

С.В. МЕЖЖЕРИН, С.В. КОКОДИЙ, А.В. КУЛИШ,
 Д.Б. ВЕРЛАТЫЙ, Л.В. ФЕДОРЕНКО
 Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев
 E-mail: mezh@izan.kiev.ua

ГИБРИДИЗАЦИЯ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ (*CARASSIUS CARASSIUS* (LINNAEUS, 1758)) В ВОДОЕМАХ УКРАИНЫ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИБРИДОВ



Гибридизация золотого карася Carassius carassius в поливидовых поселениях карасей водоемов Украины и генетическая структура его гибридов исследованы путем биохимического генного маркирования и цитометрии. Доказан факт широкой гибридизации между C. auratus и C. carassius, что подтверждается многочисленностью гибридов, которые могут даже временно образовывать автономные популяции, состоящие из гибридных особей. Гибриды C. auratus × C. carassius были аллодиплоидами, аллотриплоидами и в исключительных случаях аллотетраплоидами; самками и самцами почти в равном соотношении, которые, вероятнее всего, размножаются гибридогенезом. Кроме того, обнаружено несколько клоновых гибридов C. carassius × C. gibelio-1, оказавшихся тетраплоидными самками, и одна триплоидная самка C. carassius × Tinca tinca. Приводятся аргументы в пользу того, что гибридизация адвентивного C. auratus с аборигенным C. carassius стала одним из механизмов вытеснения и депрессий популяций последнего.

© С.В. МЕЖЖЕРИН, С.В. КОКОДИЙ, А.В. КУЛИШ,
 Д.Б. ВЕРЛАТЫЙ, Л.В. ФЕДОРЕНКО, 2012

Введение. Для современных популяционно-генетических исследований характерен повышенный интерес к межвидовой гибридизации, особенно когда это приводит к образованию аллоплоидных, зачастую агамных форм, у которых гаметогенез идет с нарушениями мейоза, а значит репродукция осуществляется полуклональным или клональным путем. Особое внимание вызывают случаи, связанные с видовыми инвазиями, когда интродуцированный вид свободно гибридизирует с близким аборигенным. В результате вселившийся вид или «растворяется» в местном, обогащая его генофонд, или, наоборот, в случае, если интродукция вида сопровождалась вспышкой численности, начинает его активно «поглощать».

Подобная ситуация возникла с карасями в Европе, в водоемах которой сейчас обитают не менее четырех видов, три из которых — вселенцы [1, 2]. Золотой карась *Carassius carassius* — единственный аборигенный вид, еще 50 лет назад — промысловый объект, широко распространенный по всем водным системам Украины. К настоящему времени вид резко сократил ареал и оказался настолько редким и немногочисленным, что включен в 3-е издание Красной книги Украины. Его место, по сути, занял чужеродный диплоидный вид — карась китайский *C. auratus*, интродуцированный в середине XX ст. с Амура в бассейн Днепра [3], где сейчас стал одним из ключевых объектов рыболовства.

Генетические исследования совместных поселений золотого и китайского карасей в Украине [4–7], на Британских островах [8] и Словакии [9] дали основание считать, что между карасями китайским и золотым происходит обширная гибридизация, которая, как показали исследования в Украине [4–6], сопровождается образованием полиплоидных форм.

В этой связи естественным образом напрашивается вопрос о репродуктивных взаимодействиях *C. carassius* с триплоидным гиногенетическим видом — карасем серебряным *C. gibelio*, которые вместе заселяли изолированные водоемы Восточной Европы еще до

инвазии карася китайского. При этом самцы карася золотого в их совместных поселениях [10] были донорами сперматозоидов гиногенетическим самкам *C. gibelio*, хотя, судя по наличию в их совместных поселениях тетраплоидных гибридных особей [4, 5], при их репродуктивных взаимодействиях могло иметь место и оплодотворение, а значит происходить и гибридизация.

В связи с обычностью случаев межвидовой гибридизации *C. carassius* и *C. auratus* явным подъемом численности инвазионного вида и угасанием аборигенного закономерно возникает вопрос: а не может ли гибридизация стать фактором продолжающегося вымирания золотого карася в Украине? В этой связи, несомненно, актуальным является дальнейшее расширение арены исследований поселений карасей с детализацией генетической структуры гибридов, что позволит точнее оценить масштаб явления и судьбу гибридов.

Материал и методы. Основой исследования послужила серия выборок карасей (табл. 1) в общей сложности 1638 особей, пойманных в 2006–2010 гг. в 36 водоемах, в той или иной степени изолированных и относящихся к водосборным бассейнам Днепра, Северского Донца и Дуная.

Методом электрофореза в 7,5%-ном полиакриламидном геле с использованием непрерывной системы буферов [11] установлена изменчивость 12 локусов, что позволяет однозначно определить видовую принадлежность и гибридную природу исследованных карасей [4–7]. В частности, в мышцах проанализированы растворимая и митохондриальная формы аспаратаминотрансферазы, кодируемые соответственно локусами *Aat-1*, *Aat-2*; глюкозофосфатизомераза (*Gpi-1*, *Gpi-2*), лактатдегидрогеназа (*Ldh-A*, *B*), неспецифические эстеразы (*Es-1*, *Es-2A*, *Es-3*), структурные белки мышц (*Pt-2*), а в крови — трансферрины (*Tf*) и гемоглобины (*Hb*).

Плоидность устанавливали путем определения размеров эритроцитов на мазках крови [12].

Результаты исследований. Структура поселений по видам и биотипам. Генное маркирование вместе с цитометрией позволило разбить всю совокупность исследованных карасей на четыре группы: диплоидные виды *C. auratus* и *C. carassius*, триплоидные биотипы *C. gibelio* и гибриды золотого карася *C. carassius* × *C. species* (табл. 1).

Карась китайский *C. auratus* обнаружен в 27 выборках. В ряде случаев он образует однородные поселения. Вклад особей этого вида составил 59,2 % от числа изученных рыб. Выявлен в популяциях всех исследованных бассейнов.

Карась серебряный *C. gibelio s. lato* представлен 8 триплоидными клоновыми биотипами [13]. Обнаружен в 22 выборках, часть из которых представлена только особями этого вида, в частности биотипа *C. gibelio-1*. Остальные биотипы встречаются лишь в совместных с *C. auratus* поселениях, во всех водоемах, кроме озер Нижнего Днепра и окрестностей г. Чоп. В общей сложности на долю карася серебряного приходится 19,2 %.

Особи карася золотого *C. carassius* присутствовали в 15 выборках на Среднем Днестре, Северском Донце и Нижнем Дунае. Одновидовые поселения обнаружены в двух очень небольших водоемах (Пожарное, Очкино-2). В остальных случаях встречается вместе с *C. auratus*, *C. gibelio s. lato* или гибридами. На его долю пришлось только 10,2 % исследованных особей.

Гибриды золотого карася *C. carassius* многочисленнее, чем особи золотого карася, хотя существенно уступают карасю китайскому. Отмечены в 15 поселениях, где составили около 11,4 % исследованных рыб. Гибриды встречались только вместе с другими карасями, но не всегда это были родительские виды.

Гибридизация *C. auratus* и *C. carassius*. Судя по генотипическим сочетаниям аллозимных маркеров (табл. 2), гибриды *C. auratus* × *C. carassius* присутствовали в выборках 14 водоемов (табл. 3) из 36 исследованных. Встречались в разных видовых сообществах,

где в ряде случаев отсутствовали особи одного, а в одном — двух родительских видов.

Первый тип сообщества, в котором гибриды встречались вместе с особями двух родительских видов, самый многочисленный.

Обнаружен в водоемах, где присутствовали особи *C. carassius* и *C. auratus*, при этом последний всегда численно доминировал. Только в выборке из Винокурного, в котором представлены оба родительских вида,

Таблица 1

Места сбора выборок карасей и видовая структура поселений

Выборка	Координаты	<i>C. auratus</i>	<i>C. gibelio</i> s. lato	<i>C. carassius</i>	<i>C. auratus</i> × <i>C. carassius</i>	<i>C. gibelio</i> × <i>C. carassius</i>
Бассейн Днепра						
с. Боденьки	50°50'/30°45'	12				
Урочище Ветхое	51°03'/31°49'	120	13		5	
с. Вьюница	51°01'/31°47'	30				
г. Нежин-1	51°03'/31°51'	39	13	14	1	
г. Нежин-2	—	3	17			
с. Григоровка	51°02'/31°44'	19	1			
г. Коростень	50°94'/28°36'	2	28	1	62	
с. Крендиновка	52°14'/33°27'	30				
с. Мефодовка	52°16'/33°27'		19			
с. Очкино-1	52°13'/33°22'		38	2		3
с. Очкино-2	52°12'/33°22'			11		
с. Паливоды	51°00'/31°59'		10	6	3	
с. Перебудова	51°01'/32°04'		33			
с. Подгорцы	50°17'/30°29'	11	27	24	5	
ст. Спартак	50°39'/28°59'	31	2	4	3	
с. Хибаловка	51°23'/31°51'		2	4	1	
г. Черкассы	49°26'/32°04'		37	2		
с. Ядуть	51°22'/32°20'	38	11	30	43	
Карловское водохранилище	48°08'/37°29'	67	2			
Марьевское водохранилище	48°33'/37°10'	31	7			
оз. Кошевое	46°36'/32°28'	20				
оз. Погорелое-Первое	46°36'/32°33'	24				
оз. Рвач-Литвинка	46°32'/32°19'	18				
оз. Шкадовск-Погорелое	46°35'/32°31'	12				
Бассейн Северского Донца						
пр. Винокурный	48°29'/37°25'	19		1		
р. Сухой Торец	48°52'/37°32'	40	9		1	
оз. Круглое	49°24'/36°55'	10		6	6	
оз. Лиман-1	48°50'/37°34'	36	2			
оз. Лиман-2	49°33'/36°31'	56	2	13	4	
р. Нитриус	49°4'/37°42'	21	9			
оз. Пожарное	48°53'/37°51'			19		
оз. Пойма	48°52'/37°42'	48	5	1	22	
оз. Слепное	48°52'/37°37'	19				
оз. Хомут	49°5'/37°27'	9			2	
Бассейн Дуная						
с. Вилково	45°24'/29°34'	12	1	1	3	
г. Чоп	48°25'/22°13'	39				

Таблица 2

Электрофоретические типы спектров ферментов и белков у родительских форм и гибридов

Локус	<i>C. auratus</i>	<i>C. gibelio-1</i>	<i>C. gibelio-2</i>	<i>C. carassius</i>	<i>C. auratus</i> × <i>C. carassius</i>				<i>C. gibelio-1</i> × <i>C. carassius</i>
	2n	3n	3n	2n	2n (F ₁)	2n (B)	3n	4n	4n
<i>Aat-1</i>	aa aab abb bb	abb	bbb	cc	ac bc	bb bc	ac bc	ac	abbc
<i>Aat-2</i>	cc	acc	ccc	dd	cd	cd	cd	cd	accd
<i>Gpi-1</i>	aa aab abb ab bb	aac	aab	aa	aa aab ab abb bb	aab	aa aab ab abb bb	aab	abbc
<i>Gpi-2</i>	aa ab bb ac bc	bc	bc	bb	aa ab bb bc	ab	aa ab bb bc	bb	bc
<i>Ldh-B</i>	bb bc	bbb	bbb	aa	ab	ab	ab	ab	ab
<i>Es-1</i>	bb bc cc cd bd dd	bcd	bc	aa	ab ac ad	ab ac ad	ac	ab	abcd
<i>Es-2A</i>	aa	aaa	aaa	bb	ab	aa ab	ab	ab	ab
<i>Es-3</i>	bb	bbb	bbb	aa	ab	ab	ab bb	ab	ab
<i>Pt-1B</i>	aa	aaa	aaa	bb	ab	ab	ab	ab	ab
<i>Pt-2</i>	aa ab bb	ab	ab	bb	ab bb	ab	ab	ab	bb
<i>Tf</i>	*	aac	ab	aa	**	ab	ab	a	aac
<i>Hb</i>	a b	a	a	c	c	c	c	c	c

* Разнообразные генотипы с участием семи аллелей. ** Разнообразные генотипы с обязательным участием аллеля *Tf^h*, свойственного *C. carassius*.

не обнаружены гибриды. Доля гибридов колебалась в достаточно широких пределах — от 1,5 до 30 %, но зачастую их представленность оказалась выше, чем карася золотого. В этих водоемах обычно встречались и особи *C. gibelio*.

Второй тип сообщества — выборки, в которых немногочисленные гибриды встречались только вместе с *C. auratus* (Ветхое, Крас-

ная Долина, Хомут) и небольшой примесью *C. gibelio s. lato*. Не исключено, однако, что в этих водоемах карась золотой все же присутствует, но в явно меньшем количестве, чем гибриды.

Третий тип — совместные поселения *C. carassius* и *C. gibelio*, в которых, тем не менее, встречались гибриды, по генным маркерам идентифицируемые как *C. auratus* × *C. carass-*

suis. Особи *C. auratus* здесь практически не попадались. Исключение составил водоем из Подгорцев. В 2008 г. здесь идентифицировано около 4 % особей *C. auratus*, тогда как в 2010 г. их доля в выборке уже была 60 %, что подтверждает высокую способность к экспансии этого вида.

Четвертый случай представляет популяция из окрестностей с. Ядугы (оз. Лош), в котором гибриды *C. auratus* и *C. carassius* составили около 35 %. Это самая разнообразная выборка. Первоначально (2006–2007 гг.) в этом озере почти поровну встречались четыре основные формы, тогда как

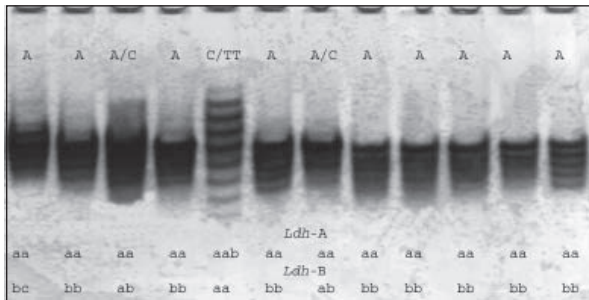
выборке 2010 г. произошли резкие изменения: были обнаружены только диплоидные гибриды *C. auratus* и *C. carassius*, а также особи *C. auratus* (табл. 3).

Пятый случай вызывает самой большой интерес. Первоначально это отдельное поселение гибридов в небольшом водоеме, расположенном в окрестностях г. Коростень. В 2008 г. из 69 исследованных особей 62 оказались гибридами *C. auratus* × *C. carassius*, что четко подтверждается их белковыми спектрами, а 7 особей представляли *C. gibelio*-1. Особи родительских видов тогда обнаружить не удалось. Гибриды были поли-

Таблица 3
Структура поселений карасей, в которых обнаружены особи *C. carassius* или гибриды с участием этого вида

Выборка	<i>C. auratus</i>	<i>C. gibelio</i> -1	<i>C. gibelio</i> -2, -3, -4	<i>C. carassius</i>	<i>C. auratus</i> × <i>C. carassius</i>							<i>C. carassius</i> × <i>C. gibelio</i> -1	<i>C. carassius</i> × <i>T. tinca</i>
	2n	3n	3n	2n	2n (F ₁)			2n (B)	3n		4n	4n	3n
	♀♂	♀	♀	♀♂	♀	♂	?	♂	♀	♂	♀	♀	♀
Ветхое	120	4	9		3	1		1					
Графский-1	39	8	5	14			1						
Коростень		7			40	9	10		2	1			
То же *	2	18	3	1									
Очкино-1		38		1								1	
Очкино-2		5		11								2	
Паливоды		10		6	2				1				
Подгорцы	2		19	24	1	1	2						
То же *	13		8		1								
Спартак	31		2	4	2	1							
Хибаловка			2	4		1							
Черкасы		37		2									
Ядугы	31	2	9	30	10	11			6	6	1		1
То же *	6				5	4							
Винокурный	19			1									
Красная долина	40	9			1								
Круглое	10			6	3	3							
Лиман-2	56	2		13		4							
Пожарное				19									
Пойма	50		3	1	12	5	3	1	1				
Хомут	9					2							
Вилково	6			1	1	2							

* Повторные выборки, взятые в 2010 г.



Изменчивость спектров лактатдегидрогеназы у карасей: А – *C. auratus*, С – *C. carassius*, Т – *T. tinca*. Ниже соответственно генотипы локусов *Ldh-A* и *Ldh-B*

морфными по локусам *Tf* (четыре генотипа), *Ldh-B* (два генотипа) и *Pt-2* (два генотипа), каждый генотип отвечал спектру гибрида F_1 . Между генотипами разных локусов однозначно не было ассоциаций, что дает основание считать гибридных карасей неклоновыми формами. При повторном исследовании, проведенном в 2010 г., гибриды не были обнаружены вообще, тогда как численность рыб в этом пруду резко упала. Здесь уже доминировали *C. gibelio-1*, также было обнаружено несколько особей *C. gibelio-3*, два карася китайских *C. auratus* и один золотой *C. carassius*. Изменения доказывают, что сообщество карасей, основанное на гибридных особях *C. auratus* × *C. carassius*, является нестабильным.

В целом по 17 водоемам, в которых обнаружены либо особи *C. carassius*, либо гибриды *C. auratus* × *C. carassius*, соотношение видов и биотипов было следующим: *C. auratus* — 50 %, *C. carassius* — 17 %, гибриды *C. auratus* × *C. carassius* — 19 % и около 15% — разные биотипы *C. gibelio*.

Гибридизация *C. carassius* и *C. gibelio-1*. Три гибридные особи, выявленные в совместном поселении *C. gibelio-1* и *C. carassius* (Очкино-1), по сложным гибридным спектрам отвечающим генотипам *Aat-1^{abbc}*, *Aat-2^{acc}*, *Gpi-1^{abbc}*, *Es-1^{abcd}*, можно только считать гибридами *C. carassius* × *C. gibelio-1*. В этом водоеме несколькими годами ранее [4, 5] уже обнаруживали тетраплоидных гибридов, которые были тогда идентифицированы как

C. auratus s. lato × *C. carassius*, причем тогда эти гибриды численно преобладали. Обнаружение гибридов золотого карася с однополым серебряным можно считать не большой научной сенсацией, если учесть, что популяции *C. gibelio* — это гиногенетические самки, гибридизация с которыми по определению невозможна.

В трех поселениях, включая водоем изпод Черкас, в котором так же, как в Очкино-1, сосуществовали *C. carassius* и *C. gibelio-1*, доля особей *C. carassius* × *C. gibelio-1* составила только 5 %. Очевидно, что обычно при репродуктивных контактах этих видов происходит гиногенез, а инкорпорация хромосомного набора сперматозоида *C. carassius* в триплоидный геном яйцеклетки *C. gibelio* случается весьма редко. В конце концов это подтверждает, что карась серебряный и карась золотой действительно могут сосуществовать в одних водоемах, не поглощая друг друга, тогда как сосуществование *C. auratus* и *C. carassius* весьма проблематично.

Гибридизация золотого карася *C. carassius* и лия *Tinca tinca*. В водоеме Ядуты была отмечена необычная особь с аномалиями строения жаберной крышки, которая по генным маркерам, в частности гибриднему асимметричному спектру локуса *Ldh-A* (рисунок), мономорфного у представителей рода *C. carassius* и отвечающего генотипу *Ldh-A^{aab}*, выходила за рамки гибридного комплекса рода *Carassius*. Кроме того, для нее были характерны необычные для остальных гибридов значения морфологических признаков: 24 тычинки на первой жаберной дуге и 33 чешуи в боковой линии. Такие морфологические признаки, а также спектры локусов (*Ldh-A*, *Ldh-B*, *Aat-1*, *Pt-1B*), отмеченные у этой особи, возможны только у гибридов *C. carassius* с линем обыкновенным *Tinca tinca*, который обитает в этом же водоеме. Учитывая асимметричность спектра *Ldh-A* и размеры эритроцитов, отвечающие триплоидам, вполне можно предположить, что этот гибрид отвечает биотипу 2 *C. carassius* — *Tinca tinca*.

Генетическая структура гибридов. Идентификация гибридов *C. auratus* × *C. carassius* проведена по диагностическим для этих видов локусам: *Aat-1*, *Aat-2*, *Pt-1B*, *Es-1*, *Es-2A*, *Es-3*, *Hb* (табл. 3). Подавляющее большинство гибридов по этим локусам были гетерозиготами, причем имели аллели, свойственные родительским видам, а значит — это гибриды F₁. Кроме того, в водоеме Ветхое обнаружен карась, по локусам *Es-1* и *Ldh-B* имевший гибридные гетерозиготные спектры, на основании которых его следует идентифицировать как *C. auratus* × *C. carassius*, а по генотипам локусов *Aat-1*, *Es-2*, *Es-3*, *Pt-2* как *C. auratus*. Подобный гибридный карась был обнаружен и в оз. Пойма: по одним диагностическим локусам он был гибридом, а по другим — *C. auratus*. Очевидно, появление такого рода особей — результат возвратных скрещиваний гибридов с *C. auratus*, а это означает, что гибриды размножаются беккроссированием с доминирующим в водоемах карасем китайским.

Геномная структура гибридов. Большая часть гибридов (85 %) *C. auratus* × *C. carassius* были диплоидами. На это указывают размеры эритроцитов в диапазоне, отвечающем размерам эритроцитов родительских видов (табл. 4). Около 14 % были триплоидами и одна-единственная особь из оз. Ядуты — тетраплоидом (табл. 4), что отвечает 1 % общего числа цитометрически исследованных гибридов. Больше всего полиплоидных

гибридов отмечено в оз. Ядуты, соотношение между диплоидными и полиплоидными гибридами здесь было 2:1 по сравнению с 6:1, характерным для всех гибридных карасей в целом. Причиной появления такого большого числа тетраплоидов могла быть гибридизация с особями биотипа *C. gibelio-2*, который здесь встречается в большом количестве. Очень немного триплоидных гибридных карасей — 3 на 61 — обнаружены в водоеме под Коростенем, где они составили подавляющее большинство особей. Остальные гибриды этой выборки были диплоидами.

К особенностям гибридов *C. auratus* × *C. carassius* следует отнести отсутствие различий в дозах генов гетерозиготных спектров диагностических локусов диплоидных и триплоидных особей, в частности *Aat-1*, *Ldh-B*, *Pt-1A*. Это не позволяет определить, какой из хромосомных наборов — *C. auratus* или *C. carassius* — представлен у гибридных триплоидов двойным набором.

Гибриды *C. carassius* × *C. gibelio* из Очкино, как и ожидалось, по характеру аллозимных спектров оказались тетраплоидами. Размеры их эритроцитов более чем на 2/3 увеличены по сравнению с диплоидами. Полиплоидом, но с триплоидной структурой генома (табл. 4) также оказался предполагаемый гибрид *C. carassius* × *T. tinca*.

Половая структура и фертильность гибридов. У исследованных гибридов *C. auratus* ×

Таблица 4
Количество исследованных карасей (*N*), ploидность (*n*), средние значения площади эритроцитов (*M*), их стандартные ошибки (*m*), а также минимальные (*Min*) и максимальные (*Max*) значения в бассейне Днепра

Виды, гибриды	<i>N</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>
<i>C. auratus</i>	305	2 <i>n</i>	126	0,6	96	157
<i>C. gibelio-1</i>	174	3 <i>n</i>	187	0,8	163	231
<i>C. gibelio-2, -3, -4</i>	91	3 <i>n</i>	178	1,3	158	227
<i>C. carassius</i>	83	2 <i>n</i>	134	1	112	157
<i>C. auratus</i> × <i>C. carassius</i>	86	2 <i>n</i>	131	0,7	110	150
	17	3 <i>n</i>	174	2,3	162	205
	1	4 <i>n</i>	233	—	—	—
<i>C. carassius</i> × <i>C. gibelio-1</i>	3	4 <i>n</i>	241	5	228	251

× *C. carassius* самки составили 71 % (табл. 3). Это смещение соотношения полов в сторону самок характерно для диплоидных особей, тогда как у триплоидов оно равное. Возможно, это связано с низкой жизнеспособностью и элиминацией именно триплоидных самок. У многих из обнаруженных триплоидов по сути были не яичники, а паренхиматозные образования с небольшими вкраплениями порций икры, что дало основание все-таки считать их самками. У триплоидных самцов семенники внешне выглядели совершенно нормальными. Единственная тетраплоидная особь *C. auratus* × × *C. carassius* была самкой и тоже имела единичные икринки.

Гибриды *C. carassius* × *C. gibelio* были самками с внешне нормальными гонадами.

Обсуждение полученных данных. Проведенные исследования доказывают не только факт легко протекающей гибридизации между *C. carassius* и *C. auratus*, а также случающуюся иногда гибридизацию с другими видами, но и доказывают, что в данном случае образуется гибридный диплоидно-полиплоидный комплекс. Основанием для такого рода заключения является не только диплоидно-триплоидный-тетраплоидный статус гибридов *C. auratus* × *C. carassius*, но и массовость этого биотипа. При этом есть все основания считать, что механизмом репродукции у гибридов *C. auratus* × *C. carassius* является не клональное размножение, у рыб — это гиногенез, а, вероятнее всего, гибридогенез — полуклональное воспроизводство гибридов, когда на премейотических стадиях элиминируется геном одного из родительских видов [14]. Основаниями для такого вывода являются следующие обстоятельства: с одной стороны, фертильность и разнополость гибридов, а с другой — отсутствие в гибридных популяциях генных интрогрессий и наличие только единичных беккроссов. К этому следует добавить, что именно полуклональное размножение встречается в других гибридных комплексах европейских карповых рыб [15].

Что касается немногочисленных тетраплоидных гибридов *C. carassius* × *C. gibelio*-1, которые являются фертильными самками, то вероятнее всего они, подобно *C. gibelio*-1, размножаются гиногенезом.

Похожая структура гибридных поселений и самих гибридов наблюдается в популяциях зеленых лягушек, в которых присутствуют главным образом аллодиплоиды *Pelophylax esculentus* — *ridibundus*, при незначительной порции аллотриплоидов [16]. Гибриды большей частью размножаются полуклонально, очень редко клонально, производя нередуцированные гаметы в смеси с редуцированными.

Непосредственные наблюдения за совместными поселениями этих видов показывают, что они нестабильны, и всегда золотой карась уступает место карасю китайскому [18, 19]. Очевидно, причиной межвидовых исключений могут быть и экологические факторы. Однако в данном случае при массовой гибридизации и с учетом того, что численность карася китайского в водоемах Украины в тысячи раз превосходит численность карася золотого, можно прогнозировать, что рано или поздно только по причине гибридизации карась китайский «выдавит» карася золотого, место которого временно займут немногочисленные гибриды.

Выводы. Ситуация с карасями — это уникальный случай биологической инвазии, когда чужеродный вид, попавший в благоприятные для него условия и дав вспышку численности, может путем гибридизации генетически поглощать аборигенный вид, делая его наряду с другими факторами исчезающим.

S.V. Mezherin, S.V. Kokodiy,
A.V. Kulish, D.B. Verlatiy, L.V. Fedorenko
HYBRIDIZATION OF CRUCIAN CARP,
CARASSIUS CARASSIUS (LINNAEUS, 1758), IN
UKRAINIAN RESERVOIRS AND GENETIC
STRUCTURE OF HYBRIDS

Hybridization of crucian carps *Carassius carassius* in polyspecific crucian populations of reservoirs of Ukraine and genetic structure of the hybrids were investigated using biochemical gene marking and cy-

tometric procedure. The fact of wide hybridization between *C. auratus* and *C. carassius* was proved to be true by large number of hybrids which can form populations consisting only from hybrid individuals. Hybrids *C. auratus* × *C. carassius* were diploid, triploid and in exceptional cases tetraploid; females and males which most likely breed by hybridogenesis. Besides, some clonal hybrids *C. carassius* × *C. gibelio*-1 appearing as tetraploid females, and one triploid female *C. carassius* × *Tinca tinca* were revealed. It is supported that hybridization of alien *C. auratus* with endemic *C. carassius* became one of mechanisms of replacement and depressions of populations of the last.

С.В. Межжерин, С.В. Кокодий,
А.В. Кулиш, Д.Б. Верлатий, Л.В. Федоренко

ГИБРИДИЗАЦІЯ ЗОЛОТОГО КАРАСЯ
(*CARASSIUS CARASSIUS* (LINNAEUS, 1758))
У ВОДОЙМАХ УКРАЇНИ І ГЕНЕТИЧНА
СТРУКТУРА ГІБРИДІВ

Гібридизація золотого карася *Carassius carassius* в полівидових поселеннях карасів водойм України та генетична структура його гібридів досліджені шляхом біохімічного генного маркування та цитометрії. Доведено факт широкої гібридизації між *C. auratus* і *C. carassius*, що підтверджується чисельністю гібридів, які можуть навіть тимчасово утворювати автономні популяції, що складаються з гібридних особин. Гібриди *C. auratus* × *C. carassius* були алодиплоїдами, алотриплоїдами та у виняткових випадках алотетраплоїдами; самками і самцями майже у рівному співвідношенні, які, ймовірно, розмножуються гібридогенезом. Крім того, виявлено кілька клонових гібридів *C. carassius* × *C. gibelio*-1, що виявилися тетраплоїдними самками, і одна триплоїдна самка *C. carassius* × *Tinca tinca*. Наводяться аргументи на користь того, що гібридизація адвентивного *C. auratus* з аборигенним *C. carassius* стала одним з механізмів витіснення та депресії популяцій останнього.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресноводных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М., 2004. — 389 с.
2. Kalous L., Šechtova V., Bohlen J. First European record of *Carassius langsdorfii* from the Elbe basin // J. Fish Biol. — 2007. — **70**, Suppl. A. — P. 132–138.
3. Демченко М.Ф. Некоторые вопросы биологии серебряного карася в Кременчугском водохранилище // Рыб. хозяйство. — 1981. — Вып. 32. — С. 43–47.
4. Межжерин 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.
5. 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.
6. Межжерин С.В., Кокодий С.В. Диплоидно-полиплоидный комплекс *C. auratus* — *carassius* карповых рыб (Cyprinidae) в фауне Украины // Доп. НАН України. — 2007. — № 12. — С. 162–166.
7. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Федоренко Л.В. Структура гибридов *Carassius auratus* s. lato × *C. carassius* (Cyprinidae) в поселениях карасей бассейна Днепра и Северского Донца // Доп. НАН України. — 2009. — № 6. — С. 191–197.
8. Hänfling B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. A molecular approach to detect hybridization between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwater Biol. — 2005. — **50**, № 3. — P. 403–415.
9. Papoušek I., Vetešník L., Halačka K., Luskova V., Humpl M., Mendel J. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic) // J. Fish Biol. — 2008. — **72**. — P. 1230–1235.
10. Горюнова А.И. О размножении серебряного карася // Вопр. ихтиологии. — 1960. — **7**, вып. 15. — С. 106–110.
11. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel patterns from normal human subjects // Science. — 1965. — **147**. — P. 1451–1455.
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. Межжерин С.В., Кокодий С.В. Поликлоновая структура европейских серебряных карасей *Carassius auratus* s. lato в водоемах Украины // Доп. НАН України. — 2008. — № 7. — С. 162–169.
14. Uzzell T., Hotz H., Berger L. Genome exclusion in gametogenesis by an interspecific *Rana* hybrid: evidence from electrophoresis of individual oocytes // J. Exp. Zool. — 1980. — **214**, № 3. — P. 251–259.

15. Carmona J.A., Sanjur O.I., Doadrio I., Machordom A., Vrijenhoek R.C. Hybridogenetic reproduction and maternal ancestry of polyploid Iberian fish: the *Tropidophoxinellus alburnoides* complex // Genetics. – 1997. – **146**. – P. 983–993.
16. Berger L. Western Palearctic water frogs (Amphibia, Ranidae): systematics, genetics and population compositions // Experientia. – 1983. – **39**, № 2. – P. 127–130.
17. Межжерин С.В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития : Аналит. справочник. – Киев : Логос, 2008. – 282 с.
18. Кукурадзе А.М., Маряш Л.Ф. Материалы к экологии серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) // Вопр. ихтиологии. – 1975. – **15**, № 3. – С. 456–462.
19. Абраменко М.И. Эколого-генетические закономерности вспышки численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Азовском море и других бассейнах Понто-Каспийского региона // Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). Т. 5. – Апатиты : Изд. КНЦ РАН, 2003. – С. 276–380.

Поступила 02.02.10