

## БИПОЛЯРНОСТЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ КАРАСЕЙ (*CARASSIUS LINNAEUS*, 1758) КАК ОТРАЖЕНИЕ ПАРАДОКСАЛЬНЫХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОТНОШЕНИЙ

С.В. МЕЖЖЕРИН<sup>1</sup>, С.В. КОКОДИЙ<sup>1</sup>, А.В. КУЛИШ<sup>2</sup>, П.П. ПУХТАЕВИЧ<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена, Киев  
E-mail: mezh@izan.kiev.ua.

<sup>2</sup> Керченский государственный морской технологический университет

<sup>3</sup> Житомирский государственный университет имени Ивана Франко

*Анализ 133 выборок карасей водоемов Украины показал их поливидовую структуру: 62 % особей из 3453 исследованных пришлось на диплоидного карася *C. auratus*, 25 % на триплоидного *C. gibelio*, 6 % на аборигенный диплоидный вид *C. carassius* и 6 % составили диплоидные и триплоидные гибриды *C. auratus* × *C. carassius*. Выявлена четкая тенденция к формированию однородных альтернативных поселений либо *C. auratus*, либо *C. gibelio*. При этом особи *C. carassius* и гибриды *C. auratus* × *C. carassius* обычно представляют собой примесь в тех или иных поселениях. Причиной биполярного распределения особей *C. auratus* и *C. gibelio* по водоемам является нестабильность смешанных поселений, поскольку *C. auratus* может за несколько лет вытеснить *C. gibelio*, обладающего низким репродуктивным потенциалом.*

**Ключевые слова:** карась золотой *C. carassius*, карась китайский *C. auratus*, карась серебряный *C. gibelio*.

**Введение.** Большая часть поселений карасей в водоемах Украины представляет собой сообщество популяций экологически близких видов и гибридных форм [1–3], связанных между собой достаточно разнообразными репродуктивными отношениями. Карась китайский *Carassius auratus* Linnaeus, 1758 – массовый инвазионный вид, появившийся в Украине только 1960-х годах и давший вспышку численности, которая продолжается и сейчас. Это двуполоый диплоидный вид с набором хромосом  $2n = 100$ . Аборигенный карась золотой *Carassius carassius* Linnaeus, 1758 также характеризуется числом хромосом, равным 100, и двуполой структурой популяций. Этот некогда обычный, а ныне в водоемах Западной и Центральной Европы вымирающий вид внесен в Красную книгу Украины. Существенную часть карасиных сообществ составляют гибридные биотипы. Доста-

точно обычными являются двуполые гибриды *C. auratus* × *C. carassius* диплоидной или триплоидной природы, численность которых в водоемах Украины сейчас не меньше, чем *C. carassius* [3]. Исходя из того, что эти гибриды имеют структуру гибридов первого поколения, а половые продукты у диплоидных особей развиты нормально, то вполне резонным выглядит предположение о размножении полуклональным путем – гибридогенезом, при котором на премейотических стадиях происходит элиминация генома одного из родительских видов [4, 5]. Такого рода гибриды размножаются не «внутри себя», а беккроссированием с одним из родительских видов. Четвертая группа – однополые, внешне малоотличимые от *C. auratus* триплоидные караси, с числом хромосом от 150 до 160, которых в последнее время склонны рассматривать как отдельный вид под названием карась серебряный *C. gibelio* (Bloch, 1782). На самом деле однополые караси – полифилитическая группа биотипов, возникших в результате гибридизации разных видов надвидового комплекса *Carassius* (superspecies *auratus*) [6]. Их популяции имеют клоновую структуру, они состоят из самок, размножающихся гиногенезом [7–9], поэтому для полноценного воспроизводства им необходимы самцы *C. auratus* или *C. carassius*, служащие донорами сперматозоидов. Отсюда следует, что особи *C. gibelio* и гибриды *C. auratus* × *C. carassius* не способны самостоятельно размножаться, получается, что они могут жить только сообществом с популяциями *C. auratus* или *C. carassius*. Кроме того, между особями последних постоянно происходит гибридизация. Вследствие этого в водоемах Украины формируются разнообразные репродуктивные сообщества различных биотипов карасей, между которыми теоре-

© С.В. МЕЖЖЕРИН, С.В. КОКОДИЙ, А.В. КУЛИШ,  
П.П. ПУХТАЕВИЧ, 2015

тически должно быть относительное равновесие. Тем не менее предварительный анализ показывает [10], что как *C. auratus*, так и *C. gibelio* не склонны к сосуществованию друг с другом, а имеют стремление образовывать однородные поселения. Такая жизненная стратегия выглядит парадоксальной, так как *C. gibelio* в силу псевдогамного размножения не может образовывать чистые поселения, а является «репродуктивным паразитом» диплоидных видов, в частности *C. auratus*. Очевидно, что такая неоднозначность требует четкого подтверждения на обширном фактическом материале. С этой целью и проведено настоящее исследование.

**Материал и методы.** Фактической основой работы послужили 133 выборки карасей, в общей сложности 3452 особи, собранные в изолированных водоемах по всем основным водосборным бассейнам Украины с акцентом на северо-восток (рис. 1), где сосредоточено самое высокое разнообразие карасиных поселений. Видовую принадлежность и биотипическую структуру особей *C. gibelio* устанавливали с помощью отработанных [3] аллозимных маркеров. В частности, были проанализированы ферменты, которые кодировались диагностическими для этих видов и форм карасей локусами: аспаратаминотрансфераза (локусы *Aat-1*, *Aat-2*), глюкозофосфатизомераза (*Gpi-1*, *Gpi-2*), лактатдегидрогеназа (*Ldh-B*), неспецифические эстеразы (*Es-1*, *Es-3*), структурные белки мышц (*Pt-1B*, *Pt-2*) и белки крови – трансферрины (*Tf*). Их изменчивости анализировали с помощью электрофореза в полиакриламидном геле [11], а плоидность карасей устанавливали методом цитометрии путем определения площади эритроцитов [12].

**Результаты исследований и их обсуждение.** В изученных выборках в наибольшей степени (59–62 %) представлен карась китайский *C. auratus* (таблица). Следует отметить, что реально этот вид составляет гораздо более существенную часть карасинового населения водоемов Украины – очевидно не менее 99 %. Такая недооценка связана с тем, что большая часть выборки намеренно бралась в мелких изолированных водоемах, где чаще встречаются *C. gibelio* и *C. carassius*, тогда как в больших прудах и водохранилищах представлен почти исключительно *C. auratus*.



Рис. 1. Места сбора выборок карасей

**Биотипическая структура карасиных поселений и ее разнообразие, оцененное по индексу Шеннона-Уивера (H)**

Выборка	Средние частоты биотипов *	Частоты биотипов **
<i>C. auratus</i>	0,59	0,62
<i>C. gibelio-1</i>	0,15	0,13
<i>C. gibelio-2</i>	0,12	0,11
<i>C. gibelio-3</i>	0,005	0,005
<i>C. gibelio-4</i>	0,009	0,008
<i>C. auratus</i> × <i>C. carassius</i>	0,07	0,06
<i>C. carassius</i>	0,05	0,06
<i>C. carassius</i> × <i>C. gibelio-1</i>	0,001	0,001
H	1,32	1,69

\* Рассчитаны по частотам в 133 выборках. \*\* Рассчитаны по совокупной выборке из 3453 особей.

Серебряный карась (*C. gibelio*) – гибридное полифилитическое образование [1, 2, 6]. В общей сложности на него пришлось в зависимости от способа подсчета 25 или 28 % общего числа карасей (таблица). Существуют два основных биотипа. *C. gibelio-1* – облигатно клоновая форма (13 или 15 %). Имеет в электрофоретических спектрах белковые продукты аллелей *Aat-2*<sup>110</sup> и *Gpi-1*<sup>90</sup>, которые отсутствуют в геном пуле *C. auratus* и по которым особи этого биотипа легко диагностируются. Биотип *C. gibelio-1* чаще других образуют изолированные однородные поселения. *C. gibelio-2* можно считать условно факультативной клоновой формой (11 или 12 %). Это означает, что для нее

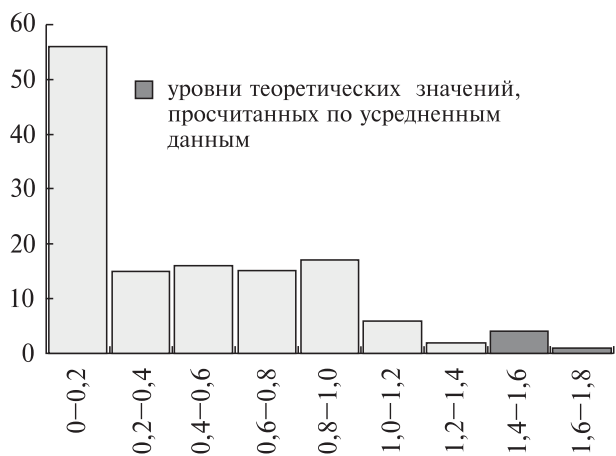


Рис. 2. Распределение индекса Шеннона-Уивера (по горизонтали), отражающего степень разнообразия состава поселений карасей. Здесь и на рис. 3 и 5 по вертикали – число выборок

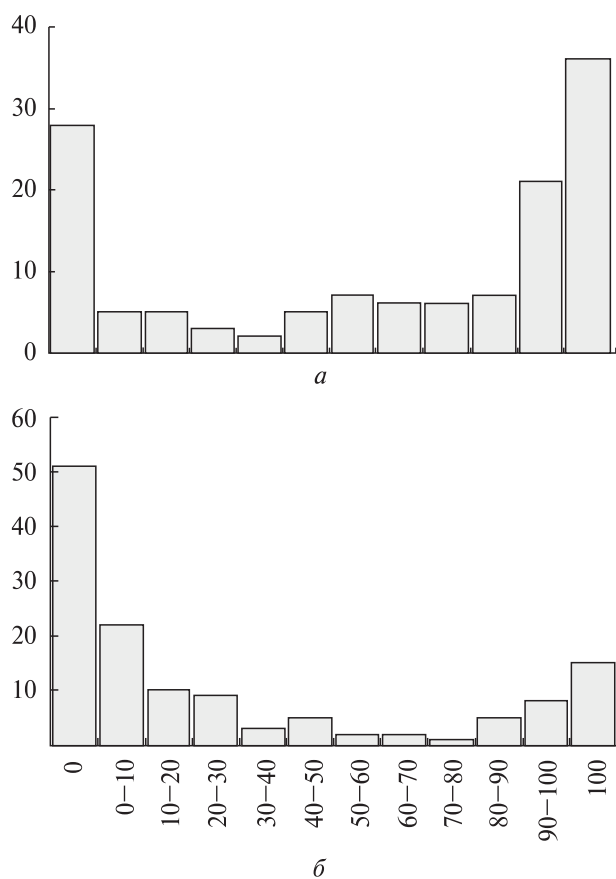


Рис. 3. Распределение доли (по горизонтали, %) особей в поселениях карасей *C. auratus* (а) и *C. gibelio* (б) в водоемах Украины

характерно наличие разных рекомбинантных биотипов, обычно представленных в совместных с *C. auratus* поселениях. В водоемах, где встречаются только триплоидные гиногенетические самки этого биотипа или совместно с ним обитающего *C. gibelio-1*, четко сохраняется клонная структура, и рекомбинанты не попадают. Особенностью этого биотипа можно считать отсутствие в константных гетерозиготных спектрах уникальных по отношению к *C. auratus* аллелей. По этой причине, а также из-за наличия рекомбинации диагностика отдельных особей *C. gibelio-2* в смешанных с *C. auratus* поселениях осуществляется по данным цитометрии, с помощью которой на 98 % можно отличить диплоидных особей от триплоидных [1]. Особи биотипов *C. gibelio-3* и *C. gibelio-4* четко диагностируются по уникальным генотипическим сочетаниям: первый по аллелю *Aat-2*<sup>105</sup> в константной гетерозиготе *Aat-2*<sup>100/105</sup>, второй – по тройной гетерозиготе по локусу *Tf*.

Карась золотой в исследованных водоемах крайне немногочислен – всего 5–6 %, причем гибриды этого вида с *C. auratus* по акваториям Украины встречаются даже чаще, чем *C. carassius* – на уровне 6–7 % (таблица).

Расчеты индекса разнообразия Шеннона-Уивера ( $H = -\sum_{i=1} p_i \log_2 p_i$ , где  $i$  – частота конкретного биотипа в популяции) в каждой из выборок и их сопоставления с оценками, полученными по обобщенным данным, показывают, что распределения биотипов по выборкам крайне неравномерны (рис. 2). Это следует из того, что около 96 % выборок имеют показатель индекса Шеннона-Уивера ниже условно теоретического ( $H = 1,32; 1,69$ ), просчитанного по усредненным данным (таблица). При этом среднее эмпирическое значение по выборкам составило  $H = 0,42 \pm 0,04$ , что в три-четыре раза ниже теоретического уровня.

Соответствующие распределения (рис. 3, а, б) частот в поселениях особей *C. auratus* и *C. gibelio* доказывают антагонистический биполярный характер взаимоотношений диплоидного и триплоидного карасей. Оба распределения строго двумодальны, причем модальные классы отвечают крайним значениям частот встречаемости. Это означает, что сообщества карасей имеют тенденцию к формированию двух

альтернативных генетических групп: двуполовых популяций, состоящих либо исключительно из особей *C. auratus* (27 %), либо однородных поселений триплоидных самок *C. gibelio* (11 %). Промежуточные состояния сообществ, когда эти два вида представлены в равной степени (диапазон от 40 до 60 %), непопулярны (7 %). Такие U-образные распределения генетических параметров в популяциях на обширных территориях отвечают модели парапатрических гибридирующих видов [13].

Причиной такого рода двуполярных распределений является, как ни парадоксально, антагонистический характер взаимоотношений этих видов, на что указывают наблюдения за поселениями конкретных водоемов, проводившиеся на протяжении ряда лет. Так, поселение карасей небольшого озерца размером 80 × 60 м в окрестностях с. Ветхое Нежинского района Черниговской области весной 2006 г. состояло исключительно из гиногенетических самок: 17 экз. *C. gibelio*-2 и 3 экз. *C. gibelio*-1. На следующей год весной на 15 особей *C. gibelio*-2 уже обнаружено два *C. auratus*, та же пропорция была и осенью в выборке из 20 особей. Однако уже в 2010 г. поселение этого пруда состояло исключительно из *C. auratus*. Подобные замещения однополых поселений двуполовыми наблюдались и в других местах, когда водоем, первоначально состоявший в подавляющем большинстве из особей *C. gibelio*, буквально за один-два сезона замещался особями *C. auratus*. Ситуация парадоксальная, поскольку традиционно считается, что размножение гиногенетических самок *C. gibelio* невозможно без самцов *C. auratus* или *C. carassius*. Тем не менее появление особей *C. auratus* в водоеме, где ранее обитал только гиногенетический *C. gibelio*, быстро и неизбежно приводит к исчезновению *C. gibelio*, что достигается явно более эффективным размножением амфимиктического карася китайского.

Распределение особей *C. carassius* и гибридов *C. auratus* × *C. carassius* в выборках из карасиных поселений одновершинно (рис. 4). Это обусловлено тем, что поселения, состоящие только из особей *C. carassius*, единичны, а в совместных поселениях с *C. auratus* золотой карась массово гибридирует и представлен гибридами.

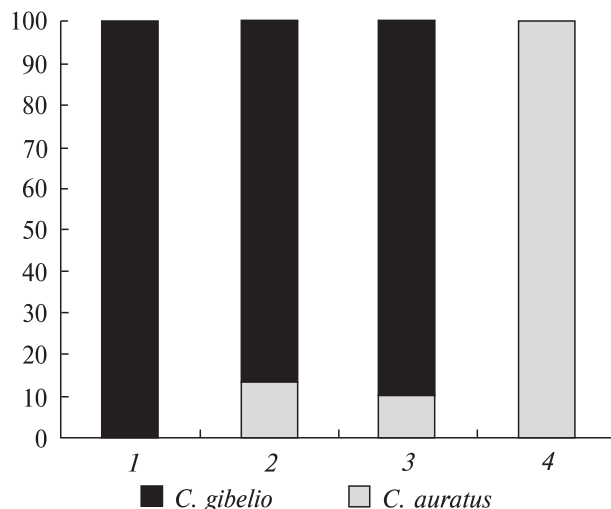


Рис. 4. Соотношение (%) особей двух видов карасей в озере возле с. Ветхое (Нежинский р-н, Черниговская обл.): 1 – 2006 г., 2 – весна 2007 г., 3 – осень 2007 г., 4 – 2010 г.

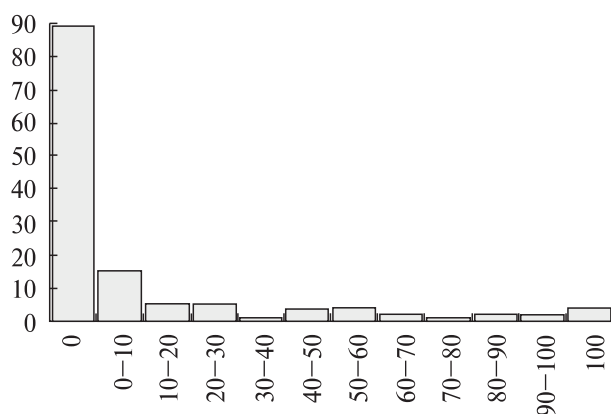


Рис. 5. Распределение суммарной доли (по горизонтали, %) особей в поселениях карасей *C. carassius* и гибридов *C. auratus* × *C. carassius* в водоемах Украины

Таким образом, результаты, полученные на значительных материалах, охватывающих практически всю территорию Украины, показали: несмотря на то, что гиногенетические популяции *C. gibelio* вроде бы должны обязательно сосуществовать с популяциями двуполовых видов *C. auratus* и *C. carassius*, тем не менее их сообщества оказываются нестабильными. Появление в изолированном водоеме *C. auratus* приводит к вымиранию ранее существовавшей популяции *C. gibelio*. В результате в водоемах Ук-



раины формируются две группы поселений — двуполые *C. auratus* и однополые *C. gibelio*. При этом возникает вопрос: каким же образом тогда поддерживаются популяции однополых *C. gibelio* и как в них осуществляется гиногенез? Этот вопрос тем более интересен, если известно, что *C. gibelio* образует однополые женские популяции на обширных пространствах, где в водоемах не обнаружены другие виды рода *Carassius*, которые можно рассматривать в качестве потенциальных доноров сперматозоидов. Ответом на него могут послужить три следующих предположения. Первое, в водоемах, где обитают популяции *C. gibelio*, в незначительном количестве все же присутствуют и *C. carassius*, за счет самцов которого поддерживается гиногенез у *C. gibelio* [8]. Второе, в популяциях *C. gibelio* присутствует мизерная часть самцов, производящих неполноценные сперматозоиды, но которые способны инициировать дробление яйца [8]. По имеющимся данным, самцы *C. gibelio* в водоемах Украины — это крайняя редкость, а потому такой механизм будет малоэффективным. Третье — ограниченный гермафродитизм, имеющий место у некоторых карповых рыб [14], при котором у отдельных особей *C. gibelio*, которых считают самками, наряду с яйцеклетками в небольшом количестве образуются и сперматозоиды. Именно этим обстоятельством можно объяснить факт экспансии *C. gibelio* в регионы, где отсутствуют все виды — возможные доноры сперматозоидов, в том числе линь и сазан, как это имело место на Южных Балканах [15]. Можно допустить, что в тех или иных случаях срабатывают все три механизма. К этому следует добавить, что такие непростые репродуктивные механизмы, как псевдогамия или партеногенез, не могут обеспечить эффективного размножения, результатом которого будет массовость потомства. Возможно поэтому *C. gibelio* облюбовал небольшие изолированные водоемы, где образует немногочисленные популяции, которые могут поддерживаться удачным нерестом буквально единичных особей за сезон.

**Выводы.** Исследование структуры поливидовых поселений карасей в пределах водоемов Украины позволило выявить четкую тенденцию формирования карасем китайским *C. auratus* и карасем серебряным *C. gibelio* однородных

популяций на фоне явного дефицита совместных поселений. Исходя из того, что по своим экологическим предпочтениям эти виды не отличаются, а также основываясь на том, что поселения *C. gibelio* быстро сменяются популяциями *C. auratus*, можно сделать вывод: причиной альтернативности поселений этих видов является гораздо больший репродуктивный потенциал амфимиктического караса китайского по сравнению с гиногенетическим карасем серебряным, что дает первому особые преимущества в период весеннего размножения при восстановлении популяций после летне-осенних пересыханий мелких водоемов, в которых эти виды обычно и обитают.

#### THE BIPOLARITY OF THE GENETIC STRUCTURE OF COMMUNITIES OF THE CRUCIAN CARP (*CARASSIUS* LINNAEUS, 1758) AS A REFLECTION OF PARADOXAL REPRODUCTIVE RELATIONSHIPS

S.V. Mezherin, S.V. Kokodiy,  
A.V. Kulish, P.P. Pukhtaevitch

Schmalhausen Institute of zoology, Kyiv  
E-mail: mezh@izan.kiev.ua.

Kerch Maritime state technological university  
Ivan Franko Zhytomyr state university

An analysis of 133 populations of *Carassius* spp. from water bodies in Ukraine showed their polyspecific structure: 62 % of individuals of the studied 3453 specimens turned out to be bisexual goldfishes *C. auratus*, 25 % were unisexual Prussian carps *C. gibelio*, 6 % accounted for the aboriginal species crucian carp *C. carassius*, and 6 % were hybrids *C. auratus* × *C. carassius*. In this case a clear trend has been revealed towards the formation of homogeneous alternative populations, specifically: either *C. auratus*, or *C. gibelio*. Individuals of *C. carassius* and the hybrids *C. auratus* × *C. carassius* typically comprise an admixture in various populations. The cause of the bipolar distribution of individuals of *C. auratus* and *C. gibelio* between various water bodies is the instability of mixed populations as far as individuals of *C. auratus* very quickly replace females of *C. gibelio* due to their low reproductive potential.

#### БІПОЛЯРНІСТЬ ГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ УГРУПОВАНЬ КАРАСІВ (*CARASSIUS* LINNAEUS, 1758) ЯК ВІДОБРАЖЕННЯ ПАРАДОКСАЛЬНИХ РЕПРОДУКТИВНИХ ВІДНОСИН

С.В. Межжерин, С.В. Кокодий,  
А.В. Кулиш, П.П. Пухтаевич

Аналіз 133 поселень карасів водойм України показав їх полівидову структуру: 62 % особин з 3453

досліджених припало на двополого карася *C. auratus*, 25 % на одностатевого *C. gibelio*, 6 % на аборигений вид *C. carassius* і 6 % склали гібриди *C. auratus* × *C. carassius*. Виявлена чітка тенденція до формування однорідних альтернативних поселень або *C. auratus*, або *C. gibelio*. При цьому особини *C. carassius* і гібриди *C. auratus* × *C. carassius* зазвичай являють собою домішку у тих чи інших поселеннях. Причиною біполярного розподілу особин *C. auratus* і *C. gibelio* по водоймах є нестабільність змішаних поселень, оскільки *C. auratus* дуже швидко витісняє *C. gibelio*, що має низький репродуктивний потенціал.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Межжерин 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.
2. Межжерин С.В., Кокодий С.В. Генетическая структура поселений серебряных карасей *Carassius* (superspecies *auratus*) (Linnaeus, 1758) Среднеднепровского бассейна // Генетика. — 2010. — 46, № 6. — С. 817–824.
3. Mezhzherin S.V., Kokodii S.V., Kulish A.V. et al. Hybridization of crucian carp *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) in Ukrainian reservoirs and the genetic structure of hybrids // Cytology and Genetics. — 2012. — 46, № 1. — P. 28–35.
4. Leslie J.F., Vrijenhoek R.C. Genetic dissection of clonally inherited genomes of *Poeciliopsis*. I. Linkage analysis and preliminary assessment of deleterious gene loads // Genetics. — 1978. — 90, № 4. — P. 801–811.
5. Spolsky C., Uzzell T. Evolutionary history of the hybridogenetic hybrid frog *Rana esculenta* as deduced from mtDNA analyses // Mol. Biol. Evol. — 1986. — 3, № 1. — P. 44–56.
6. Межжерин С.В., Кокодий С.В. О полифилитичности европейского триплоидного карася *Carassius gibelio* // Доп. НАН України. — 2006. — № 7. — С. 169–174.
7. Головинская К.А., Ромашов Д.Д. Исследование по гиногенезу у серебряного карася // Тр. Всес. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. — 1947. — 4. — С. 73–113.
8. Горюнова А.И. О размножении серебряного карася // Вопр. ихтиологии. — 1960. — 7, вып. 15. — С. 106–110.
9. Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. Однополюе и двуполье формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопр. ихтиологии. — 1965. — 5, вып. 4. — С. 614–629.
10. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Павленко Л.И. О конкурентном взаимодействии родственных амфи- и апомиктических видов: анализ на примере двух комплексов рыб фауны Украины // Достижения і проблеми генетики, селекції та біотехнології : Зб. наук. пр. Т.1. — Київ : Логос, 2007. — С. 141–145.
11. Межжерин С.В., Лисецкий И.Л. Генетическая структура европейского серебряного карася *Carassius auratus* s. l. (Cyprinidae) водоемов Украины: анализ двупольных выборок // Изв. РАН. Сер. биол. — 2004. — № 6. — С. 689–697.
12. Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorfii* // Jap. J. Ichthyol. 1977. — 24, № 2. — P. 135–140.
13. Yanchukov A., Hofman S., Szymura J.M. et al. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time // Evolution. — 2006. — 60, № 3. — P. 583–600.
14. Курпичников В.С. Генетика и селекция рыб. — Л.: Наука, 1987. — 520 с.
15. Tsoumani M., Liasko R., Moutsaki P. et al. Length-weight relationships of an invasive cyprinid fish (*Carassius gibelio*) from 12 Greek lakes in relation to their trophic states // J. Appl. Ichthyol. — 2006. — 22, № 4. — P. 281–284.

Поступила 11.03.14