условий (например, зимнего замора) и последующее восстановление численности за счёт более устойчивой триплоидной формы. Этот случай наглядно демонстрирует высокую лабильность популяционной структуры серебряного карася и его способность к быстрым

микроэволюционным изменениям (Горюнова А.И. и др., 2017), а также требует проведение дополнительных мониторинговых исследований.

Полученные данные по изменчивости контрольного района мтДНК у серебряного карася выявили абсолютное доминирование гаплогруппы А во всех исследованных популяциях (94,4% от всех особей). Гаплогруппа А, ассоциируемая с амурской формой серебряного карася, в настоящее время широко распространена по всей Евразии и считается маркером инвазивной линии (Апаликова О.В. и др., 2011; Побединцева М.А., 2022; Kalous L. et al., 2012). Её преобладание в бассейне реки Тура, где исторически обитала местная форма, вероятно, является результатом масштабных работ по акклиматизации и интродукции амурского карася в водоёмы Обь-Иртышского бассейна в середине XX века (Подушка С.Б., 2004; Монахов С.П. и др., 2020). Натурализация этой формы привела к замещению или ассимиляции аборигенных генотипов, что согласуется с данными для других регионов Западной Сибири (Побединцева М.А. и др., 2021; Ядренкина Е.Н., 2024).

В то же время, обнаружение в русле реки Туры особей с гаплогруппой В (гаплотип В6), которая считается базальной и, предположительно, нативной для региона (Побединцева М.А., 2022), имеет важное значение. Это может указывать на сохранение реликтовой генетической линии в условиях крупной реки, где миграционные процессы и более стабильные условия могли предотвратить её полное вытеснение. Низкая частота встречаемости гаплогруппы В (менее 5% от общей выборки) подчёркивает её уязвимость и угрозу окончательного исчезновения.

Общий низкий уровень нуклеотидного ($P_i = 0,00328$) и гаплотипического ($H_d = 0,449$) разнообразия во всех популяциях *C. gibelio* по сравнению с популяциями из Юго-Восточной Азии (Cheng L. et al, 2012) характерен для периферических частей ареала и соответствует модели «эффекта основателя». Это подтверждает гипотезу о недавнем (в

эволюционном масштабе) формировании этих популяций из ограниченного числа исходных особей, завезённых из бассейна Амура (Побединцева М.А., 2022).

Интересно, что в большинстве популяций (Тура, Ница, Среднее, Кривое-2016) доминирует диплоидная форма, что коррелирует с наличием самцов и, предположительно, преобладанием двуполого размножения. Высокая доля триплоидов в р. Тура (30%) и, особенно, их резкое увеличение в оз. Кривое (с 5% до 58%) свидетельствует о сложной динамике соотношения половых и гиногенетических форм. Присутствие триплоидных самцов, хотя и в небольшом количестве, подтверждает, что даже гиногенетические линии могут продуцировать самцов, что является важным адаптивным механизмом, обеспечивающим гибкость репродуктивной системы (Абраменко М.И., 1997; Fuad M.M.H. et al., 2021).

Исследование популяции золотого карася из озера Среднее выявило признаки глубокой генетической депрессии. Все 30 проанализированных особей принадлежали к единственному гаплотипу ССА2. Этот гаплотип, изначально описанный в Казахстане (Sakai H. et al., 2009), является одним из всего двух известных для вида на всём Евразийском континенте. Филогенетический анализ подтвердил его принадлежность к виду *C. carassius* и отличие от гаплотипов серебряного карася (~6% нуклеотидных замен, согласно Апаликова О.В. и др., 2011).

Крайне низкое генетическое разнообразие, отсутствие младших возрастных групп в уловах и представленность популяции исключительно низкотелой карликовой формой *C. carassius* *morpha humilis* (Берг Л.С., 1949; Котегов Б.Г., 2017) являются тревожными индикаторами. Такая ситуация, вероятно, обусловлена совокупностью факторов: длительной изоляцией в малом заморном водоёме, действием генетического дрейфа, эффектом «бутылочного горлышка» в прошлом и, возможно, конкурентным давлением со стороны более многочисленного и экологически пластичного серебряного

карася, обитающего симпатрически (Павлов Д.А., 2022; Tarkir S. et al., 2023). Мономорфизм мтДНК делает популяцию крайне уязвимой к любым изменениям среды и инфекциям, что согласуется с общемировыми тенденциями сокращения численности золотого карася (Jeffries D.L. et al., 2017; Tarkan A.S. et al., 2016).

Одним из ключевых результатов работы является обнаружение убедительных доказательств естественной гибридизации между серебряным и золотым карасём в русле реки Тура. Этот вывод базируется на комплексном подходе, сочетающем генетический и морфологический анализ.

Во-первых, у двух особей, морфологически идентифицированных как *C. gibelio* (типичная окраска, тёмная брюшина), по мтДНК был определён видоспецифичный для золотого карася гаплотип ССА2. Учитывая, что мтДНК наследуется по материнской линии, это указывает на то, что в родословной этих рыб была самка золотого карася, скрестившаяся с самцом серебряного. Такие особи являются гибридами первого или последующих поколений (Hanfling V. et al., 2005; Wouters J. et al., 2012).

Во-вторых, дискриминантный анализ морфологических признаков с учётом гаплотипов мтДНК показал, что эти две особи, а также одна особь с редким гаплотипом В6 (серебряного карася), занимают промежуточное положение в морфологическом пространстве между основными группами *C. gibelio* и *C. carassius*. Их ключевые диагностические признаки — число жаберных тычинок (29-34) и число лучей в грудных плавниках (15-17) — также являются промежуточными между типичными значениями для двух видов (Горюнова А.И. и др., 2017). Это подтверждает, что генетическая гибридизация сопровождается и фенотипическими проявлениями, хотя внешне рыбы могут сохранять облик одного из родительских видов.

Гибридизация создаёт серьёзную угрозу для генетической целостности аборигенного золотого карася (Knytl M. et al., 2018; Павлов Д.А., 2022). Поток генов от многочисленного серебряного карася может приводить к

интрогрессии, постепенному «размыванию» видоспецифичного генофонда *C. carassius* и, в конечном итоге, к его генетическому исчезновению даже при сохранении внешнего фенотипического сходства. Обнаружение гибридов именно в реке Тура, а не в изолированном озере Среднее, вероятно, связано с более высокой вероятностью встречи половых партнёров разных видов в условиях совместного обитания в крупной проточной экосистеме (Wouters J. et al., 2012).

Косвенным свидетельством возможных гибридизационных процессов в озере Среднее является перекрывание размеров ядер эритроцитов у двух видов. Наличие у нескольких самцов *C. carassius* площади ядер, превышающей 50 мкм² (характерной для диплоидных *C. gibelio*), может указывать на их гибридное происхождение, что требует дальнейшей верификации с помощью ядерных маркеров и кариологического анализа (Апаликова О.В., 2008).

Проведенный комплексный анализ позволяет реконструировать современное состояние и взаимодействие двух видов в бассейне р. Тура. Вероятно, популяции *C. gibelio* находятся в фазе экспансии или стабилизации. Невысокое генетическое разнообразие, доминирование инвазивной гаплогруппы А, высокая морфологическая пластичность и лабильность пloidного состава — всё это черты, характерные для успешного вида-вселенца (Дгебуадзе Ю.Ю. и др., 2018; Cuthbert R.N. et al., 2022).

На этом фоне состояние *C. carassius* выглядит критическим. Исследованная популяция в озере Среднее представлена по мтДНК генетически бедным разнообразием, которая также находится под постоянным стрессом из-за условий среды и, вероятно, испытывает конкурентное давление со стороны симпатрического *C. gibelio*. Хотя соотношение полов 1:1 и наличие зрелых особей указывают на сохранение способности к воспроизводству, отсутствие генетического разнообразия ставит под сомнение долгосрочную жизнеспособность популяции в случае

изменений среды (например, эпизоотий, климатических флуктуаций). Это согласуется с данными о повсеместном сокращении вида в Европе и Западной Сибири (Бакина А.В. и др., 2017; Филинова С.А. и др., 2023; Smejkal M. et al., 2024).

Таким образом, в бассейне реки Тура наблюдается ситуация замещения аборигенного вида экологически и генетически более гибким инвайдером. Обнаружение гибридизации добавляет ещё один вектор давления, ускоряющий этот процесс. Выявленные закономерности подчёркивают необходимость разработки и реализации мер по сохранению оставшихся популяций *C. carassius*, включающих как охрану мест их обитания (предотвращение эвтрофикации), так и возможные биотехнические мероприятия по искусственному воспроизводству с использованием генетически охарактеризованных производителей для поддержания максимально возможного генетического разнообразия.

Перспективы дальнейших исследований должны быть направлены на углублённый анализ ядерного генома обеих видов для точной оценки степени интрогрессивной гибридизации, изучение трофических ниш симпатрических видов, а также на организацию мониторинговых исследований для отслеживания динамики выявленных процессов.

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 ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов, В.А. Экологические модификации и развитие биоценозов / А.А. Абакумов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды Международного симпозиума. Ленинград: Гидрометеиздат. – 1991. – С. 18-40.
2. Абраменко, М.И., Недвига, И.В. Ретроспективный анализ причин и последствий вспышки численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) в Цимлянском водохранилище / М.И. Абраменко, И.В. Недвига // Цимлянское водохранилище: состояние водных и прибрежных экосистем, проблемы и пути решения. - 2011. - С. 46-61.
3. Абраменко, М.И. Адаптивные механизмы распространения и динамики численности *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе (на примере Азовского бассейна) / М.И. Абраменко // Российский журнал биологических инвазий. - 2011. - № 2. - С. 3-27.
4. Абраменко, М.И. Дифференциальная избирательность самцов серебряного карася *Carassius auratus gibelio* при брачном ухаживании за самками бисексуальной и гиногенетической форм / М.И. Абраменко // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. - М.: ВНИРО. -1997. - С. 185.
5. Абраменко, М.И. Эколого-генетические закономерности вспышки численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Азовском море и других бассейнах Понто-Каспийского региона / М.И. Абраменко // Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). - Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 2003. - Т. 5. - С. 276-380.
6. Абраменко, М.И., Кравченко, О.В., Великоиваненко, А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне Нижнего Дона / М.И.

Абраменко, О.В. Кравченко, А.Е. Великоиваненко // Вопросы ихтиологии. - 1997. - Т. 37. - №1. - С. 62-71.

7. Алдохин, А.С., Чемагина А.А., Тавлетбакиева Д.И. Видовая структура рыбного населения в водоёмах разного типа в нижнем течении реки Иртыш / А. С. Алдохин, А. А. Чемагина, Д. И. Тавлетбакиева // В мире научных открытий. - 2012. - № 11.5 (35). - С.296–309

8. Алекин, О.А. Основы гидрохимии: учебное пособие / О.А. Алекин. - Ленинград: Гидрометеиздат, 1970. - 444 с.

9. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях: учебное пособие / Ю.П. Алтухов. - М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. - 431 с.

10. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. - Москва: Наука, 1998. - 220 с.

11. Анчутин, В.М. Адаптивное значение некоторых признаков у западно-сибирских карасей / В.М. Анчутин // Зоологические проблемы Сибири. - Новосибирск, 1972. - С. 71-78.

12. Анчутин, В.М. Репродукция карасей в лесостепных озерах Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук.: 03.00.08 / Анчутин Виктор Михайлович. – Свердловск, 1974. – 24 с.

13. Артющик, С. Т. Особенности биологии днепровского серебряного карася / С.Т. Артющик // Рыбное хозяйство. - 1975. - № 6. - С. 18-19.

14. Астанин, Л.П., Подгорный, М.И. Сравнительно-морфологический анализ двух видов карасей *Carassius carassius* L. и *Carassius auratus gibelio* Bloch из Ново-Марьевской системы лимана Ставропольского края / Л.П. Астанин, М.И. Подгорный // Вопросы ихтиологии. – 1963. - Т. 3. - № 3 (28). - С. 447-458.

15. Апаликова, О.В. Филогенетический анализ двух форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch на основе изменчивости

митохондриальной ДНК: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Апаликова Ольга Владимировна. - Владивосток, 2008. - 24 с.

16. Апаликова, О.В., Подлесных, А.В., Кухлевский, А.Д. Филогенетические отношения серебряных карасей *Carassius auratus gibelio* и *C. auratus cuvieri*, золотого карася *C. carassius* и карпа *Cyprinus carpio* на основе изменчивости митохондриальной ДНК / О.В. Апаликова, А.В. Подлесных, А.Д. Кухлевский // Генетика. – 2011. – Т. 47 №3. – С. 368–378. <https://doi.org/10.1134/S1022795411020025>

17. Аршинов, Н.П. Таежные озера Западной Сибири и их рыбохозяйственное использование / Н.П. Аршинов // Труды Томского государственного университета. - 1962. - № 44. - С. 241–249.

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

19. Бабуева, Р.В. Популяционная структура карасей Карасукской и Бурлинской озерных систем / Р.В. Бабуева // Опыт комплексного изучения Карасукских озер. - Новосибирск: Наука, 1982. - С. 207-213.

20. Бакина, А.В., Янкова, Н.В. Многолетняя динамика размерно-весовых и морфофизиологических показателей золотого карася озера Андреевское / А.В. Бакина, Н.В. Янкова // Вестник Государственного аграрного университета Северного Зауралья. - 2017. - № 1 (36). - С. 6-10.

21. Баранов, В.Ю., Васильев, А.Г. Морфологическое разнообразие и изменчивость симпатрических популяций серебряного и золотого карасей в загрязнённых радионуклидами озёрах Южного Урала / В.Ю. Баранов, А.Г. Васильев // Экология, 2008. - № 1. С. 45–53. <https://doi.org/10.7868/S0367059718010055>

22. Барсегян, Н.Э., Варданян, Т.В., Степанян, И.Э., Габриелян, Б.К. Экологическая и цитогенетическая характеристика структуры популяции серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*, Bloch, 1782) озера Севан (Армения) / Н.Э. Барсегян, Т.В. Варданян, И.Э. Степанян, Б.К. Габриелян //

Вестник АГТУ. Рыбное хозяйство. - 2017. - №2. - С. 105–116.
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2017-2-105-116>

23. Безуглова, Н.Н., Зинченко, Г.С., Пузанов, А.В. Современные тенденции изменения климата в аридных районах юга Западной Сибири / Н.Н. Безуглова, Г.С. Зинченко, А.В. Пузанов // Метеорология и гидрология. - 2012. - № 11. - С. 38-45.

24. Бельченко, Л.А. Биохимический полиморфизм в дальневосточных популяциях серебряного карася / Л.А. Бельченко // Экологическая физиология и биохимия рыб: тез. докл. Всероссийской конференции. Ярославль, 2000. - Т. 1. - С. 28-29.

25. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран - Т. 1. - Ч. 1. - М-Л.: Издание АН СССР, 1949. – 467 с.

26. Берендеев С.Ф. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / С.Ф. Берендеев, В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова и др. - Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2006. - 596 с.

27. Битнер, М.И., Смолина, Н.В. 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 Нижневартковского государственного университета. - 2023. - Т. 63, №3. - С. 47-57. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/23-3/04>.

28. Битнер, М.И., Смолина, Н.В. 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 Всерос. конф. молодых ученых, 17–21 апреля 2023 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: ООО Универсальная Типография «Альфа Принт». - 2023. - С. 27-32.

29. Битнер, М.И., Смолина, Н.В., Уткин, Я.А. Половой диморфизм и генетическое разнообразие популяции *Carassius carassius* в эвтрофном водоеме бассейна реки Тура / М.И. Битнер, Н.В. Смолина, Я.А. Уткин // Вестник Нижневартковского государственного университета. – 2025. - №4 (72). - С. 70 – 83. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/25-4/06>
30. Битнер, М.И., Уткин, Я.А., Смолина, Н.В., Кулагин, А.А. Внутривидовое разнообразие популяций *Carassius gibelio* в некоторых водоемах бассейна реки Тура / М.И. Битнер, Я.А. Уткин, Н.В. Смолина, А.А. Кулагин // Проблемы региональной экологии. - 2025. - №5. – С. 5-14. <https://doi.org/10.24412/1728-323X-2025-5-5-13>
31. Брыков, В.А., Апаликова, О.В., Елисейкина, М.Г., Ковалев Ю.М. Изменчивость митохондриальной ДНК у диплоидной и триплоидной форм серебряного карася *Carassius auratus gibelio*/ В.А. Брыков, О.В. Апаликова, М.Г. Елисейкина, Ю.М. Ковалев // Генетика. - 2005. - Т. 41. - № 6. - С. 811-816.
32. Васильев, В.П. Эволюционная кариология рыб / Васильев Виктор Павлович. Москва: Наука, 1985. - 300 с.
33. Васильева, Е.Д. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae, Pisces) / Е.Д. Васильева // Зоологический журнал. - 1990. - Т.2, № 11. - С. 97–110.
34. Васильева, Е.Д., Васильев, В.П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) / Е.Д. Васильева, В.П. Васильев // Вопросы ихтиологии. - 2000. - Т. 40. – №5. - С. 581-592.
35. Васильева, Е.Д., Васильев, В.П. Генетическая и модификационная изменчивость количественных морфологических признаков у рыб: сравнительный анализ клональных и бисексуальных форм

серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) / Е.Д. Васильева, В.П. Васильев // Вопросы ихтиологии. - 2005. - Т. 45, № 5. - С. 581-593.

36. Вехов, Д.А. Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygii) на участках с течением в водоёмах бассейнов Дона и Нижней Волги / Д.А. Вехов // Поволжский экологический журнал. - 2015. - № 2. - С. 159-166.

37. Вехов, Д. А. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus* s. lato / Д.А. Вехов // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО . – 2013. - № 19. - С. 5–38.

38. Горлачёва, Е. П., Афонин, А. В. Серебряный карась *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) как индикатор состояния экосистемы озера Кенон / Е.П. Грачёва, А.В. Афонин // Учёные записки ЗабГУ. – 2017. - Т. 12, № 1. - С. 6-12.

39. Горюнова, А.И. Жизнь степных озёр Казахстана. Естественная гибридизация — форма внутривидовой адаптации / А.И. Горюнова // Вестник КазНУ. Серия экологическая. – 2012. - № 1 (33). - С. 21–28.

40. Горюнова, А.И., Данько, Е.К. Степные озера Северного Казахстана. Адаптации гидробионтов в условиях периодически высыхающих водоёмов / А.И. Горюнова, Е.К. Данько. - Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing, 2015. - 291 с.

41. Горюнова, А.И., Скакун, В.А. К биологической характеристике карасей (*Carassius*) с различным цветом перитонеальной выстилки в периодически высыхающих озёрах Казахстана / А.И. Горюнова, В.А. Скакун // Тезисы акваториологических исследований. - 2002. - Т. 1. - С. 33–47.

42. Горюнова, А.И., Исбеков, К. Б., Асылбекова, С. Ж., Данько, Е.К. О карасях периодически высыхающих степных озёр Северного Казахстана в свете современных отечественных и зарубежных исследований / А.И.

Горюнова, К.Б. Исбеков, С.Ж. Асылбекова, Е.К. Данько // Промысловые виды и их биология. Труды ВНИРО. - 2017. - Т. 165. - С. 27-44.

43. Горюнова, А.И. Применение цитометрического анализа крови при изучении внутривидовой дифференциации у серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) / А.И. Горюнова // Вопросы ихтиологии. – 1974. - Т. 14. - № 55. - С. 912 -917.

44. Гундризер, А.Н. Рыбы пойменных водоемов реки Оби / А.Н. Гундризер // Труды Томского университета. - 1963. - Т. 152. - С. 126–147.

45. Дгебуадзе, Ю.Ю. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура / Ю. Ю. Дгебуадзе, О. Ф. Чернова. Российская акад. наук, Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Программа фундаментальных исследований Президиума РАН "Биологическое разнообразие". - Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 313 с.

46. Дгебуадзе, Ю.Ю., Петросян, В.Г., Хляп, Л.А. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ю. Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2018. - 688 с.

47. Дислер, Н.Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб / Н.Н. Дислер. Москва: Изд-во АН СССР, 1960. - 310 с.

48. Журавлев, В.Б. Биологические особенности карасей (род *Carassius* Cyprinidae) и перспективы их промысла в разнотипных озерах Алтайского края: автореф. дис. ... - канд. биол. наук. – Москва: МГУ. - 1989. - 236 с.

49. Журавлёв, В.Б. Морфофизиологические индикаторы как показатели внутривидовой межпопуляционной изменчивости золотого и серебряного карася озёр Алтайского края / В.Б. Журавлев // Сб. научн. тр. НИИОРХ. НПО по промышл. и тепловод. рыбоводству. - 1988. - № 284. - С. 83 –97.

50. Журавлев, В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби: Монография / В.Б. Журавлев. – Барнаул: Изд-во Алтайского университета, 2003. – 292 с.
51. Захаров, В.М. Асимметрия морфологических структур животных, как показатель незначительных изменений состояния среды / В.М. Захаров // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. -1981. – С. 115-123.
52. Захаров, В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход) / В.М. Захаров. - Москва: Наука, 1987. – 215 с.
53. Захаров, В.М., Трофимов, И.Е. Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития / В.М. Захаров, И.Е. Трофимов. - Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2019. - 160 с.
54. Захаров, А.Б., Бознак, Э.И. Современные изменения рыбного населения крупных рек европейского Севера-Востока России / А.Б. Захаров, Э.И. Бознак // Российский журнал биологических инвазий. -2011. - Т. 4, № 1. - С. 23-33.
55. Зиновьев, Е. А., Мандрица, С. А. Методы исследования пресноводных рыб / Е.А. Зиновьев, С. А. Мандрица. - Пермь: Издательство Пермского университета, 2003. – 113 с.
56. Зольников, И.Д., Глушкова, Н.В., Лямина, В.А., Смоленцева, Е.Н., Королюк, А.Ю., Безуглова, Н.Н., Зинченко, Г.С., Пузанов, А.В. Индикация динамики природно-территориальных комплексов юга Западной Сибири в связи с изменениями климата / И.Д. Зольников и др. // География и природные ресурсы. - 2011. - № 2. - С. 155-160.
57. Иванов, А.А. Физиология рыб. 2-е издание / А.А. Иванов. – СПб.:Лань, 2011. – 288 с.
58. Иванова, З.А. Рыбы степной зоны Алтайского края / З.А. Иванова. — Барнаул: Алтайское книжное издательство, 1962. — 150 с.
59. Интересова, Е.А. Пространственная организация населения рыб водоемов южной тайги Западной Сибири (в пределах Томской области) / Е.А.

Интересова, А.А. Ростовцев, В.В. Сусяев, А.Н. Блохин, И.Н. Богомолова, М.И. Лялина // Экология. - 2020. - № 2. - С. 125–133.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720020031>

60. Интересова, Е.А. Новые виды водных биологических ресурсов (рыбы) в бассейне реки Обь: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.14 / Интересова Елена Александровна. – Новосибирск, 2022. – 44 с.

61. Иоганзен, Б.Г. Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби / Б.Г. Иоганзен // Биологические ресурсы поймы Оби / Под ред. А.А. Максимова. - Новосибирск: Наука, 1972. - С. 270-291. 14.

62. Иоганзен, Б.Г. Рыбное хозяйство Барабинских озер и пути его развития / Б.Г. Иоганзен, А.Н. Петкевич. - Новосибирск: Изд-во Барабинского отд. ВНИОРХ, 1954. - 176 с.

63. Иоганзен, Б.Г. Рыбные ресурсы Томской области и культура их освоения / Б.Г. Иоганзен // Труды Томского государственного университета. - Томск, 1951. - Т. 115. - С. 9-40.

64. Истомина, А.М., Истомин, С.Г., Казакова, Н.С., Поздеев, И.В., Селеткова Е.Б. Экологическое состояние Ижевского пруда / А.М. Истомина, С.Г. Истомин, Н.С. Казакова, И.В. Поздеев, Е.Б. Селеткова // Рыбные ресурсы Камско- Уральского региона и их рациональное использование. - Пермь: Изд-во Пермского университета, 2008. - С. 46-51.

65. Киргинцева, Н.П., Давыдова, О.А., Янкова, Н.В. Изменчивость морфофизиологических показателей серебряного карася в заморном озере Тангач / Н.П. Киргинцева, О.А. Давыдова, Н.В. Янкова // Сборник научных трудов молодых ученых. Тюменская государственная сельскохозяйственная академия. – Тюмень, 2004. - С.8-11

66. Кирпичников, В.С. Генетика, селекция и гибридизация рыб / В.С. Кирпичников - Ленинград: Наука, 1987. - 520 с.

67. Кафанова, В.В. Методы определения возраста и роста рыб / В.В. Кафанова. - Томск: Издательство Томского университета, 1984. - 53 с.

68. Ковалев, М.Ю., Романов, Н.С., Азарова, И.А. Популяция серебряного карася *Carassius auratus gibelio* из озера острова Большой Пелис / М.Ю. Ковалев, Н.С. Романов, И.А. Азарова // Дальневосточный морской биосферный заповедник / отв. ред. А.Н. Тюрин. - Владивосток: Дальнаука, 2004. - Т. 1. - С. 591-598.
69. Корзун, А.С. Карась серебряный амурский (*Carassius auratus gibelio*) в ихтиофауне Омской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Корзун Алексей Сергеевич. - Омск, 2011. - 16 с.
70. Котегов, Б. Г. Показатели флуктуирующей асимметрии сейсмодатированной системы рыб Ижевского водохранилища как отражение его экологического состояния / Б.Г. Котегов // Наука Удмуртии. -2015. - Т. 3, № 73. – С. 99-105.
71. Котегов, Б.Г. Изменчивость счетных признаков золотого карася – *Carassius carassius* (L.) (Cyprinidae, Actinopterygii) из малых прудов с разным уровнем антропогенного загрязнения / Б.Г. Котегов // Поволжский экологический журнал. - 2017. - № 1. - С. 46 - 53. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-46-53>
72. Котегов, Б. Г. Изменчивость счётных признаков сейсмодатированной системы головы у разных видов пресноводных рыб и её связь с гидрохимическими факторами / Б. Г. Котегов // Морской биологический журнал. – 2018. – Т. 3, № 3. – С. 22-34. <https://doi.org/10.21072/МВЖ.2018.03.3.03>.
73. Кодухова, Ю.В. Наследование морфологических признаков у реципрокных гибридов первого поколения леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) / Ю.В. Кодухова // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Мат. междунар. научн. конф. / отв. ред. А.Б. Ручин. - Саранск: Издательство Мордовского университета. - 2005. - С. 102-108.

74. Кожара, А. В. Закономерности внутривидовой изменчивости у карповых рыб подсемейства ельцовых: экологические факторы и модусы формообразования / А.В. Кожара // Журнал общей биологии. - 2002. -Т. 63, № 5. -С. 393-406
75. Князев, И.В., Бабушкин, А.А., Ниязов, Н.С., Шаврин, П.В. Оперативная оценка рыбопродуктивности лесостепных озер Западной Сибири по комплексу наиболее значимых экологических показателей / И.В. Князев, А.А. Бабушкин, Н.С. Ниязов, П.В. Шаврин // Вестник рыбохозяйственной науки. - 2019. - Т. 6, № 3(23). - С. 38-52.
76. Кузнецов, В.А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Кузнецов Вячеслав Александрович. - Саратов, 2005. - 44 с.
77. Кукурадзе, А.М., Марияш, Л.Ф. Материалы к экологии серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) низовья Дуная / А.М. Кукурадзе, Л.Ф. Марияш // Вопросы ихтиологии. - 1975. - Т. 15, № 3. - С. 456-462.
78. Кривошеков, Г.М. Караси Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Кривошеков Георгий Михайлович. - Томск, 1950. - 11 с.
79. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. - Москва: Высшая школа, 1990. - 352 с.
80. Литвиненко, А.И., Ростовцева, А.А.. Озеро Сартлан (биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования) / А.И. Литвиненко, А.А. Ростовцева. - Тюмень: ФГУП «Госрыбцентр», 2014. - 222 с.
81. Макоедов, А.Н., Коротаева, О.Б. Популяционная фенетика рыб / А.Н. Макоедов, О.Б. Коротаева. - Москва: УМК «Психология», 1999. - 279 с.
82. Маркевич, А.И. Изменения в структуре популяции серебряного карася *Carassius gibelio* пресноводного озера на острове Большой Пелис

(Залив Петра Великого Японского моря) / А.И. Маркевич // Известия «ТИНРО». – 2020. - Т. 200, № 2. – С. 321-333

83. Матковский, А.К. Результаты антропогенного воздействия на ихтиофауну Обь-Иртышского бассейна / А.К. Матковский // Человек и Север: Антропология, археология, экология. Материалы Всероссийск. научн. конф. Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр СО РАН. - 2018. - С. 539-543.

84. Межжерин, С.В., Лисецкий, И.Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L., 1758), населяющих водоёмы Среднеднепровского бассейна / С.В. Межжерин, И.Л. Лисецкий // Цитология и генетика. - 2004. - № 5. - С. 35-44.

85. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур) №460-р / Государственная служба охраны окружающей природной среды МПР РФ. - Москва, 2003. – 21 с.

86. Михеев, В.А. Экология серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch центральной части Куйбышевского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Михеев Вячеслав Аркадьевич. - Казань, 2006. - 24 с.

87. Мироновский, А. Н. Особенности изменчивости и популяционной структуры некоторых карповых рыб Волго-Каспийского и сопредельных районов. Сообщение 2. Анализ изменчивости признаков / А.Н. Мироновский // Вопросы ихтиологии. - 1991. - Т. 31, № 5. - С. 734 -742.

88. Монахов, С.П. Прошлое и настоящее видов рода *Carassius* средневожского региона / С.П. Монахов и др. // Вопросы рыболовства. - 2020. - Т. 21, №1. - С. 5-19.

89. Никольский, Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г.В. Никольский. - Москва: Пищевая промышленность. - 1980. - 184 с.
90. Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. - Москва: Высшая школа, 1974. - 366 с.
91. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – Москва: Мир. – 1986. – 325 с.
92. Павленко, В.А., Сергеев, А.А. Потепление климата Западной Сибири и возможные экологоэкономические последствия / В.А. Павленко, А.А. Сергеев // Гео-Сибирь. - 2006. - Т. 6. - С. 176-181.
93. Павлов, Д.А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб/ Д.А. Павлов. - Москва: ГЕОС, 2007. - 264 с.
94. Павлов, Д.А. Жизненный цикл двух видов рода *Carassius* (Cyprinidae) в условиях симпатрии / Д.А. Павлов // Вопросы ихтиологии. - 2022. - Т. 62, № 6. - С. 721-736.
95. Павлов, Д.С. Мочек, А.Д., Борисенко, Э.С., Дегтев, А.И., Дегтев, Е.А. Распределение рыб в пойменно-русловом комплексе нижнего Иртыша / Д.С. Павлов и др. // Биология внутренних вод. - 2011. - № 2. - С. 71–79.
96. Пак, И.В. Комплексная морфогенетическая оценка состояния природных популяций рыб: учебное пособие / И.В. Пак. - Тюмень: Издательство ТюмГУ, 2005. – 168 с.
97. Пескова, Т. Ю., Хорошеньков, Е. А. Флуктуирующая асимметрия серебряного карася и густеры из некоторых степных рек Кубани / Т.Ю. Пескова, Е.А. Хорошеньков // Вестник Тамбовского университета. – 2013. - Т.18, №6. - С. 3107–3109.
98. Плохинский, Н.А. Математические методы в биологии: Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов университетов / Н.А. Плохинский. – Москва: МГУ, 1978. - 256 с.
99. Побединцева, М. А., Решетникова, С. Н., Сердюкова, Н. А. Генетическая гетерогенность серебряного карася *Carassius gibelio*

(Cyprinidae) в бассейне Средней Оби / М.А. Побединцева, С.Н. Решетникова, Н.А. Сердюкова // Генетика. - 2021. - № 4 (57). - С. 429-436.
<https://doi.org/10.31857/S0016675821040111>

100. Побединцева, М.А. Молекулярно-генетическое разнообразие речных и озерных полиплоидных рыб Северной Евразии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.07 / Побединцева Мария Алексеевна. - Новосибирск, 2022. - 21 с.

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

102. Подушка, С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася / С.Б. Подушка // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭКО. -2004. – № 8. – С. 5-15.

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

104. Подушка, С.Б., Ивойлов, А.А. Промысловая золотая рыбка – гиногенетическая форма / С.Б. Подушка // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭКО. - 2009. – № 15.– С. 10-16.

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

106. Пospelова, Е.С., Смолина, Н.В. Ихтиофауна и промысел в Тюменской области (юг)/ Е.С. Пospelова, Н.В. Смолина // Актуальные

вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения. Сб. мат-лов LV студ. научн.-практ. конф. – Тюмень, 2021. - С. 626-632.

107. Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. - Москва: Пищевая промышленность, 1966. - 376 с.

108. Приказ от 13 декабря 2016 г. № 552 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения». Зарегистрировано в Минюсте России 13.01.2017 № 45203. - 151 с.

109. Романов, В.И. Методы исследования пресноводных рыб Сибири: Учебное пособие / В.И. Романов, А.П. Петлина, И.Б. Бабкина. - Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2012. - 256 с.

110. Романов, Н. С. Флуктуирующая асимметрия, географическая изменчивость и изменчивость признаков крупночешуйной краснопёрки из разных районов её ареала / Н.С. Романов // Вопросы ихтиологии. - 2019. - Т. 59, № 3. - С. 258-267.

111. Ручин, А.Б. К распространению двух видов карасей (*Carassius auratus* s. lato, *C. carassius* (Linnaeus, 1758)) в бассейне реки Суры / А.Б. Ручин // Актуал. проблемы гуманитар. и естеств. наук. – 2014. - № 2–1. - С. 22–27.

112. 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.

113. Сидорова, М.И., Янкова, Н.В. 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.

114. Сидорова, М.И., Янкова, Н.В. 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.

115. Сидорова, М.И., Янкова, Н.В., Панасенко, К.А. 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.

116. Сидорова, М.И., Панасенко, К.А. Фенетическое исследование пор сейсмодатчиков каналов 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». - Тюмень, 2017. - С. 361-366.

117. Сидорова, М.И., Смолина, Н.В. 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. Смолина // Вестник Государственного аграрного университета Северного Зауралья. – 2017. - №2(37). - С. 83-89.

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

119. Филинова, С. А., Интересова Е. А. К вопросу о половом диморфизме золотого карася *Carassius carassius* (Cyprinidae) / С.А. Филинова, Е.А. Интересова // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2023. - Т. 17, № 5(208). - С. 297-304. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2305-02>

120. Харюткина, Е.В., Логинов, С.В., Усова, Е.И., Мартынова, Ю.В., Пустовалов, К.Н. Тенденции Изменения экстремальности климата Западной

Сибири в конце XX-начале XXI веков / Е.В. Харюткина и др. // Фундаментальная и прикладная климатология. - 2019. - Т. 2.- С. 45-65. <https://doi.org/10.21513/2410-8758-2019-2-45-65>.

121. Черфас, Н.Б. Анализ мейоза у однополых и двуполых форм серебряного карася / Н.Б. Черфас // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. - 1966. - Т. 14. - С. 63 – 82.

122. Черфас, Н.Б. Исследование однополых и двуполой формы формы серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) в связи с естественным гиногенезом у данного вида: автореф... канд. биол. наук / Черфас Нина Борисовна. – Москва, 1968. – 24 с.

123. Черфас, Н.Б., Емельянова, О.В. Рыбохозяйственные качества гибридов серебряного карася с карпом / Н.Б. Черфас // Рыбное хозяйство. - 1984. - №12. - 36-39 с.

124. Черфас, Н.Б., Шарт, Л.А. О триплоидии в молдавских популяциях серебряного карася / Н.Б. Черфас, Л.А. Шарт // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. - 1970. - № 5. - С. 276 – 283.

125. Чугунова, Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб / Н.И. Чугунова. - Москва: Изд-во АН СССР, 1959. - 164 с.

126. Шаповалов, М.Е., Барабанщиков, Е.И. Рост серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне р. Уссури / М.Е. Шаповалов, Е.И. Барабанщиков // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. - Владивосток: Дальнаука, 2005. - № 3. - С. 527–534.

127. Шилов, И. А. Стресс как экологическое явление / И.А. Шилов // Зоологический журнал. - 1984. - № 63 (6). - 805-812.

128. Ядренкина, Е. Н. , Интересова, Е. А. , Ядренкин, А. В, Хакимов, Р. М. К вопросу о пространственной дифференциации популяций карповых рыб озера Чаны (Западная Сибирь) / Е.Н. Ядренкина, Е.А. Интересова, А.В. Ядренкин, Р.М. Хакимов // Сибирский экологический журнал. - 2005. - Т. 12, № 2. - С. 293-304.

129. Ядренкина, Е.Н., Савченко, Н.В., Киприянова, Л.М., Харитонов, А.Ю., Цыбулин, С.М., Шило, В.А., Романов, Р.Е., Кириллова, Т.В., Ермолаева, Н.И., Сербина, Е.А. и др. Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь) / Ред. Ю.С. Равкин. - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. - 273 с.

130. Ядренкина, Е. Н. Структурно-функциональная организация рыбного населения в заморных озерах Западной Сибири: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.08 / Ядренкина Елена Николаевна. - Томск, 2011. - 41 с.

131. Ядренкина, Е.Н. Современные тенденции преобразования видового богатства рыб озерного комплекса Западной Сибири в границах умеренного климатического пояса / Е.Н. Ядренкина // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2012. - № 7. - С. 15-19.

132. Ядренкина, Е. Н. Распределение чужеродных видов рыб в озёрах умеренного климатического пояса Западной Сибири / Е.Н. Ядренкина // Росс. журн. биол. инвазий. - 2012. - Т. 5, № 1. - С. 98–115.

133. Ядренкина, Е.Н. Методические подходы к изучению видового разнообразия рыб в меняющихся условиях среды на примере ихтиофауны мелководных озёр юга Западной Сибири / Е.Н. Ядренкина // Сборник трудов X международного симпозиума «Степи Северной Евразии». - Оренбург, 2024. - С. 1551-1557.

134. Янкова, Н.В., Мухачев, И.С., Алешина, О.А. Серебряный карась как индикатор состояния экосистемы заморного озера при антропогенном воздействии / Н.В. Янкова, И.С. Мухачев, О.А. Алешина // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Мат. Второй Всерос. науч. конф. - Тюмень: Изд-во Тюменского государственного ун-та, 2003. - С. 113-115.

135. Янкова, Н. В. Эколого-морфологические особенности диплоидно-триплоидных комплексов серебряного карася *Carassius auratus gibelio*

(Bloch) на примере озер междуречья Тобол-Тавда: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Янкова Наталья Васильевна. – Тюмень, 2006. - 22 с.

136. Янкова, Н.В., Шивторова, О.Э., Бакина, А.В. Определение пола методом дискриминантного анализа по морфометрическим признакам у серебряного карася / Н.В. Янкова, О.Э. Шивторова, А.В. Бакина // Актуальные проблемы современной науки. - 2013. Т. 2, №3. - С.132-133.

137. Boron, A. Karyotypes of diploid and triploid silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) / A. Boron // Cytobios. - 1994. - V. 80. - P. 117-124.

138. Cheng, L., Chang, Y., Lu, C., Cao, D., Sun, X. DNA barcoding and species and subspecies classification within genus *Carassius* / L. Cheng, Y. Chang, C. Lu, D. Cao, X. Sun // Zoological Research. – 2012. - V. 33(5). - P. 463-472. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2012.05463>,

139. Cheng, X., Vinokurov, A.Y., Zhrebtsov, E.A., Stelmashchuk, O.A., Angelova, P.R., Esteras, N., Abramov, A.Y. Variability of mitochondrial energy balance across brain regions / X. Cheng et al. // Journal of Neurochemistry. – 2020. – P. 1–10. <https://doi.org/10.1111/jnc.15239>.

140. Chen, D., Zhang, Q., Tang, W., Zhang J. The evolutionary origin and domestication history of goldfish (*Carassius auratus*) / D. Chen, Qi. Zhang, W. Tang, J. Zhang et al. // Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS). – 2020. - V. 117. - P. 29775-29785. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005545117>

141. Cuthbert, R.N., Diagne, C., Hudgins, E.J. , Turbelin, A. et al. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide / R.N. Cuthbert et al. // Science of The Total Environment. – 2022. - V. 819. - P. 153-404. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153404>

142. Dereli, H., Bayhan, B. The life history of the non-native cyprinid fish *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) from Demirkopru Reservoir in the Aegean Region in Turkey / H. Dereli , B. Bayhan. // North-Western Journal of Zoology. – 2021. - V. 17(2). P. 187-195.

143. Fagernes, C.E., Stenslokken, K.O., Rohr, A.K. Extreme anoxia tolerance in crucian carp and goldfish through neofunctionalization of duplicated genes creating a new ethanol-producing pyruvate decarboxylase pathway / C.E. Fagernes et al. // *Scientific Reports*. – 2017. - V. 7(7884). - P. 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07385-4>
144. Fedorcak J., Krizek P., Kosco J. Which factors influence spatio-temporal changes in the distribution of invasive and native species of genus *Carassius*? / J. Fedorcak, P. Krizek, J. Kosco // *Aquatic Invasions*. – 2023. V. 18. P. 219-230. <https://doi.org/10.3391/ai.2023.18.2.105240>
145. Fuad, M.M.H., Vetesnik, L., Simkova, A. Is gynogenetic reproduction in gibel carp (*Carassius gibelio*) a major trait responsible for invasiveness? / M.M.H. Fuad, L. Vetesnik, A. Simkova // *Journal of Vertebrate Biology*. – 2021. – V. 70. - P. 21049.1–13. <https://doi.org/10.25225/jvb.21049>
146. Galtie, N., Nabholz, B., Glemin, S., Hurst, G. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal / N. Galtier, B. Nabholz, S. Glemin, G. Hurst // *Molecular Ecology*. – 2009. V. 18(22). P. 4541–4550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x>
147. Gu, Q., Wang, S., Zhong, H., Yuan, H., Yang, J., Yang, C., Huang, X., Xu, X., Wang, Y., Wei, Z., Wang, J., Liu, S. Phylogeographic relationships and the evolutionary history of the *Carassius auratus* complex with a newly born homodiploid raw fish (2nNCRC) / Q. Gu et al. // *BMC Genomics*. – 2022. - V. 23. - P. 242. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08468-x>
148. Nunes, V.C.S., Souto, P.M. Fluctuating Asymmetry (FA) / V.C.S. Nunes, P.M. Souto // *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. - 2022. - P. 2756-2761. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-55065-7-1925>
149. Hänfling, B., Bolton, P., Harley, M., Carvalho G.R. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) / B. Hänfling,

P. Bolton, M. Harley, G.R. Carvalho // *Freshwater Biology*. - 2005. - V. 50. - P. 403-417. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01330.x>

150. Haynes, G.D., Gongora, J., Gilligan, D.M. Cryptic hybridization and introgression between invasive Cyprinid species *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus* in Australia: implications for invasive species management / G.D. Haynes, et al. // *Animal Conservation*. - 2012. - V. 15. - P. 83-94. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2011.00490.x>

151. Japoshvili, B., Mumladze, L., Murvanidze, L. The population of *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) and its parasites in Madatapa Lake (South Georgia) / B. Japoshvili, L. Mumladze, L. Murvanidze // *Iran. J. Fish. Sci.* - 2017. - V. 16, № 2. - P. 793-799.

152. Jeffries, D.L., Copp, G.H., Maes, G.E. Genetic evidence challenges the native status of a threatened freshwater fish (*Carassius carassius*) in England / D.L. Jeffries, G.H. Copp, G.E. Maes // *Ecol. Evol.* - 2017. - V. 7, №9. - P. 2871–2882. <https://doi.org/10.1002/ece3.2831>

153. Jiang, F., Wang, Z., Zhou L., Jiang, L., Zhang, X., Apalikova, O.V., Brykov, V.A., Gui, J. High male incidence and evolutionary implications of triploid form in northeast Asia *Carassius auratus* complex / F. Jiang et al. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. - 2013. - V. 66. - P. 350-359. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.006>

154. Kalous, L., Bohlen, J., Rylkova, K., Petrtyl, M. Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neo type for *Carassius gibelio* (Teleostei: Cyprinidae) / L. Kalous, J. Bohlen, K. Rylkova, M. Petrtyl // *Ichthyol. Explor. Freshw.* - 2012. - V. 23, № 1. - P. 11–18.

155. Katoh, K., Standley, D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability / K. Katoh, D.M. Standley // *Molecular biology and evolution*. - 2013. - V. 4, №30. - P. 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>

156. Kearse, M. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data / M. Kearse // *Bioinformatics* (Oxford, England). - 2012. - V. 12, № 28. - P. 1647-1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>
157. Knytl, M., Kalous, L., Rab, P. Karyotype and chromosome banding of endangered crucian carp, *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Cyprinidae) / M. Knytl, L. Kalous, P. Rab // *Comp. Cytogen.* - 2013. - V. 7, № 3. - P. 205-213. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v7i3.5411>
158. Knytl, M., Kalous, L., Rylkova, K., Choleva, L., Merila, J., Rab, P. Morphologically indistinguishable hybrid *Carassius* female with 156 chromosomes: A threat for the threatened crucian carp, *C. carassius* L. / M. Knytl et al. // *PLoS ONE*. - 2018. - V. 13, № 1. P. 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190924>
159. Knytl, M., Kalous, L., Symonova, R., Rylkova, K., Rab, P. Chromosome studies of European cyprinid fishes: cross-species painting reveals natural allotetraploid origin of *Carassius* female with 206 chromosomes / M. Knytl, L. Kalous, R. Symonova, K. Rylkova, P. Rab, // *Cytogenetic and Genome Research*. - 2013. - V. 139. - P. 276–283. <https://doi.org/10.1159/000350689>
160. Kottelat, M. *Carassius praecipuus*, a dwarf new species of goldfish from the Mekong drainage in central Laos (Teleostei: Cyprinidae) / M. Kottelat // *Rev. Suisse Zool.* - 2017. - V. 124, № 2. - P. 323–329. <https://doi.org/10.5281/zenodo.893541>
161. Leggatt, R.A., Iwama, G.K. Occurrence of polyploidy in the fishes / R.A. Leggatt, G.K Iwama // *Rev. Fish Biol. Fish.* - 2003. - V. 13, № 3. - P. 237-246. <https://doi.org/10.1023/B:RFBF.0000033049.00668.fe>
162. Letunic, I., Bork, P. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool / I. Letunic, P. Bork // *Nucleic Acids Research*. - 2024. - V. 52, № 1. - P. 78-82. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae268>

163. Li, X., Guo, B. Substantially adaptive potential in polyploid cyprinid fishes: evidence from biogeographic, phylogenetic and genomic studies / X. Li, B. Guo // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. - 2020. - V. 287, №1920. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.3008>
164. Li, X.Y. Origin and transition of sex determination mechanisms in a gynogenetic hexaploid fish / X.Y. Li et al. // *Heredity (Edinb)*. Springer US, 2018. - V. 121, № 1. - P. 64–74.
165. Librado, P., Rozas, J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // *Bioinformatics (Oxford, England)*. - 2009. - V. 11, № 25. - P. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
166. Luskova, V., Lusk, S., Halacka, K., Vetesnik, L. *Carassius auratus gibelio* – the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic / V. Luskova, S. Lusk, K. Halacka, L. Vetesnik // *Rus. J. Biol. Invasions*. - 2010. - V. 1, № 3. - P. 176–180. <https://doi.org/10.1134/S2075111710030069>
167. MacGuigan, D.J., Waterman, H.M., Pelosi, J.A., Backenstose, N.J.C., Chang, S.L., Tan, M., Almeida-Silva, F., Krabbenhoft, T.J. Microsynteny analysis clarifies the early diversification of Cypriniform fishes / D.J MacGuigan et al. // *bioRxiv*. – 2025. – P. 1-43. <https://doi.org/10.1101/2025.09.19.677351>
168. Murakami, M., Matsuba, C., Fujitani, H. The meternal origins of the triploid gibelina (*Carassius auratus langsdorfi*): phylogenetic relationships within the *C. auratus* taxa by partial mitochondrial D-loop sequencing / M. Murakami, C. Matsuba, H. Fujitani // *Genes Genet. Syst.* – 2001. - V. 76. - P. 25-32.
169. Papousek, I., Vetesnik, L., Halacka, K., et al. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic) / I. Papousek, L. Vetesnik, K. Halacka et al. // *Journal of Fish Biology*. - 2008. - V. 72. - P. 1230-1235. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01783.x>

170. Podlesnykh, A. V., Apalikova, O. V., Brykov, V.A. Phylogenetic relationships of silver crucian carp in *Carassius auratus* complex based on mtDNA analysis / A. V. Podlesnykh, O. V. Apalikova, V.A. Brykov // Russ. J. Genet. - 2012. - V. 48, № 12. - P. 1207–1217.

171. Review, E. Colonization pressure: a second null model for invasion biology / E. Review // Biological Invasions. – 2020. - V.22. - P. 1221-1233. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02183-7>

172. Sakai, H., Iguchi, K., Yamazaki, Y., Sideleva, V.G., Goto, A. Morphological and mtDNA sequence studies on three crucian carps (*Carassius*: Cyprinidae) including a new stock from the Ob River system, Kazakhstan / H. Sakai et al. // Journal of Fish Biology. – 2009. V. 74(8). P. 1756–1773. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02203.x>.

173. Sakai, H., Yamazaki, Y., Nazarkin, M.V. Morphological and mtDNA sequence studies searching for the roots of silver crucian carp *Carassius gibelio* (Cyprinidae) from ponds of Sergievka park, Saint Petersburg, Russia / H. Sakai, Y. Yamazaki, M.V. Nazarkin // Proceedings of the Zoological Institute Russia Academy of Science. - 2011. - V. 3, № 315. - P. 352–364. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2011.315.3.352>

174. Sarı, H., Balık, S., Ustaoglu, M. R., Ilhan, A. Population structure, growth and mortality of *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) in Buldan Dam Lake / H. Sarı, S. Balık, M. R. Ustaoglu, A. Ilhan // Turk. J. Fish. Aquat. - 2008. V.8. P.25-29.

175. Silvestro, D., Michalak I. RaxmlGUI: a graphical front-end for RAxML / D. Silvestro, I. Michalak // Organisms Diversity & Evolution. - 2011. - V. 4, № 12. - P. 335-337. <https://doi.org/10.1007/s13127-011-0056-0>

176. Smejkal, M., Thomas, K., Koren, V., Kubecka, J. The 50-year history of anglers' record catches of genus *Carassius*: circumstantial evidence of wiping out the native species by invasive conspecific / M. Smejkal, K. Thomas, V. Koren,

J. Kubečka // NeoBiota. - 2024. V. 92. P. 111–128.
<https://doi.org/10.3897/neobiota.92.121288>

177. Smejkal, M., Thomas, K., Smejkalova, Z., Stepanyshyna, Y., Barton, D., Tapkir, S., Meador, T., Vasek, M. Isotopic niches reveal the impact of topmouth gudgeon and gibel carp on native crucian carp / M. Smejkal et al. // NeoBiota. - 2024. – V. 93. P. 203–224. <https://doi.org/10.3897/neobiota.93.119274>

178. Stamatakis, A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies / A. Stamatakis // Bioinformatics. - 2014. - V. 9, № 30. - P. 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>

179. Szczerbowski, J.A. *Carassius* / J.A. Szczerbowski // The Freshwater Fisher of Europe. -2001 a. – V. 5. - P. 1-4.

180. Szczerbowski, J.A. *Carassius auratus* / J.A. Szczerbowski // The Freshwater Fisher of Europe. -2001 б. – V. 5. – P. 5-41.

181. Takada, M. Biogeography and evolution of the *Carassius auratus*-complex in East Asia / M. Takada // BMC evolutionary biology. - 2010. - V. 1, №10. - P. 1–18. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-7>

182. Tao, W., Yang, L., Mayden, R.L., He, S. Phylogenetic relationships of Cypriniformes and plasticity of pharyngeal teeth in the adaptive radiation of cyprinids / W. Tao, L. Yang, R.L. Mayden, S. He // Science China Press and Springer. – 2019. V. 62. P. 553-565. <https://doi.org/10.1007/s11427-019-9480-3>

183. Tarkan, A.S., Almeida D., Godard M.J., Gaygusuz O., Rylands M., Sayer C.D., Zięba G., Copp G.H. A review and meta-analysis of growth and life-history traits of a declining European freshwater fish, crucian carp *Carassius carassius* / A.S. Tarkan et al. // Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst, 2016. - Vol 26. - P. 212–224. <https://doi.org/10.1002/aqc.2580>

184. Tapkir, S., Thomas, K., Kalous, L., Vasek, M. Invasive gibel carp use vacant space and occupy lower trophic niche compared to endangered native

crucian carp / Tapkir, S. et al. // *Biological Invasions*. – 2023. V. 25, № 9. P. 2917-2928. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03081-9>

185. Thomas, K., Brabec, M., Tapkir, S., Gottwald, M., Barton, D., Smejkal, M. Sampling Bias of Invasive Gibel Carp and Threatened Crucian Carp: Implications for Conservation / K. Thomas et al. // *Global Ecology and Conservation*, 2023. - P. 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02718>

186. Thomas, K., Kalous, L., Brabec, M., Velensky, P. Participatory science to complement professional data: Towards conservation of declining native freshwater fish, the crucian carp / K. Thomas, L. Kalous, M. Brabec, P. Velensky // *Ecological Solutions and Evidence*. – 2025. - V. 6, № 1. – P. 1-15. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.70055>

187. Wong, M., Liew, B., Hum, M., Lee, N.Y., Lee, A.S-G. Benchmarking of variant calling software for whole-exome sequencing using gold standard datasets / M. Wong, B. Liew, M. Hum, N.Y. Lee, A.S-G Lee // *Scientific Reports*. – 2025. - V. 15(1). P. 13697. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-97047-7>

188. Wouters, J., Janson, S., Luskova, V., Olsen, K. H. Molecular identification of hybrids of the invasive gibel carp *Carassius auratus gibelio* and crucian carp *Carassius carassius* in Swedish waters / J. Wouters, S. Janson, V. Luskova, K. H. Olsen // *Journal of Fish Biology*. - 2012. - V. 80. - 2595-2604. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03312.x>

189. Zhou, L., Wang, Y., Gui, J.-F. Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays / L. Zhou, Y. Wang, J.-F. Gui // *J. Mol. Evol.* – 2000. - V. 51. - P. 498-506.

190. Zou, B., Cui, Y., Yang, Y. Growth and feed utilization in two strains of gibel carp, *Carassius auratus gibelio*: Paternal effects in a gynogenetic fish / B. Zou, Y. Cui, Y. Yang // *J. Appl. Ichthyol.* - 2001. - V.17. - № 2. - P.54-58.

8 ПРИЛОЖЕНИЯ

8.1 Приложение 1

ФГБНУ «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»
ФГБНУ «Госрыбцентр»

ИСПЫТАТЕЛЬНАЯ ЛАБОРАТОРИЯ
СЕКТОР ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Адрес: 625023, г. Тюмень,
ул. Одесская, 33

ПРОТОКОЛ от 16.07.2018 г.
количественного химического анализа
природной воды

Заказчик: кафедра Водные биоресурсы и аквакультура;
Место отбора: оз. Кривое, р-н Слободы Туринской;
Дата отбора пробы: 10.07.18 г. Время отбора пробы 22 часа;
Дата получения пробы: 11.07.18 г.
Дата анализа: 11.07-16.07.2018 г.

Наименование компонентов	Единица измерения	Результат исследования	Погрешность Δ , (p=0,95)	НД, регламентирующий МИ
Водородный показатель, pH	ед. pH	6,38	0,1	РД 52.24.495-2005
Азот аммонийный	мг/дм ³	0,33	0,10	ПНД Ф 14.1:2:4.262-10
Азот нитритный	мг/дм ³	<0,006	-	ПНД Ф 14.1:2:4.3-95 (изд. 2011 г.)
Азот нитратный	мг/дм ³	<0,1	-	ПНД Ф 14.1:2:4.4-95 (изд. 2011 г.)
Фосфат-ион	мг/дм ³	0,16	0,03	ПНД Ф 14.1:2:4.112-97 (изд. 2011 г.)
Железо общее	мг/дм ³	0,86	0,13	ПНД Ф 14.1:2:4.50-96 (изд. 2011 г.)
БПК ₅	мгО ₂ /дм ³	2,70	0,70	ПНД Ф14.1:2:3:4.123-97 (изд. 2004 г.)
Растворенный кислород	мг/дм ³	11,00	1,43	РД 52.24.419-2005
Окисляемость перманганатная	мг/дм ³	11,54	1,15	ПНД Ф14.1:2:4.154-99 (изд. 2012 г.)
Жесткость общая	°Ж	1,50	0,14	ПНД Ф 14.1:2:3.98-97 (изд. 2016 г.) Св. № 88-16207-070-RA.RU.310657-2016
Гидрокарбонаты	мг/дм ³	97,63	7,37	РД 52.24.493-2006 (вар. № 2)
Сульфат-ион	мг/дм ³	3,84	0,8	РД 52.24.405-2005
Хлорид-ион	мг/дм ³	<10,0 (7,50)	-	ПНД Ф 14.1:2:3.96-97 (изд. 2016 г.) Св. № 88-16207-054-RA.RU.310657-2016
Кальций	мг/дм ³	16,03	1,21	РД 52.24.403-2007
Магний*	мг/дм ³	8,61	-	Расчетным путем
Натрий + калий*	мг/дм ³	47,51	20 %	РД 52.24.514-2009
Сумма ионов*	мг/дм ³	226,32	30 %	РД 52.24.514-2009
Цветность	град.	40	6,2	РД 52.24.497-2005

Примечание: Проба отобрана Заказчиком. Лаборатория ответственность за отбор пробы не несет.

Зав. сектором гидрохимических исследований _____

подпись

(А.И. Коваленко)
Ф.И.О.

*Копирование и перепечатка протокола без разрешения сектора не допускается
Результаты испытаний распространяются только на представленный образец*

8.2 Приложение 2

ФГБНУ «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»
ФГБНУ «Госрыбцентр»

ИСПЫТАТЕЛЬНАЯ ЛАБОРАТОРИЯ

СЕКТОР ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Адрес: 625023, г. Тюмень,
ул. Одесская, 33

ПРОТОКОЛ от 16.07.2018 г.
количественного химического анализа
природной воды

Заказчик: кафедра Водные биоресурсы и аквакультура;
Место отбора: р. Тура, р-н Слободы Туринской;
Дата отбора пробы: 10. 07. 18 г. Время отбора пробы 22 часа;
Дата получения пробы: 11.07.18 г.
Дата анализа: 11.07-16.07.2018 г.

Наименование компонентов	Единица измерения	Результат исследования	Погрешность Δ , (p=0,95)	НД, регламентирующий МИ
Водородный показатель, рН	ед. рН	6,24	0,1	РД 52.24.495-2005
Азот аммонийный	мг/дм ³	1,00	0,30	ПНД Ф 14.1:2:4.262-10
Азот нитритный	мг/дм ³	0,009	0,002	ПНД Ф 14.1:2:4.3-95 (изд. 2011 г.)
Азот нитратный	мг/дм ³	0,24	0,04	ПНД Ф 14.1:2:4.4-95 (изд. 2011 г.)
Фосфат-ион	мг/дм ³	0,21	0,03	ПНД Ф 14.1:2:4.112-97 (изд. 2011 г.)
Железо общее	мг/дм ³	1,09	0,16	ПНД Ф 14.1:2:4.50-96 (изд. 2011 г.)
БПК ₅	мгО ₂ /дм ³	1,40	0,36	ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97 (изд. 2004 г.)
Растворенный кислород	мг/дм ³	4,80	0,48	РД 52.24.419-2005
Окисляемость перманганатная	мг/дм ³	25,13	2,51	ПНД Ф 14.1:2:4.154-99 (изд. 2012 г.)
Жесткость общая	°Ж	1,20	0,11	ПНД Ф 14.1:2:3.98-97 (изд. 2016 г.) Св. № 88-16207-070-RA.RU.310657-2016
Гидрокарбонаты	мг/дм ³	61,02	5,36	РД 52.24.493-2006 (вар. № 2)
Сульфат-ион	мг/дм ³	4,80	0,8	РД 52.24.405-2005
Хлорид-ион	мг/дм ³	<10,0 (8,51)	-	ПНД Ф 14.1:2:3.96-97 (изд. 2016 г.) Св. № 88-16207-054-RA.RU.310657-2016
Кальций	мг/дм ³	16,03	1,21	РД 52.24.403-2007
Магний*	мг/дм ³	4,86	-	Расчетным путем
Натрий + калий*	мг/дм ³	3,50	20 %	РД 52.24.514-2009
Сумма ионов*	мг/дм ³	115,74	30 %	РД 52.24.514-2009
Цветность	град.	115	12,2	РД 52.24.497-2005

Примечание: Проба отобрана Заказчиком. Лаборатория ответственность за отбор пробы не несет.

Зав. сектором гидрохимических исследований _____

подпись



(А.И. Коваленко)
Ф.И.О.

*Копирование и перепечатка протокола без разрешения сектора не допускается
Результаты испытаний распространяются только на представленный образец*

8.3 Приложение 3

ФГБНУ «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»
ФГБНУ «Госрыбцентр»

ИСПЫТАТЕЛЬНАЯ ЛАБОРАТОРИЯ

СЕКТОР ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Адрес: 625023, г. Тюмень,
ул. Одесская, 33

ПРОТОКОЛ от 16.07.2018 г.
количественного химического анализа
природной воды

Заказчик: кафедра Водные биоресурсы и аквакультура;
Место отбора: оз. Среднее, р-н Слободы Туринской;
Дата отбора пробы: 10. 07. 18 г. Время отбора пробы 22 часа;
Дата получения пробы: 11.07.18 г.
Дата анализа: 11.07-16.07.2018 г.

Наименование компонентов	Единица измерения	Результат исследования	Погрешность Δ , (p=0,95)	НД, регламентирующий МИ
Водородный показатель, pH	ед. pH	6,52	0,1	РД 52.24.495-2005
Азот аммонийный	мг/дм ³	0,61	0,18	ПНД Ф 14.1:2:4.262-10
Азот нитритный	мг/дм ³	<0,006	-	ПНД Ф 14.1:2:4.3-95 (изд. 2011 г.)
Азот нитратный	мг/дм ³	0,15	0,03	ПНД Ф 14.1:2:4.4-95 (изд. 2011 г.)
Фосфат-ион	мг/дм ³	0,60	0,02	ПНД Ф 14.1:2:4.112-97 (изд. 2011 г.)
Железо общее	мг/дм ³	1,74	0,26	ПНД Ф 14.1:2:4.50-96 (изд. 2011 г.)
БПК ₅	мгО ₂ /дм ³	3,85	1,00	ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97 (изд. 2004 г.)
Растворенный кислород	мг/дм ³	15,30	1,99	РД 52.24.419-2005
Окисляемость перманганатная	мг/дм ³	21,76	2,18	ПНД Ф 14.1:2:4.154-99 (изд. 2012 г.)
Жесткость общая	°Ж	1,30	0,12	ПНД Ф 14.1:2:3.98-97 (изд. 2016 г.) Св. № 88-16207-070-RA.RU.310657-2016
Гидрокарбонаты	мг/дм ³	109,84	8,04	РД 52.24.493-2006 (вар. № 2)
Сульфат-ион	мг/дм ³	4,80	0,8	РД 52.24.405-2005
Хлорид-ион	мг/дм ³	<10,0 (4,25)	-	ПНД Ф 14.1:2:3.96-97 (изд. 2016 г.) Св. № 88-16207-054-RA.RU.310657-2016
Кальций	мг/дм ³	18,04	1,34	РД 52.24.403-2007
Магний*	мг/дм ³	4,86	-	Расчетным путем
Натрий + калий*	мг/дм ³	31,51	20 %	РД 52.24.514-2009
Сумма ионов*	мг/дм ³	141,79	30 %	РД 52.24.514-2009
Цветность	град.	100	11	РД 52.24.497-2005

Примечание: Проба отобрана Заказчиком. Лаборатория ответственность за отбор пробы не несет. Проба пропущена через гидробиологический газ. В воде наблюдается интенсивное размножение сине-зеленой водоросли *Aphanizomenon flos-aquae*, которая находится в монокультуре.

Зав. сектором гидрохимических исследований _____

подпись

(А.И. Коваленко)
Ф.И.О.

*Копирование и перепечатка протокола без разрешения сектора не допускается
Результаты испытаний распространяются только на представленный образец*

8.4 Приложение 4

ФГБНУ «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства»
ФГБНУ «Госрыбцентр»

ИСПЫТАТЕЛЬНАЯ ЛАБОРАТОРИЯ
СЕКТОР ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Адрес: 625023, г. Тюмень,
Ул. Одесская, 33

ПРОТОКОЛ от 01.08.2019 г.
количественного химического анализа
Природной воды

Заказчик: кафедра Водные биоресурсы и аквакультура
Место отбора: р. Ница, Свердловская обл., Слобода-Туринский р-н.
Дата отбора пробы: 26.07.2019 в 18:22
Дата получения пробы: 27.07.2019 г.
Дата анализа: 27.07.2019-01.08.2019 г.

Наименование компонента	Единица измерения	Результат исследования	Погрешность $R=0,95$, (значение неопределенности, U)	НД, регламентирующий МИ
Водородный показатель, рН	ед. рН	8,7	0,1	РД 52.24.495-2017
Аммоний ион	мг/дм ³	0,14	0,05	ПНД Ф 14.1:2:4.262-10
Железо общее	мг/дм ³	0,62	0,09	ПНД Ф 14.1:2:4.50-96
Нитрат-ион	мг/дм ³	0,154	0,028	ПНД Ф 14.1:2:4.4-95
Нитрит-ион	мг/дм ³	<0,02	-	ПНД Ф 14.1:2:4.3-95
Фосфат-ион	мг/дм ³	0,31	0,05	ПНД Ф 14.1:2:4.112-97
Жесткость общая	°Ж	3,78	0,34	ПНД Ф 14.1:2:3.98-97
Сульфат-ион	мг/дм ³	8,64	1,4	ПНД Ф 14.1:2:3.108-97
Хлорид-ион	мг/дм ³	32,2	3,5	ПНД Ф 14.1:2:3.96-97
Кальций	мг/дм ³	41,6	2,7	РД 52.24.403-2018
Магний	мг/дм ³	20,7	-	Расчетный метод
Σ Na +K	мг/дм ³	22,7	-	Расчетный метод
Гидрокарбонаты	мг/дм ³	183	12	РД 52.24.493-2020 (вар. № 2)
Карбонаты	мг/дм ³	18	-	РД 52.24.493-2020 (вар. № 2)
Цветность	° цветности	73	5	РД 52.24.497-2019
Перманганатная окисляемость	мгО/дм ³	9,9	1,0	ПНД Ф 14.1:24.154-99
БПК ₅	мгО ₂ /дм ³	4,7	1,2	ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97
Прозрачность	см	5,4	0,5	РД 52.24.496-2019
Растворенный кислород	мг/дм ³	10,74	0,34	РД 52.24.419-2019
Сухой остаток	мг/дм ³	314	28	ПНД Ф 14.1:2:4.114-97

Примечание: Проба отобрана Заказчиком. Лаборатория ответственности за отбор пробы не несет.

Зав. Сектором гидрохимических исследований _____


подпись

(А.И. Коваленко)
Ф.И.О.

*Копирование и перепечатка протокола без решения сектора не допускается
Результаты испытаний распространяются только на представленный образец*

8.5 Приложение 5

Таблица 1 - Промысловая длина и масса *C. gibelio* и *C. carassius* в выборках из исследованных водоемов бассейна р. Тура

Возраст	оз. Среднее <i>C. gibelio</i>		оз. Среднее <i>C. carassius</i>		р. Тура <i>C. gibelio</i>		р. Ница <i>C. gibelio</i>		оз. Кривое, 2016 <i>C. gibelio</i>		оз. Кривое, 2018 <i>C. gibelio</i>	
	лср, см	мср, г	лср, см	мср, г	лср, см	мср, г	лср, см	мср, г	лср, см	мср, г	лср, см	мср, г
1+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2+	-	-	-	-	-	-	-	-	12,4	62,0	-	-
3+	-	-	-	-	-	-	-	-	16,6	151,3	19,9	267,0
4+	11,0	45,0	-	-	-	-	-	-	16,9	161,7	23,7	488,3
5+	11,6	47,5	11,0	28,8	13,7	97,6	19,2	239,0	17,2	153,8	24,0	479,3
6+	12,1	56,9	11,8	37,4	18,0	198,5	20,0	268,2	18,1	174,0	24,0	492,9
7+	12,6	58,3	12,6	49,2	19,7	282,9	21,5	338,0	18,7	199,0	24,7	507,5
8+	-	-	13,1	54,3	22,0	294,3	21,7	351,8	-	-	25,7	593,5
9+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: «лср» – средняя длина, «мср» – средняя масса, «-» - данные отсутствуют.

Таблица 2 – Величина дисперсии флуктуирующей асимметрии (ФА), общей фенотипической дисперсии (ОФД), и вклад ФА в ОФД (В,%) в выборках серебряного карася из исследованных водоемов бассейна р. Тура

Признак	р. Тура			р. Ница			оз. Кривое (2016)			оз. Кривое (2018)			оз. Среднее		
	ФА	ОФД	В, %	ФА	ОФД	В, %	ФА	ОФД	В, %	ФА	ОФД	В, %	ФА	ОФД	В, %
Sp.br.	13,33	81,41	16,37	0,19	31,20	0,61	1,73	24,10	7,17	0,21	16,85	1,25	6,33	38,39	2,43
l.l.общ.	0,43	3,13	13,74	0,10	1,44	6,94	0,15	1,76	8,52	0,15	1,39	10,79	0,03	1,82	1,65
l.l.	0,28	2,38	11,76	0,46	3,87	11,89	0,73	2,54	28,74	0,22	1,84	11,96	0,14	2,08	6,73
l.l.над	0,02	0,06	33,33	0,01	0,42	2,38	0,00	0,46	0,00	0,03	0,37	8,11	0,04	0,39	10,26
l.l.под	0,04	0,43	9,30	0,06	0,57	63,16	0,00	0,47	0,00	0,05	0,45	11,11	0,01	0,49	2,04
Pв	0,41	2,39	17,15	0,20	2,22	9,01	0,24	2,46	9,76	0,08	2,46	3,25	0,02	2,91	0,69
Vв	0,01	0,47	2,13	0,03	0,36	8,33	0,07	0,36	19,44	0,03	0,26	11,54	0,01	0,22	4,55
pop	0,47	2,03	23,14	0,26	1,63	15,95	0,08	2,29	3,49	0,24	3,04	7,89	0,004	1,71	0,23
dn	0,00	0,42	0,00	0,06	0,38	15,79	0,01	0,42	2,38	0,11	0,83	13,25	0,06	0,71	8,44
f	0,02	1,30	1,54	0,02	1,30	15,38	0,27	2,87	9,41	0,95	5,35	17,76	0,22	0,91	24,18
Среднее значение	1,50	9,4	-	0,14	4,34	-	0,33	3,77	-	0,21	3,28	-	0,68	4,96	-

Таблица 3 - Параметры распределения особей на диплоидов и триплоидов по цитологическому анализу в анализируемых выборках

№	оз. Среднее <i>C. gibelio</i>		оз. Среднее <i>C. carassius</i>		р. Тура <i>C. gibelio</i>		р. Ница <i>C. gibelio</i>		оз. Кривое, 2016 <i>C. gibelio</i>		оз. Кривое, 2018 <i>C. gibelio</i>	
	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)
1	68,5	т	54,0	д	67,4	т	44,7	д	40,7	д	49,7	д
2	46,6	д	45,5	д	70,7	т	54,9	д	62,8	н	50,5	д
3	71,2	т	46,0	д	51,5	д	48,5	д	46,0	д	76,2	т
4	57,4	д	51,2	д	71,1	т	40,9	д	43,1	д	55,7	д
5	54,3	д	49,0	д	62,4	н	55,0	д	47,2	д	62,9	н
6	79,8	т	45,8	д	71,6	т	55,5	д	47,1	д	71,2	т
7	57,5	д	39,0	д	62,2	н	67,5	т	30,5	д	64,9	н
8	60,5	д	44,2	д	59,5	д	64,8	н	50,8	д	81,9	т
9	61,5	д	36,9	д	59,5	д	72,2	т	52,5	д	83,5	т
10	59,6	д	43,9	д	83,0	т	50,5	д	45,7	д	76,4	т
11	67,6	т	47,3	д	65,5	н	39,3	д	72,6	т	40,7	н
12	60,3	д	39,3	д	58,4	д	44,2	д	42,5	д	48,8	н
13	60,7	д	49,8	д	58,4	д	44,2	д	44,1	д	60,0	н
14	59,3	д	49,9	д	57,9	д	43,4	д	72,0	т	72,5	т
15	61,3	д	43,9	д	42,6	д	49,1	д	68,1	т	85,3	т
16	62,9	д	50,2	д	48,7	д	44,0	д	46,4	д	70,7	т
17	58,3	д	52,4	д	58,8	д	35,6	д	50,3	д	56,2	д
18	54,4	д	47,4	д	63,0	н	61,0	д	44,4	д	60,6	д
19	64,3	н	44,7	д	62,3	н	51,3	д	43,3	д	61,4	д
20	53,5	д	46,1	д	52,7	д	41,3	д	49,5	д	77,3	т
21	51,1	д	49,0	д	50,2	д	43,1	д	46,4	д	62,9	д
22	61,7	д	45,2	д	52,2	д	50,4	д	40,8	д	70,4	т
23	69,7	т	45,0	д	62,1	н	63,1	н	60,3	д	51,5	д
24	56,4	д	44,6	д	67,2	т	44,4	д	60,4	д	82,0	т
25	59,4	д	53,4	д	87,7	т	41,3	д	47,0	д	49,5	д
26	76,9	т	48,7	д	53,0	д	51,7	д	42,9	д	75,4	т
27	60,3	д	44,9	д	62,2	н	45,5	д	60,4	д	82,8	т
28	59,4	д	49,3	д	80,5	т	38,7	д	47,9	д	46,6	д
29	76,2	т	49,5	д	47,8	д	46,1	д	60,5	д	78,4	т
30	65,4	н	45,0	д	68,0	т	39,2	д	65,7	д	75,8	т
31	69,0	т	53,2	д	49,0	д	43,0	д	49,2	д	72,3	т
32	62,2	д	52,2	д	60,7	д	44,6	д	70,5	т	54,7	д
33	71,5	т	48,7	д	53,6	д	50,5	д	45,2	д	61,6	н
34	60,9	д	44,6	д	60,3	д	45,0	д	49,7	д	67,3	т
35	56,2	д	46,0	д	41,1	д	37,3	д	65,9	н	79,1	т
36	57,7	д	47,2	д	43,6	д	33,9	д	38,3	д	75,2	т
37	60,0	д	46,9	д	43,6	д	45,1	д	41,2	д	45,6	д
38	69,2	т	45,5	д	88,3	т	47,9	д	42,2	д	43,5	д
39	55,4	д	42,6	д	89,5	т	41,1	д	41,2	д	71,5	т
40	52,8	д	46,4	д	67,2	т	40,6	д	43,3	д	77,1	т
41	58,0	д	44,8	д	70,1	т	34,5	д	40,5	д	61,9	н
42	57,9	д	48,7	д	72,7	т	40,9	д	44,2	д	65,4	н
43	53,4	д	46,1	д	34,2	д	48,2	д	37,7	д	72,5	т
44	53,3	д	44,9	д	40,7	д	61,0	д	35,4	д	87,8	т
45	61,2	д	48,0	д	41,6	д	40,7	д	60,6	д	86,7	т
46	71,0	т	44,1	д	76,7	т	45,4	д	39,6	д	75,6	т
47	62,6	д	45,6	д	43,0	д	46,8	д	40,0	д	85,7	т
48	61,9	д	45,3	д	48,4	д	62,2	н	45,5	д	71,3	т

№	оз. Среднее <i>C. gibelio</i>		оз. Среднее <i>C. carassius</i>		р. Тура <i>C. gibelio</i>		р. Ница <i>C. gibelio</i>		оз. Кривое, 2016 <i>C. gibelio</i>		оз. Кривое, 2018 <i>C. gibelio</i>	
	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)	ПЯЭ, мкм ²	Плоид. (д/н/т)
49	59,4	д	46,6	д	43,9	д	45,2	д	39,5	д	70,2	т
50	51,3	д	42,6	д	41,8	д	49,3	д	47,0	д	67,8	т
51	63,2	н	43,2	д	-	-	43,3	д	56,0	д	-	-
52	55,3	д	45,1	д	-	-	67,2	т	41,0	д	-	-
53	54,2	д	42,7	д	-	-	52,8	д	46,3	д	-	-
54	63,7	н	43,6	д	-	-	47,2	д	36,8	д	-	-
55	52,4	д	41,7	д	-	-	45,3	д	38,9	д	-	-
56	62,1	д	49,0	д	-	-	51,3	д	40,7	д	-	-
57	49,3	д	47,8	д	-	-	73,9	т	44,8	д	-	-
58	48,1	д	41,0	д	-	-	65,6	н	41,5	д	-	-
59	48,9	д	42,0	д	-	-	42,7	д	48,3	д	-	-
60	53,9	д	45,9	д	-	-	43,6	д	62,4	н	-	-
61	44,7	д	45,8	д	-	-	35,6	д	49,4	д	-	-
62	59,0	д	41,0	д	-	-	48,6	д	43,2	д	-	-
63	65,4	н	48,7	д	-	-	62,3	н	63,6	н	-	-
64	64,5	н	43,7	д	-	-	54,7	д	52,6	д	-	-
65	51,0	д	44,8	д	-	-	55,0	д	48,2	д	-	-
66	58,7	д	45,2	д	-	-	41,3	д	52,7	д	-	-
67	60,5	д	48,0	д	-	-	56,9	д	44,2	д	-	-
68	52,5	д	47,5	д	-	-	42,0	д	49,8	д	-	-
69	61,6	д	45,2	д	-	-	47,9	д	42,9	д	-	-
70	55,2	д	45,5	д	-	-	41,4	д	38,2	д	-	-
71	52,6	д	42,7	д	-	-	40,3	д	43,6	д	-	-
72	48,9	д	44,5	д	-	-	42,9	д	44,6	д	-	-
73	49,7	д	48,9	д	-	-	41,6	д	48,9	д	-	-
74	51,1	д	46,9	д	-	-	43,2	д	47,6	д	-	-
75	50,8	д	48,1	д	-	-	34,2	д	63,6	н	-	-
76	63,9	н	49,2	д	-	-	38,8	д	47,9	д	-	-
77	58,8	д	39,9	д	-	-	35,7	д	44,9	д	-	-
78	56,9	д	43,6	д	-	-	55,0	д	35,1	д	-	-
79	54,0	д	43,1	д	-	-	43,9	д	51,5	д	-	-
80	59,4	д	45,3	д	-	-	39,7	д	65,9	н	-	-
81	44,6	д	44,0	д	-	-	39,3	д	64,7	н	-	-
82	56,8	д	43,6	д	-	-	47,2	д	35,5	д	-	-
83	55,2	д	45,2	д	-	-	36,9	д	44,8	д	-	-
84	64,7	н	39,5	д	-	-	44,3	д	48,8	д	-	-
85	62,2	д	43,4	д	-	-	41,4	д	41,2	д	-	-
86	68,0	т	47,9	д	-	-	38,2	д	44,4	д	-	-
87	57,7	д	42,4	д	-	-	54,5	д	46,3	д	-	-
88	69,9	т	43,5	д	-	-	40,0	д	49,1	д	-	-
89	70,3	т	46,9	д	-	-	34,1	д	44,4	д	-	-
90	65,0	н	50,2	д	-	-	44,7	д	62,9	н	-	-
91	64,0	н	43,9	д	-	-	40,1	д	41,4	д	-	-
92	479	д	47,0	д	-	-	55,4	д	60,7	д	-	-
93	67,1	т	50,3	д	-	-	43,5	д	46,3	д	-	-
94	54,5	д	48,6	д	-	-	43,3	д	41,5	д	-	-
95	68,5	т	48,3	д	-	-	42,9	д	77,9	т	-	-
96	73,1	т	47,0	д	-	-	44,6	д	39,6	д	-	-
97	51,0	д	49,4	д	-	-	43,4	д	54,5	д	-	-
98	68,0	т	49,0	д	-	-	40,8	д	43,4	д	-	-
99	70,2	т	47,2	д	-	-	42,5	д	50,2	д	-	-
100	71,6	т	47,4	д	-	-	48,7	д	52,4	д	-	-

Примечание: «д» - диплоидные особи, «т» - триплоидные особи, «н» - неопределенные

Таблица 4 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из р. Тура и р. Ница

Признак	р. Тура					р. Ница					p _{TU}
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	29	53	46,8	0,90	13,8	28	57	47,9	0,40	8,3	1,346
l.l.общ.	30	35	32,3	0,18	3,9	29	34	31,5	0,09	2,7	2,000
l.l.	28	33	30,6	0,16	3,8	19	32	30,1	0,15	4,9	2,000
l.l.над	5	7	6,0	0,03	3,4	5	7	5,8	0,05	7,9	2,000
l.l.под	5	6	5,9	0,02	2,4	5	7	5,8	0,05	8,0	2,000
Dк	4	5	4,4	0,07	11,3	3	5	4,3	0,05	11,7	2,000
Dв	15	20	19,9	0,12	4,9	16	21	18,1	0,10	5,3	1,998
Ак	3	5	3,3	0,07	15,1	3	4	3,1	0,03	10,5	2,000
Ав	6	7	6,1	0,05	5,4	6	7	6,0	0,01	2,3	2,000
Рв	15	20	17,6	0,17	6,8	15	21	17,5	0,11	6,3	2,000
Vв	9	11	9,9	0,07	5,0	9	11	9,8	0,04	4,6	2,000
Vо	31	35	32,8	0,11	2,5	30	33	31,8	0,08	2,6	2,000
Vа	15	17	15,7	0,08	3,6	13	16	16,6	0,08	5,3	2,000
Vi	2	5	3,7	0,10	18,6	2	5	3,7	0,06	17,0	2,000
Vс+сt	12	15	13,4	0,10	5,2	12	15	13,5	0,07	5,0	1,960
dentes	4	4	4	0,0	0,0	4	4	4	0,00	0,0	2,000
pop	8	14	10,9	0,16	10,4	9	13	10,4	0,10	9,4	2,000
dn	5	8	6,1	0,07	7,6	6	8	6,3	0,05	7,5	1,996
f	5	8	6,2	0,11	12,4	5	8	6,2	0,08	13,9	2,000

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 5 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из р. Тура и оз. Среднее

Признак	р. Тура					оз. Среднее					pTu
	min	max	Xcp	mXcp	CV	min	max	Xcp	mXcp	CV	
Sp.br.	29	53	46,8	0,90	13,8	38	58	44,8	0,48	10,6	1,554
l.l.общ.	30	35	32,3	0,18	3,9	30	35	32,3	0,10	3,0	1,945
l.l.	28	33	30,6	0,16	3,8	28	33	31,0	0,10	3,3	2,000
l.l.над	5	7	6,0	0,03	3,4	5	6	5,3	0,05	8,8	2,000
l.l.под	5	6	5,9	0,02	2,4	5	6	5,5	0,05	9,1	2,000
Dк	4	5	4,4	0,07	11,3	4	5	4,3	0,05	10,9	2,000
Dв	15	20	19,9	0,12	4,9	15	20	17,9	0,12	4,9	1,832
Ак	3	5	3,3	0,07	15,1	3	4	3,1	0,03	10,8	2,000
Ав	6	7	6,1	0,05	5,4	6	6	6,0	0,00	0,0	2,000
Рв	15	20	17,6	0,17	6,8	15	21	17,8	0,12	6,8	1,897
Vв	9	11	9,9	0,07	5,0	10	12	10,1	0,03	3,3	1,340
Vo	31	35	32,8	0,11	2,5	30	36	32,6	0,13	4,0	2,000
Va	15	17	15,7	0,08	3,6	11	16	14,5	0,11	7,5	2,000
Vi	2	5	3,7	0,10	18,6	2	5	3,4	0,06	16,7	2,000
Vc+ct	12	15	13,4	0,10	5,2	13	16	14,4	0,06	4,2	0,000***
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	8	14	10,9	0,16	10,4	9	13	10,6	0,09	8,8	1,986
dn	5	8	6,1	0,07	7,6	5	7	6,6	0,06	8,8	1,602
f	5	8	6,2	0,11	12,4	4	7	6,0	0,08	12,4	2,000

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 6 -Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из р. Тура и оз. Кривое (2016)

Признак	р. Тура					оз. Кривое (2016)					p _{TU}
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	29	53	46,8	0,90	13,8	38	56	48,4	0,34	6,9	0,946
l.l.общ.	30	35	32,3	0,18	3,9	29	34	31,6	0,10	3,1	2,000
l.l.	28	33	30,6	0,16	3,8	23	33	30,2	0,13	4,3	2,000
l.l.над	5	7	6,0	0,03	3,4	5	7	5,7	0,05	8,3	2,000
l.l.под	5	6	5,9	0,02	2,4	5	7	6,1	0,05	7,9	1,939
Dк	4	5	4,4	0,07	11,3	-	-	-	-	-	-
Dв	15	20	19,9	0,12	4,9	-	-	-	-	-	-
Aк	3	5	3,3	0,07	15,1	-	-	-	-	-	-
Aв	6	7	6,1	0,05	5,4	-	-	-	-	-	-
Pв	15	20	17,6	0,17	6,8	13	20	16,9	0,12	6,9	2,000
Vв	9	11	9,9	0,07	5,0	7	10	8,8	0,05	5,3	2,000
Vo	31	35	32,8	0,11	2,5	28	33	30,6	0,10	3,4	2,000
Va	15	17	15,7	0,08	3,6	11	15	13,2	0,08	6,2	2,000
Vi	2	5	3,7	0,10	18,6	1	5	3,3	0,08	24,2	2,000
Vс+ст	12	15	13,4	0,10	5,2	12	16	14,1	0,09	6,2	0,155
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	8	14	10,9	0,16	10,4	7	12	9,4	0,11	11,2	2,000
dn	5	8	6,1	0,07	7,6	5	7	6,1	0,05	7,4	2,000
f	5	8	6,2	0,11	12,4	4	11	6,5	0,13	19,4	2,000

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 7 -Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из р. Тура и оз. Кривое (2018)

Признак	р. Тура					оз. Кривое (2018)					p _{TU}
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	29	53	46,8	0,90	13,8	39	56	48,9	0,91	6,0	0,000***
l.l.общ.	30	35	32,3	0,18	3,9	30	33	31,5	0,13	2,8	0,000***
l.l.	28	33	30,6	0,16	3,8	26	32	30,2	0,14	3,4	2,000
l.l.над	5	7	6,0	0,03	3,4	5	7	6,0	0,06	7,5	0,434
l.l.под	5	6	5,9	0,02	2,4	5	6	5,7	0,06	7,9	0,000***
Dк	4	5	4,4	0,07	11,3	3	5	4,4	0,07	12,1	0,070
Dв	15	20	19,9	0,12	4,9	16	20	18,1	0,14	5,6	0,001**
Aк	3	5	3,3	0,07	15,1	3	4	3,2	0,05	12,2	0,157
Ав	6	7	6,1	0,05	5,4	6	7	6,0	0,02	2,3	0,113
Pв	15	20	17,6	0,17	6,8	15	19	17,3	0,16	6,6	0,000***
Vв	9	11	9,9	0,07	5,0	8	10	8,9	0,05	4,3	0,000***
Vo	31	35	32,8	0,11	2,5	30	34	32,0	0,14	3,2	0,000***
Va	15	17	15,7	0,08	3,6	12	16	14,3	0,12	6,1	0,000***
Vi	2	5	3,7	0,10	18,6	2	5	3,5	0,09	17,6	0,015*
Vc+ct	12	15	13,4	0,10	5,2	13	16	14,2	0,1	4,8	1,813
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	8	14	10,9	0,16	10,4	7	14	10,2	0,18	12,7	0,000***
dn	5	8	6,1	0,07	7,6	5	9	6,12	0,10	11,3	0,147
f	5	8	6,2	0,11	12,4	5	12	7,4	0,25	24,4	1,814

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 8 -Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из р. Ница и оз. Кривое (2016)

Признак	р. Ница					оз. Кривое (2016)					pTu
	min	max	Xcp	mXcp	CV	min	max	Xcp	mXcp	CV	
Sp.br.	28	57	47,9	0,40	8,3	38	56	48,4	0,34	6,9	1,822
l.l.общ.	29	34	31,5	0,09	2,7	29	34	31,6	0,10	3,1	1,637
l.l.	19	32	30,1	0,15	4,9	23	33	30,2	0,13	4,3	1,584
l.l.над	5	7	5,8	0,05	7,9	5	7	5,7	0,05	8,3	1,996
l.l.под	5	7	5,8	0,05	8,0	5	7	6,1	0,05	7,9	0,492
Dк	3	5	4,3	0,05	11,7	-	-	-	-	-	-
Dв	16	21	18,1	0,10	5,3	-	-	-	-	-	-
Ак	3	4	3,1	0,03	10,5	-	-	-	-	-	-
Ав	6	7	6,0	0,01	2,3	-	-	-	-	-	-
Pв	15	21	17,5	0,11	6,3	13	20	16,9	0,12	6,9	2,000
Vв	9	11	9,8	0,04	4,6	7	10	8,8	0,05	5,3	2,000
Vo	30	33	31,8	0,08	2,6	28	33	30,6	0,10	3,4	2,000
Va	13	16	16,6	0,08	5,3	11	15	13,2	0,08	6,2	2,000
Vi	2	5	3,7	0,06	17,0	1	5	3,3	0,08	24,2	2,000
Vc+ct	12	15	13,5	0,07	5,0	12	16	14,1	0,09	6,2	0,006**
dentes	4	4	4	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	9	13	10,4	0,10	9,4	7	12	9,4	0,11	11,2	2,000
dn	6	8	6,3	0,05	7,5	5	7	6,1	0,05	7,4	2,000
f	5	8	6,2	0,08	13,9	4	11	6,5	0,13	19,4	1,724

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 9 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из р. Ница и оз. Кривое (2018)

Признак	р. Ница					оз. Кривое (2018)					pTu
	min	max	Xcp	mXcp	CV	min	max	Xcp	mXcp	CV	
Sp.br.	28	57	47,9	0,40	8,3	39	56	48,9	0,91	6,0	1,968
l.l.общ.	29	34	31,5	0,09	2,7	30	33	31,5	0,13	2,8	1,949
l.l.	19	32	30,1	0,15	4,9	26	32	30,2	0,14	3,4	2,000
l.l.над	5	7	5,8	0,05	7,9	5	7	6,0	0,06	7,5	2,000
l.l.под	5	7	5,8	0,05	8,0	5	6	5,7	0,06	7,9	1,732
Dк	3	5	4,3	0,05	11,7	3	5	4,4	0,07	12,1	2,000
Dв	16	21	18,1	0,10	5,3	16	20	18,1	0,14	5,6	2,000
Ак	3	4	3,1	0,03	10,5	3	4	3,2	0,05	12,2	2,000
Ав	6	7	6,0	0,01	2,3	6	7	6,0	0,02	2,3	2,000
Рв	15	21	17,5	0,11	6,3	15	19	17,3	0,16	6,6	1,865
Vв	9	11	9,8	0,04	4,6	8	10	8,9	0,05	4,3	0,000***
Vo	30	33	31,8	0,08	2,6	30	34	32,0	0,14	3,2	1,865
Va	13	16	16,6	0,08	5,3	12	16	14,3	0,12	6,1	0,030*
Vi	2	5	3,7	0,06	17,0	2	5	3,5	0,09	17,6	1,999
Vc+ct	12	15	13,5	0,07	5,0	13	16	14,2	0,1	4,8	2,000
dentes	4	4	4	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	9	13	10,4	0,10	9,4	7	14	10,2	0,18	12,7	2,000
dn	6	8	6,3	0,05	7,5	5	9	6,12	0,10	11,3	1,952
f	5	8	6,2	0,08	13,9	5	12	7,4	0,25	24,4	1,935

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 10 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из оз. Среднее и р. Ница

Признак	оз. Среднее					р. Ница					pTu
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	38	58	44,8	0,48	10,6	28	57	47,9	0,40	8,3	1,835
l.l.общ.	30	35	32,3	0,10	3,0	29	34	31,5	0,09	2,7	0,000***
l.l.	28	33	31,0	0,10	3,3	19	32	30,1	0,15	4,9	0,000***
l.l.над	5	6	5,3	0,05	8,8	5	7	5,8	0,05	7,9	2,000
l.l.под	5	6	5,5	0,05	9,1	5	7	5,8	0,05	8,0	2,000
Dк	4	5	4,3	0,05	10,9	3	5	4,3	0,05	11,7	1,992
Dв	15	20	17,9	0,12	4,9	16	21	18,1	0,10	5,3	1,864
Ак	3	4	3,1	0,03	10,8	3	4	3,1	0,03	10,5	1,992
Ав	6	6	0,0	0,00	0,0	6	7	6,0	0,01	2,3	2,000
Рв	15	21	17,8	0,12	6,8	15	21	17,5	0,11	6,3	0,025*
Vв	10	12	10,1	0,03	3,3	9	11	9,8	0,04	4,6	0,014**
Vo	30	36	32,6	0,13	4,0	30	33	31,8	0,08	2,6	0,042*
Va	11	16	14,5	0,11	7,5	13	16	16,6	0,08	5,3	2,000
Vi	2	5	3,4	0,06	16,7	2	5	3,7	0,06	17,0	2,000
Vc+ct	13	16	14,4	0,06	4,2	12	15	13,5	0,07	5,0	0,000***
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4	0,00	0,0	2,000
pop	9	13	10,6	0,09	8,8	9	13	10,4	0,10	9,4	0,123
dn	5	7	6,6	0,06	8,8	6	8	6,3	0,05	7,5	0,009**
f	4	7	6,0	0,08	12,4	5	8	6,2	0,08	13,9	1,185

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 11 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из оз. Среднее и оз. Кривое (2016)

Признак	оз. Среднее					Оз. Кривое (2016)					p _{TU}
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	38	58	44,8	0,48	10,6	38	56	48,4	0,34	6,9	1,988
l.l.общ.	30	35	32,3	0,10	3,0	29	34	31,6	0,10	3,1	0,011**
l.l.	28	33	31,0	0,10	3,3	23	33	30,2	0,13	4,3	0,015**
l.l.над	5	6	5,3	0,05	8,8	5	7	5,7	0,05	8,3	2,000
l.l.под	5	6	5,5	0,05	9,1	5	7	6,1	0,05	7,9	2,000
Dк	4	5	4,3	0,05	10,9	-	-	-	-	-	-
Dв	15	20	17,9	0,12	4,9	-	-	-	-	-	-
Ак	3	4	3,1	0,03	10,8	-	-	-	-	-	-
Ав	6	6	0,0	0,00	0,0	-	-	-	-	-	-
Pв	15	21	17,8	0,12	6,8	13	20	16,9	0,12	6,9	0,000***
Vв	10	12	10,1	0,03	3,3	7	10	8,8	0,05	5,3	0,000***
Vо	30	36	32,6	0,13	4,0	28	33	30,6	0,10	3,4	0,000***
Vа	11	16	14,5	0,11	7,5	11	15	13,2	0,08	6,2	0,000***
Vi	2	5	3,4	0,06	16,7	1	5	3,3	0,08	24,2	0,000***
Vс+сt	13	16	14,4	0,06	4,2	12	16	14,1	0,09	6,2	0,002**
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	9	13	10,6	0,09	8,8	7	12	9,4	0,11	11,2	0,000***
dn	5	7	6,6	0,06	8,8	5	7	6,1	0,05	7,4	0,005**
f	4	7	6,0	0,08	12,4	4	11	6,5	0,13	19,4	1,827

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 12 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из оз. Среднее и оз. Кривое (2018)

Признак	оз. Среднее					оз. Кривое (2018)					p _{TU}
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	38	58	44,8	0,48	10,6	39	56	48,9	0,91	6,0	0,1777
l.l.общ.	30	35	32,3	0,10	3,0	30	33	31,5	0,13	2,8	0,053*
l.l.	28	33	31,0	0,10	3,3	26	32	30,2	0,14	3,4	2,000
l.l.над	5	6	5,3	0,05	8,8	5	7	6,0	0,06	7,5	2,000
l.l.под	5	6	5,5	0,05	9,1	5	6	5,7	0,06	7,9	1,972
Dк	4	5	4,3	0,05	10,9	3	5	4,4	0,07	12,1	2,000
Dв	15	20	17,9	0,12	4,9	16	20	18,1	0,14	5,6	1,990
Aк	3	4	3,1	0,03	10,8	3	4	3,2	0,05	12,2	2,000
Ав	6	6	0,0	0,00	0,0	6	7	6,0	0,02	2,3	2,000
Pв	15	21	17,8	0,12	6,8	15	19	17,3	0,16	6,6	1,307
Vв	10	12	10,1	0,03	3,3	8	10	8,9	0,05	4,3	0,000***
Vо	30	36	32,6	0,13	4,0	30	34	32,0	0,14	3,2	0,891
Vа	11	16	14,5	0,11	7,5	12	16	14,3	0,12	6,1	2,000
Vi	2	5	3,4	0,06	16,7	2	5	3,5	0,09	17,6	2,000
Vс+сt	13	16	14,4	0,06	4,2	13	16	14,2	0,1	4,8	0,817
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	9	13	10,6	0,09	8,8	7	14	10,2	0,18	12,7	2,000
dn	5	7	6,6	0,06	8,8	5	9	6,12	0,10	11,3	1,613
f	4	7	6,0	0,08	12,4	5	12	7,4	0,25	24,4	2,000

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 13 - Результаты сравнения меристических характеристик популяций серебряного карася из оз. Кривое (2016) и оз. Кривое (2018)

Признак	оз. Кривое (2016)					оз. Кривое (2018)					p _{TU}
	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	min	max	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
Sp.br.	38	56	48,4	0,34	6,9	39	56	48,9	0,91	6,0	0,175
l.l.общ.	29	34	31,6	0,10	3,1	30	33	31,5	0,13	2,8	1,985
l.l.	23	33	30,2	0,13	4,3	26	32	30,2	0,14	3,4	2,000
l.l.над	5	7	5,7	0,05	8,3	5	7	6,0	0,06	7,5	2,000
l.l.под	5	7	6,1	0,05	7,9	5	6	5,7	0,06	7,9	0,008**
Dк	-	-	-	-	-	3	5	4,4	0,07	12,1	-
Dв	-	-	-	-	-	16	20	18,1	0,14	5,6	-
Aк	-	-	-	-	-	3	4	3,2	0,05	12,2	-
Aв	-	-	-	-	-	6	7	6,0	0,02	2,3	-
Pв	13	20	16,9	0,12	6,9	15	19	17,3	0,16	6,6	1,994
Vв	7	10	8,8	0,05	5,3	8	10	8,9	0,05	4,3	1,939
Vo	28	33	30,6	0,10	3,4	30	34	32,0	0,14	3,2	2,000
Va	11	15	13,2	0,08	6,2	12	16	14,3	0,12	6,1	2,000
Vi	1	5	3,3	0,08	24,2	2	5	3,5	0,09	17,6	2,000
Vc+ct	12	16	14,1	0,09	6,2	13	16	14,2	0,1	4,8	2,000
dentes	4	4	4,0	0,00	0,0	4	4	4,0	0,00	0,0	2,000
pop	7	12	9,4	0,11	11,2	7	14	10,2	0,18	12,7	2,000
dn	5	7	6,1	0,05	7,4	5	9	6,12	0,10	11,3	2,000
f	4	11	6,5	0,13	19,4	5	12	7,4	0,25	24,4	2,000

Примечание: * - различия достоверны на 1-ом уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – различия достоверны на 2-ом уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** - различия достоверны на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$).

Таблица 14 - Коэффициенты стандартизованной канонической дискриминантной функции для выборки из р. Тура

Переменные, прошедшие проверку критерия допуска*	Первые 6 из канонических дискриминантных функций					
	1	2	3	4	5	6
ПЯЭ, мкм ²	4,208	-1,851	0,596	-0,658	0,881	0,290
l.l.общ (левая сторона)	-6,627	-2,297	1,551	0,484	1,592	-0,501
l.l.общ (правая сторона)	2,219	2,698	-1,203	-0,601	-1,629	-0,351
l.l.(левая сторона)	-9,382	-0,877	-0,927	1,734	1,026	0,122
l.l.(правая сторона)	14,404	3,368	0,961	-0,902	-0,535	0,673
l.l.под (левая сторона)	5,595	0,831	0,312	-,036	0,931	0,352
Рв (левая сторона)	1,997	-0,690	-0,437	-0,937	-1,828	0,099
Рв (правая сторона)	-1,542	2,137	-1,888	0,589	1,152	-0,022
Vв(левая сторона)	9,855	0,516	1,551	0,443	0,422	0,998
Sp.br.(левая сторона)	1,198	5,825	-0,675	-0,802	0,456	-0,684
Sp.br.(правая сторона)	-3,462	-3,159	1,615	0,980	-0,697	1,252
Vo	-9,837	-3,639	0,073	0,127	0,663	-0,221
Vi	-0,611	3,536	-0,420	-0,288	0,194	-0,554

Примечание: *Минимальный уровень допуска равен ,001

Таблица 15 - Коэффициенты стандартизованной канонической дискриминантной функции для распределения показателей всех выборок из района исследования

Переменные	Первые 9 из канонических дискриминантных функций								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
ПЯЭ, мкм ²	0,069	-0,200	0,636	0,392	-0,177	0,265	0,671	0,206	0,125
l.l.(левая сторона)	-0,068	0,433	-0,098	0,602	-0,129	-0,080	-0,311	0,332	-0,220
l.l.(правая сторона)	-0,302	-0,657	0,084	-0,380	0,213	-0,094	0,518	-0,414	0,198
l.l.общ (левая сторона)	0,612	-0,144	-0,499	-0,040	0,149	0,060	0,299	-0,023	0,091
l.l.общ (правая сторона)	-0,017	-0,308	0,317	0,080	0,188	-0,031	-0,369	0,251	-0,215
l.l. над (левая сторона)	0,287	0,029	-0,730	-1,220	-0,064	-0,248	0,067	0,500	-0,210
l.l. над (правая сторона)	0,128	-0,334	0,470	1,488	0,312	0,252	-0,486	-0,469	0,546
l.l.под (левая сторона)	-0,156	-0,252	0,535	-0,350	-0,119	0,069	-0,198	0,127	0,000
l.l.под (правая сторона)	0,107	0,077	-0,068	-0,001	-0,124	0,065	0,184	-0,137	0,166
Рв(левая сторона)	-0,250	0,248	0,113	-0,147	-0,124	-0,054	-0,254	0,331	-0,027
Рв(правая сторона)	-0,072	0,253	0,095	-0,012	-0,074	-0,648	0,226	-0,014	-0,139
Вв(левая сторона)	0,221	-0,137	-1,104	-0,671	0,534	0,508	0,518	0,212	-0,369
Вв(правая сторона)	-0,035	-0,223	1,355	0,802	-0,463	-0,071	-0,245	-0,387	-0,125
Sр.br.(левая сторона)	-0,266	0,055	-0,457	0,345	0,168	0,549	0,079	0,206	-0,621
Sр.br.(правая сторона)	-0,438	-0,118	-0,222	-0,280	0,118	-0,313	-0,347	-0,008	0,743
Vo	-1,037	-0,607	0,190	-0,012	-0,221	-0,550	0,069	-0,891	0,286
Va	1,167	0,540	-0,156	0,290	0,354	0,399	0,233	0,961	-0,088
Vi	0,721	0,358	-0,223	-0,106	0,312	0,339	-0,078	0,814	-0,029
Vc+ct	1,111	0,692	-0,346	-0,026	-0,058	0,685	0,547	0,411	0,215
dn (левая сторона)	-0,077	-0,241	0,236	-0,395	-0,593	-0,364	0,056	-0,302	0,045
dn (правая сторона)	-0,127	0,000	-0,026	0,362	0,603	0,361	0,019	0,674	0,173
f (левая сторона)	-0,025	-0,746	-0,452	-0,997	-1,235	0,431	-0,118	0,170	0,339
f (правая сторона)	0,241	1,006	0,223	0,755	1,211	-0,284	0,145	-0,326	-0,552
por (левая сторона)	-0,222	-0,210	-0,408	-0,314	0,752	-0,205	-0,247	-0,334	0,271
por (правая сторона)	-0,067	-0,374	0,531	0,131	-0,562	0,148	-0,173	0,160	-0,538
Dв	-0,148	0,384	-0,307	0,561	0,106	-0,012	-0,192	0,211	-0,204
Ав	0,534	0,376	0,053	-0,052	-0,209	0,050	-0,285	0,261	0,134
Дк	-0,135	-0,269	-0,150	0,021	0,036	-0,292	-0,477	0,205	0,322
Ак	0,088	0,190	-0,100	-0,270	0,221	0,214	0,421	0,007	0,081