

С. В. Межжерин, С. В. Кокодий

Диплоидно-полиплоидный комплекс *C. auratus* — *carassius* карповых рыб (Cyprinidae) в фауне Украины*(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. А. Акимовым)*

*Proofs are given of the existence of a hybrid association of crucian carps that are presented by diploid *C. carassius*, *C. auratus* and triploid *C. carassius*, *C. auratus* species, and also triploid *C. auratus*-*C. gibelio*, di-, tri- and tetraploid *C. auratus* — *carassius* and triploid *C. carassius* — species hybrids. The key features of *C. auratus* — *carassius* hybrids are their bisexual structure, males and diploid females fertility, and the limited reproduction capacity of tri- and tetraploid females. The cyto- and morphometric descriptions of hybrid forms and paternal species are given, and the phenodeviations that are much more frequently discovered within hybrids are analyzed.*

Особый интерес исследователей вызывают диплоидно-полиплоидные комплексы рыб, возникающие в результате гибридизации достаточно отдаленных видов одного или разных родов. Например, в фауне Европы известны только три комплекса: *Cobitis* (superspecies) *taenia* [1], *Carassius* (superspecies) *auratus* [2, 3], *Rutilus alburnoides* [4]. Особенно актуальными являются исследования рыб рода *Carassius*, что обусловлено слабой изученностью европейских популяций на генетическом уровне. В настоящее время в Европе признается три вида [5]: обыкновенный (золотой) карась *C. carassius*, двуполый серебряный карась *C. auratus* и однополый серебряный карась *C. gibelio*. Предварительные результаты, полученные при исследованиях популяций северо-востока Украины [6, 7], свидетельствуют о достаточно легко протекающей между этими тремя видами гибридизации и, в частности, между золотым и двуполым серебряным карасями, гибриды которых оказались достаточно многочисленными. Не так давно факт гибридизации этих видов в природе доказан также и для британских популяций [8], где гибридов оказалось не меньше, чем родительских особей. Эта экспансия гибридных особей дает основание считать, что они не только нормально жизнеспособны, но и способны к самостоятельному воспроизводству, которое может быть достигнуто либо путем гиногенеза, либо путем скрещиваний в себе. В последнем случае в таких популяциях должны встречаться как гибридные самки, так и самцы.

Именно с целью проверки возможности автономного размножения проведено исследование структуры смешанного гибридного сообщества карасей из старицы Десны в окрестностях с. Ядугты (Борзненский р-н, Черниговской области), которое, как ранее было установлено [9], формируется за счет гибридизирующих особей популяций золотого и серебряного карасей.

Материал собран в июне-июле 2006 г. Всего отловлено 107 экз. Из них 78 особей по морфологическим признакам идентифицированы как *C. carassius*, 16 особей предположительно определены как гибриды *C. carassius-auratus* и 13 диагностированы как *C. auratus* s.l. Для электрофоретического исследования, проведенного по маркерам, ранее использованным [8, 10] в этой группе рыб, взята выборка серебряных карасей и предполагаемых гибридов, а также в качестве контроля — пять экземпляров золотого карася.

Генное маркирование позволило идентифицировать серебряных (*C. auratus*) и золотых карасей (*C. carassius*), среди которых была особь, четко отличающаяся от остальных спектрами *Ldh-A* и *Es-2* (табл. 1, рис. 1) и имевшая ряд аномалий развития и необычно прогонистую для золотого карася форму тела, а также их гибриды *C. auratus* — *carassius*.

Группа особей, идентифицированных как *C. auratus*, представляла собой смесь диплоидных и триплоидных особей, что подтверждает цитометрический анализ (рис. 2, табл. 2). Все выявленные триплоиды за единственным исключением оказались самками и среди них отсутствовали рыбы с константно-гетерозиготными спектрами, содержащими аллели *Aat-2^a*, *Gpi-1^c*, которые, как ранее было установлено [9], четко диагностируют особей *C. gibelio-1*. По генотипическому составу выявленные полиплоиды делятся на две группы. Особи первой группы характеризуются константной гетерозиготностью *Es-1^{ab}*, *Gpi-1^{aab}*, *Gpi-2^{bc}*, *Pt-3^{ab}* и должны быть идентифицированы как представители альтернативного клона *C. gibelio-2*, у которых, в отличие от карасей клона *C. gibelio-1*, отсутствуют диагностические аллели, отличающие их от обонополого карася *C. auratus*. Вторую группу составляют три-

Таблица 1. Генотипическая структура карасей на уровне биохимических генных маркеров

Локусы	Генотипы					
	<i>C. auratus</i>	<i>C. gibelio-2</i>	<i>C. auratus</i> — <i>gibelio-2</i>	<i>C. auratus</i> — <i>carassius</i>	<i>C. carassius</i>	<i>C. carassius</i> — species
	2n	3n	3n	2–4n	2n	3n
<i>Aat-1</i>	aab, abb, bb	bbb	aab, abb, bbb	ac, bc	cc	cc
<i>Aat-2</i>	cc	ccc	ccc	cd	d	d
<i>Gpi-1</i>	ab, bb	aab	ac, ab, bb	aa, aab, ab, abb, bb	aa	aa
<i>Gpi-2</i>	ab, bb, bc	bc	ab, ac, bb	aa, ab, bb, bc	aa, ab, bc	ab
<i>Ldh-A</i>	aa			aa	aa	aab
<i>Ldh-B</i>	bb			ab	aa	aa
<i>Es-1</i>	bc, cc	bc	bc, cc	ab, ac, ad	aa	aa
<i>Es-2A</i>	a	a	a	ab, abc, ...	b	bc
<i>Es-2B</i>	aa, 0	aa	aa, 0	...	0	0
<i>Es-3</i>	bb	bb	bb	ab	aa	aa
<i>Hb</i>	a, ab, b	a	a	c	c	c
<i>Pt-1B</i>	aa	a	a	ab	bb	bb
<i>Pt-2</i>	aa, ab, bb	ab	ab	aa, ab, bb	bb	bb

Примечание. *n* — число гаплоидных наборов. 0 — низкая активность фермента. Многоточием отмечены многообразные и не поддающиеся четкой генетической интерпретации спектры.

Таблица 2. Цитометрические, биологические и морфометрические характеристики карасей

Виды и биотипы	<i>n</i>	Размеры эритроцитов		Число тычинок*		♂/♀
		М	min-max	М	min-max	
<i>C. carassius</i>	2n	146	124–165	27	26–28	1/3
<i>C. auratus</i> — <i>carassius</i>	2n	138	130–142	39,4	37–41	2/6
	3n	175	162–206	40	38–43	3/5
	4n	233	—	—	34, 36	–/1
<i>C. auratus</i>	2n	136	124–149	44,4	43–48	2/4
<i>C. gibelio</i>	3n	174	164–188	47,4	45–48	1/3
<i>C. auratus</i> — <i>gibelio</i>	3n	184	161–207	45,3	43–47	–/2
<i>C. carassius</i> — species	3n	184	—	—	25, 26	–/1

* Определялось по двум сторонам тела.

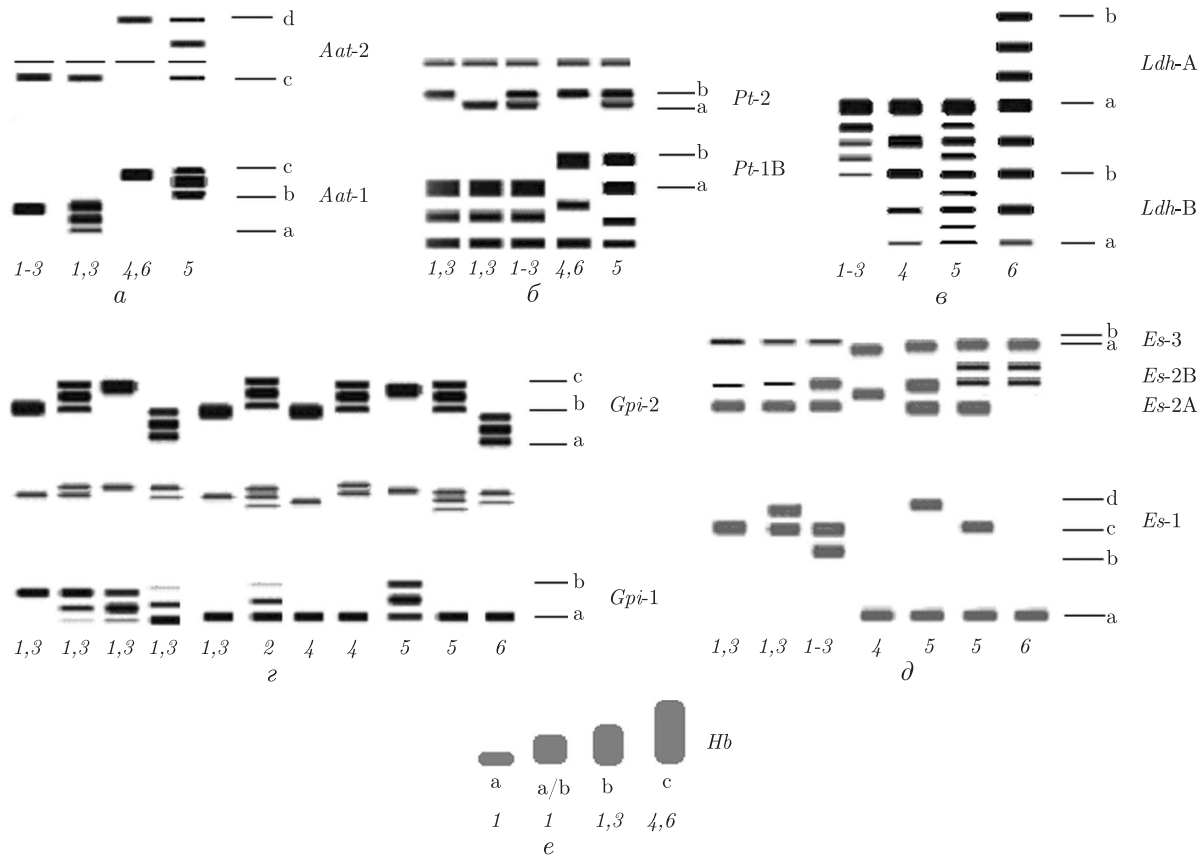


Рис. 1. Электрофоретические спектры исследованных ферментов (а — аспаратаминотрансфераза, в — лактатдегидрогеназа мышц, г — глюкозофосфатизомераза, д — неспецифические эстеразы) и белков (б — структурные белки мышц, е — гемоглобины): 1 — *C. auratus*; 2 — *C. gibelio-2*; 3 — *C. auratus* — *gibelio-2*; 4 — *C. carassius*; 5 — *C. auratus* — *carassius*; 6 — *C. carassius* — species

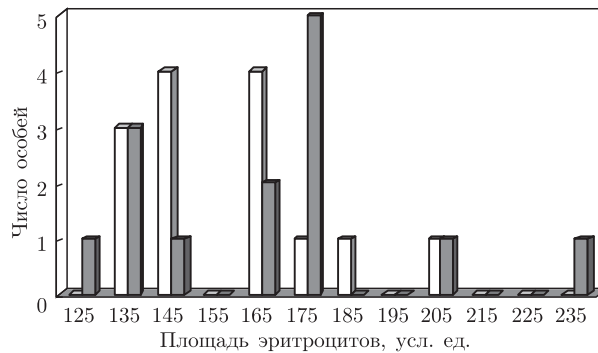


Рис. 2. Распределения особей *C. auratus* s. lato (белые столбики) и гибридов *C. auratus* — *carassius* (темные столбики) по размерам эритроцитов

плоидные предположительно гибриды *C. auratus* — *C. gibelio-2*. Это подтверждается следующими обстоятельствами. Во-первых, генотипическая структура этих карасей отвечает гибридам именно этих двух обитающих совместно форм, на что, в частности, указывает отсутствие аллелей *Aat-2^a*, *Gpi-1^c*, диагностирующих *C. gibelio-1*. Во-вторых, имеет место

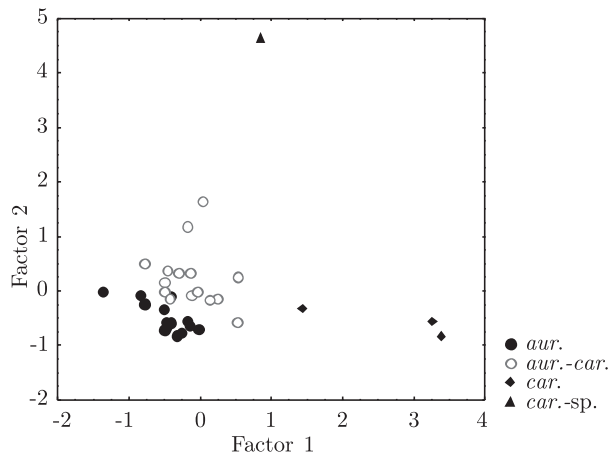


Рис. 3. Распределение четырех форм карасей в пространстве главных компонент, оцененных по 26 морфометрическим и пластическим признакам.

aur. — *C. auratus*; *aur.-car.* — *C. auratus* — *carassius*; *car.* — *C. carassius*; *car.-sp.* — *C. carassius* — species

генетический полиморфизм (см. табл. 1), чего не бывает при клоновой структуре. В-третьих, у них по приведенным выше локусам встречаются как гомо-, так и гетерозиготы, что указывает на их рекомбинантную природу, которая характерна именно для беккроссов. Морфологически триплоидные серебряные караси практически не отличались от диплоидных.

Среди гибридов *C. auratus* — *C. carassius* почти в равной степени представлены самцы и самки (см. табл. 2), причем и для тех и для других характерны зрелые половые продукты и, следовательно, гибриды способны к размножению. По размерам эритроцитов их можно разделить на три группы (см. рис. 2): диплоиды, у которых почти поровну встречаются самцы и самки; триплоиды, где также высока представленность самцов, а у самок, как правило, яичники заполнены паренхиматозной тканью, а икра представлена вкраплениями; тетраплоиды — единственная самка, для которой также характерны недоразвитые яичники и у которой к тому же была необычная окраска тела: на золотистом фоне белые поперечные полосы. Обращает на себя внимание отсутствие отличий в генотипическом составе и характере электрофоретических спектров у диплоидных и полиплоидных гибридов. Если первое вполне ожидаемо, поскольку как диплоиды, так и полиплоиды имеют местное происхождение, то второе следует отнести к разряду неожиданностей. Дело в том, что диплоиды — это гибриды F_1 , тогда как триплоиды (тетраплоиды) — это беккроссы с одним из родительских видов, а потому у них должно быть асимметричное распределение родительских геномов, что должно было отразиться и на спектрах ферментов. Хотя, как раньше уже подчеркивалось [11], вероятнее всего, по причине амфидиплоидной структуры карасей, дублированные локусы у них могут и не проявляться в гетерозиготных спектрах. По своей морфологической структуре гибриды явно ближе к серебряному карасю (см. рис. 3). О чем также свидетельствуют как значения числа жаберных тычинок на первой дуге, явно смещенные от средней в сторону особей серебряного карася, так и многомерный анализ по всей совокупности исследованных признаков (рис. 3). Характерным также является и наличие всевозможных аномалий: чаще всего разрыв боковой линии, который встречался у 7 из 15 особей, тогда как у серебряных карасей подобные аномалии представлены только у 2 рыб из 14.

Особый интерес вызвала прогонистая самка золотого карася, для которой характерны триплоидная структура генома, что подтверждают соответствующие размеры эритроцитов (см. табл. 2), а также аномалии развития — разрывы в боковой линии и уродливо вздутая жаберная крышка. По большинству маркеров она четко идентифицировалась как золотой карась (см. табл. 1). Исключение составил спектр *Ldh-A*, который у всех исследованных карасей кодировался инвариантным аллелем, тогда как у аномальной особи был представлен константной гетерозиготой *Ldh-A^{aaab}*. Кроме того, наблюдались отличия в спектрах неспецифических эстераз в области зоны *Es-2* (см. рис. 1). Характер спектров предполагает, что эта особь — гибрид золотого карася с близким видом, причем есть основания полагать, что эта особь содержит два генома *C. carassius* и один *C. species*. Следует обратить внимание на то, что у данной особи число жаберных тычинок на первой дуге составляет 24, 26, что даже меньше, чем обычно бывает у золотых карасей, более того, в пространстве главных компонент (см. рис. 3) по совокупности признаков эта особь резко обособляется от золотых карасей.

По нашим наблюдениям еще несколько лет назад в исследованном водоеме массово ловились только однополые серебряные караси, которых в настоящее время здесь меньше, чем гибридов. Очевидно, что сложившаяся ситуация представляет наглядный пример того, как внедрившиеся виды, в данном случае золотой и двуполый серебряный караси, вначале гибридизируя друг с другом, а затем с местным триплоидным *C. gibelio*, приводят к появлению процветающего генетического сообщества, включающего помимо трех родительских видов еще пять гибридных биотипов с разной степенью плоидности генома.

1. Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. — Москва: Наука, 1984. — 299 с.
2. Черфас Н. Б. Основные итоги цитогенетического анализа однополых и двуполой форм серебряного карася // Генетика, селекция и гибридизация рыб. — Москва: Наука, 1969. — С. 89–95.
3. Васильева Е. Д., Васильев В. П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. — 2000. — **40**, № 5. — С. 581–592.
4. Martins M. J., Collares-Pereira M. J., Coux G., Coelho M. M. Diploids v. triploids of *Rutilus alburnoides*: spatial segregation and morphological differences // J. Fish Biol. — 1998. — **52**, Is. 4. — P. 817–822.
5. Kottelat M. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation // Biologia. — 1997. — **52**, Sup. 5. — 271 p.
6. Межжєрин С. В., Лисецкий И. Л. Естественная гибридизация серебряного (*Carassius auratus*) и золотого (*C. carassius*) карасей: эволюционный феномен или поглощение одного вида другим? // Доп. НАН України. — 2004. — № 9. — С. 162–166.
7. Межжєрин С. В., Лисецкий И. Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна // Цитология и генетика. — 2004. — **38**, № 5. — С. 45–54.
8. Häfling 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*) // Freshwater Biol. — 2005. — **50**, Is. 3. — P. 403.
9. Межжєрин С. В., Кокодий С. В. О полифилитичности европейского триплоидного карася *Carassius gibelio* // Доп. НАН України. — 2006. — № 7. — С. 169–174.
10. Межжєрин С. В., Лисецкий И. Ю. Генетическая структура европейского серебряного карася *Carassius auratus* s. l. (Cyprinidae) водоемов Украины: анализ двуполых выборок // Изв. АН. Сер. биол. — 2004. — № 6. — С. 659–697.
11. Межжєрин С. В., Лисецкий И. Л., Бабко Р. В. О происхождении триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus gibelio* // Доп. НАН України. — 2003. — № 12. — С. 146–150.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 28.12.2006