

БИОЛОГИЯ

УДК 597.554:591.162

К ВОПРОСУ О ЕСТЕСТВЕННОМ ДИПЛОИДНОМ ГИНОГЕНЕЗЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ АЗОВСКОГО БАССЕЙНА

© 2006 г. М.И. Абраменко¹

Предпринята попытка объяснения причины количественного превалирования диплоидных самок над самцами в смешанных диплоидно-триплоидных популяциях серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) Азовского бассейна. Выдвинуто предположение, что зрелые диплоидные яйцеклетки, продуцируемые диплоидными самками со средней частотой 23,8%, способны к гиногенетическому развитию. Проведенные с использованием 11-летних натурных данных расчеты показали, что при вычитании “гиногенетической доли” соотношение полов будет равно 1 : 1. Полученные результаты указывают на возможность существования гиногенетического способа размножения у диплоидной геноформы серебряного карася.

В настоящее время в отечественной науке существует устоявшееся мнение [1, 2], что в евроазиатских диплоидно-полиплоидных комплексах серебряного карася *Carassius auratus* гиногенетический (однополо-женский) способ размножения присущ только полиплоидным геноформам, а у диплоидной формы ($2n = 94-100$) он не наблюдается. В европейских популяциях *Carassius auratus gibelio* на территории бывшего СССР [3, 4], Болгарии [5] и Чехословакии [6] естественный гиногенез был обнаружен лишь у триплоидной ($3n = 135-160$) формы.

В японских популяциях гиногенетическое развитие потомств обнаружено у триплоидных ($3n = 156$) самок различных японских подвидов *Carassius auratus*, а также у тетраплоидных ($4n = 206$) однополо-женских форм *C.a. langsdorffii* и *C.a. grandoculis* [7–12].

Но не следует забывать о малоизвестных в настоящее время генетических и цитологических работах различных авторов, исследовавших в середине XX века механизмы оогенеза и оплодотворения у предполагаемой диплоидной гиногенетической формы *C.a. gibelio* [13].

Цитологические доказательства естественного диплоидного гиногенеза у *C.a. gibelio* были получены при исследовании первичных стадий развития оплодотворенной икры, начиная с первых минут после осеменения самцами (своего и родственных видов карповых рыб) до появления нескольких бластомеров.

Установлено, что неоплодотворенная зрелая яйцеклетка находится в метафазе мейотического деления. В первые минуты после осеменения наблюдается выделение единственного направительного тельца и преобразование оставшегося в ооплазме женского хромосомного комплекса в пронуклеус.

Внесенная спермием центросома разделяется на две половины, и каждая из них становится полюсом веретена первого деления дробления только женского ядра. При этом хорошо просматриваются 90–94 хромосомы, что указывает на диплоидный геном. На более поздних стадиях прослеживаются все последовательные этапы митотического цикла. Головка спермия в мужской пронуклеус не преобразуется и в виде пикнотического хроматинового образования прослеживается до стадии 8 бластомеров, а затем, очевидно, элиминируется [14–18].

Результаты цитологических исследований по естественному диплоидному гиногенезу, проведенных румынскими [15, 16] и немецким [18] коллегами совпали с данными отечественных ученых, даже на уровне микрофотографий и рисунков [13].

Цитологическое исследование на неосеменной диплоидной икре *C.a. gibelio* показало, что процессы выделения одного направительного тельца, преобразования женского ядра, его погружения в ооплазму проходят и без оплодотворения, но протекают медленнее. На гистологических срезах показано, что ядро проходит цикл преобразований, предшествующих делению

¹ Южный научный центр Российской академии наук, Ростов-на-Дону.

дробления, и даже “распадается” на хромосомы. Но дальше развитие неоплодотворенной икринки не идет, и женское ядро дегенерирует [14].

Важным вопросом является установление цитологического механизма сохранения исходного числа хромосом, обеспечивающего нормальное развитие потомства при диплоидном гиногенезе.

На основании результатов цитологических исследований U. Lieder [18–20] считал, что у диплоидной ($2n = 94$) гиногенетической формы *S. a. gibelio* из прудовых безсамцовых популяций г. Берлина ооциты проходят два деления созревания. Первое происходит до овуляции или во время нахождения зрелых яйцеклеток в овариальной полости и является эквационным. Наблюдаемое после оплодотворения направительное тельце является “продуктом” метафазы II, а само деление – редукционным. Восстановление исходной пloidности, по мнению автора [18], происходит путем удвоения числа хромосом гаплоидной ($n = 47$) яйцеклетки перед первым делением дробления.

По мнению К.А. Головинской с соавторами [21], наиболее вероятным представлялось, что в оогенезе у однополо-женской диплоидной формы *S. a. gibelio* редукционное деление выпадает и имеет место лишь одно эквационное деление созревания. При проведении цитологических исследований [4, 21] было установлено, что в зрелой неоплодотворенной яйцеклетке в каждой хромосоме можно различить по две четко обособленных друг от друга хроматиды. Это позволило заключить, что деление созревания, завершающееся после оплодотворения, является эквационным и не связано с редукцией.

В поисках объяснения численного доминирования самок над самцами (предположительно в связи с преимущественной смертностью последних) в японских популяциях *Carassius auratus* еще в начале 30-х годов XX века М. Egashira [22] проводил сравнительные физиологические опыты: содержание рыб при недостатке кислорода и в растворах с различной соленостью воды. Было установлено, что в группах молодых особей выживаемость самцов была выше, чем у самок, а у рыб старших возрастов – практически одинаковая.

На современном этапе исследований популяции японского подвида *S. a. buergeri* из озера Сува (префектура Нагано), представленной диплоидной бисексуальной геноформой, установлена количественная диспропорция полового состава при доминировании женских особей, поскольку встречаемость $2n$ -самцов в различных выборках составляла 7–35% от общей численности [23].

В связи с наличием существенной доли (23,8%) диплоидных яйцеклеток в нерестовых порциях диплоидных азовских самок *S. a. gibelio* [24] мы также предприняли попытку объяснения биологического смысла количественного превалирования диплоидных самок над диплоидными самцами в смешанных $2n$ – $3n$ азово-донских популяциях серебряного карася, исследуемых нами с 1989 г.

Мы предположили, что зрелые диплоидные яйцеклетки, продуцируемые азовскими диплоидными самками, способны к гиногенетическому (однополо-женскому) развитию.

В объединенной выборке половозрелых особей из локальных популяций серебряного карася бассейнов Нижнего и Среднего Дона [25] (обследовано 76 выборок за период 1989–1997 гг.) при общем $N = 3017$ усредненная частота встречаемости диплоидных самок равна 57,4%, а $2n$ -самцов – 32,5%. Разность между относительными частотами диплоидных самок и самцов составляет 24,9%, что близко совпадает с эмпирически установленной нами частотой “гиногенетических” диплоидных икринок – 23,8%, продуцируемых $2n$ -самками [24].

Усредненная частота встречаемости диплоидных самок в объединенной выборке особей из различных пресноводных и морских популяций *S. a. gibelio* Азовского бассейна (23 выборки), обследованных нами в 1995–2000 гг. при $N = 1933$ равна 56,6%, а диплоидных самцов 33,7% [26]. При проведении аналогичного расчета разность между частотами встречаемости диплоидных самок и самцов составляет 22,9%, что также близко совпадает с частотой диплоидных “гиногенетических” икринок.

При объединении данных указанных выше полевых исследований (обследовано 99 выборок из экологически различающихся водоемов Азовского бассейна за 11-летний период) при $N = 4950$ усредненная частота диплоидных самок равна 57,1%, а диплоидных самцов 33,0%. При вычитании “гиногенетической доли” (23,8%) частота встречаемости $2n$ -самок и $2n$ -самцов будет практически идентичной: 33,3% ♀♀ и 33,0% ♂♂, а соотношение полов равным 1 : 1. Таким образом, впервые высказанное нами предположение о существовании естественного диплоидного гиногенеза в смешанных $2n$ – $3n$ азовских популяциях *S. a. gibelio* [27] подтверждается с помощью весьма простых расчетов при использовании большого и многолетнего массива натурных данных.

На основе полученных результатов можно с большой степенью вероятности предположить, что в смешанных популяциях *S. a. gibelio* Азовского бассейна у диплоидных самок кроме обыч-

ного бисексуального способа размножения присутствует и естественный диплоидный гиногенез, по нашему мнению, являющийся причиной количественной диспропорции полов между $2n$ -самками и $2n$ -самцами. И эта тенденция, начиная с 1998 г., достаточно заметно прогрессирует в нижнедонских, азовских морских и азово-кубанских популяциях серебряного караса на фоне общего снижения доли триплоидных гиногенетических самок.

На возможность существования естественного диплоидного гиногенеза в смешанных диплоидно-триплоидных популяциях *C. a. gibelio* с численным преобладанием самок указывала и Н.Б. Черфас [3]. Более того, она считала, что установление $2n$ -гиногенеза у данного подвида стало бы важным событием для понимания происхождения триплоидной геноформы у *Carassius auratus*.

На современном этапе достаточно наглядным доказательством существования естественного диплоидного гиногенеза у *C. a. gibelio* из Понто-Каспийского региона является обнаружение практически однополо-женских диплоидных популяций данного подвида в атмосферных изолятах юго-восточных районов Ростовской области [25, 27]. Кариологически изученные диплоидные безсамцовые и практически однополо-женские локальные озерные и речные популяции серебряного караса также были обнаружены в бассейне армянского озера Севан [28].

Но является ли предполагаемая способность продуцируемых $2n$ -самками диплоидных икринок к гиногенетическому развитию фактором кардинального изменения общей генетической структуры популяций *C. a. gibelio* в крупных водных экосистемах Азовского и других бассейнов Понто-Каспийского региона? Скорее всего, превалирование бисексуального или гиногенетического способов размножения обусловлено определенной стратегией распространения и поддержания оптимальной численности однополо-двуполых комплексов *Carassius auratus*, которая на некотором временном отрезке должна соответствовать размеру экологической ниши и пищевым ресурсам [29].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.
2. Черфас Н.Б. В кн.: Кирпичникова В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. Гл. 7. С. 309–335.
3. Черфас Н.Б. // Генетика. 1966. Т. 2. № 5. С. 16–24.
4. Черфас Н.Б. // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М.: Пищевая пром-сть, 1966. Т. 14. С. 63–82.
5. Белчева Р. // Годишник Софийск. ун-т, биол. факта. 1967/1968. 1969. Т. 62. С. 107–113.
6. Pehár M., Ráb P., Prokés M. // Acta sci. nat. Acad. Brno. 1979. V. 13. N 7. P. 13–36.
7. Kobayashi H., Kawashima J., Takeuchi N. // Jap. J. Ichthyol. 1970. V. 17. N 4. P. 153–160.
8. Kobayashi H. // Zool. Mag. 1971. V. 80. N 9. P. 316–322.
9. Kobayashi H., Ochi H. // Zool. Mag. 1972. V. 81. N 2. P. 67–71.
10. Kobayashi H., Nakano K., Nakamura M. // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1977. V. 43. N 1. P. 31–37.
11. Lin S.M., Sezaki K., Hashimoto K., Nakamura M. // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1980. V. 46. N 4. P. 413–418.
12. Onozato H., Torisawa M., Kusama M. // Jap. J. Ichthyol. 1983. V. 30. N 2. P. 184–190.
13. Ромашов Д.Д., Головинская К.А. В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 496–510.
14. Головинская К.А. // Тр. Всерос. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М.: Пищепромиздат, 1954. Т. 7. С. 34–57.
15. Buşniţă T., Cristian A., Stepoe J. et al. // Bull. Inst. Cercetari Piscic. 1955. V. 14. N 4. P. 115–123.
16. Buşniţă T., Cristian A., Stepoe J. et al. // Commun. Acad. RPR. 1957. V. 7. N 1. P. 12–16.
17. Buşniţă T., Cristian A. // Bull. Inst. Piscic. 1959. V. 18. N 1. P. 62–78.
18. Lieder U. // Biol. Zentrbl. 1959. Bd. 78. H. 2. S. 284–291.
19. Lieder U. // Naturwissenschaften. 1955. Bd. 42. H. 21. S. 590.
20. Lieder U. // Albrecht-Thaer-Archiv. 1956. Bd. 1. H. 3. S. 15–25.
21. Головинская К.А., Ромашов Д.Д., Черфас Н.Б. // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 4 (37). С. 614–629.
22. Egashira M. // Sci. Rep. Tôhoku Imper. Univ. 1935. Ser. 4. V. 9. N 4. P. 42–56.
23. Nakoyama H., Iguchi K. // Acta ethol. 2002. V. 4. N 2. P. 85–90.
24. Абраменко М.И. Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. Т. 7. С. 218–251.
25. Матишов Г.Г., Абраменко М.И., Гаргона Ю.М., Буфетова М.В. Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. Т. 5. 441 с.
26. Абраменко М.И., Надтока Е.В., Махоткин М.А. и др. // Онтогенез. 2004. Т. 35. N 5. С. 375–386.
27. Abramenko M.I. // Chromosome Res. 2001. V. 9. Suppl. 1. P. 61.
28. Пипоян С.Х., Рухкян Р.Г. // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. N 3. С. 353–358.
29. Макеева А.П., Никольский Г.В. В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965. С. 53–72.

TO THE QUESTION ABOUT NATURAL DIPLOID GYNOGENESIS IN POPULATIONS OF SILVER CRUCIAN CARP OF THE AZOV BASIN

M. I. Abramenko

An attempt is made to explain the reason, which causes the quantitative prevailing of diploid females over males in mixed diploid-triploid populations of silver crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) of the Azov basin. It is supposed that full-grown ovules, produced by diploid females with 23,8% average frequency, have a gynogenetical development ability. Using the natural data of eleven years investigations leading calculations showed that in case of subtraction the "gynogenetic part" sex ratio will be equal to 1 : 1. Obtained results point to the existence possibility of the gynogenetical mode of reproduction in diploid genoform of silver crucian carp.

REFERENCES

1. Vasil'ev V.P. 1985. *Evolyutsionnaya kariologiya ryb*. [Evolutionary karyology fish]. Moscow, Nauka Publ.: 300 p. (In Russian).
2. Cherfas N.B. 1987. [Chapter 7: Gynogenesis fish]. In: *Genetika i selektsiya ryb*. [Genetics and breeding of fish]. (V.S. Kirpichnikov). Leningrad, Nauka Publ.: 309–335. (In Russian).
3. Cherfas N.B. 1966. *Genetika*. 2(5): 16–24. (In Russian).
4. Cherfas N.B. 1966. In: *Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta prudovogo rybnogo khozyaystva*. [Proceedings of the National Research Institute of Pond Fisheries]. Vol. 14. Moscow, "Pishchevaya promyshlennost'" Publ.: 63–82. (In Russian).
5. Belcheva R. 1969. *Godishnik Sofiysk. un-ta, biol. fak-ta*. Vol. 62: 107–113.
6. Pehár M., Ráb P., Prokés M. 1979. *Acta Sci. Nat. Acad. Brno*. 13(7): 13–36.
7. Kobayashi H., Kawashima J., Takeuchi N. 1970. *Jap. J. Ichthyol.* 17(4): 153–160.
8. Kobayashi H. 1971. *Zool. Mag.* 80(9): 316–322.
9. Kobayashi H., Ochi H. 1972. *Zool. Mag.* 81(2): 67–71.
10. Kobayashi H., Nakano K., Nakamura M. 1977. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 43(1): 31–37.
11. Lin S.M., Sezaki K., Hashimoto K., Nakamura M. 1980. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 46(4): 413–418.
12. Onozato H., Torisawa M., Kusama M. 1983. *Jap. J. Ichthyol.* 30(2): 184–190.
13. Romashov D.D., Golovinskaya K.A. 1960. In: *Otdalennaya gibrizatsiya rasteniy i zhivotnykh*. [Remote hybridization of plants and animals]. Moscow, Academy of Sciences of the USSR Publ.: 496–510. (In Russian).
14. Golovinskaya K.A. 1954. In: *Trudy Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta prudovogo rybnogo khozyaystva*. [Proceedings of the National Research Institute of Pond Fisheries]. Vol. 7. Moscow, "Pishchepromizdat": 34–57. (In Russian).
15. Buşniţă T., Cristian A., Stepoe J., Nedelea M., Dragotoiu C. 1955. *Bull. Inst. Cercetari Piscic.* 14(4): 115–123.
16. Buşniţă T., Cristian A., Stepoe J., Nedelea M., Dragotoiu C. 1957. *Commun. Acad. RPR*. 7(1): 12–16.
17. Buşniţă T., Cristian A. 1959. *Bull. Inst. Cercetari Piscic.* 18(1): 62–78.
18. Lieder U. 1959. *Biol. Zentrbl.* 78(2): 284–291.
19. Lieder U. 1955. *Naturwissenschaften*. 42(21): 590.
20. Lieder U. 1956. *Albrecht – Thaer – Archiv*. 1(3): 15–25.
21. Golovinskaya K.A., Romashov D.D., Cherfas N.B. 1965. *Voprosy ikhtiologii*. 5(4(37)): 614–629. (In Russian).
22. Egashira M. 1935. *Sci. Rep. Tôhoku Imper. Univ. Ser. 4*. 9(4): 42–56.
23. Hakoyama H., Iguchi K. 2002. *Acta Ethol.* 4(2): 85–90.
24. Abramenko M.I. 2005. In: *Ekosistemnye issledovaniya sredy i bioty Azovskogo basseyna i Kerchenskogo proliva*. [Ecosystem research environment and biota of the Azov basin and the Kerch Strait]. Vol. VII. Apatity, KSC RAS Publ.: 218–251. (In Russian).
25. Matishov G.G., Abramenko M.I., Gargopa Yu.M., Bufetova M.V. 2003. *Noveyshie ekologicheskie fenomeny v Azovskom more (vtoraya polovina XX veka)*. [Recent environmental phenomena in the Azov Sea (the second half of the twentieth century)]. Vol. V. Apatity, KSC RAS Publ.: 441 p. (In Russian).
26. Abramenko M.I., Nadtoke E.V., Makhotkin M.A., Kravchenko O.V., Poltavtseva T.G. 2004. *Ontogenez*. 35(5): 375–386. (In Russian).
27. Abramenko M.I. 2001. *Chromosome Res.* V. 9. (Suppl. 1): 61.
28. Pipoyan S.Kh., Rukhkyan R.G. 1998. *Voprosy ikhtiologii*. 38(3): 353–358. (In Russian).
29. Makeeva A.P., Nikol'skiy G.V. 1965. In: *Teoreticheskie osnovy rybovodstva*. [Theoretical Foundations of fish farming]. Moscow, Nauka Publ.: 53–72. (In Russian).