

Закономерности функционирования популяций однополо-двуполого комплекса серебряного карася (*carassius auratus gibelio*) Азовского бассейна

Абраменко М. И.,

Южный научный центр РАН и Научно-исследовательский институт биологии Ростовского государственного университета.

Актуальность темы.

Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprinidae), представленный 6–8 подвидами (Васильев, 1985; Васильева, Васильев, 2000; Murakami et al., 2001), является одной из наиболее распространённых пресноводных рыб Евразии. Основным континентальным подвидом является *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1783), ареал которого простирается от Китая (Fan, Shen, 1990) до Англии (Кукурадзе, Марияш, 1975; Wheeler, 2000). Данный подвид практически повсеместно обитает в СНГ и странах Центральной Европы.

Он считается одним из традиционных объектов промысла на озёрно-речных водоемах Белоруссии (Костоусов и др., 1997; Марзан, 1999), Урала, Сибири (Ядренкина, Бабуева, 1997; Вдовченко, 2002; Кириллов, 2002), Алтая (Соловов, 1984; Веснина, 1996, 2002; Журавлев, 1990,

1997) и Дальнего Востока (Никифоров и др., 1997; Шаповалов, 2003). В Китае серебряный карась является непрерывным элементом прудовой, озёрной, водохранилищной и рисорыбной поликультуры.

По способу размножения у *Carassius auratus gibelio* известны две формы – гиногенетическая, практически состоящая из одних самок (Головинская, 1954; Черфас, 1987), и бисексуальная (самки и самцы), причем морфологически самки обеих геноформ достоверно неразличимы (Головинская и др., 1965).

Ранее считалось (Васильев, 1985; Черфас, 1987), что на востоке ареала обитания в естественно-историческом центре своего происхождения (бассейн р. Амур; Берг, 1909) данный подвид в основном представлен двуполоыми диплоидными ($2n = 98-100$) популяциями, а в европейской части –

однополо-женскими триплоидными ($3n = 135-165$). Между крайними частями ареала *C. a. gibelio* имеется градиент соотношения однополых и бисексуальных популяций. Такое пространственное распределение наблюдалось до середины XX века (Ромашов, Головинская, 1960; Абраменко, 2001).

Результаты исследований

Современная половая и генетическая структура популяций серебряного карася. В качестве примера половой состав, генетическая и возрастная структура объединённых выборок из локальных популяций серебряного карася бассейнов Нижнего и Среднего Дона представлены в табл. 1.

Данные табличного материала показывают, что Донские популяции *C. a. gibelio* являются смешанными при доминировании диплоидной бисексуальной формы

Таблица 1.

Половой состав, возраст и плоидность серебряных карасей в выборках из Нижнего и Среднего Дона по сборам 1989–1997 гг.

Год	N	Половой состав и генетическая структура					Возраст, годы
		Ювенильные особи, %	Диплоидные		Триплоидные		
			самки, %	самцы, %	самки, %	самцы, %	
Нижний Дон (Ростовская обл.)							
1989	437	3,2	46,7	37,1	13,0	-	1-6
1990	538	0,6	56,0	35,7	7,7	-	1-8
1991	254	5,5	61,6	26,7	6,2	-	1-8
1993	280	6,4	52,2	27,1	14,3	-	1+ - 5+
1994	274	0,7	62,3	34,6	2,4	-	0+ - 6+
1995	365	-	54,0	33,9	9,6	2,5	1-5
1996	366	-	61,5	30,3	6,0	2,2	1-14
1997	262	-	50,8	34,7	11,1	3,4	1-5
Цимлянское водохранилище (р. Дон - Ростовская, Волгоградская обл.)							
1990	90	-	51,4	27,8	20,8	-	2-5
Новотроицкое водохранилище (р. Б. Егорлык - Ставропольский край)							
1990	62	-	67,8	14,5	17,7	-	0+ - 6+
1993	30	-	56,6	36,7	6,7	-	2+ - 5+
Веселовское водохранилище (р. Западный Маныч - Ростовская обл.)							
1995	110	-	65,5	30,9	3,6	-	2-6

(табл.1). В целом за 14-летний этап полевых исследований 1989-2002 гг. можно заключить, что в текущий период в комплексе серебряного карася Азовского бассейна стабильно доминирует диплоидная форма (Матишов и др., 2003).

Особенности гаметогенеза триплоидных и диплоидных самцов *Carrasius auratus gibelio* были исследованы в 1995–

2000 гг. В смешанных 2n-3n популяциях были обнаружены триплоидные самцы (Абраменко и др., 1998 а) со средней частотой встречаемости 2,5% (табл. 2).

Размеры площадей ядер эритроцитов (ПЯЭ) 3n самцов в среднем в 1,35 раз больше, чем у диплоидных. При одинаковой оптической плотности ДНК размеры головок в зрелых сперматозоидах триплоид-

ных самцов были в среднем в 1,8 раз меньше, чем у 2n самцов. При проведении аналогичных исследований в 1997-1999 гг. в весенний период нерестовой активности диаметры головок сперматозоидов 3n самцов были в среднем в 1,5 раза больше, чем у диплоидных (см. рис. 1 и табл. 3).

Наши данные (Абраменко и др., 1998 а) говорят о том, что у три-

Таблица 2.

Половой состав, генетическая и возрастная структура объединенных выборок из популяций серебряного карася Азовского бассейна

Годы, № выборок и даты сбора материала	Общее число рыб, шт.	Половой состав и генетическая структура				Доля 3n самцов в триплоид- ной группе, %	Возраст рыб, годы	
		2n самки, %	2n самцы, %	3n самки, %	3n самцы, %		В выборке	3n сам- цов
Нижнедонские популяции								
1995	227	49,3	37,5	10,1	3,1	23,5	1-5	1, 3-4
1996	208	58,2	31,3	6,7	3,8	36,2	1-5	1-4
1997	239	51,0	34,3	10,9	3,8	25,9	1-5	1-2
1998	118	51,7	43,2	3,4	1,7	33,3	1+-6	1+-3
1999	79	57,0	34,2	6,3	2,5	28,4	1-5	2
2000	100	68,0	28,0	3,0	1,0	25,0	2-6	3
Маньчские популяции								
1995	44	36,4	47,7	11,4	4,5	28,3	1+-2+	1+-2+
1999	144	45,1	50,7	2,8	1,4	33,3	1+-3+	2+-3+
Морская азовская популяция								
1998	79	50,6	41,8	6,3	1,3	17,1	1-7	2
1999	150	67,3	21,4	9,3	2,0	17,7	1-8	3-4
Азово-кубанские популяции								
1998	211	62,1	24,6	10,9	2,4	18,0	1+-7	3+-5+
1999	334	63,8	30,8	3,6	1,8	33,3	1-5	1-4
Всего	1933	56,6	33,7	7,1	2,5	26,04	1-8	1-5

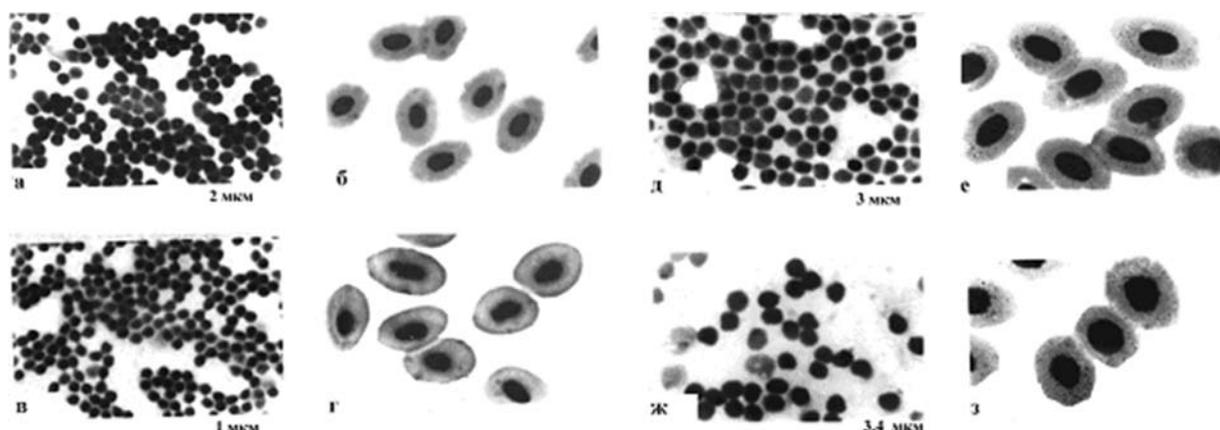


Рис. 1. Сперматозоиды и эритроциты 2n и 3n самцов серебряного карася а, б – сперматозоиды и эритроциты диплоидного самца, протестированного летом 1996 г., ПЯЭ = 58,2 мкм²; в, г – сперматозоиды и эритроциты триплоидного самца, протестированного летом 1996 г., ПЯЭ = 85,4 мкм²; д, ж – сперматозоиды триплоидных самцов, протестированных весной 1998–1999 гг.; е, з – эритроциты триплоидных самцов, протестированных весной 1998–1999 гг., ПЯЭ = 92,9 и 119,95 мкм², соответственно. Увеличение 1440.

Таблица 3.

**Цитогенетические характеристики эритроцитов
и сперматозоидов диплоидных и триплоидных самцов
из нижнедонских и морской популяций**

Показатель	Количество протестированных рыб, шт.		Площадь ядер эритроцитов, мкм ² , $\bar{x} \pm Sx$		Диаметр головок сперматозоидов, мкм, $\bar{x} \pm Sx$		Время подвижности сперматозоидов, сек., $\bar{x} \pm Sx$		Число особей с мозаичными сперматозоидами	
	2n	3n	2n	3n	2n	3n	2n	3n	2n	3n
1996	13	5	63,0±6,4	85,3±2,7	1,97±0,10	1,10±0,22	90 ± 51	69 ± 35	5	0
1997	53	7	58,5±6,9	89,2±2,7	2,12±0,28	2,99±0,38	189 ± 77	166 ± 108	5	6
1998	39	1	55,9±8,4	120,0±3,3*	2,11±0,40	3,40	176 ± 51	270	3	1
1999	42	2	71,4±3,2	92,5±0,6	2,03±0,20	3,00±0,0	152 ± 60	125 ± 64	1	1

* - крупноядерные эритроциты, около 50%; ** - мелкоядерные эритроциты, около 50%.

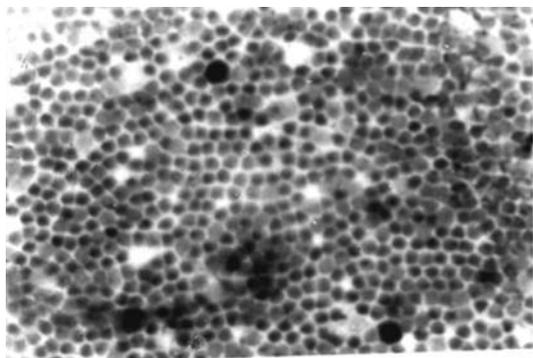
плоидных самцов *S. a. gibelio* размеры головок сперматозоидов значительно меньше, чем у диплоидных, уже не находятся в противоречии с результатами аналогичных исследований китайских авторов (Fan, Shen, 1990), а только отражают одну из сторон сезонной динамики процессов сперматогенеза у этой генетической группы.

У триплоидных самцов *S. a. gibelio* наблюдается мозаичность по размерам сперматозоидов (рис.2), а также хромосомный мозаицизм в соматических клетках (Абраменко и др., 2004 а).

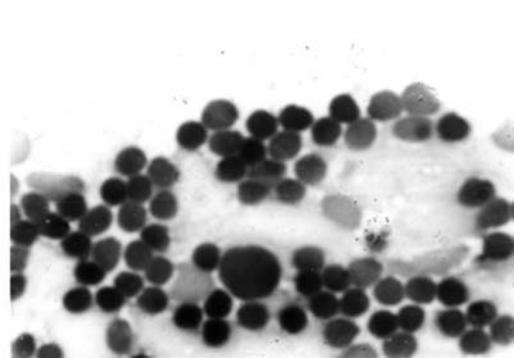
Результаты сравнительных скрещиваний (рис. 2) серебряных карасей различной ploидности указывают на высокую оплодотво-

ряющую способность триплоидных самцов и нормальную жизнеспособность полученных в чашках Петри (табл. 4) и выращенного в прудах (выживаемость 50–70 %) потомств.

Миксоплоидный характер гаметогенеза азовских диплоидных и триплоидных самок *Carassius auratus gibelio*. Диаметр овулировавшей икры и сравнение вари-



а



б

Рис. 2. Мозаичность сперматозоидов у триплоидных самцов серебряного карася

а – увеличение 1440; б – увеличение 600.

Таблица 4.

**Процент оплодотворения и выживаемость потомств,
полученного от скрещиваний серебряных карасей
различной ploидности и происхождения**

№№ скрещиваний	Варианты скрещиваний	Кол-во использованной икры, шт.	Процент оплодотворения	Выход нормальных личинок от оплодотворенной икры, %
1	2n самец № 12 (Ростов) X 2n самка	1720	69,6	76,2
2	2n самец № 17 (Ростов) X 2n самка	1693	81,4	75,2
3	2n самец № 21 (Ростов) X 2n самка	1283	76,5	82,2
4	3n самец № 1 (Ростов) X 2n самка	2814	62,1	80,1
5	3n самец № 26 (Ростов) X 2n самка	2888	55,5	81,8
6	2n самец № 30 (Рыбное) X 2n самка	849	76,2	84,2
7	2n самец № 50 (Рыбное) X 2n самка	906	77,8	86,5
8	2n самцы № 12 + №21 (Ростов) X 3n самка	860	19,1	37,2
9	3n самцы № 1 + № 26 (Ростов) X 3n самка	555	18,7	47,1
10	2n самцы № 30 + №50 (Рыбное) X 3n самка	1004	37,8	45,3

ционно-статистических показателей размерных рядов у диплоидных и триплоидных самок *S. a. gibelio* из азовской морской популяции приведен в табл. 5.

Доля наследственной (генотипической) компоненты – h^2 в общей изменчивости размеров яйцеклеток у диплоидных самок составила 0,48, а у триплоидных – 0,36 (Абраменко, 2005 а).

Средние величины диаметра икры у азовских самок 2n и 3n генотипов достоверно различаются в 1,4 раза. Также отличны диапазоны размерных рядов у диплоидной и триплоидной групп. Но при этом существует симметричная

область перекрывающихся значений, равная 22,5–23% (рис. 3).

На рисунке также представлены сравнительные данные Н.Т. Ивановой (1953) по практически однополо-женской популяции серебряного карася из Веселовского в-ща, преобразованные в сопоставимую графическую форму.

Частота встречаемости размеров икринок, относящихся к определенному 100 мкм класс-интервалу и выраженная в процентах на оси ординат, указывается на первом значении отрезка по оси абсцисс. На оси ординат также указываются частоты начальных и конечных значений рядов.

Определение ploидности зрелых яйцеклеток у диплоидных и триплоидных самок серебряного карася базировалось на установленном нами ранее четком соответствии между размерами и числом хромосом в овулировавшей икре у реципрокных гибридов F1 между диплоидной бисексуальной формой *S. a. gibelio* и карпом (Емельянова, Абраменко, 1982).

Анализ индивидуальных и групповых графиков распределения размерных значений икры у азовских 2n и 3n самок *S. a. gibelio* установил наличие миксоploидного характера гаметогенеза у обеих генетических форм.

Таблица 5.

**Размеры икринок диплоидных и триплоидных самок
серебряного карася азовской популяции**

Индивидуальные номера	Количество икринок, шт.	$\bar{x} \pm m$, мкм	lim, мкм	Дисперсия, Sx^2	CV, %
Диплоидные самки					
Групповая	1193	$577,8 \pm 3,73$	220-850	16567,7	22,3
Триплоидные самки					
Групповая	1144	$789,4 \pm 3,27$	400-1050	12251,9	14,0

Диплоидные самки могут продуцировать яйцеклетки ниже гаплоидного ($< n$), гаплоидного (n) и диплоидного ($2n$) уровня. Триплоидные самки также могут "производить" триплоидные ($3n$), диплоидные и гаплоидные гаметы.

Продуцирование зрелых яйцеклеток различной пloidности как у

диплоидных, так и у триплоидных самок *C. a. gibelio* носит индивидуальный характер (Абраменко, 2004 б). Икринки с размерами, соответствующими промежуточным значениям уровня пloidности, имеют анеупloidное число хромосом – гаплоидно-диплоидное ($n-2n$) или диплоидно-триплоидное ($2n-3n$).

В данном разделе представлена принципиальная возможность взаимных "переходов" между диплоидной и триплоидной геноформами и определен один из возможных цитогенетических механизмов трансформации генетической структуры популяций однополо-двуполого комплекса *C. a. gibelio* Азовского бассейна

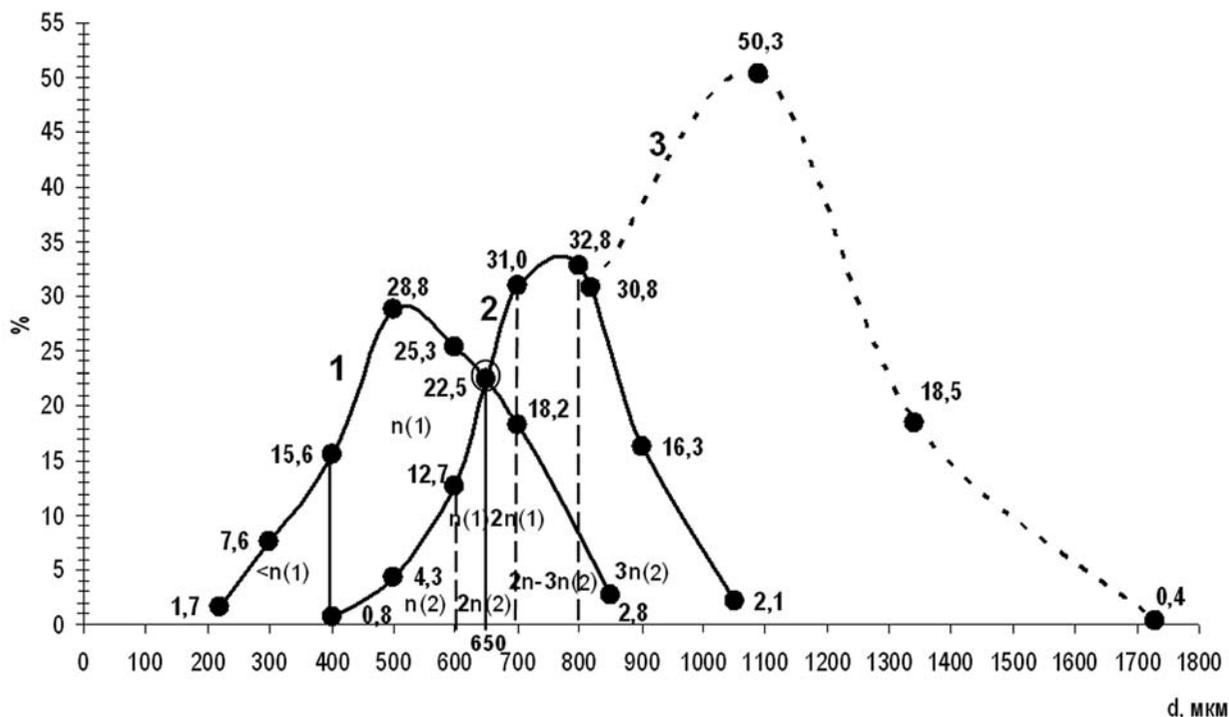


Рис. 3. Сравнительные графики распределения размерных значений и уровней пloidности зрелых яйцеклеток диплоидных и триплоидных самок 1 – диплоидные азовские самки. 2 – триплоидные азовские самки. 3 – триплоидные самки из Веселовского водохранилища.

(Абраменко и др., 1997; Абраменко, 2005 а).

Е с т е с т в е н н ы й диплоидный гиногенез в популяциях серебряного карася Азовского бассейна. Представлено объяснение причины количественного преобладания диплоидных самок над диплоидными самцами в популяциях серебряного карася Азовского бассейна (Абраменко, 2006 а). Было выдвинуто предположение, что зрелые диплоидные яйцеклетки, продуцируемые диплоидными самками со средней частотой 23,8% (Абраменко, 2005 а), способны к гиногенетическому развитию.

Проведенные расчеты с использованием 11-летних натуральных данных 1989–2000 гг. (4950 рыб из 99 выборок) показали, что при вычитании "гиногенетической доли" соотношение женского и мужского полов будет равно 1 : 1. В качестве примера – итоговая колонка табл. 4. Полученные результаты подтверждают возможность гиногенетического способа размножения у диплоидной геноформы серебряного карася (Абраменко, 2006 а).

Натурным доказательством существования естественного диплоид-

ного гиногенеза у *S. a. gibelio* из Понто-Каспийского региона является обнаружение практически однополо-женских диплоидных популяций в степных атмосферных изолятах и полуизолятах юго-восточных районов Ростовской области (Абраменко, 2001; Матишов и др., 2003). Кариологически изученные диплоидные безсамцовые озерные и речные субпопуляции серебряного карася обнаружены в бассейне армянского озера Севан (Пипоян, Рухкян, 1998).

Цитогенетические механизмы появления триплоидных самцов Carassius auratus. Для понимания процессов трансформации половой структуры ранее доминировавших в Азовском бассейне триплоидных однополо-женских популяций *S. a. gibelio* необходимо объяснение цитологических механизмов появления в гиногенетических потомствах триплоидных самцов.

На основе результатов различных исследований проведен анализ возможных вариантов появления триплоидных фертильных самцов у рыб с оценкой вероятности и частоты данного события. По мнению

автора, появление 3n самцов серебряного карася связано с цитогенетическим механизмом происхождения триплоидной геноформы в результате одностадийной гибридизации диплоидных бисексуальных подвидов *Carassius auratus* в случае спонтанной диплоидизации яйцеклеток самок (Трувеллер, Абраменко, 1990). Такой нечетно-полиплоидный организм будет иметь набор половых хромосом типа XXX или XXУ (Zan, 1982). Во второй комбинации мужская Y-хромосома находится в репрессивном состоянии и фенотипически не проявляется.

При одновременной способности к амейотическому и мейотическому типам репродукции у 3n формы *S. a. gibelio* появление триплоидных самцов с набором гоносом XXУ в гиногенетических потомствах становится возможным в случае перекомбинации половых хромосом в ооцитах триплоидных самок с генотипом XXУ на ранних стадиях профазы I мейоза (Абраменко, 2004 а).

Обнаружена четкая положительная корреляционная зависимость ($r = 0,73$) между численностью триплоидных самок

и триплоидных самцов в смешанных диплоидно-триплоидных популяциях *S. a. gibelio* (Абраменко и др., 2004 а). Между представителями $2n$ и $3n$ геноформ значимой корреляционной зависимости не наблюдается.

В современных азовских $2n$ - $3n$ популяциях серебряного карася появление триплоидных самцов может происходить за счет оплодотворения диплоидных рекомбинантных яйцеклеток триплоидных самок (см. рис. 7) с генотипом XXY , (в соотношении $1,2 XX : 1,6 XY : 0,2 YY$), гаплоидными сперматозоидами (X и Y) многочисленных диплоидных самцов (Абраменко, 2004 а, 2005 а).

Теоретические количественные расчеты максимальной и средней частот появления триплоидных самцов от общей встречаемости триплоидной геноформы в популяциях серебряного карася Азовского бассейна полностью совпали с натурными данными 6-летних полевых исследований 1995–2000 гг. Обсуждается вопрос о биологической роли триплоидных самцов в евроазиатских однополо-двуполых комплексах *Carassius auratus gibelio*.

Этологические закономерности функционирования азовского однополо-двуполого комплекса серебряного карася. В процессах функционирования диплоидно-полиплоидных однополо-двуполых комплексов позвоночных и беспозвоночных (Полиплоидия..., 1956; Kawamura, 1984; Darevsky et al., 1985; Vrijenhoek, 1994) важное значение имеют репродуктивные этологические механизмы, влияющие на соотношение бисексуальных и однополо-женских биоформ в популяциях (Clanton, 1934; Uzzell, 1964, 1969; McKay, 1971; Moore, McKay, 1971; Stenseth et al., 1985; Kirkendall, Stenseth, 1990; Luning, Kirkendall, 1996; Абраменко, 2007 а).

Различие поведенческих реакций, автоматически реализуемое при наследуемой комбинативной изменчивости признаков (Жуйков и др., 1994, 1996), дает преимущество самкам и самцам диплоидной двуполой формы *S. a. gibelio* с более сложным репродуктивным поведением в сравнении с клонально размножающимися триплоидными одноположенскими особями (Кирпичников, 1987; Абраменко, 2005 б).

Доминирование двуполой формы с более высокой приспособляемостью к меняющимся условиям внешней среды (Очинская, Астаурова, 1974) способствовало появлению ранее не отмечавшихся протяженных нерестовых и нагульных миграций (Абраменко, Кравченко, 1999), что обусловило вспышку численности, расширение ареала обитания и дифференциацию популяций серебряного карася на пресноводные и азово-морские (Матишов и др., 2003).

В однополо-двуполых комплексах *Carassius auratus* динамика генетической структуры связана с предпочтительностью самцов по отношению к конспецифичным диплоидным самкам бисексуальной формы при брачном и нерестовом поведении (Абраменко, 1997 б, 2005 б; Накоуама, Iguchi, 2002).

Экспериментальные исследования. Получены достоверные различия в сторону большей избирательности при брачном поведении $2n$ и $3n$ самцов по отношению к диплоидным самкам в сравнении с триплоидными по всем показателям наблюдений (табл. 6).

Таблица 6.

**Время, количество и очередность брачного ухаживания самцов
C. a. gibelio за самками различной плоидности**

Количество наблюдений (N)	Время ухаживания (сек.), $x \pm m$		Количество ухаживаний (n)		Доля ухаживаний I ранга от общего числа наблюдений, %	
	2n самки	3n самки	2n самки	3n самки	2n самки	3n самки
Объединенная выборка диплоидных и триплоидных самцов						
45	67,78 ±5,41	31,34±5,41	24,33±1,81	15,28±1,88	84,0	16,0
Триплоидные самцы						
8	79,00±14,41	23,50±4,35	24,63±2,69	13,00±2,38	87,5	12,5

По окончании опыта по изучению особенностей стайного брачного и нерестового поведения *C. a. gibelio* из 12 диплоидных самок овулировавшая икра была выбита у 6 особей, из 12 триплоидных самок – у двух.

При использовании непараметрического критерия знаков (z) для попарно связанных вариантов было установлено, что у ряда диплоидных

самок при $n = 6$ и 5% уровне значимости $Z_f = Z_{st} = 6$. Это означает, что нерест самцов серебряного карася с диплоидными самками в эксперименте является статистически достоверным событием. При аналогичных расчетах по триплоидным самкам $Z_f = 2$, что является недостоверной величиной.

По результатам экспериментальных исследований можно заключить о

достоверно различающейся предпочтительности самцов *C. a. gibelio* при брачном ухаживании и размножении с самками бисексуальной формы по сравнению с гиногенетическими.

Натурные исследования. Изучена роль экологических и репродуктивных поведенческих факторов, влияющих на соотношение бисексуальной и гиногенетической форм в стадах азоз-

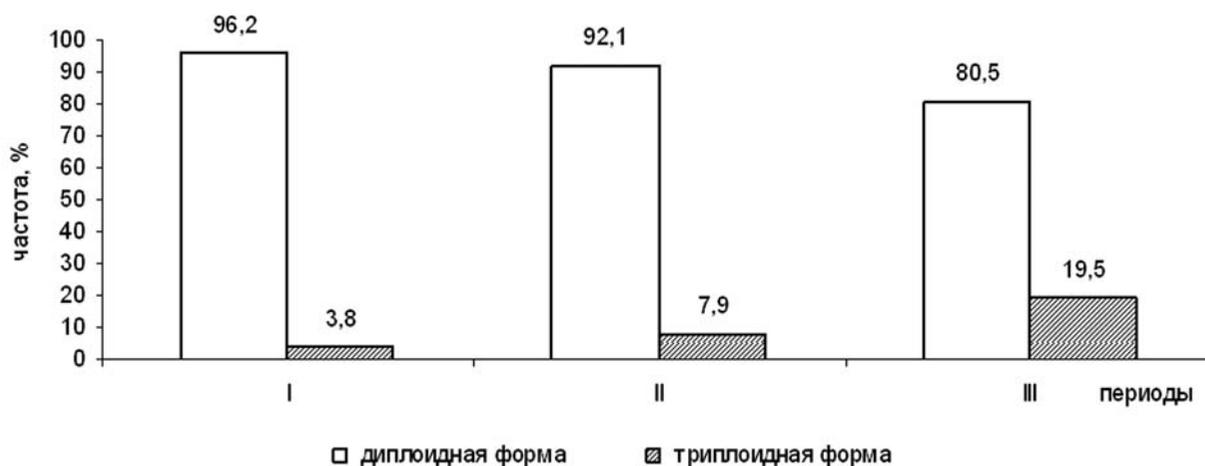


Рис. 4. Встречаемость диплоидной и триплоидной геноформ *C. a. gibelio* в различные периоды нерестового хода по р. Дон (1996-2000 гг.)

Таблица 7.

Частота встречаемости диплоидных и триплоидных самок серебряного карася в течение нерестовой миграции и нерестового цикла

Показатель	I период (декада)		II период (декада)		III период (декада)		Средние значения	
	2n	3n	2n	3n	2n	3n	2n	3n
Встречаемость 2n и 3n ♀♀ в женской группе по периодам 3нерестового хода в р. Дон, %	94,8	5,2	92,1	7,9	76,5	23,5	88,7	11,3
Встречаемость овулировавших 2n и 3n ♀♀ в женской группе по декадам на Беглицком нерестилище, %	93,7	6,3	87,5	12,5	77,7	22,3	86,1	13,9

ского серебряного карася в течение нерестовой миграции и совместного репродуктивного цикла (рис. 4. и табл. 7).

Декадная динамика относительной частоты овуляции 2n и 3n самок *C. a. gibelio* посредством частотно-зависимого механизма (Vrijenhoek, 1994) связана с различной избирательностью самцами диплоидных женских особей бисексуальной формы при брачном и нерестовом поведении (рис. 9, 10).

Экологические и репродуктивные поведенческие факторы являются взаимно связанными процессами, циклическое повторение которых определяет (в текущий период стабилизирует) как подекадную нерестовую, так и общую генетическую структуры в однополо-двуполном комплексе серебряного карася.

Эволюция сексуальной мимикрии в локальных однополо-двуполых комплексах серебряного карася. Обобщены сведения и представления о путях современной эволюции сексуальной мимикрии в локальных однополо-двуполых комплексах серебряного карася Азовского бассейна и других аналогичных комплексах костистых рыб (Абраменко, 2007 а).

Несмотря на полное морфологическое сходство диплоидных "двуполых" и триплоидных гиногенетических самок *C. a. gibelio* (Головинская и др., 1965), на уровне репродуктивного поведения различие между комбинативно и клонально размножающимися геноформами остается существенным.

По представлениям автора (Абраменко, 2007 а), на современном

этапе функционирования однополо-двуполного комплекса *C. a. gibelio* Азовского бассейна в смешанных 2n-3n популяциях основным направлением полового отбора является сексуальная мимикрия рыб диплоидной и триплоидной однополо-женских геноформ на сходство с усложняющимся репродуктивным поведением женских (и мужских) особей диплоидной бисексуальной формы.

Закономерности динамики пространственного распределения разных геноформ в азовском однополо-двуполном комплексе C. a. Gibelio. Анализ географического распределения клонально размножающихся биоформ (видов, геноформ, рас) из различных однополо-двуполых комплексов холоднокровных позвоночных при стабильных условиях среды

в большинстве случаев показывает их пространственную разобщенность от родительских бисексуальных видов и подвидов (Cuellar, 1977; Абраменко и др., 1997).

В условиях географической изоляции в однополо-женских популяциях серебряного карася отпадает необходимость внутривидовой конкуренции с двуполой формой и траты дополнительных биоэнергетических ресурсов для репродукции и "содержания" существенной доли конспецифичных самцов. На историческом этапе (Глава 1) для гиногенетического размножения *C. a. gibelio* в ихтиоценозах Азовского бассейна в достаточных количествах имелись самцы родственных видов. Однополо-женские популяции могут эволюционировать, создавая мультиклональную структуру (Абраменко, 1990, 2006 б).

В результате эколого-цитогенетических изменений и обеднения видового состава ихтиоценозов бассейна женские особи триплоидной гиногенетической формы в текущий период зависимы в размножении от диплоидных самцов своего подвида. А численность $3n$ самок

регулируется репродуктивными поведенческими механизмами (Абраменко, 2005 б). Несмотря на общее увеличение ареала серебряного карася в Азовском бассейне (Матишов и др., 2003), произошло перекрывание ареалов бисексуальной и гиногенетической форм с образованием смешанных $2n-3n$ популяций.

При восстановлении естественной видовой структуры ихтиофауны в бассейне и появлении в достаточных количествах для размножения однополо-женской формы *C. a. gibelio* самцов видов-"доноров" распределение бисексуальных и гиногенетических популяций серебряного карася может быть пространственно разделенным.

Зоогеографическая структура однополо-двуполых комплексов *C. a. gibelio* является динамическим процессом, определяемым экологическими, цитогенетическими и репродуктивными факторами (Абраменко, 2006 б).

Модельная оценка современной генетической структуры популяций серебряного карася Азовского бассейна. Представленная математическая модель функционирования

диплоидно-триплоидного комплекса серебряного карася предназначена для проверки теоретических представлений о соотношении биотических (цитогенетических) и абиотических экологических факторов, определяющих формирование половой и генетической структуры у *C. auratus* (Абраменко и др., 2004 б). Основной интерес представляет относительный "вклад" каждой геноформы в общую численность условной смешанной азовской популяции *C. a. gibelio*.

Для отражения динамики численности каждой из генетических форм были использованы разностные уравнения с годовым временным шагом, имеющие общий вид: $X_t + 1 = f(X_t)$ (Уильямсон, 1975; Свиричев, Логофет, 1978). Вывод уравнений основан на базовых гипотезах, выдвинутых по результатам исследований овулировавшей икры различной пloidности, продуцируемой азовскими триплоидными и диплоидными самками *C. a. gibelio* (Абраменко, 2005 а), а также экспериментальным данным по гаметогенезу у триплоидных самок японского подвида *C. a. lang-*

Таблица 8.

Современное распределение различных геноформ в генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна, %

Генетическая группа	Расчетные данные	Натурные данные
Диплоидные самки	56,4	56,6
Диплоидные самцы	33,9	33,7
Триплоидные самки	7,2	7,1
Триплоидные самцы	2,5	2,5

sdorfii (Murayama et al., 1984, 1986).

Рассмотренные теоретические принципы отражены на общей схеме репродукционного цикла диплоидно-триплоидного комплекса азовского серебряного карася на годовом временном интервале (Абраменко и др., 2004 б).

Переменными состояниями математической модели являются численность диплоидных самок ($X_{2n}(t)$) и самцов ($X_{2n}^*(t)$), а также триплоидных самок ($X_{3n}(t)$) и самцов ($X_{3n}^*(t)$).

В модели могут наблюдаться динамические режимы, при которых условная популяция *S. a. gibelio* может состоять только из триплоидных самок с незначительной долей триплоидных самцов (Состояние А), либо только из диплоидных самок и самцов (Состояние Б) или иметь метастабильное промежуточное распределение различных генетических форм (Состояние В). В

последнем варианте могут наблюдаться все известные к настоящему времени геноформы *S. a. gibelio*, имеющие стабильную во времени частоту встречаемости (рис. 11).

Пусковым механизмом перехода от Состояния А в Состояние Б могло быть антропогенное изменение функционирования водных экосистем Азовского бассейна (Абраменко и др., 1997). Результатом явилась трансформация половой и генетической структуры в популяциях серебряного карася с доминированием диплоидной формы (Матишов и др., 2003).

Используя параметры математической модели, можно получить очень близкое к натурному частотное распределение геноформ в совокупной выборке из экологически различных популяций *S. a. gibelio* Азовского бассейна (табл. 8), которое может находиться в подвижном равнове-

сии достаточно длительное время. То есть, $2n-3n$ комплекс серебряного карася в настоящий период находится в некотором промежуточном Состоянии В.

Вполне возможно, что современная половая и генетическая структура азовских популяций *S. a. gibelio* является переходной из Состояния А в Состояние Б. Например, если доля $2n$ икры диплоидных самок, развивающаяся по гиногенетическому (g -механизму), будет равна не 99%, а 100%, то триплоидная форма серебряного карася в конечном итоге исчезнет из условной популяции, а текущее Состояние В отражает распределение геноформ на пути перехода в Состояние Б.

Важно отметить, что в рамках данной модельной конструкции переход в Состояние Б является обратимым процессом. При увеличении в частотном распределении доли диплоидной икры, разви-

вающейся по g-механизму, система начала переход к Состоянию Б. Но если в дальнейшем удельная доля триплоидной икры в нерестовых порциях ряда поколений триплоидных самок *C. a. gibelio* будет неуклонно возрастать, то система может "вернуться" в Состояние А.

В случае экстинции (исчезновения) из популяций серебряного карася Азовского бассейна триплоидной гиногенетической формы общая стратегия функционирования данного однополо-двулового комплекса сохранится в трансформированном виде, поскольку будут одновременно присутствовать две тактики единого процесса в виде мейотически размножающейся диплоидной бисексуальной и диплоидной однополо-женской геноформ (Абраменко, 2006 а).

Выводы

1. До середины XX века серебряный карась являлся малочисленным, но естественным (аборигенным) компонентом ихтиоценозов Понто-Каспийского региона, а популяционная структура *Carassius auratus gibelio* характеризовалась абсолютным доминированием однополо-жен-

ской гиногенетической формы.

2. По результатам 14-летних полевых исследований установлено, что в текущий период в пресноводных и морских популяциях однополо-двулового диплоидно-триплоидного комплекса серебряного карася Азовского бассейна стабильно доминирует диплоидная ($2n = 100$) бисексуальная геноформа.

3. Пусковым механизмом трансформации генетической структуры популяций *C. a. gibelio* явилось антропогенное изменение функционирования водных экосистем Азовского бассейна, резко усилившееся с середины XX века. Данный процесс обусловил "переключение" амейотического типа размножения у самок ранее доминировавшей однополо-женской триплоидной ($3n = 150$) формы на мейотический благодаря одновременной способности к репродукции посредством обоих цитологических механизмов. В результате рекомбинации половых хромосом в профазе I мейоза в гиногенетических потомствах триплоидных самок с XXУ гоносомами имело место появление три-

плоидных самцов серебряного карася с набором половых хромосом типа XYУ.

4. Вследствие миксоплоидного характера гаметогенеза триплоидных самок и самцов *C. a. gibelio* наличие гаплоидных ($n = 50$) женских и мужских половых клеток определило устойчивое появление диплоидной двулолой формы, поскольку при резко изменяющихся условиях среды биологически более выгодным становится бисексуальный комбинативный способ размножения. Результатом эколого-цитогенетических изменений явилась общая трансформация половой и генетической структуры генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна с наблюдаемым в последние 16–20 лет доминированием диплоидной геноформы.

5. С появлением в азовских популяциях *C. a. gibelio* большого количества диплоидных самцов, создающих в естественные для подвида сроки, исчезла зависимость, регулировавшая размножение ранее доминировавшей триплоидной гиногенетической формы посредством прямой связи с численностью и

сроками нереста самцов родственных, промыслово ценных видов карповых рыб – сазана, леща, тарани, золотого карася и других.

6. Превалирование диплоидной двуполой формы серебряного карася с более сложным поведением при комбинативном способе размножения обусловило появление ранее не отмечавшихся протяженных по расстоянию и времени нерестовых и нагульных миграций в речных и морских экосистемах Азовского бассейна с образованием новых популяций, в том числе, на рыбохозяйственных водоемах.

7. Повышенная неспецифическая резистентность серебряного карася к газовому режиму и поллютантам антропогенного происхождения также способствовала освоению этим подвигом новых биотопов и экологических ниш, а также природных нерестилищ, ранее используемых другими видами рыб данного бассейна. Указанные факторы обусловили вспышку численности, расширение ареала обитания и дифференциацию популяций *Carassius auratus gibelio* на пресноводные и азово-морские.

8. В зависимости от условий окружающей среды азовский серебряный карась проявляет высокую адаптивную пластичность, выражающуюся в различных способах размножения, изменении цикличности гаметогенеза, возрастной структуре, темпе роста, форме тела.

9. При доминировании диплоидной бисексуальной формы *C. a. gibelio* репродуктивные поведенческие и средовые факторы являются взаимно связанными процессами, циклическое повторение которых определяет очередность нерестового хода различных геноформ, а также нерестовую и общую генетическую структуру популяций серебряного карася в азовском диплоидно-триплоидном комплексе.

10. Проведенные на основе многолетних данных расчеты показали, что в смешанных азовских $2n-3n$ популяциях серебряного карася у диплоидных самок кроме мейотического бисексуального способа размножения имеет место естественный диплоидный гиногенез, являющийся причиной количественной диспропорции между диплоидными самками и самцами. Натурным под-

тверждением диплоидного гиногенетического развития у *C. a. gibelio* является обнаружение нами практически однополо-женских диплоидных популяций в атмосферных изолятах и полуизолятах юго-восточных районов Ростовской области.

11. На основе результатов натуральных исследований и данных представленной имитационной модели в настоящий период генетическая структура генеральной популяции серебряного карася Азовского бассейна находится в метастабильном промежуточном Состоянии В, вследствие чего в локальных популяциях наблюдаются женские и мужские особи всех известных генетических форм *C. a. gibelio*. В случае экстинкции или полного исчезновения из популяций триплоидной гиногенетической формы общая стратегия функционирования этого однополо-двуполого комплекса сохранится в трансформированном виде, поскольку будут одновременно присутствовать две тактики единого процесса в виде мейотически размножающейся диплоидной бисексуальной и диплоидной однополо-женской геноформ.