

Обзорные статьи

УДК 597.554(574)

А.И. Горюнова

ЖИЗНЬ СТЕПНЫХ ОЗЕР КАЗАХСТАНА. ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫБ – ФОРМА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ АДАПТАЦИИ

ТОО «КазНИИРХ», АО «КазАгроинновация», Алматы, Казахстан

Обитание в периодически высыхающих степных озерах Казахстана определило высокую гетерогенность серебряного карася, способность к хромосомным перестройкам генотипа, проявляющуюся в образовании различных гибридных сочетаний с золотым карасем. Наряду с этим, скрещиваний карасей, ни серебряного, ни золотого с карпом (сазаном), вселяемым в озера в течение 40 лет рыбоводного их освоения не произошло. Карп поддерживает репродуктивные способности серебряного карася гиногенетической формы, что положительно сказывается на продуктивности водоема. Отдаленная гибридизация играет определенную роль в процессах видообразования. Многократное возникновение гибридных форм серебряного карася в различных водоемах в разное время, их длительное существование или исчезновение вследствие элиминации или поглощения при повторных обратных скрещиваниях – все связано с непостоянством среды в степных, периодически пересыхающих озерах. Общая картина постоянной гибридизации карасей приводится в данной работе по результатам 50-летних полевых наблюдений на фоне обзора литературных материалов.

В последнее время внимание ученых привлекают последствия интродукций рыб в новую среду: возможность гибридизации вселенцев с местными видами, нарушения структуры биологического сообщества вплоть до вымирания нативных видов. В связи с этим представляет научный и практический интерес описание адаптаций карасей и вселенцев при совместном обитании и случаев вытеснения нативных видов (карасей) из водоема.

Теоретическое значение исследований гибридных форм заключается в раскрытии некоторых закономерных особенностей развития, определяемых степенью их родства[22], в раскрытии преобразующей роли гибридной силы при создании новых форм в результате экспериментальных скрещиваний.

И.Н.Рябов [40] описал 140 скрещиваний представителей различных подсемейств семейства Cyprinidae (в том числе 39 скрещиваний подсемейств Cyprinidae и Leuciscinae) с указанием полученных форм: гибридных, гиногенетических, матроклинных, андрогенетических. Определены наиболее перспективные формы гибридов для рыбоводной практики.

Наиболее изученными являются гибриды сиговых и карповых рыб в связи с их производственной гибридизацией. Искусственно созданные гибриды из рыбоводных заводов России в озера Казахстана попадали лишь в первые годы сигового рыбоводства. После ввода в строй республиканских рыбопитомников производственная гибридизация сиговых рыб стала масштабной, но приобрела неорганизованный характер. Специального изучения гибридов не производилось. Можно лишь предположить, что в условиях степных заморных озер их морфобиологические особенности не отличались от характеристик гибридов в заморных озерах Урала.

За 20 лет рыбоводного освоения озер Урала, Башкирии, Ленинградской области детально изучены гибриды сиговых различных межвидовых скрещиваний. Гибриды чудского сига с рипусом имели высокие показатели выживаемости во время инкубации икры, промозврата (до 26%) в заморных озерах, патологические изменения воспроизводительной системы у 8-12% самцов гибрида ♀сиг х ♂рипус приводили к их стерильности в отличие от реципрокных самцов гибрида ♂сиг х ♀рипус – нормальных анатомически и физиологически. Однако, среди последних встречались гермафродиты, количество которых в озерах с повышенной минерализацией воды доходило до 2,0% [28,29,30]. Гибриды от скрещивания ладожского рипуса и сига-лудогы, получаемые в массовых количествах в течение 1946-1955 гг., обладали высокой устойчивостью к сублетальным температурам по сравнению с лудогой на соответствующих стадиях. Морфологически гибриды занимали промежуточное положение по форме рта, количеству жаберных тычинок, числу чешуй в боковой линии, числу позвонков. В водоемах Ленинградской области гибриды ♂сиг х ♀рипус имели высокий темп роста, анатомически нормальные, хотя и замедленно развивающиеся гонады. Плодовитое потомство во втором поколении обладало теми же качествами. Другое дело гибриды ♀сиг х ♂рипус. Также как у «уральских» гибридов реципрокного скрещивания самцы стерильны, но не 8-12%, а полностью на 100%. Конечно, второго поколения у этих гибридов не бывает [24].

Гибриды сиговых других скрещиваний: пеляди с чиром [7], ряпушки с сигом-лудогой [8], пеляди с чудским сигом [34] не имели нарушений в развитии воспроизводительной системы. Естественные гибриды чудского сига и рипуса в основных рипусовых озерах Урала (например, Таватуге и Увильды) не появлялись по результатам 20-летних наблюдений [51]. Тем не менее настойчиво рекомендуется интродукция лишь чистых форм сиговых, во избежание явлений спонтанной гибридизации [13].

Производственная гибридизация карповых широко практикуется в прудовом рыбоводстве в течение ряда десятилетий: выращиваются гибрид карпа с золотым карасем, карпа с сазаном и другие. В Казахстане производственная гибридизация карпа с золотым карасем проводится с начала 90-х годов. Гибрид карпокарася по морфологическим характеристикам занимает промежуточное положение между родительскими формами: по 14 признакам уклоняется в сторону карпа, по 12 – в сторону карася. Двурядные глоточные зубы гибрида – «арифметическое среднее» наследственности: у карпа – трехрядные, у золотого карася – однорядные [19]. Промежуточное положение занимает гибрид и по темпу роста: в 1,4 – 2,2 раза растет медленнее карпа, но в 1,7 – 6,3 раза быстрее золотого карася. Острая пищевая конкуренция между гибридом, карпом и золотым карасем диктует нецелесообразность совместного выращивания гибрида с карпом и с золотым карасем в водоемах с высокой численностью последнего [20].

Появление гибридов рыб в водоемах служит одним из показателей несоответствующего данному виду состояния экосистемы, пониженного использования видоспецифичной ниши, нарушений воспроизводства родительских видов. Детальные исследования закономерностей развития и размножения гибридов позволили установить, что посредством гибридизации реализуется сохранение геномов скрещивающихся видов в неблагоприятных условиях, с последующим восстановлением популяций видов [53].

Естественная гибридизация встречается в природе довольно часто и может достигать значительных масштабов при резком изменении численности одного из родственных видов в естественном ареале или при интродукции близкородственных видов в новый водоем [14]. Гибриды характеризуются повышенной изменчивостью морфологических признаков и занимают промежуточное положение между родительскими видами.

Межвидовые естественные гибриды у рыб, обнаруживаемые исследователями с давних пор [15, 41] регистрируются постоянно, и по сей день [23,37-39,52]. По частоте встречаемости находки гибридов можно считать в большинстве случаев единичными. Так, относительное количество гибридов в девяти озерах Британской Колумбии составляло 0,25 – 7,0% [25]. Также единичными были гибриды пеляди и пыжьяна (5 экз. гибридов на 355 экз. пеляди и 540 экз. пыжьяна) в низовьях р.Оби. Характеризовались повышенной плодовитостью по сравнению с исходными видами [1].

Наиболее объемным по числу отдаленных гибридов является семейство карповых: 160 случаев естественной гибридизации (без учета подвидов и реципрокных вариантов) [18]. В семействе карповых рыб на территории СССР Л.С.Бергом [4] зарегистрированы помеси леща с плотвой, плотвы с густерой, красноперкой, уклейей, шемаей, шемаи с голавлем, каспийским рыбцом, красноперкой, уклейей, густеры с красноперкой, лещем, рыбцом, туркестанского усача с чуйской маринкой, туркестанским язем и краснотелым жерехом, сазана с золотым и серебряным карасями.

Многие гибриды рыб семейства карповых известны также по единичным находкам. Так, частота встречаемости естественного гибрида густеры с лещем в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища составила 2,0% от общего числа родительских особей в улове [46]. В редких случаях у гибридов доминируют признаки одного из родителей [55], чаще они наследуют признаки обоих родителей. Так, гибриды сазана и золотого карася в оз. Рошка (дельта Дуная) иллюстрировали промежуточное наследование по форме тела, характеру чешуйного покрова, числу позвонков, формуле глоточных зубов, расположению изгибов кишечника, форме отолитов [57]. Гибриды карпа и золотого карася в водоемах Японии также по ряду признаков были промежуточными между исходными видами, отличались высокой скоростью роста, очень большим процентом самок и стерильными самцами. Стерильность авторы работы [56] связывают с интерсексуальностью, вызванной нарушением генетического баланса между хромосомами родителей. Н.И.Николюкин [31] в уловах карасей из водоемов поймы верхнего Дона обнаружил 70-80% гибридов золотого карася с сазаном. Описав морфологические признаки гибридов автор пишет: «... помеси попадают всюду, где встречаются сазан и карась». Единичные находки гибридов сазана с серебряным карасем [33,42,49] интересны тем, что в уловах регистрировали лишь однополую форму серебряного карася, способную при скрещивании производить только самок серебряного карася. Появление подобных гибридов свидетельствует о наличии в водоеме двуполой формы, внешне неотличимой от однополых. Н.П.Серов [42] после упоминания о поимке подобного гибрида летом 1946 г. в дельте р. Аму-Дарьи (в оз. Муюнкуль) описывает гибридную форму из р. Каратал (бассейн оз.Балхаш) как промежуточную между сазаном и серебряным карасем. От серебряного карася гибрид отличался наличием двурядных глоточных зубов, большим числом чешуй в боковой линии (37) и малым числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге (26), от сазана – отсутствием усиков. Г.В. Никольский [33] у аналогичного гибрида из оз. Судочьего (басс. Аральского моря) отмечает наличие усиков – наследование материнского признака.

Скопление гибридов вследствие скрещивания исходных видов между собой и с плодовитым потомством часто происходит в озерах с непостоянным уровнем воды. Р.Г.Пушкина [39] в озере Убинском за четыре летних месяца отловила 99 гибридов леща и сибирской плотвы. В замкнутых водоемах днепровского и северодонского водосборных бассейнов в течение четырех лет наблюдений обнаружено и изучено 20 гибридных поселений карасей [26], дифференцированных на три подгруппы по характеру плоидности.

Массовая гибридизация рыб может происходить в небольших реках с прерывистым водотоком. В бассейне р. Чу (Киргизия) зарегистрированы помеси между лещом и плотвой, язем и красноперкой, язем и

плотвой, туркестанским и аральским видами усачей [36]. Гибридная форма усачей в р. Чу впервые была отмечена Л.С.Бергом [3], затем Г.В.Никольским [32] и П.А.Дрягиным [11]. И.А.Пивнев [36] на 17-ти экземплярах, изучив морфологические особенности гибридов, определил промежуточное положение между родительскими видами по ряду признаков; наследование аральского усача по трем признакам и лишь по одному (числу ветвистых лучей в спинном плавнике) – наследование туркестанского усача. Способность гибридной формы к самовоспроизводству свидетельствует о самостоятельном пути формообразовательного процесса. Темп этого процесса можно представить из сопоставления следующих данных: гибридные формы усачей в сборах Г.В.Никольского [32] составляли в уловах до 33%, в сборах Г.М.Дукравца [12] на этой же реке в 1958-1967 гг. – 100%.

Также многочисленны были помеси двух видов маринки в бассейне реки Талас. Ф.А.Турдаков [48] пишет, что «гибридизация происходила и происходит, по-видимому, так регулярно и всесторонне, что требуется, прежде всего, установить, какие популяции принимать за «чистые», исходные». Причина такой интенсивной гибридизации заключается в изолированности бассейна р. Талас от бассейнов рек Чу и Сыр-Дарьи, больших потерях воды на испарение и фильтрацию (в наносах предгорного шельфа) прежде чем река исчезнет в пустыне Муюн-Кум.

В изолированных популяциях гольцов семейства Balitoridae бассейна Балхаша (обследовано 36 водоемов) зарегистрировано начало независимой дивергенции морфологических признаков. Показано, что нестабильность условий обитания (колебания уровня, пересыхание рек) приводит к усилению межвидовой гибридизации [2].

Сравнительно высокий уровень гибридизации (до 40%) наблюдается на территориях, где интродуцирован один или оба из участвующих в скрещивании вида [58]. Зарыбление озер Северного Казахстана родственными видами сиговых создало благоприятные условия для естественной гибридизации. Стада сиговых в озерах Зерендинском, Жаксы-Жангистау, Большой Тарангул на 70-80% состояли из гибридных форм рипуса, сига-лудог и пеляди [50]. Гибриды сиговых плодовиты, хорошо растут: при плотности посадки личинок 8000 шт/га, сеголетки к осени достигают массы 140 г (оз. Байсары, 1982 г), переносят минерализацию воды до 9,0 г/л (оз. Белое). Оценить их преимущество в сравнении с исходными видами затруднительно вследствие отсутствия генетически «чистых» исходных форм даже в озерах, предназначенных для выращивания маточных стад сиговых рыб.

Гибридизация карасей в степных, периодически пересыхающих озерах – одна из форм адаптаций. Изменение условий обитания вызывает появление гибридов с различной степенью наследования родительских признаков. Гибриды от скрещивания двуполой формы серебряного карася с золотым карасем наследуют от него белый цвет перитонеальной выстилки и большее чем у серебряного карася количество зубчиков на жестком луче спинного плавника (20-22). От серебряного карася – светлую, с голубоватым оттенком окраску чешуи и большее чем у золотого число жаберных тычинок на первой жаберной дуге (42-44). По форме плавательного пузыря – промежуточное наследование. Это наиболее распространенная, легко регистрируемая гибридная форма, обитающая в озерах в периоды относительно устойчивого гидрологического режима. По результатам опытных скрещиваний можно предполагать кроме того появление гибридов между самками двуполой формы серебряного карася и гибридом золотого с серебряным [10].

Цитометрическим анализом крови доказана однородная генетическая структура гибридов с белой брюшиной: они на 100% триплоиды. Карасям-диплоидам они уступают (как показал метод морфофизиологических индикаторов) по уровню физиологических реакций: состоянию защитных сил организма, степени разнородности популяции, интенсивности обмена и метаболических процессов [45]. Но растут они лучше: масса гибридов в 1,8-2,5 раза выше, чем у диплоидов. Выше и плодовитость гибридов: 2272 шт. против 1914 шт. в молодом возрасте (у самок, массой менее 50 г) и 29099 шт. против 19823 шт. у самок массой 151-200 г.

В озерах, не высыхающих полностью (стадии: озеро-болото-озеро), набирают численность гибридные формы темно-бронзовой окраски с угольно-черной брюшиной: одна – с количеством жаберных тычинок 28-32 шт., зубчиков на третьем жестком луче спинного плавника 20 шт., другая с количеством тычинок 40-47 (среднее – 40,6) шт., зубчиков – 12-20 (среднее – 15). Это исключительно тугорослые рыбы с массой тела от 15 до 50 г в возрасте 3+. Скороспелые, единовременно-нерестующие с ничтожным (0,1%) количеством самцов.

Описание гибридов карасей было бы неполным без упоминания об аномалиях развития. Единичные находки рыб с различными уродствами среди нативных видов известны с давних пор. К.Бэр [54] очень подробно описал двуголовых эмбрионов окуня из р. Невы в 1844 году. Аномалии развития рыб тех лет, когда водоемы не переживали колоссальных антропогенных нагрузок и были вызваны, возможно, случайными мутациями интересны в плане масштаба морфопатологий. Наиболее часты случаи изменения длины и формы плавников, отсутствия плавников, искривления позвоночника и челюстных костей. Единичные уродства: мопсовидная голова, отсутствие глаз, выпадение отдельных лучей плавников, отсутствие анального плавника, укорочение хвостового стебля зарегистрированы Г.В.Никольским [33] для аральского сазана.

Случаи массовых уродств довольно редки, но они бывали. П.Г.Борисов [5], описывая окуня р. Уводи Иваново-Вознесенской губернии с укороченными верхней челюстью и лобными костями, пишет, что мопсообразные окуни «любителями рыбной ловли излавливаются сотнями штук и по возрастному составу представлены группами от двухлеток до восьмилеток». Принимая во внимание ежегодно возрастающую

численность молсообразных окуней и наличие половозрелых самок (с икрой), автор связывает эту морфопатологию с изменением генотипа.

Другое массовое уродство зарегистрировано в 1949 г. у сазана в озерах Бийликоль и Акколь бассейна р. Талас [9]. Рыбы с искривлением позвоночника (в области перехода туловищного отдела в хвостовой) составляли 2% популяции вида, охватывая шесть возрастных групп (от 1+ до 6+), встреченных в промысловых (неводных) уловах. Уродство сопровождалось укорочением длины туловища, постдорсального расстояния, длины хвостового стебля и длины основания спинного плавника. Все другие пластические признаки иллюстрировали увеличение по сравнению с одноименными признаками нормальных сазанов. Причиной массового уродства решили считать колоссальное развитие синезеленой водоросли *Microcystis* в мелководных озерах. Наполнение озер привело к нормализации положения через шесть лет. Позднее встречались лишь единичные уродства [27].

Массовые уродства встречаются и у прудового карпа. Дефекты в строении плавников и жаберной крышки В.С.Кирпичников [16, 17] считает наследственными, зависящими от генетических свойств рыбы. К.И.Татарко [47] по результатам опытных наблюдений такие аномалии у сеголеток карпа в прудах Украины (составляющие 3,1-7,3% от числа исследованных рыб ($n=1202$ шт)) объясняет влиянием высоких температур воды ($28-30^{\circ}$).

Чрезвычайно высокий уровень патологического развития рыб наблюдается в водоемах, загрязненных стоками бытовых и промышленных предприятий. Б.Г.Котегов [21] в водоемах Камско-Уральского региона зарегистрировал 45,5% популяции плотвы с нарушением скелета, строения органов чувств, покровов тела и генеративной системы, новообразованиями на поверхности тела.

Итак, имея представление о массовых уродствах рыб природных популяций в водоемах сравнительно чистых и водоемах с высокой антропогенной нагрузкой, рассмотрим аномалии гибридов карасей в степных озерах Казахстана. Аномалии развития гибрида золотого и серебряного карасей с белой брюшиной сводятся к нарушению формы плавников: искривлению и выпадению мягких лучей, укорочению или удлинению. Подобные явления встречаются и у однополых и двуполых карасей, также как нарушения развития генеративной системы. Гибридные самки с асимметричными яичниками составляли 34% от пробы, самки однополо-двуполого комплекса – 20% (за три года наблюдений на оз. Бошаколь), самцы с асимметричными семенниками 34%, самцы двуполого серебряного карася 50% при относительном количестве самцов у гибридов – 4,38%, у двуполых серебряных карасей – 2,90%.

Гермафродиты в количестве 0,4-0,5% зарегистрированы вначале лишь у двуполых карасей. Но после восьми лет жизни в небольшом озерке, изолированно от серебряных карасей двуполо-однополого комплекса, у белобрюшинных гибридов относительное количество самцов возросло до 50%, гермафродиты составили 2,5%, число самок с асимметричными яичниками снизилось до 10% ($n=200$).

Гибридные формы темно-бронзовой окраски с черной брюшиной, наследовавшие основные счетные признаки или золотого или серебряного карасей, не имели многочисленных нарушений скелета, строения покровов тела и органов чувств, но отличались массовым перерождением половых желез.

Широко развернувшееся с начала 60-х годов рыболовное освоение степных озер предусматривало увеличение рыбопродуктивности за счет вселения карпа и сибирских рыб. В задачу рыбоводов не входил анализ приспособленности вселенца, возможность гибридизации с местными видами, нарушения структуры биологического сообщества. Теперь, когда проблема интродукции, даже в рамках узкого ареала и рыболовного освоения озер, требует всестороннего обоснования и анализа результатов, необходимо проследить влияние интродукции карпа и рыб других видов на природную гибридизацию карасей, возможное появление карпокарасевых гибридов и вытеснение нативных видов из водоема.

Как показали результаты многолетних (1955-1988гг.) маршрутных обследований степных озер относительное количество гибридов золотого и серебряного карасей колеблется от нуля до 27,3% в заморных, регулярно зарыбляемых интродуцентами озерах, населенных карасями в равном видовом соотношении или, чаще всего, с преобладанием серебряного. Не обнаружены гибриды в озерах Токтас и Жарколь Костанайской области, в оз. Большая Сарыоба Акмолинской области. В оз. Токтас в первые восемь лет рыболовного освоения в уловах преобладал золотой карась, в следующие восемь (до тотальной гибели всей рыбы летом 1974 г.) – серебряный. Ни в одном из периодов гибриды золотого и серебряного карасей не встречены.

В высокоминерализованном (до 9,4 г/л) оз. Жарколь многолетние вселения карпа и сазана стабилизировали гионогенетическую форму серебряного карася. Оз. Большая Сарыоба, еще более минерализованное (до 16,7 г/л) впервые обследовано в 1965 г. с началом вселения карпа. Зарегистрирована двуполовая форма серебряного карася. Через десять лет – гионогенетическая форма.

В оз. Майбалык, ежегодно с 1964 г. зарыбляемом карпом, десять лет регистрировали только гионогенетическую форму серебряного карася, поддерживаемую карпом при ничтожно малом количестве золотого карася. Рыбопродуктивность озера колебалась от 21,8 до 44,6 (в среднем 27,0) кг/га. В следующие десять лет после попадания золотого карася из реки Ишим (по сооруженному каналу) стали появляться гибриды золотого и серебряного карасей. Рыбопродуктивность от 5,1 до 70,0 (средняя – 33,5) кг/га. В многовидовом сообществе (караси, карп, язь, линь, лещ, рипус, щука, окунь) в следующие восемь лет рыбопродуктивность колебалась от 5,0 до 131,0 (средняя 78,0) кг/га. Гибриды были малочисленны.

В полупроточном оз. Речном Костанайской области, зарыбляемом карпом в течение десяти лет, гибриды золотого и серебряного карасей составляли 17% от выборки ($n=600$) в 1976 г. При этом иллюстрировали гамму межвидовых признаков. В оз. Сарыколь Костанайской области гибриды, по-видимому, составляли определенную часть популяции карасей еще до вселения карпа в 1964 и в 1968 гг. После тяжелого замора зимой 1968-1969 гг. и гибели вселенцев, среди экоформ однополых и двуполых карасей были зарегистрированы гибриды золотого карася с серебряным в количестве 12% ($n=100$).

Существование гибридов золотого карася с серебряным независимо от наличия в водоеме карпа подтверждают многолетние исследования серебряного карася оз. Боцаколь, в которое никогда не вселяли карпа. Среди различных экоморф серебряного карася эти гибриды составили 34% от общего числа (11858 экз.) рыб, просмотренных за три года.

Явление вытеснения нативного вида вселенцами в степных заморных озерах неоднозначно. В оз. Токтас вселенный карп (плотностью всего 1шт/га) через шесть лет стал доминирующим в уловах. Численность золотого карася заметно снизилась. Рыбопродуктивность до вселения карпа составляла 105 кг/га, через 9-10 лет – 108-125 кг/га, с понижением до 90 кг/га в последующие годы. В оз. Узынколь Акмолинской области вселение карпа стимулировало развитие гиногенетической формы карася. Через восемь лет после вселения карпа общая рыбопродуктивность озера достигла 132 кг/га, но после замора зимой следующего года и гибели карпа снизилась до 37 кг/га. При нерегулярном зарыблении карпом и различными видами рыб, через 44 года после первого вселения преобладающим в уловах (76%) оказался яз. Караси составляли 25%, карп встречался единично. Рыбопродуктивность колебалась от 6,0 до 110,0 кг/га, в среднем за 10 лет 34,0 кг/га.

Оз. Жарколь в цепочке водоемов Васильевского накопителя (Аккабакского озерно-товарного хозяйства) в результате регулярных (в течение десяти лет) вселений рыб через 19 лет с начала рыбоводного освоения стало окуневым водоемом с рыбопродуктивностью 9,0 кг/га. Караси исчезли в уловах.

Такая же участь постигла оз. Большая Сарыоба. Зарыбленное карпом плотностью 200 шт/га через десять лет оно стало эксплуатироваться как маточное для расселения карпа по другим водоемам. Серебряный карась был малочисленным. Еще через десять лет балхашский окунь, попавший в озеро вместе с карпом (по небрежности рыбоводов), заполнил водоем [44]. Дальнейшая судьба озера связана с интенсивным отловом окуня и зарыблением сеголетками карпа (из Майбалыкского рыбопитомника). В 2004 году опытной улов показал следующее количественное соотношение видов рыб ($n=210$): карп – 72,9%, карась – 20,9%, окунь – 6,2% [35]. Исчезновение на ряд лет и затем появление серебряного карася связано с удивительной способностью лежать на дне или закапываться в грунт в тяжелое для вида время. Рыбопродуктивность озера колебалась от 5,0 до 40,0 (среднее – 14,0) кг/га.

В оз. Речном регулярно вселяемый карп и попадающие с речными водами другие виды рыб привели к снижению численности карасей через 25 лет. Рыбопродуктивность озера до начала рыбоводного освоения (1955г.) составляла 72,0 кг/га, через 40 лет – 34,8 кг/га (прогнозируемая). Наиболее многочисленный вид в промысле – окунь (40% запаса).

В отличие от перечисленных озеро Майбалык иллюстрирует положительный результат рыбоводного освоения. Регулярное зарыбление карпом и «самовольное» вселение других рыб повышают рыбопродуктивность, при этом численность нативных видов – карасей не снижается: в уловах они составляют от 64,5 до 100 (в среднем 85,1)%.

Изложенные выше наблюдения определяют влияние карпа на генетическую структуру серебряного карася как благотворное. В озерах, где нет гибридов золотого карася с серебряным, карп не стимулирует их появление. Наоборот, препятствует, поддерживая репродуктивные способности гиногенетической формы (оз. Майбалык). Ухудшение условий обитания, исчезновение карпа после зимних заморозов приводят к появлению гибридов золотого карася с серебряным. При регулярном, многократном вселении различных видов рыб происходит нарушение структуры многолетнего биологического сообщества, что приводит к снижению численности (вытеснению) основных обитателей. Там, где вселение прекращается, наблюдается восстановление прежнего статуса карасевого озера (Сарыколь).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокая степень гетерогенности природной популяции серебряного карася в условиях многовекового непостоянства среды привела к образованию различных экотипов, в том числе и гибридных. Гибриды-триплоды (с белой брюшиной) в состоянии динамического равновесия с гибридами-диплоидами (чернобрюшинными) и диплоидами исходных форм создают положение генетической изоляции в период относительно стабильного гидрологического режима водоема. В периоды пониженной увлажненности климата, перед высыханием озера может нарушиться генетическая изоляция и произойти (по результатам полевых экспериментов) скрещивание гибридов-триплодов и диплодов исходной формы серебряного карася.

Общие и частные приспособления, онтогенетическая дифференцировка и специализации осуществляются естественным отбором в одном направлении в период наполнения озера и в другом – в период усыхания. В первые годы возрождающегося озера абсолютно преобладает гиногенетическая форма серебряного карася, позднее появляются гибриды-триплоды, и в период усыхания – гибриды-диплоды.

Легкость межвидовых карасевых скрещиваний как адаптация к изменяющимся условиям среды предполагает возможность массовой гибридизации карасей с карпом (сазаном), вселяемом в карасевые озера в

течение 50-ти лет. Однако такое не случилось: гибриды карпа (сазана) ни с золотым, ни с серебряным карасями не обнаружены.

Оценивая результаты рыбоводного освоения карасевых озер как благотворные в рамках истекших 50-ти лет, рыбохозяйственное использование озер в перспективе нуждается в серьезном исследовании генетической структуры серебряного карася настоящего времени. Гибрид серебряного карася с золотым, успешно размножающийся и плодовитый, ставит под сомнение видовой статус родителей. Кроме того, исчезновение с годами золотого карася затруднит возможность скрещиваний. Прекращение работ по вселению карпа и сазана приведет к исчезновению триплоидной, гиногенетической формы и значительной трансформации однополудвуполого комплекса популяции серебряного карася. Непредсказуемые последствия готовит производственная гибридизация карпа с золотым карасем: личинками карпокарасей местные рыбоводы более десяти лет зарыбляют озера Северного Казахстана. Опасения не меньшего масштаба представляет интродукция (чаще попутная, с основным вселенцем) китайского карася. Генетическая агрессивность последнего может привести к скоплению гибридов, не приспособленных к жизни в периодически высыхающих озерах, и в конечном счете к обезрыбливанию водоемов. Озера, проходящие стадию болота в годы пониженной увлажненности климата (не пересыхающие полностью) будут заполнены китайскими карасями.

Наряду с задачей спасения озер от попадания китайского карася, неотложной задачей сегодняшнего дня является определение степеней гетерогенности гибридных поселений карасей в степных озерах Казахстана и таксонометрического статуса однополудной формы серебряного карася в координации с генетическими исследованиями серебряного карася в водоемах постоянного гидрологического режима.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амстиславский А.З., Иванов Ю.Н. О гибриде между ледовитоморским сигом *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) и пелядью *Coregonus peled* (Gmelin) в низовьях реки Оби. //Труды Института экологии растений и животных. Урал. Фил. АН СССР. Свердловск: 1970.-вып.72.-С. 52-55.
2. Балабиева Г.К. Морфологическая изменчивость и биология балиторных рыб(Balitoridae; Cypriniformes; Osteichthyes), обитающих в Балкашском бассейне. //Автореферат дисс. канд. биол. наук. Алматы: 2010.-20с.
3. Берг Л.С. Фауна России. Рыбы. III. Вып.2 М.Л.: 1914. -С.614.
4. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд-во АН СССР. ч.2. М.Л.: 1949.- С.821-831.
5. Борисов П.Г. Особая форма окуни реки Уводи. //Русский гидробиологический журнал, М.: 1925 т.IV №1-2.
6. Веригин Б.В., Макеева А.П., Шубникова Н.Г. Случай естественной гибридизации толстолобиков *Hypophthalmichthys molitrix* x *Aristichthys nobilis* (Cyprinidae). //Зоол. журнал. М.: 1979. т. 58. Вып.2. - С. 190-196
7. Волошенко Б. Гибриды пеляди с чиром – новые объекты рыбоводства. //Рыбоводство и рыболовство. М. 1972. №6.- С.9.
8. Горбунова З.А. Гибридизация сиговых как один из путей повышения продуктивности озер Карелии. //Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.Л.: 1962.- С. 77-79.
9. Горюнова А.И. К вопросу об уродствах рыб. //Сборник работ по ихтиологии и гидробиологии Ин-та зоологии АН КазССР. Алма-Ата: 1956. Вып.1. - С.261-269.
10. Горюнова А.И., Скакун В.А. К биологической характеристике карасей (*Carassius*) с различным цветом перитонеальной выстилки в периодически высыхающих озерах Казахстана. // *Tethys Aqua Zoological Research*, Almaty: 2002. vol. 2. – P.33-37.
11. Дрягин П.А. Рыбы реки Чу и рыбохозяйственное использование этой реки. //Труды Киргизской комплексной экспедиции. Фрунзе: 1936. т. III, Вып.1. - С. 67.
12. Дукравец Г.М. Род *Barbus* Cuvier, 1817 – Усач. //Рыбы Казахстана, т. 3. Карповые (продолжение). Алма-Ата: Наука. -1988.- С.24.
13. Еременко А.Р., Козьмин Ю.А. Опыт акклиматизации сиговых рыб в Ириклинском водохранилище. //Сборник научных трудов Уральского отделения ГосНИОРХ. Л.: 1979. Вып.10.- С. 42-47.
14. Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. //«Пищевая промышленность» М.: 1975.- 431с.
15. Кесслер К. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 году с зоологической целью. // Труды СПб Общества естествоиспытателей. СПб.: 1878. т. VIII. С. 78-109.
16. Кирпичников В.С. Влияние условий выращивания на жизнеспособность, скорость роста и морфологию карпов различного генотипа. // Доклады АН СССР М.: 1945. т. 47. №7 - С.521-526.
17. Кирпичников В.С. Сравнительная характеристика четырех основных форм культурного карпа при выращивании на севере СССР. // Известия ВНИОРХ. Л.: 1948 т. 26. Вып.2.- С. 145-170.
18. Кодухова Ю.В. Морфологические особенности гибридов первого поколения леща *Abramis brama* (L) и плотвы *Rutilus rutilus* L (Cyprinidae: Leuciscinae) //Автореферат канд. дисс. Борок.- 2009.- 21с.
19. Коломин Ю.М., Сироткин В.П., Шипилов А.Я. Морфологическая характеристика карпокарасевого гибрида (*Cyprinus carpio* Linne x *Carassius carassius* (Linne)) из водоемов Северного Казахстана. //Экосистема и рыбные ресурсы водоемов Казахстана. «Бастау».- Алматы, 1995.- С. 38-43.
20. Коломин Ю.М., Демидов В.Б. Питание и пищевые взаимоотношения карпокарасевых гибридов с родительскими видами в озерах Северного Казахстана. // Экосистема и рыбные ресурсы водоемов Казахстана. «Бастау». Алматы: 1995.- С. 31-38.
21. Котегов Б.Г. Морфопатологический анализ некоторых водоемов Удмуртии и его биоиндикационное значение. //Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Материалы науч.-практ.конф. Пермь: 2001. С. 34-36.
22. Крыжановский С.Г. Закономерности развития гибридов рыб различных систематических категорий. «Наука». М: 1968.-279 с.
23. Кулиев З.М., Агаярова А.З. Морфологические и биологические особенности гибрида воблы и леща из Кызылагачского залива. // Известия АН АзССР, Сер. биол. Вып.5. –Баку: 1969.-С. 64-68.
24. Леманова Н.А. Сравнительный и экспериментальный анализ межвидовых гибридов рода *Coregonus* (рипус x лудог и лудог x рипус). // Совещание по отдаленной гибридизации растений и животных. М: 1958. Вып.2. - С.127-129.
25. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. Мир. М.: 1974.- 460 с.
26. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Федоренко Л.В. Структура гибридов *Carassius auratus* x *C. carassius* (Cyprinidae) в поселениях карасей бассейна Днепра и Северного Донца. // Деп. Нац. АН України. Київ: 2009. №6. - С. 191-197.
27. Митрофанов В.П., Дукравец Г.М. Аральский сазан. //Рыбы Казахстана, т.3. Карповые (продолжение). «Наука». Алма-Ата: 1988.-С. 247-248.
28. Нестеренко Н.В. Опыт Урала. // Рыбное хозяйство. 1962. №4. - С. 8-11.
29. Нестеренко Н.В. Воспроизводительная способность гибридов рипуса с чудским сигом. // Труды Урал.отд. ГосНИОРХ. Свердловск: 1964. т. 6. - С. 19-60.
30. Нестеренко Н.В. Морфологические особенности гибридов рипуса с чудским сигом. // Труды Урал.отд. Сиб НИИРХ. Свердловск: 1966. т. 7. - С. 185-196.

31. Николокин Н.И. Межвидовые гибриды костистых рыб, их морфология и значение для систематики. // Зоол.журнал М.: 1948. №4. - С.343-353.
32. Никольский Г.В. Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу. // Ежегодник зоол. музея АН СССР, М.: 1931. т. 32. - С. 255
33. Никольский Г.В. Рыбы Аральского моря. Гибрид между сазаном и серебряным карасем. // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия. Зоол. М.: 1940. Вып.1 (XIV).- С.154.
34. Носаль А.Д. Гибридные формы сиговых рыб как объекты акклиматизации. // Акклиматизация животных в СССР. Материалы конференции по акклиматизации животных в СССР, 10-15 мая 1963г. г.Фрунзе. Алма-Ата: 1963.- С.276-278.
35. Озерный фонд Казахстана (А.И.Горюнова, Е.К.Данько). Раздел IV – озера Акмолинской области. Большая Сары-Оба. «Тіл». Алматы: 2011.- С. 62-65
36. Пивнев И.А. Материалы по систематике и внутривидовой изменчивости усачей р. Чу. (Barbus, Cyprinidae, Pisces) // Известия АН КиргССР, Серия биол.наук. Фрунзе: 1963. т.5. Вып.2. - С.47-56.
37. Пушкин Ю.А. О естественных гибридах густеры с другими видами рыб семейства Cyprinidae. //Труды Урал.отд. СибНИИРХ. Свердловск: 1971. №13. - С. 103-109
38. Пушкина Р.Г. Гибридизация рыб как фактор, содействующий их акклиматизации. // Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск: 1962.- С. 221-223.
39. Пушкина Р.Г. Об экологии гибрида леща *Abramis brama* (L) и сибирской плотвы *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) из оз. Убинского. // Вопросы ихтиологии М.: 1964. т. 4. Вып. 3. - С. 463-465
40. Рябов И.Н. Гибридизация представителей различных подсемейств семейства Cyprinidae. //Вопросы ихтиологии М.: 1979. т.19. Вып.6 (119). - С.1025-1042
41. Сабанеев Л. Рыбы России. М.: 1911. 3-е изд. - 1062 с.
42. Серов Н.П. Гибрид серебряный карась х сазан. //Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. «Наука». Алма-Ата: 1966. Вып. 5. - С.352-353.
43. Сироткин В.П., Свириденко Т.В. Выживаемость карпокарасевого гибрида (*Cyprinus carpio* Linne x *Carassius carassius*(Linne)) и родственных видов в воде различной минерализации. // Экосистема и рыбные ресурсы водоемов Казахстана. «Бастау». Алматы: 1995.- С. 44-46.
44. Скаун В.А., Шустов А.И., Губанова В.Я., Распопин А.А., Алеева Н.З., Аймуханова Ш.М. Влияние ненаправленной акклиматизации на ихтиофауну нагульного озера Сары-Оба. //Биол. основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад: 1986.- С. 293-295.
45. Скаун В.А., Горюнова А.И. О влиянии условий степных озер Казахстана на морфоэкологические показатели серебряного карася с разным цветом перитонеальной выстилки. // Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков: морфология, систематика, экология. Материалы международной научной конференции, посвященной 70-летию КазНУ им. Аль-Фараби. Алматы: 2004.- С.200-202.
46. Суворова Т.Ф. Характеристика морфологических признаков леща *Abramis brama* (L) и густеры *Blicca bjoerkna* (L) Свияжского залива Куйбышевского водохранилища в связи с биологической неоднородностью локальных стад. // Вопросы ихтиологии. М.: 1975.- т.15. вып.6 (95). - С. 1120-1123.
47. Татарко К.И. Аномалии карпа и их причинная зависимость. // Зоол. журн. М.: 1966. Т.45. Вып.12.- С. 1826-1834.
48. Турдаков Ф.А. Очерк ихтиофауны Таласского бассейна. //Уч. Зап. биол.-почв. факультета Киргизского Гос.Университета. Фрунзе: 1955. Вып. 5. - С. 145-147.
49. Шапошникова Г.Х. Рыбы Аму-Дарьи. Серебряный карась. // Труды Зоологического Института АН СССР Л.: 1950. т.9. - С. 38-43.
50. Шустов А.И. Материалы по морфологии и биологии сиговых (*Coregonidae*) в водоемах Казахстана. //Рыбы Казахстана. Т.5. Акклиматизация, промысел. Алма-Ата: 1992.- С. 316-329.
51. Щупаков И.Г., Харченко Л.Н. О гипертрофии половой железы у самцов гибрида рипуса. // Доклады АН СССР М.: 1954. т. 95. №3. - С. 685-688
52. Ядренкина Е.Н. Гибридизация между представителями коренной фауны бассейна озера Чаны (Западная Сибирь) сибирской плотвой *Rutilus rutilus* и язем *Leuciscus idus* L. //Вопросы ихтиологии М.: 2003. т. 43. №1. - С. 110-117.
53. Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. Гаметическая сегрегация геномов у межродовых гибридов карповых рыб. // Доклады АН СССР. М.: 1998. т. 358. Вып.5. - С. 716-718.
54. Baer K. Über doppelreihige Missgeburten ober organische Verdoppelungen in Wirbeltieren. // Memoires de L'Academie imperiale des sciences de Saint Petersburg. Sixieme serie. Sciences mathematiques, physiques et naturelles. Tome VI. 1845.
55. Demandt M.H., Beergek S. Identification of cyprinid hybrids by using geometric morphometrics and microsatellites. // I.Appl. Ichthyol 2009. №6. - С. 695-701.
56. Makino Sajiro, Ojima Jashio, Matsui Joshiichi. Some cytological features of sterility in the carp-funa hybrids. // Annot. Zool. Japon. 1955. V.28. №1. -P.12-16.
57. Rădulescu Ion, Vasiliu Natalia. Notă asupra hibridului *Cyprinus carpio* L. x *Carassius carassius* L. din Ghiolul Rosca. // Bul. Inst. cercetări piscicole. 1956. T. 15. №1. p. 67-71.
58. Wheeler A. On the population of roach (*Rutilus rutilus*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) and they hybrid in Esthwaite Water, with notes on the distinctions between them. //I. Fish. Biol. 1976. V.9. - P. 391-400.

Далалық кезең бойы құрғақталып кететін көлдерде мәңке балықтары будандарының пайда болуы – тіршілік етудің қолайсыз жағдайларына бейімдеушіліктің формасы.

Тұқыны немесе сазанды мәңкелік көлдерге интродукциялау суқойманың өнімділігін арттыруға мүмкіндік береді. Мәңкенің жерсіндірілгендермен будандасуы болмайды.

Introduction of carps and cazans into lakes with predominance of the crucian carps presence, is foster to increasing of fish capacity of water body. Crossing between crucian carps and invading species (immigrants) do not occur.