

С. В. Межжерин, С. В. Кокодий, А. В. Кулиш, Л. В. Федоренко

## Структура гибридов *Carassius auratus* s. lato × *C. carassius* (Cyprinidae) в поселениях карасей бассейна Днепра и Северского Донца

(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. А. Акимовым)

Генетичний, біологічний і морфометричний аналіз карасів водойм України показав наявність гібридів двох типів. Гібриди *C. carassius* – *gibelio-1* – це вкрай нечисленні тетраплоїдні самки, тоді як *C. auratus* – *carassius* – це звичайні для спільних поселень батьківських видів диплоїдні (85%) і триплоїдні (14%) самки та самці і поодинокі тетраплоїдні самки. При цьому ні за морфологічними ознаками, ні за генотипними комбінаціями диплоїдні і триплоїдні гібриди *C. auratus* – *carassius* не відрізняються. Звичайно на них припадає до 5% особин популяції і вони можуть зустрічатися у водоймах, де відсутній один з батьківських видів. В окремих водоймах частка гібридів може становити від 81 до 100%, причому переважна більшість гібридів – диплоїди. Очевидно, самки *C. carassius* – *gibelio-1* розмножуються гінтогенезом, а в гібридів *C. auratus* – *carassius* відбувається як амейотичне розмноження, що приводить до триплоїдії, так і гібридогенез.

Гибридные диплоидно-полиплоидные комплексы, в особенности рыб, являются самыми востребованными моделями эволюционно-генетических исследований. Это связано как с необычайно высокой скоростью генетических преобразований, при которой буквально за несколько поколений у гибридов происходят изменения, которые у диплоидных амфимиктических видов идут тысячелетиями, так и растянутостью этого процесса в пространстве, что проявляется в географической разнокачественности гибридных поселений, связанной с варьированием уровня пloidности, нестабильностью половой структуры и морфологической неоднозначностью гибридов разных популяций. Именно поэтому анализ структуры гибридных поселений является наиболее результативным направлением поиска эволюционных закономерностей.

Одной из таких групп является гибридное сообщество карасей серебряных *C. auratus* s. lato и золотого *C. carassius*, популяционно-генетическая организация которого в последнее время детально исследуется с привлечением разнообразных методов генного маркирования [1–5]. Повышенный интерес, конечно, вызывает разноплоидность гибридов, которые, как показали детальные исследования только одной из популяций с территории Украины [4], бывают ди-, три- и даже тетраплоидами. Кроме того, для гибридов характерна двуполая структура, причем самки и самцы фертильны и почти в равной степени представлены среди ди- и триплоидов. Это дает основания для предположения о возможности автономного существования гибридных популяций и, следовательно, рассмотрения их хотя бы как потенциальной эволюционной единицы. Исследования популяционной структуры гибридных поселений, проведенные на Британских островах [3], показали, что гибридизация между золотым и серебряным карасями — явление здесь обычное и имеет место в большинстве популяций. В Чехии [5] гибриды выявлены гораздо в меньшем количестве — около 2%

общего числа исследованных особей и среди них почти в равной пропорции встречались самки и самцы. При этом анализ мтДНК показал, что гибриды образуются при скрещиваниях самок *C. auratus* и самцов *C. carassius*. В обоих исследованиях подчеркивается, что *C. auratus* — *carassius* обычно имеют структуру гибрида F<sub>1</sub>, но изредка встречаются и беккроссы. В работах не приводятся данные по ploидности, хотя есть косвенные основания считать, что гибриды были диплоидами. Поэтому не исключено, что разноploидность гибридных особей — во многом специфика восточноевропейских поселений карасей, в которых совместно обитают не только особи карася золотого *C. carassius* и диплоидный карась китайский *C. auratus*, интродуцированный в Европу в середине XX ст., но и ряд триploидных биотипов карася серебряного *C. gibelio*.

С целью определения степени гетерогенности гибридных поселений карасей в течение 2004–2008 гг. изучено более 20 их сообществ из различных замкнутых водоемов днепровского и северско-донского водосборного бассейна. Идентификацию особей проводили путем биохимического генного маркирования по ранее отработанным ферментным системам [1–2, 4], уровень ploидности устанавливали путем определения площади эритроцитов [6].

Гибриды или оба родительских вида без гибридов зарегистрированы в 12 водоемах (табл. 1). Всего на гибриды пришлось чуть более 20% исследованных особей. Доля диплоидных *C. auratus* составляла 41%, триploидных *C. gibelio* — 24% и *C. carassius* — 14%. Относительная легкость гибридизации золотого карася с китайским и серебряным карасем подтверждается тем, что в популяциях, где регистрировались оба потенциальных родительских вида, почти всегда присутствовали гибриды. Исключение — водоем из окрестностей Черкасс, в котором доминировали особи клона *C. gibelio*-1 и встречались единичные особи *C. carassius*. Отсутствие гибридов здесь, в общем, неудивительно, поскольку в такого рода сообществе, где один из видов гиногенетичен, гибриды не должны образовываться вообще.

В большинстве популяций гибридные особи выявлены немногочисленными сериями, их доля в выборках не превышала 5% (рис. 1), что обычно ниже представленности родительских видов (см. табл. 1). Причем из-за того, что видовой состав выборок карасей по сезонам существенно менялся, то и обнаруживались они не каждый раз. Гораздо реже встречались водоемы, в которых гибриды были субдоминантами (Ядуты, Пойма), а в одном водоеме из окрестностей Коростеня они даже абсолютно доминировали. Причем в первой выборке, взятой здесь в июне, все особи оказались гибридами, а во второй — сентябрьской — они составили 81%.

По своей генетической структуре гибридов можно разделить на две группы. Большая их часть по электрофоретическим спектрам, отвечающим гетерозиготам *Aat-1*<sup>bc,ac</sup>, *Aat-2*<sup>bc</sup>, *Ldh-B*<sup>ab</sup>, *Es-1*<sup>ab,ac,ad</sup>, *Es-2A*<sup>ab</sup>, *Es-3*<sup>ab</sup>, *Pt-2*<sup>ab</sup>, *Hb*<sup>ab</sup>, должны быть классифицированы как *C. auratus* — *carassius* [1–2, 4]. Исключение составили несколько экземпляров (Пойма, Ветхое), у которых по одним локусам зафиксированы гетерозиготы, а по другим — гомозиготы, причем по аллелям, свойственным *C. auratus*. Очевидно, что это были беккроссы с этим видом. По степени ploидности гибриды *C. auratus* — *carassius*, в свою очередь, дифференцируются на три подгруппы: диплоиды, триploиды и даже тетраploиды. Причем диплоидные гибриды доминировали и составляли 85%, триploидов обнаружено гораздо меньше — 14%, а тетраploиды были представлены единственной особью. Следует сказать, что соотношение диплоидных и триploидных гибридов обычно резко смещено в сторону диплоидов. Так, в самой массовой выборке из Коростеня триploидных особей оказалось только 5%, во второй по объему выборке из поймы Северского Донца (с. Пойма Луганской обл.) — 4%. Но имеется и явное исключение — это озеро возле с. Ядуты (Черниговская обл.), где гибри-

Таблица 1. Место и время взятия выборок карасей, их структура по видам и биотипам

Выборка	Координаты	Месяц, год	Виды и биотипы														
			<i>C. auratus</i>	<i>C. gibelio-1</i>	<i>C. gibelio-2</i>	<i>C. gibelio-3</i>	<i>C. gibelio-4</i>	<i>C. auratus</i> × <i>C. gibelio-2</i>	<i>C. carassius</i>	<i>C. auratus</i> — <i>C. carassius</i>						<i>C. carassius</i> × <i>C. gibelio-1</i>	
			2n	3n	3n	3n	3n	3n	2n	2n			3n			4n	4n
			♀♂	♀	♀	♀	♀	♀	♀♂	♀	♂	?	♀	♂	?	♀	♀
Очкино-1	52° 12' 28,13" N, 33° 23' 55,61" E	09.06	—	5	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	2
Очкино-2	52° 13' 11,39" N, 33° 22' 36,32" E	06.07	—	38	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Ядуть	51° 22' 49,10" N, 32° 20' 52,90" E	09.06	7	—	3	—	—	4	*	4	2	—	3	3	1	1	—
		06.07	24	2	1	—	—	1	30	5	9	—	—	3	—	—	—
Ветхое	51° 22' 49,10" N, 32° 20' 52,90" E	05.06	18	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
		07.06	29	2	—	8	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
		05.07	33	1	1	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—
		08.07	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Графский	51° 03' 21,90" N, 31° 51' 45,17" E	10.03	—	6	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—
		11.06	39	2	2	—	—	3	3	—	1	—	—	—	—	—	—
Хибаловка	51° 23' 18,99" N, 31° 51' 58,81" E	09.07	—	1	—	—	—	1	4	—	1	—	—	—	—	—	—
		09.07	—	10	—	—	—	—	6	1	—	1	1	—	—	—	—
Паливоды	51° 00' 12,46" N, 31° 59' 18,95" E	05.08	—	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		05.08	—	—	—	—	2	—	25	1	1	—	—	—	—	—	—
Лесники	50° 17' 31,10" N, 30° 29' 25,57" E	05.08	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
		09.08	1	—	—	—	17	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—
Спартак	50° 39' 48,16" N, 28° 59' 7,90" E	06.08	34	—	2	—	—	—	4	2	1	—	—	—	—	—	—
		06.08	—	—	—	—	—	—	—	—	17	6	8	—	1	—	—
Коростень	50° 94' 4,57" N, 28° 36' 5,97" E	06.08	—	—	—	—	—	—	—	—	17	6	8	—	1	—	—
		09.08	—	7	—	—	—	—	—	—	24	2	2	2	—	—	—
Черкаassy	49° 26' 36,66" N, 32° 4' 58,52" E	08.08	—	34	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
		08.08	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пойма	48° 51' 58,05" N, 37° 41' 42,46" E	08.07	10	—	—	—	—	—	—	—	7	1	—	—	1	—	—
		08.08	44	—	—	—	—	—	—	1	7	4	3	—	—	—	—

\*В эту выборку не включены особи *C. carassius*.

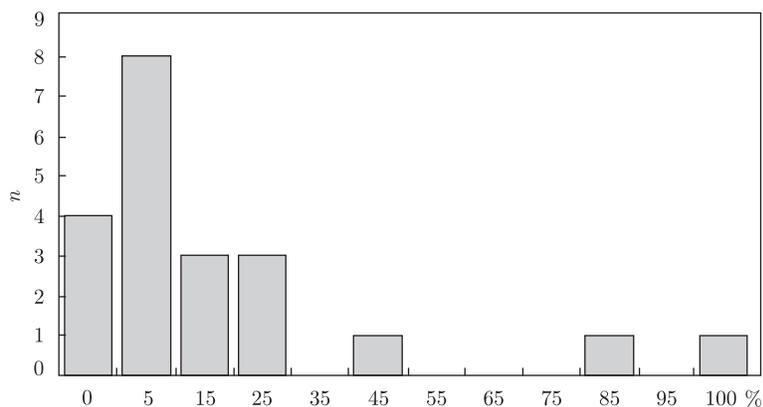


Рис. 1. Частота встречаемости гибридов (%) в выборках ( $n$ ) смешанных поселений карасей золотого *C. auratus* и серебряных *C. auratus* и *C. gibelio*

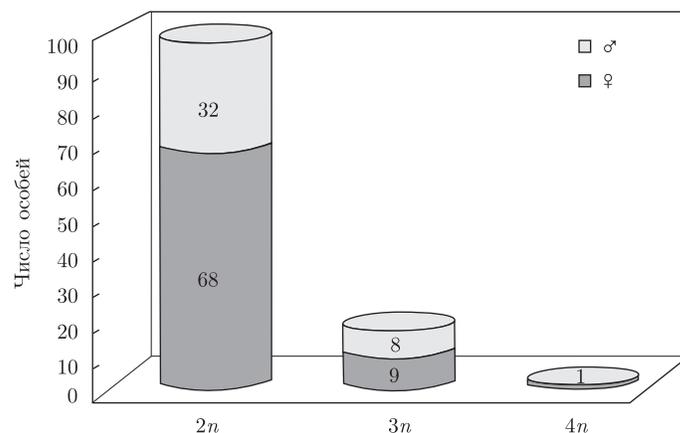


Рис. 2. Соотношение самцов и самок гибридов *C. auratus* — *carassius* разной степени пloidности

ды-полиплоиды были многочисленны и составили 35%, при этом ни по генотипическому составу, ни по характеру спектров триплоиды не отличались от диплоидов. Поэтому определить по аллозимным спектрам, геном какого из видов представлен у триплоида большим числом копий, не представляется возможным.

Среди гибридов встречались как самцы, так и самки, причем среди диплоидов большую часть составили особи женского пола (68%), а среди триплоидов особи разных полов были в равном соотношении (рис. 2). У части рыб из-за отсутствия половых продуктов пол определить не удалось. Причем это не только молодые или отнерестившиеся рыбы, но и взрослые особи, полость тела которых была заполнена паренхиматозным образованием. В ряде случаев в нем можно было обнаружить небольшие вкрапления икры, что дало основание отнести часть этих особей к самкам. Такая полустерильность характерна только для триплоидов, тогда как у диплоидных самок была внешне нормальная икра. Триплоидные самцы имели вполне сформированные половые органы.

Вторую группу составили гибридные особи *C. carassius* — *gibelio*-1. Доказательством этого являются как сложные гибридные спектры по целому ряду локусов, включающие продукты аллелей, специфичных для *C. carassius* и для биотипа *C. gibelio*-1 и образующих соответствующие генотипические сочетания ( $Aat-1^{abbc}$ ,  $Aat-2^{abbc}$ ,  $Ldh-B^{abb}$ ,  $Es-1^{abcd}$ ), так

и то обстоятельство, что в водоемах окрестностей с. Очкино, где они были обнаружены, из возможных родительских видов встречались только *C. carassius* и *C. gibelio*-1. Ранее [4] именно в этой местности массово отмечались тетраплоидные гибриды. Обнаружение гибридов *C. carassius* — *gibelio*-1 имеет принципиальное значение, поскольку доказывает, что при сосуществовании однополого серебряного караса с золотым может происходить не только инициация дробления самок *C. gibelio*, как всегда считалось ранее [7], но и оплодотворение. Следует обратить внимание на то обстоятельство, что гибриды *C. carassius* — *gibelio*-1 не обнаружены в других водоемах, где сосуществуют эти две родительские формы (Черкасы, Паливоды, Коростень). Следовательно, подобного рода гибридизация — явление крайне редкое. Особи *C. carassius* — *gibelio*-1 — это тетраплоиды и только самки, причем с нормально развитыми половыми продуктами. Вероятнее всего, как и *C. gibelio*-1, они размножаются путем гиногенеза.

Возникает закономерный вопрос: откуда взялись гибриды *C. auratus* — *carassius* в поселениях (Паливоды, Коростень), где особи *C. auratus* не обнаружены, а их место “занимали” биотипы *C. gibelio*. Возможно, из-за своей малочисленности особи *C. auratus* просто не попали в выборки или в результате гибридизации растворились в потомках? А может быть, некоторые биотипы *C. gibelio* продуцируют не только триплоидные, но и диплоидные и гаплоидные гаметы? Последнее предположение кажется вполне правдоподобным, если учесть, что в пользу гипотезы разноплоидности гамет, производимых триплоидными карасями, недавно высказался ряд исследователей [8–10]. При этом следует учесть, что гаплоидные гаметы, вероятнее всего, будут содержать нерекombинированный хромосомный набор того или иного родительского вида, при гибридизации давшего триплоидные биотипы *C. gibelio*, в том числе и *C. auratus*. А это значит, что в случае разноплоидности гамет потомки от скрещиваний *C. carassius* × *C. gibelio* по своей генетической структуре будут гибридами *C. auratus* — *carassius*. Особенно это касается биотипа *C. gibelio*-2, не имеющего видоспецифичных аллозимов, отличающих особей этого биотипа от *C. auratus* [11].

Отсутствие определенных морфологических и генотипических различий между диплоидными и триплоидными гибридами не дает оснований для того, чтобы считать, что они произошли от разных родительских видов. Очевидно, что более адекватным объяснением их появления может быть последовательная гибридизация *C. auratus* и *C. carassius*, на втором этапе которой диплоидные гибридные гаметы взаимодействуют с гаплоидными половыми клетками *C. auratus*. При этом нельзя исключить того, что самки и самцы продуцируют разные по степени плоидности гаметы, как это установлено в диплоидно-полиплоидном комплексе *Squalus alburnoides* карповых рыб [12]. Неслучайно у триплоидных гибридных самцов карасей, в отличие от самок, не наблюдается тенденции к стерильности.

Предположение о том, что в совместных поселениях *C. carassius* и *C. gibelio* гибридные особи являются потомками скрещиваний именно этих видов, подтверждается результатами сравнения морфологических особенностей гибридов поселений с разным составом родительских видов. Действительно, у гибридов *C. carassius* — *gibelio*-1 из Очкино число жаберных тычинок гораздо больше, чем обычно бывает у гибридов [1, 4] и, более того, вполне сопоставимо с таковым у *C. auratus*. В какой-то степени это ожидаемый результат, если учесть, что у *C. gibelio*-1 по сравнению с *C. auratus* число жаберных тычинок явно больше [13]. Увеличение числа жаберных тычинок у гибридов также наблюдается и в других популяциях, в которых *C. carassius* обитает исключительно или почти исключительно вместе с биотипами *C. gibelio* (рис. 3). Это обстоятельство могло бы стать серьезным аргументом в пользу того, что в совместных поселениях золотого караса и однополого серебряного

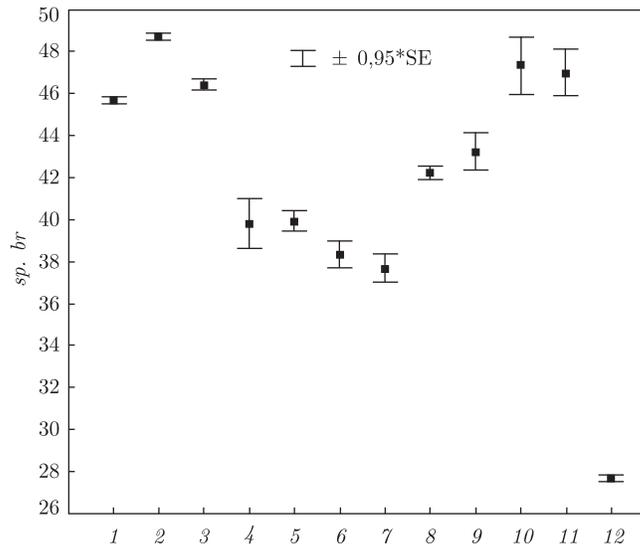


Рис. 3. Среднее число жаберных тычинок (*sp. br.*) и их стандартная ошибка у родительских видов и гибридов популяций разного типа. Здесь и на рис. 4: 1 — *C. auratus*; 2 — *C. gibelio*-1; 3 — *C. gibelio*-2; 4 — *C. auratus* — *C. carassius* (Ветхое); 5 — *C. auratus* — *C. carassius* (Ядугты); 6 — *C. auratus* — *C. carassius* (Пойма); 7 — *C. auratus* — *C. carassius* (Спартак); 8 — *C. auratus* — *C. carassius* (Лесники); 9 — *C. auratus* — *C. carassius* (Коростень); 10 — *C. auratus* — *C. carassius* (Паливоды); 11 — *C. carassius* — *C. gibelio*-1 (Очкино); 12 — *C. carassius*

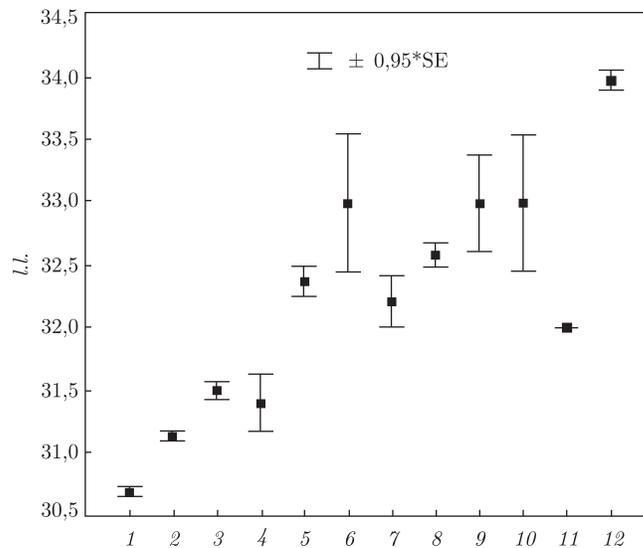


Рис. 4. Среднее число чешуй в боковой линии (*l.l.*) и их стандартная ошибка у родительских видов и гибридов популяций разного типа

карася постоянно идет гибридизация, если бы и по другим признакам проявлялась аналогичная тенденция. Однако подобный анализ по числу чешуй в боковой линии (признаку, существенно отличающемуся у исследованных видов карасей) не подтвердил этот факт — у гибридов разных популяций средние значения, действительно, отличаются, но меняются хаотично (рис. 4) безотносительно типа сообщества.

1. Межжерин С. В., Луцецкий 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.
2. Межжерин С. В., Луцецкий И. Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна // Цитология и генетика. – 2004. – **38**, № 5. – С. 45–54.
3. 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.
4. 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.
5. Papoušek I., Vetesnik L., Halacka K. et al. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic) // J. Fish Biol. – 2008. – **72**. – P. 1230–1235.
6. Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorffii* // Jap. J. Ichthyol. – 1977. – **24**, No 2. – P. 135–140.
7. Черфас Н. Б. Основные итоги цитогенетического анализа однополых и двуполой форм серебряного карася // Генетика, селекция и гибридизация рыб. – Москва: Наука, 1969. – С. 89–95.
8. Gregorian L., Scripcariu A. The cytogenetic study of hybrid progeny of silver crucian (*Carassius auratus gibelio*, Bloch.) to understand its reproduction // Rev. Roum. Biol. – Biol. Anim. – 2004. – **49**, No 1–2. – P. 97–104.
9. Brykov V. A., Apalikova O. V., Eliseikina M. G., Kovalev M. Iu. Mitochondrial DNA variation in diploid and triploid forms of silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* // Rus. J. Genet. – **41**, No 6. – P. 811–816.
10. Liu S.-J., Sun Y.-D., Liu K.-K., Liu Y. Evidence of different ploidy eggs produced by diploid F2 hybrids of *Carassius auratus* × *Cyprinus carpio* // Acta genet. sinica. – 2006. – **3**, No 4. – P. 304–311.
11. 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.
12. Alves M. J., Coelho M. M., Collares-Pereira M. J. Evolution in action through hybridization and polyploidy in an Iberian freshwater fish: a genetic review // Genetica. – 2001. – **111**. – P. 375–385.
13. Межжерин С. В., Кокодий С. В. Морфологическая изменчивость и дифференциация двуполого (*Carassius auratus* L. 1758) и однополого (*C. gibelio* Bloch) серебряных карасей в водоемах Украины // Вестн. зоологии. – 2008. – **42**, № 6. – С. 526–533.

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

Поступило в редакцию 19.12.2008

**S. V. Mezghzerin, S. V. Kokodiy, A. V. Kulish, L. V. Fedorenko**

### **Structure of the *Carassius auratus* s. lato × *C. carassius* (Cyprinidae) hybrids in colonies of crucian carp in the catchments of the Dnieper and Severskiy Donets rivers**

*A genetical, biological, and morphometrical analysis of crucian carps from waterbodies in Ukraine discovered the presence of hybrids of two types. Hybrids C. carassius – gibelio-1 – are extremely scarce tetraploid females, whereas C. auratus – carassius – are common for cohabitating colonies of parental species diploid (85%) and triploid (14%) females and males, and occasionally met tetraploid females. In addition to that, both morphological features and genetic combinations of the diploid and triploid hybrids of C. auratus – carassius are unsuccessful in distinguishing between them. Usually, hybrids comprise 5% of the individuals of a population, but can be met in a waterbody missing one of the parental species. In certain waterbodies, the share of hybrids may reach 81–100%, most of them being diploid. Apparently, females of C. carassius – gibelio-1 are reproduced by means of gynogenesis, whereas hybrids C. auratus – carassius are featured by ameiosis leading both to either triploidy or hybridogenesis.*