

С. В. Межжерин, С. В. Кокодий

**Поликлоновая структура европейских серебряных карасей *Carassius auratus* s. lato в водоемах Украины***(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. А. Акимовым)*

*As a result of the biochemical gene marking and the cytometric and morphometric analyses, the proof of the presence and the description of 5 clonal forms of unisex silver crucian carp *C. gibelio* and their hybrids with bisexual goldfish *C. auratus* in reservoirs of Ukraine are given. Most likely, clonal forms have taken place at the hybridization of not less than four initial parental species. We have emphasized the biological heterogeneity of forms *C. gibelio* which consists: in the presence or absence of males; opportunities of hermaphroditism; hybridizations with *C. auratus*. The key morphological attributes are given, allowing to distinguish clonal forms *C. gibelio* on series, and the problems of systematization with reference to polyclonal kinds are discussed.*

Проблема однополых клоновых форм животных в настоящее время является, пожалуй, самой актуальной в зоологической систематике. Трудность задачи заключается в том, что клоновые формы — это апомиктические гибриды, что априорно создает неоднозначность их таксономической идентификации. Кроме того, они полифилитичны, поскольку образуются в результате гибридизации нескольких родительских видов, что делает их генетически и морфологическими мозаиками — звеньями в эволюционной сетке форм, чаще всего, разной степени пloidности. Кроме того, у апомиктов из-за отсутствия мейоза и полиплоидной структуры генома достаточно легко накапливаются мутации, которые затем серийно путем партеногенеза воспроизводятся из поколения в поколение. В результате однополые формы, имеющие происхождение от одной родительской пары, через определенный период времени превращаются в поликлональную группировку, которая в случае интенсивного мутационного процесса, как, например, у некоторых беспозвоночных [1, 2], превращается в так называемый гипервариабельный вид, который в пределах даже небольшой части ареала представлен сотнями клоновых форм.

Именно такой группировкой позвоночных, состоящей из диплоидных видов и полиплоидных гибридных форм, является комплекс серебряных карасей *Carassius auratus* s. lato. Серебряные караси — выходцы из Восточной Азии. В водоемы Украины они проникли еще в XIX веке: вначале однополая форма, которую сейчас принято называть собственно серебряным карасем *C. gibelio*, а затем в конце 60-х гг. XX столетия в результате массовой интродукции рыб дальневосточного комплекса и двуполый карась китайский *C. auratus*.

Исследования показали [3], что поселения серебряных карасей водоемов Украины состоят из доминирующего в большинстве водоемов *C. auratus* и находящегося в угнетенном состоянии *C. gibelio*, представленного двумя клонами [4], а также небольшой примесью гибридов между ними. В дальнейшем было установлено, что число клонов гораздо больше и представители разных клонов отличаются особенностями морфологии, соотношением полов и способами воспроизводства.

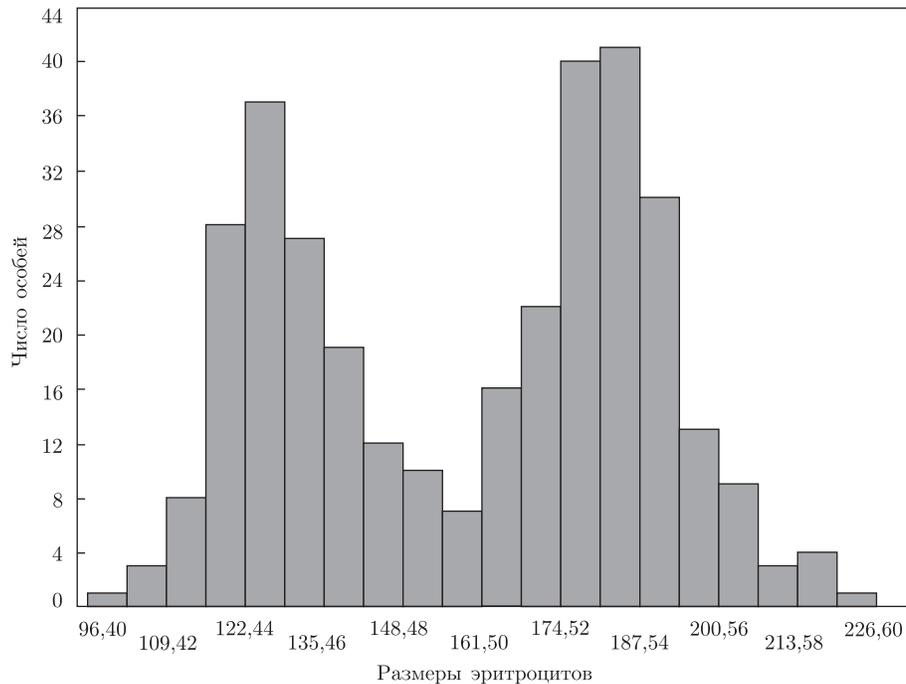
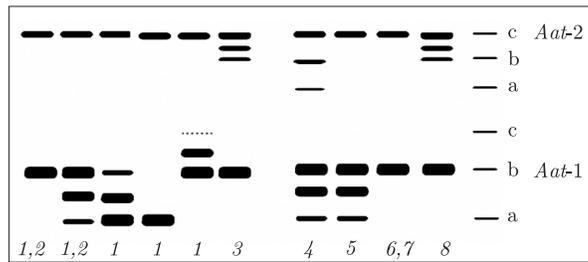


Рис. 1. Изменчивость площади эритроцитов диплоидных и триплоидных серебряных карасей

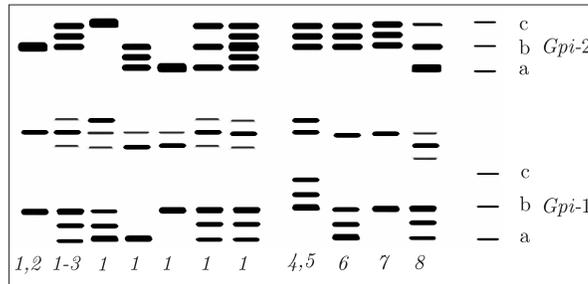
Материалом для исследования послужили 14 выборок, в общей сложности насчитывающие 364 карася, собранных в течение 2006/07 гг. в изолированных водоемах, относящихся к Деснянскому водосборному бассейну в пределах Черниговской и Сумской областей.

**Цитометрический анализ.** В суммарном распределении карасей по средним размерам эритроцитов, полученным при измерении 20 клеток, четко выделяются две группы, между которыми существует небольшая трансгрессия, составляющая около 2% особей (рис. 1). Первая группа — рыбы с эритроцитами размером от 96 до 155 усл. ед. и средним значением 130 усл. ед. Вторая — с диапазоном изменчивости размеров эритроцитов от 160 до 226 усл. ед. и средним значением 172 усл. ед. Известно [5], что у триплоидных карасей по сравнению с диплоидными эритроциты в среднем увеличиваются на 1/3, что отвечает полученным различиям в средних для первой и второй групп. Отсюда можно сделать вывод, что исследованные караси распадаются на две почти равные по объему группы, представленные диплоидными и триплоидными особями.

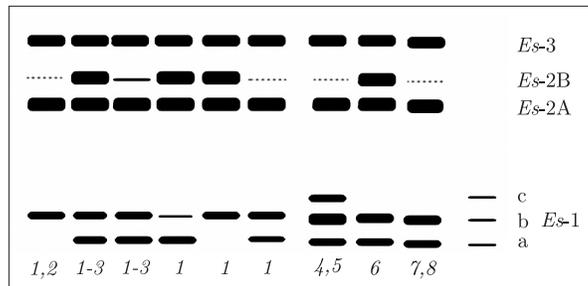
**Биохимическое генное маркирование.** Осуществлено на основе ферментных систем аспаратаминотрансферазы (Aat), глюкозофосфатизомеразы (Gpi), неспецифических эстераз (Es), структурных белков мышц (Pt) и белка крови — трансферрина (Tf). В работе анализировалась изменчивость следующих локусов: *Aat-1*, *Aat-2*, *Gpi-1*, *Gpi-2*, *Es-1*, *Es-2B*, *Pt-3*, *Tf* (рис. 2). Наряду с особями амфимиктичного двуполого карася *C. auratus* с размерами эритроцитов менее 150 усл. ед., идентифицировано пять клоновых форм и гибриды предположительно *C. auratus-gibelio-2* и однозначно *C. auratus-gibelio-3*, размеры эритроцитов которых превышали 160 усл. ед. Каждая клоновая форма имела свой набор электроморф и характеризовалась константными гетерозиготами (табл. 1), тогда как для гибридов *C. auratus-gibelio* свойственны промежуточные наборы. Причем *C. auratus-gibelio-2* не имели генотипических сочетаний, отличающих их от диплоидных *C. auratus*, а единственным



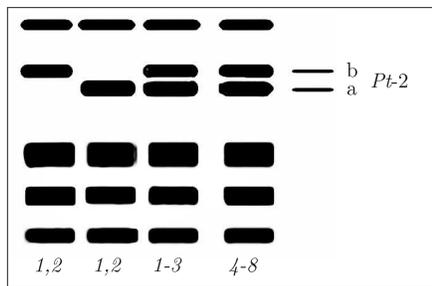
a



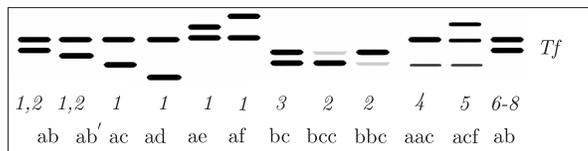
б



в



г



д

Рис. 2. Электрофоретические спектры серебряных карасей разных генетических форм: а — аспаргатаминотрансфераза; б — глюкозофосфатизомераза; в — неспецифические эстеразы; г — структурные белки мышц; д — трансферрин. 1 — *C. auratus*; 2 — *C. auratus-gibelio-2.1*; 3 — *C. auratus-gibelio-3*; 4 — *C. gibelio-1.1*; 5 — *C. gibelio-1.2*; 6 — *C. gibelio-2.1*; 7 — *C. gibelio-2.2*; 8 — *C. gibelio-3*

методом их идентификации стали крупные размеры эритроцитов, характерные для триплоидов.

Локусы *Aat-1*, *Aat-2*, *Gpi-1* у клоновых карасей в случае их гетерозиготного состояния представлены спектрами с эффектом дозы гена, локусы *Es-1*, *Pt-2* не обладали этим свойством вообще, а локусы *Gpi-2* и *Tf* у разных особей одних клонов были асимметричными, а у других — симметричными (см. рис. 2). Интерес представляют и тригетерозиготные спектры, отвечающие генотипам *Es-1<sup>abc</sup>* и *Tf<sup>acf</sup>*, выявленные у особей клонов *C. gibelio-1.1* и *C. gibelio-1.2*. Определенное диагностическое значение имеет и локус *Es-2B*, по наличию продуктов которого можно однозначно идентифицировать особей клонов *C. gibelio-2.1*, а по их отсутствию (аллель *Es-2<sup>0</sup>*) — представителей *C. gibelio-1*, *C. gibelio-3*. При этом среди особей *C. auratus* встречаются оба типа спектра этого локуса.

Исходя из аллельного состава константно гетерозиготных спектров, можно утверждать, что клон триплоидных особей *C. gibelio-1.1* произошел в результате гибридизации *C. auratus* и неизвестного вида *C. sp.-1*. Для последнего характерны фиксации аллелей *Aat-2<sup>a</sup>*, *Gpi-1<sup>c</sup>*, отсутствующие у амфимиктического карася *C. auratus*. Причем два генома этой триплоидной формы привнесены от *C. auratus*. Клоновая форма *C. gibelio-2.1* произошла в результате гибридизации *C. auratus s. str.* и еще одного неизвестного вида *C. sp.-2*. Судя по относительно небольшому числу константных гетерозигот эти два вида близки друг к другу. Из-за того, что определиться с аллельным пулом номинативного *C. auratus s. str.* в водоемах Украины не представляется возможным, то в данном случае неясно, какой из родительских геномов этой триплоидной формы представлен двойным набором. Очень вероятно, что в водоемах Украины совершенно особая диплоидная форма *C. auratus s. lato*, появившаяся в результате интрогрессивной гибридизации, возникшей при завозе разных видов дальневосточных карасей. Причем в образовании этого сложного конгломерата могли принять участие не только *C. auratus s. str.* и *C. sp.-2*, но и другие виды. Еще один клон *C. gibelio-3* образовался при гибридизации *C. auratus s. str.* и *C. sp.-3*. Для последнего характерен аллель *Aat-2<sup>b</sup>*. Если судить по константной гетерозиготе *Aat-2<sup>bcc</sup>*, то можно определить, что геном этого триплоида представлен двумя хромосомными наборами *C. auratus s. str.* и одним *C. sp.-3*. Таким образом, в образовании трех клоновых форм *C. gibelio s. lato* участвовало, по меньшей мере, четыре родительских вида, обладающих

Таблица 1. Электроморфы локусов, диагностирующие виды и биотипы серебряных карасей

Виды и биотипы	<i>n</i>	Электроморфы
<i>C. auratus</i>	145	<i>Aat-1<sup>aa</sup></i> , <i>Aat-1<sup>aab</sup></i> , <i>Aat-1<sup>ab</sup></i> , <i>Aat-1<sup>abb</sup></i> , <i>Aat-1<sup>bb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>cc</sup></i> , <i>Es-1<sup>aa</sup></i> , <i>Es-1<sup>ab</sup></i> , <i>Es-1<sup>bb</sup></i> , <i>Es-1<sup>ac</sup></i> , <i>Es-1<sup>bc</sup></i> , <i>Es-1<sup>cc</sup></i> , <i>Es-2B<sup>a</sup></i> , <i>Es-2B<sup>o</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>aa</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>aab</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>ab</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>abb</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>bb</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>aa</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>ab</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bb</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>ac</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bc</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>cc</sup></i> , <i>Pt-2<sup>aa</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Pt-2<sup>bb</sup></i> , <i>Tf<sup>*</sup></i>
<i>C. gibelio-1.1</i>	119	<i>Aat-1<sup>abb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>acc</sup></i> , <i>Es-1<sup>abc</sup></i> , <i>Es-2B<sup>o</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>bbc</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bc</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Tf<sup>aac</sup></i>
<i>C. gibelio-1.2</i>	2	<i>Aat-1<sup>abb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>ccc</sup></i> , <i>Es-1<sup>abc</sup></i> , <i>Es-2B<sup>o</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>bbc</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bc</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Tf<sup>ach</sup></i>
<i>C. gibelio-2.1</i>	66	<i>Aat-1<sup>bbb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>ccc</sup></i> , <i>Es-1<sup>ab</sup></i> , <i>Es-2B<sup>a</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>aab</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bc</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Tf<sup>ab</sup></i>
<i>C. gibelio-2.2</i>	12	<i>Aat-1<sup>bbb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>ccc</sup></i> , <i>Es-1<sup>bc</sup></i> , <i>Es-2B<sup>a</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>bbb</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bc</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i>
<i>C. gibelio-3</i>	8	<i>Aat-1<sup>bbb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>bcc</sup></i> , <i>Es-1<sup>ab</sup></i> , <i>Es-2B<sup>o</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>abb</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>aac</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Tf<sup>ab</sup></i>
<i>C. auratus-gibelio-2.1</i>	12	<i>Aat-1<sup>ab</sup></i> , <i>Aat-1<sup>b</sup></i> , <i>Aat-1<sup>aab</sup></i> , <i>Aat-2<sup>c</sup></i> , <i>Es-1<sup>ab</sup></i> , <i>Es-1<sup>b</sup></i> , <i>Es-2B<sup>a</sup></i> , <i>Es-2B<sup>0</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>ab</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>abb</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>b</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>ab</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>ac</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>bc</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>b</sup></i> , <i>Pt-2<sup>aa</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Pt-2<sup>bb</sup></i> , <i>Tf<sup>aa</sup></i> , <i>Tf<sup>ab</sup></i> , <i>Tf<sup>ac</sup></i> , <i>Tf<sup>bbc</sup></i> , <i>Tf<sup>bcc</sup></i> , <i>Tf<sup>cc</sup></i> , <i>Tf<sup>dd</sup></i>
<i>C. auratus-gibelio-3</i>	3	<i>Aat-1<sup>bbb</sup></i> , <i>Aat-2<sup>bc</sup></i> , <i>Es-1<sup>ab</sup></i> , <i>Es-1<sup>b</sup></i> , <i>Gpi-1<sup>ab</sup></i> , <i>Gpi-2<sup>ab</sup></i> , <i>Pt-2<sup>ab</sup></i> , <i>Tf<sup>bc</sup></i>

\*Локус представлен серией не менее чем из семи аллелей, образующих соответствующие генотипы.

альтернативными наборами аллелей и, очевидно, в разной степени дивергировавших друг от друга.

Кроме того, в водоемах Деснянско-Старогутского национального парка были обнаружены два карася, имевших спектры  $Aat-2^{ccc}$  и  $Tf^{acf}$ , хотя по остальным локусам ( $Gpi-1$ ,  $Gpi-2$ ,  $Es-1$ ) они не отличались от встречающихся массово *C. gibelio*-1.1 (см. табл. 1). С учетом амеиотического размножения, свойственного триплоидным карасям, этих особей следует рассматривать как представителей редко встречающегося клона *C. gibelio*-1.2. Кроме того, здесь же обнаружены 12 триплоидных карасей, по спектрам близких к *C. gibelio*-2, но отличавшихся по спектрам  $Gpi-1$  и  $Es-1$ . Их также целесообразнее рассматривать в качестве отдельного клона *C. gibelio*-2.2, подчеркивая при этом определенную иерархичность в структуре однополых карасей. Возникновение этих немногочисленных клонов следует связывать либо с мутационным процессом, меняющим исходную генетическую структуру, что, вероятнее всего, произошло в случае *C. gibelio*-1.2, либо с гибридизацией тех же родительских видов, но при гибридизации особей, отличающихся генотипами полиморфных локусов (клон *C. gibelio*-2.2).

**Половая структура.** Известно, что триплоидные караси — это в подавляющем большинстве самки, самцы — редки и стерильны [6]. У исследованных нами амфимиктических карасей 55% особей имели исключительно молекулы, а значит они являются самцами, а вот у апомиктических форм у подавляющего числа особей были яичники с икрой, и их, соответственно, идентифицировали как самок. Только у двух особей *C. gibelio*-2 отмечены семенники с молекулами, их доля среди особей этого клона около 3% (табл. 2).

**Гермафродитизм.** Явление известно не только у однополых карасей [7], но даже и карпа [8]. Исследование, проведенное поздней осенью в изолированном водоеме из с. Перебудова (Нежинский р-н), в котором из серебряных карасей обнаружены исключительно особи клона *C. gibelio*-1, показало наличие у всех 15 особей зрелой икры и готовых мужских половых продуктов. Подобная ситуация нами не отмечалась у других клоновых форм.

**Гибридизация однополых карасей с двуполыми.** Среди исследованных карасей обнаружено 15 самок, размеры эритроцитов которых соответствуют триплоидам (156–207), но для которых характерен неклоновый набор электроморф, т. е. каждая особь, как и в случае амфимиксиса, проявляет генотипическую индивидуальность. На основании того, что у большей части этих необычных полиплоидных карасей отсутствовали диагностирующие аллели, можно считать, что они произошли в результате гибридизации самцов *C. auratus* с самками *C. gibelio*-2. Это предположение о гибридизации диплоидных серебряных карасей с триплоидными получает подтверждение при обнаружении двух рекомбинантных

Таблица 2. Цитометрический анализ и особенности биологической структуры видов и биотипов серебряного карася

Виды и биотипы	Размеры эритроцитов	♀/♂	Гибридизация с <i>C. auratus</i>	Гермафродитные особи
<i>C. auratus</i>	130 (100–158)	57/69	—	Отсутствуют
<i>C. gibelio</i> -1.1	185 (157–219)	117/0	Отсутствует	Встречаются
<i>C. gibelio</i> -1.2	176 (172–179)	2/0	Не обнаружена	Не обнаружены
<i>C. gibelio</i> -2.1	180 (157–211)	54/2	Имеет место	Не обнаружены
<i>C. gibelio</i> -2.2	?	12/0	Не обнаружена	Не обнаружены
<i>C. gibelio</i> -3	174 (164–189)	8/0	Имеет место	Не обнаружены
<i>C. auratus-gibelio</i> -2.1	172 (163–181)	13/0	—	Не обнаружены
<i>C. auratus-gibelio</i> -3	177 (156–207)	2/0	—	Не обнаружены

триплоидных особей, у которых присутствовал аллель *Aat-2<sup>b</sup>*, что свидетельствует о том, что это точно гибриды *C. auratus-gibelio-3*.

Однополые караси размножаются гиногенезом, при котором спермий без оплодотворения инициирует дробление, поэтому на первый взгляд гибридизация невозможна. Однако в зависимости от условий среды, в частности температуры [9], у гиногенетически размножающихся животных может происходить оплодотворение и в этом случае триплоидные самки порождают тетраплоидных [9, 10], а тетраплоидные, соответственно, пентаплоидных [10] потомков. Более того, исследования однополых карасей показали, что в случае гиногенетического взаимодействия половых клеток, очевидно, всегда происходит инкорпорация в геном самки какой-либо части генома самца [11–14], а это значит, что при репродуктивных взаимодействиях самок *C. gibelio* с самцами *C. auratus* вполне возможна если и не гибридизация, то внедрение какой-то части генетического материала самца, что и приводит к появлению рекомбинантных особей. Следует обратить внимание на то обстоятельство, что среди триплоидных рекомбинантов ни разу не были обнаружены особи-носители аллелей *Aat-2<sup>a</sup>* и *Gpi-1<sup>c</sup>*, свойственные самому массовому клону *C. gibelio-1*. Очевидно, что у этой полиплоидной формы при репродуктивных взаимодействиях с диплоидным амфимиктическим карасем, в случае, если они и происходят, идет исключительно гиногенез.

Явление возвратной гибридизации триплоидной формы с одним из родительских видов или близким видом не ново и описано для многих объектов, однако у карасей имеется одна особенность, отмечаемая нами и ранее [3, 4], — при гибридизации триплоида и диплоида, судя по размерам эритроцитов предполагаемых гибридов, появляются триплоиды, хотя не исключена анеуплоидия, связанная с добавочными хромосомами. Очевидно, что в этом случае происходит не прибавление еще одного хромосомного набора, как, например у щиповок *C. taenia s. lato* [10], а как бы замещение одного хромосомного набора другим или хотя бы какой-то его части. Возможно, что такой нестандартный механизм связан с тем, что на самом деле *C. auratus s. str.* — это амфидиплоид, а потому тетраплоидный карась реально является октоплоидом, которому для нормального функционирования генетического аппарата уже просто необходима элиминация избыточной ДНК.

**Особенности морфологии.** Пять основных форм серебряных карасей отличаются друг от друга по средним значениям индексов тела и меристических признаков (табл. 3). Тем не менее признаки трансgressируют и ни один из них, ни в одном из попарных сравнений не может быть использован в качестве диагностического. Основные формы карасей можно охарактеризовать следующим образом: *C. gibelio-1* — невысокотельный карась, с большим числом тычинок, относительно крупной чешуей и плавниками умеренной длины; *C. gibelio-2* — высокотельный, с мелкой чешуей и умеренно большим числом тычинок, короткими плавниками; *C. gibelio-3* — низкотельный с наибольшим числом тычинок и самыми длинными спинным грудным и брюшным плавниками. Амфимиктический *C. auratus* — это умеренно прогонистый и недлиннотельный карась, для которого характерно наименьшее среди серебряных карасей число жаберных тычинок и короткий хвостовой стебель. Гибриды *C. auratus-gibelio-2* ближе к *C. auratus*, хотя и занимают по ряду признаков промежуточное по отношению к *C. gibelio-2* положение.

Сравнивая морфологические особенности двух клоновых форм, идентифицированных в Чехии [15]: высокотельную относительно многотычинковую и низкотельную с меньшим числом тычинок, можно констатировать их определенную альтернативность украинским, поскольку для высокотельных форм с Украины характерно, наоборот, меньшее число жаберных тычинок. Очевидно, что расширенное в данной работе до пяти число клонов не исчерпыва-

Таблица 3. Средние значения, стандартная ошибка и пределы варьирования основных морфометрических показателей у карасей разных форм и биотипов

Признаки	<i>C. auratus</i>	<i>C. auratus-gibelio</i>	<i>C. gibelio-1</i>	<i>C. gibelio-2</i>	<i>C. gibelio-3</i>
<i>l</i> , мм	103 ± 2,7 (67–199)	109 ± 2,14 (63–191)	93,8 ± 2,32 (59–148)	89,4 ± 3,65 (76–101)	107 ± 6,73 (68–148)
<i>H/l</i> , %	36,8 ± 0,21 (32,5–40,9)	36,6 ± 0,53 (33,1–39,6)	36,7 ± 0,22 (29,9–42,7)	38,8 ± 0,16 (35,9–42,5)	35,4 ± 0,32 (34,2–36,9)
<i>lp/l</i> , %	16,5 ± 0,14 (13,6–19,1)	16,6 ± 0,36 (14,8–19,4)	17,0 ± 0,07 (15,2–19,5)	16,8 ± 0,12 (14,8–19,3)	18,2 ± 0,38 (16,4–19,3)
<i>hD/l</i> , %	16,3 ± 0,17 (12,9–21,4)	16,7 ± 0,37 (14,7–19,6)	16,6 ± 0,10 (13,7–19,5)	16,8 ± 0,12 (13,9–18,7)	18,2 ± 0,46 (16,6–20,1)
<i>lP/l</i> , %	18,7 ± 0,17 (16,2–23,6)	19,1 ± 0,33 (16,8–21,8)	19,2 ± 0,09 (16,3–21,9)	18,7 ± 0,09 (17,0–20,6)	20,1 ± 0,24 (18,5–20,8)
<i>lV/l</i> , %	20,5 ± 0,16 (18,2–27,0)	20,3 ± 0,25 (19,0–22,2)	20,3 ± 0,10 (15,8–22,5)	20,2 ± 0,11 (17,4–22,5)	22,1 ± 0,25 (21,0–22,9)
<i>C/l</i> , %	28,5 ± 0,17 (25,3–31,7)	28,9 ± 0,44 (25,8–32,1)	29,4 ± 0,10 (26,6–31,5)	28,4 ± 0,10 (26,9–30,5)	29,8 ± 0,25 (28,9–30,9)
<i>D</i>	18,2 ± 0,08 (16–21)	18,2 ± 0,24 (17–20)	17,6 ± 0,08 (14–20)	18,3 ± 0,10 (17–20)	17,1 ± 0,23 (16–18)
<i>l.l.</i>	30,5 ± 0,07 (28–32)	31,0 ± 0,17 (30–32)	31,2 ± 0,05 (30–33)	31,5 ± 0,08 (30–33)	30,6 ± 0,18 (30–31)
<i>sp. br.</i>	44,7 ± 0,23 (37–51)	45,1 ± 0,80 (39–49)	47,9 ± 0,18 (41–51)	45,9 ± 0,23 (41–49)	48,9 ± 0,79 (46–52)

Примечание. *l* — промысловая длина тела; *H* — максимальная высота; *lp* — длина хвостового стебля; *hD* — высота спинного плавника; *lP* — длина грудного плавника; *lV* — длина брюшного плавника; *C* — длина головы; *D* — число лучей в спинном плавнике; *l.l.* — число чешуй в боковой линии; *sp. br.* — число жаберных тычинок на 1-й дуге.

ет всего разнообразия гиногенетических форм серебряных карасей даже в Центральной Европе.

**Таксономия.** Кодекс зоологической номенклатуры не исключает возможности видового статуса формам гибридного происхождения. И в случае с карасями это вполне уместно, поскольку однополый карась репродуктивно самодостаточен и может рассматриваться как единица эволюции. Единственное, что ставит под сомнение правомочность такого решения — полифилитичность: образование от разных родительских видов и, соответственно, генетическая, морфологическая и биологическая разнокачественность того, что следует называть *C. gibelio*. Следует, однако, подчеркнуть, что среди низших беспозвоночных апомиктические виды нередки и каждый из них насчитывает сотни и тысячи клонов, но тем не менее это нисколько не является помехой для придания им видового статуса, а скорее, наоборот, такое огромное число клоновых форм просто не оставляет другого выбора, как объединение в единый таксон. Конкретно в случае с однополым карасем, если клоновое разнообразие будет исчисляться несколькими биотипами, то разумнее с учетом биологических и морфологических особенностей их рассматривать отдельно, если же число клонов пойдет на десятки, то их лучше не дробить, а представить в виде единого видового комплекса. Тем не менее, очевидно, что необходимы изменения в действующем кодексе зоологической номенклатуры, в частности следует сформулировать правила обращения с гибридными формами, как уже давно сделано в ботанике, среди объектов которой гибридизация гораздо более распространена.

1. Межжерин С. В., Власенко Р. П., Гарбар А. В. Анализ клонового разнообразия двух видов апомиктических дождевых червей (Lumbricidae: *Aporrectodea*) и проблема изменчивости мелких и крупных организмов // Доп. НАН України. – 2007. – № 8. – С. 151–156.
2. Czerwinska A., Hebert P. D. N. Origins of clonal diversity in the hypervariable asexual ostracode *Cyprodopsis vidua* // J. Evol. Biol. – 2002. – **15**, Is. 1. – P. 134–142.
3. Межжерин С. В., Лисецкий И. Л. Генетическая структура популяций карасей (Сугриниформес, Сугринидае, *Carassius* L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна // Цитология и генетика. – 2004. – **38**, № 5. – С. 45–54.
4. Межжерин С. В., Кокодий С. В. О полифилитичности европейского триплоидного карася *Carassius gibelio* // Доп. НАН України. – 2006. – № 7. – С. 169–174.
5. Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorffii* // Яп. J. Ichthyol. – 1977. – **24**, No 2. – P. 135–140.
6. Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопр. ихтиологии. – 1965. – **5**, вып. 4. – С. 614–629.
7. Горюнова А. И. О размножении серебряного карася // Там же. – 1960. – **7**, вып. 15. – С. 106–110.
8. Курпичников В. С. Генетика и селекция рыб. – Ленинград: Наука, 1987. – 520 с.
9. Bogart J. P., Lowcock L. A., Zeyl C. W., Mable B. K. Genome constitution and reproductive biology of hybrid salamanders, genus *Ambystoma*, on Kelleys Island in Lake Erie // Can. J. Zool. – 1987. – **65**, No 9. – P. 2188–2201.
10. Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. – Москва: Наука, 1984. – 299 с.
11. Zhou L., Wang Y., Gui J. F. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers // Cytogenet. and Cell Genet. – 2000. – **88**, No 1. – P. 133–139.
12. Yi M., Li Y. Q., Liu J. D. et al. Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogenic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch // Chromosome Res. – 2003. – **11**. – P. 665–671.
13. Toth B., Varkonyi E., Hidas A. et al. Genetic analysis of offspring from intra – and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis // J. Fish Biol. – 2005. – **66**, No 3. – P. 784–797.
14. Межжерин С. В., Павленко Л. И. Случай гибридизации у щиповок (Osteichthyes: Cobitidae: *Cobitis*), обусловивший генетическую нестабильность и экспансию // Цитология и генетика. – 2007. – **41**, № 4. – С. 26–35.
15. Vetešník L., Papoušek I., Halauka K. et al. Morphometric and genetic analysis of *Carassius auratus* complex from an artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic // Fish. Sci. – 2007. – **73**. – P. 817–822.

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

Поступило в редакцию 08.01.2008