

РИБОГОСПОДАРСЬКА ГІДРОБІОЛОГІЯ І ІХТІОЛОГІЯ

УДК 597.551.2(477)

КОКОДІЙ С.В., к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, 010030 Україна,
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
orcid 0000-0002-0651-6935

ЦИБА А.О., к. б. н., наук. співроб.,
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, 010030 Україна,
e-mail: tsyba1974@ukr.net
orcid 0000-0001-5838-0948

ПРИЧИНИ ЗНИКНЕННЯ ОДНОСТАТЕВИХ ПОПУЛЯЦІЙ КАРАСЯ СРІБЛЯСТОГО *CARASSIUS* *GIBELIO* У ВОДОЙМАХ УКРАЇНИ

Моніторинг генетичної структури контрольних водойм у часовому зрізі, а також експериментальні «схрещування» видів та біотипів карасів дали змогу визначити основні причини зникнення одностатевих популяцій карася сріблястого *Carassius gibelio* у водоймах України. Було детально досліджено механізми гіногенезу, проведено експерименти з дослідження процесів інкорпорації генома під час гіногенезу. Значну увагу приділяли вивченню процесів відхилення від класичного клонового розмноження та утворення нащадків гібридної природи. Проведено гістологічні дослідження гонад плідників щодо гермафродитизму та низку експериментів на підтвердження або спростування наявності гермафродитних особин в популяціях. Зроблено висновки стосовно ймовірного автономного існування одностатевих поліплоїдних популяцій карася сріблястого.

Ключові слова: *Carassius*, карась сріблястий, карась китайський, гіногенез, гермафродитизм, одностатеві популяції, клонове розмноження.

Дослідження складного диплоїдно-поліплоїдного комплексу у представників роду *Carassius* не втрачають своєї актуальності протягом тривалого періоду. Причиною тому є: таксономічна плутанина та неоднозначна кількість видів і гібридних форм, невизначений таксономічний статус алополіплоїдних біотипів, розпливчастість у теорії походження поліплоїдних форм.

В результаті проведення детальних генетичних досліджень встановлено, що у водоймах України мешкає кілька видів карасів з різною плоїдністю: аборигенний диплоїдний амфіміктичний карась золотий *Carassius*

Ц и т у в а н н я: Кокодій С.В., Циба А.О. Причини зникнення одностатевих популяцій карася сріблястого *Carassius gibelio* у водоймах України. *Гідробіол. журн.* 2025. Т. 61, № 1. С. 60—76.

carassius (Linnaeus, 1758), адвентивний диплоїдний амфіміктичний карась китайський *C. auratus* та адвентивний триплоїдний апоміктичний вид карась сріблястий *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) [6]. Ситуація з останнім видом є неоднозначною. Дослідження показали, що під загальною видовою назвою *Carassius gibelio* насправді ховається декілька клонів форм, які відрізняються одна від одної рядом специфічних генетичних алелів [3, 6]. Вивчення окремих видів та форм ускладнюється ще й тим, що деякі з них тісно пов'язані між собою репродуктивними взаємовідносинами та легко гібридизуються з утворенням гібридів різної плоідності, таксономічний статус яких не визначено Кодексом зоологічної номенклатури [10].

У зв'язку з тим, що більшість сучасних наукових праць сконцентровано на вивченні генетичної структури поселень карасів [12, 13], а також на походженні окремих видів та біотипів, з поля зору наукової спільноти вислизнули проблеми міжвидових взаємовідносин інвазійних видів у нових для них умовах. Достовірно відомо, що своєрідна «боротьба за існування» відбувається не тільки між видами, що вселилися (адвентивними) та аборигенними видами, а й між адвентивними. З'ясувалося, що у спільних поселеннях простежується чітка тенденція до витіснення карасем китайським *C. auratus* не тільки аборигенного виду карася золотого *C. carassius*, а й особин адвентивного виду карася сріблястого *C. gibelio* всіх форм без винятку [8, 9]. Повсюдно відбувається формування однорідних поселень виключно з особин амфіміктичного виду *C. auratus*. Така ситуація є унікальною та недослідженою, адже подібні випадки в природі дуже рідкісні.

Що спричинило такі взаємовідносини між двома адвентивними видами, достовірно невідомо. Парадокс цієї ситуації полягає у тому, що популяції апоміктичного карася сріблястого *C. gibelio* представлені особинами жіночої статі, які розмножуються за допомогою гіногенезу, і використовують при цьому сперматозоїди самців інших видів корошових риб, зокрема і самців карася китайського *C. auratus* [8, 9]. Теоретично змішана популяція двох адвентивних видів повинна існувати в рівноважному стані, адже жіночі особини карася сріблястого лише до певної міри «паразитують» на самцях карася китайського.

А втім, згідно з попереднім аналізом [4] *C. auratus* та *C. gibelio* не схильні до співіснування один з одним. Простежується чітка тенденція до утворення однорідних поселень, які складаються виключно з особин першого виду. Однією з вірогідних причин такого заміщення є більш потужний репродуктивний потенціал у карася китайського *C. auratus* [11], завдяки якому поступово відбувається поглинання одного виду іншим за рахунок більшої чисельності.

Водночас ймовірною причиною руйнування однорідних популяцій гіногенетичних особин може бути процес продукування гіногенетичними поліплоїдними самицями карася сріблястого *C. gibelio* яйцеклітин різної плоідності, у тому числі й гаплоїдних. Ймовірно ці ікринки можуть запліднюватись сперматозоїдами карася китайського, що в подальшому

вже призводить до утворення диплоїдних особин. Тобто цілком припустимо, що саме так може відбуватися поступове саморуйнування поліплоїдної структури поселень карася сріблястого.

В останньому випадку зміни щодо заміщення одного виду іншим очевидно мають відбуватися протягом тривалого періоду, проте попередні дослідження показують, що цей процес відбувається за декілька сезонів.

Отже, метою даної роботи є вивчення причин таких кардинальних змін у природних популяціях карасів, а також надання підтверджень чи спростувань різних існуючих теорій «руйнування» поліплоїдних поселень карасів сріблястих.

Матеріал і методика досліджень

Основою дослідження послужила серія вибірок карасів, що складається з 477 особин зібраних у 2007—2023 рр. у весняно-осінній період з кількох контрольних водойм у Чернігівській області, які відносяться до водозбірного басейну Дніпра. Вивчено та оброблено 338 мальків, отриманих при «схрещуванні» різних видів в експериментальних ставках. Деякі дані щодо зібраного матеріалу, за результатами генного маркування вже представлено в більш ранніх наукових публікаціях [2, 3].

Видову приналежність визначали за допомогою алозимних маркерів [6, 17]. Генне маркування дозволяє ідентифікувати карасів групи *C. (superspecies auratus)* у вибірках до виду, а особин *C. gibelio* по біотипах. Крім того, цей метод дає змогу чітко ідентифікувати особин у вибірках гібридної природи (*C. carassius* × *C. auratus*, *C. carassius* × *C. gibelio* та ін.).

Відбір проб для електрофоретичного аналізу проводили в лабораторних умовах. Матеріалом для аналізу слугували зразки м'язів та крові карасів. Проби м'язів брали із спинної частини особини біля спинного плавця, проби крові — за допомогою капіляра прямим уколом в серце. Попередньо досліджувані зразки тканин розміщували в пробірках Епендорф та витримували у розчині сахарози (10 %) та бромфенолового синього.

Електрофоретичний аналіз проводили в 7,5 % поліакриламідному гелі в тріс-ЕДТА Na₂-боратній рН 8,5 системі. Порівняльний мультилокусний аналіз базується на особливостях мінливості ферментів, досліджуваних у тканинах м'язів, а також низки білків м'язів та крові, що забарвлюються в гелях на загальний білок і кодуються локусами [15]. У м'язах проаналізовано: аспартатамінотрансферазу, різні форми якої кодуються відповідно локусами *Aat-1*, *Aat-2* (час розгону 2,5 год); неспецифічні естерази (*Es-1*, *Es-2A*, *Es-2B*) (час розгону 2,5 год); структурні білки м'язів (вивчено мінливість *Pt-2*) (час розгону 2,5 год). У крові досліджено трансферини (*Tf*) (час розгону 2,5 год).

Плоїдність особин визначали за допомогою цитометричного аналізу, шляхом визначення площі еритроцитів під мікроскопом МБС при збільшенні об'єктиву (×100), окуляра (×16) [16]. Відбирали близько 30 клітин, робили проміри, після чого вираховували середнє значення площі.

Статеву приналежність визначали за наявністю жіночих чи чоловічих статевих продуктів, статевозрілість — за розвитком гонад.

Експерименти зі «схрещування» різних видів та біотипів карасів проводили протягом 2009-2019 рр. у семи штучно створених ставках 2 × 3 м. Для плідників були створені умови максимально наближені до природних. Експерименти поділили на дві групи. Перша з них — стимуляція плідників *C. gibelio*-1 Нерестином-1 для мимовільного викиду ікри та спостереження за нею щодо виявлення самостійного розвитку. Також сюди віднесли спостереження за самицями карася сріблястого *C. gibelio*-1, які проводили без стимуляції. У другому випадку для самостійного «нересту» самиць без самців була проведена підготовка до цього процесу: витриманий температурний режим, створені умови для нересту (вища водна рослинність), підібрана кормова база з розрахунку природного корму близько 70 % до 30 % штучного. Експеримент проводили протягом двох сезонів, для того щоб карасі, вилучені з природних водойм, змогли пройти адаптацію та успішно віднереститися (табл. 1).

У 2016 р. самицям з водойми № 1 для стимуляції було введено ін'єкцію препарату Нерестин-1, доза якого становила 0,1 мл, при масі тіла піддослідних особин 150—200 г. Карасі водойм № 2 та № 3 залишилися без стимуляції.

Друга частина експериментів пов'язана з безпосереднім «схрещуванням» різних видів та біотипів. Мальків після отримання підрощували до стану однорічок, після чого проводили генетичні та цитометричні дослідження. Експерименти зі «схрещувань» карася золотого з карасем сріблястим здійснено у 2009 р., до занесення аборигенного виду до ЧК України, після чого особини даного виду були повернуті до водойми, де були зловлені.

Обробку даних проведено за допомогою програми Excel, Past.

Результати досліджень

Роботу з дослідження причин зникнення популяцій різних форм одностатевого карася сріблястого (*C. gibelio*-1, *C. gibelio*-2, *C. gibelio*-3) у спільних поселеннях з карасем китайським *C. auratus* було розділено на два основні блоки.

Перший — експериментальний. Мета даного блоку — детальне вивчення механізмів процесу гіногенезу в результаті проведення «схрещувань» одностатевих формам карася сріблястого з двостатевими видами даного роду. Результати експериментів повинні висвітлити такі питання: чи здатні поліплоїдні самиці *C. gibelio* продукувати ікру різної плоідності, у тому числі гаплоїдну; чи спостерігається в популяціях одностатевих карасів гермафродитизм, який був описаний у літературі у степових водоймах Казахстану [1], і чи можливе в даному випадку автономне існування одностатевих популяцій у водоймах України; у разі отримання потомства дізнатись чи відбуваються мутаційні зміни у білках і чи утворюються гібридні форми в експериментальних парах піддослідних особин. Остан-

ня теза, у свою чергу, дасть можливість оцінити ймовірність інкорпорації геному самця під час ініціації яйцеклітини при гіногенезі [14, 18, 19, 20].

Результати цих експериментів дозволять дізнатися причини генетичного характеру, які є своєрідним механізмом перетворення одностатевих популяцій на двостатеві.

Другий блок — дослідження генетичної структури одностатевих поселень у часовому зрізі на прикладі семи контрольних водойм. Результати цих досліджень нададуть дані про швидкість змін генетичної структури одностатевих поселень карасів у різних водоймах та допоможуть визначити причини таких змін. Друга частина досліджень доповнить перший блок і дозволить оцінити вплив на популяції карасів, окрім генетичних причин, ще й різних екологічних факторів.

Таблиця 1

Експериментальні дані по «схрещуванню» різних видів та біотипів карасів

Роки	Батьківські види	Нащадки	N (шт)	n
2016	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 1 «Старий став», стимуляція Нерестин-1)	—	—	—
2016	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 2 «Центральний», без стимуляції препаратом)	—	—	—
2016	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 3 «Спарений-4», без стимуляції препаратом)	—	—	—
2017	<i>C. gibelio</i> -1♀ (водойма 1, 2, 3 без стимуляції препаратом)	—	—	—
2009	<i>C. gibelio</i> -1♀ × <i>C. carassius</i> ♂♀ (водойма 1 «Старий став»)	<i>C. gibelio</i> -1 <i>C. gibelio</i> – <i>carassius</i>	85 1	3n 2n
2018— 2019	<i>C. gibelio</i> -1♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Теремки-1»)	<i>C. gibelio</i> -1	57	3n
	<i>C. gibelio</i> -1♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Спарений-3»)	<i>C. gibelio</i> -1	69	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -2♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Пальчики»)	<i>C. gibelio</i> -2	32	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -2♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Спарений-4»)	<i>C. gibelio</i> -2	37	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -2♀ × <i>C. auratus</i> ♂ («Старий став»)	<i>C. gibelio</i> -2	71	3n
2019	<i>C. gibelio</i> -3♀ × <i>C. auratus</i> ♂ (водойма «Теремки-2»)	<i>C. gibelio</i> -3	57	3n
			Σ = 409	

П р и м і т к а. «—» — не знайдено; N — кількість особин; n — кількість хромосом у гаплоїдному наборі.

Експеримент з автономного відтворення та гермафродитизму. Самиці *C. gibelio*-1 були виловлені з контрольної природної водойми у Чернігівській обл. у с. Лісовий, де неодноразово брали вибірки карасів, а також проводили генне маркування з визначенням плідності за даними цитометрії [4]. На початку червня у 2016 р. в експериментальних ставках № 2 і 3, де самиць карася сріблястого не стимулювали Нерестином-1, спостерігався нерестовий процес. Самиці *C. gibelio*-1 інтенсивно вистрибували з води, терлися об водну рослинність та випорскували ікру. У ставку №1, мабуть через передозування, карасі не змогли віднереститися. Після препарування однієї із самок з'ясувалося, що статеві продукти «застигли» та атрофувалися. Ймовірність такого результату була очікуваною, оскільки Нерестин-1 та подібні препарати використовуються для стимуляції особин корошових риб масою понад 1 кг.

Візуальне спостереження за ікрою у ставках № 2 і 3 протягом 10 днів показало, що ікринки не змогли самостійно розвиватися, протягом кількох днів загинули та надалі зазнали процесу лізису.

Повторно цей експеримент проводили у 2017 р. без додаткової стимуляції плідників. У червні відбувся нерест у всіх трьох водоймах без винятку, під час якого самиці інтенсивно вистрибували з води, терлися об водну рослинність та випорскували ікру. Так само, як і в 2016 р., ікра не змогла самостійно розвиватися та вся загинула (див. табл. 1).

В іноземних публікаціях є згадки про гермафродитизм серед особин карася сріблястого, який проявляється у вигляді перетворення ястиків або їхньої частини на сім'яники. Автор стверджує, що «самозапліднення», а по суті самоініціація яйцеклітин гермафродитної особини не відбувається. У таких досліджуваних популяціях спостерігається перехресне запліднення (ініціація), внаслідок чого утворюється матроклинне гінотичне потомство [1]. Для підтвердження чи спростування наявності процесу гермафродитизму у досліджуваних особин карася сріблястого *C. gibelio*-1 у водоймах України було проведено гістологічні дослідження. Під час препарування особин карася сріблястого в жовтні-листопаді ми ретельно візуально дослідили ястики, але вкрапель сім'яників не було виявлено. Заразом звернули увагу на печінку, яка була сильно збільшена в розмірі, займала майже всю порожнину тіла особин та в цей період мала майже білий колір. Через це ми вирішили дослідити не лише ястики карасів, а й тканину печінки на наявність сім'яників. Проби печінки, а також статевих продуктів були зафіксовані та відправлені для проведення гістологічних досліджень до Чорноморського національного університету імені П. Могили доктору біологічних наук, професору Козію М.С. Детальне вивчення препаратів показало, що крім яйцеклітин, інших статевих продуктів у особин *C. gibelio*-1 не було.

Результати даних експериментальних досліджень дозволяють зробити висновок, що гермафродитизм та автономна репродукція популяцій карася сріблястого *C. gibelio*-1 у водоймах України є малоімовірною. Розмноження клонової форми *C. gibelio*-1 у водоймах України однозначно здійснюється за допомогою самців інших видів, таких як карась китайсь-

кий та карась золотий. Наявність невеликої кількості цих видів у водоймі дозволяє популяції *C. gibelio-1* підтримувати нормальну чисельність.

Експериментальне «схрещування» *C. gibelio-1* з особинами *C. carassius*. В експериментальний ставок № 1 у березні 2009 р. були поселені особини $3n$ *C. gibelio-1* ♀ × $2n$ *C. carassius* ♂ (див. табл. 1). Перша партія нащадків з'явилася на початку червня. Вік мальків становив близько 10—15 днів. Другу партію нащадків було виявлено вже в середині липня. Вона візуально виявилася більш численною. Через те, що розмір мальків був занадто малий для проведення електрофорезу білків та цитометрії, їх залишили на зимівлю та подальше підрощування наступного сезону в кількості 86 шт. Восени наступного року мальків було препаровано, взято проби м'язів та крові для проведення електрофорезу, а також зроблено мазки крові для цитометрії. Результати дослідження показали, що за винятком однієї гібридної особини, потомство було представлено поліплоїдними гіногенетичними мальками (див. табл. 1, рис. 1—3). Площа еритроцитів цих особин була представлена в умовних одиницях і коливалася в межах 154—194 ум. од, при середньому значенні $171 \pm 0,6$ ум. од., що відповідає значенням триплоїдних особин [6]. Диплоїдна особина, що утворилася в результаті відхилення від процесу гіногенезу, а отже, гібридизації, мала площу еритроцитів в межах 132 ум. од.

Тобто, при спільному існуванні особин $3n$ *C. gibelio-1* ♀ з $2n$ *C. carassius* ♂ процес гіногенезу проходить вільно з утворенням потомства з матроклініним успадкуванням.

Однак на особливу увагу заслуговує поява у вибірці диплоїдної особини гібридної природи. Поява гібридів у змішаних природних поселеннях *C. gibelio-1* та *C. carassius* не нова та описана раніше [5]. Слід зазначити, що всі виявлені гібриди раніше в природних умовах були представлені тетраплоїдами, які, ймовірно, утворилися шляхом приєднання гаплоїдного набору самця карася золотого до триплоїдного набору самиці карася сріблястого. А втім, в експериментальному випадку утворилася гібридна диплоїдна особина, в білкових спектрах якої відсутні унікальні алелі *Aat-2*, характерні для *C. gibelio-1*. Можливо, в цьому випадку відбувається елімінація двох наборів самиці *C. gibelio-1*, внаслідок чого утворюється диплоїдна особина. Проте навіть за цих умов, гаплоїдний набір *C. gibelio-1* у гібридної диплоїдної особини, ймовірно був би ідентифікований по алелю *Aat-2*, але його у гібрида виявлено не було. Цілком можливо, що в цьому разі може відбуватися домінування гаплоїдного набору карася золотого над карасем сріблястим, тому за електрофоретичними спектрами дана особина ідентифікувалася як класичний гібрид карася китайського з карасем золотим.

В цьому випадку можливий варіант, коли поліплоїдні самиці карася сріблястого під впливом різноманітних зовнішніх факторів можуть продукувати не тільки триплоїдну ікру, але також в невеликій кількості диплоїдну та гаплоїдну. Адже під час досліджень репродуктивних властивостей особин карася сріблястого та карася китайського було помічено, що розміри яйцеклітин однієї триплоїдної особини в IV та V стадії зрілості

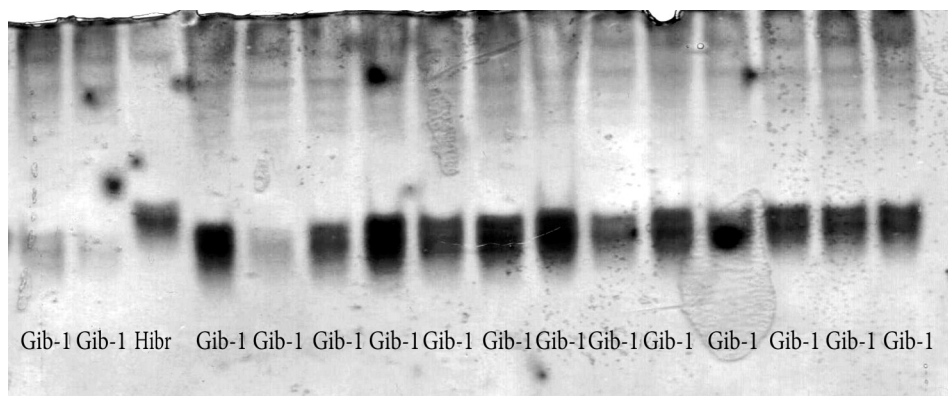


Рис. 1. Електрофоретична мінливість спектрів аспартатамінотрансферази (Aat): Gib-1 — триплоїдний карась сріблястий *Carassius gibelio*-1, Hibr — диплоїдна гібридна особина

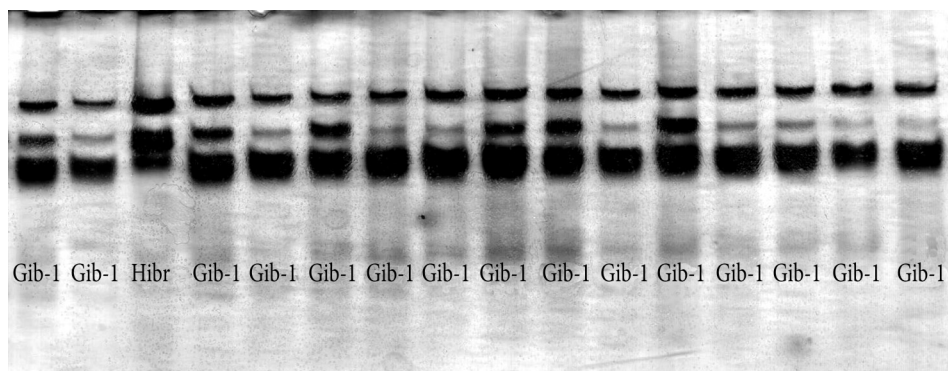


Рис. 2. Електрофоретична мінливість спектрів неспецифічних естераз (Es): Gib-1 — триплоїдний карась сріблястий *Carassius gibelio*-1, Hibr — диплоїдна гібридна особина

різко відрізняються за розмірами приблизно на 1/3, що відповідає уявленню про те, що кожен гаплоїдний набір у триплоїдній яйцеклітині займає третю частину об'єму. Частка малих за розміром яйцеклітин в ястику невелика і становить близько 10 % [11]. Наявність диплоїдних (гібридів) нащадків експериментальної пари $3n$ *C. gibelio*-1 ♀ × $2n$ *C. carassius* ♂ на рівні одиничних особин може бути пов'язана з тим, що на ранніх етапах розвитку багато саме таких диплоїдних личинок гине. Цілком можливо, що варіанти на рівні ікринок та спермій: $2n$ *C. gibelio* ♀ × n *C. carassius* ♂ або *C. auratus* ♂ та n *C. gibelio* ♀ × n *C. carassius* ♂ або *C. auratus* ♂, у більшості випадків є летальними.

З великою долею вірогідності можна припустити, що утворення гібридної особини в експерименті відбулося саме внаслідок запліднення гаплоїдної ікринки самиці карася сріблястого спермієм карася золотого.

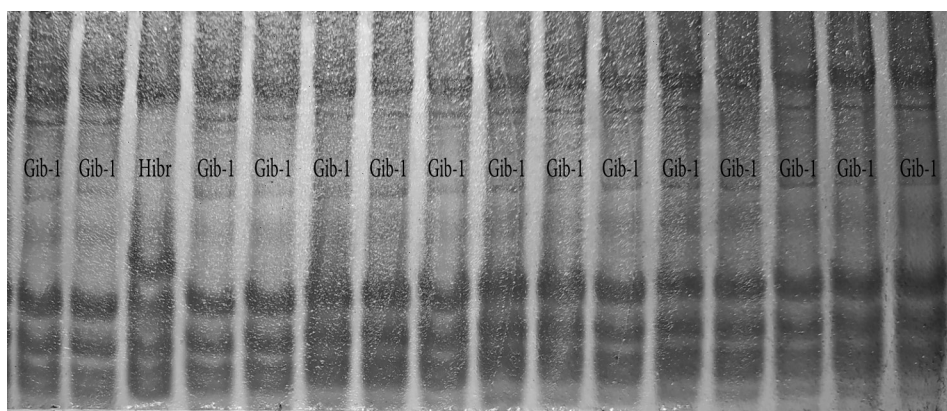


Рис. 3. Електрофоретична мінливість локусів структурних білків м'язів (Pt-2): Gib-1 — триплоїдний карась сріблястий *Carassius gibelio*-1, Hibr — диплоїдна гібридна особина

Результати проведеного експерименту дозволяють зробити висновок, що процес гіногенезу у вищезгаданій парі плідників також проходить вільно, але зрідка відбуваються збої у вигляді утворення гібридів, походження та механізм яких ще варто детально дослідити та вивчити.

Експериментальне «схрещування» *C. gibelio*-1 ♀ з особинами *C. auratus* ♂. У природних популяціях таке співіснування дуже нестабільне і неминуче призводить до повного зникнення особин карася сріблястого. Буквально протягом кількох сезонів популяція з одностатевої повністю «перетворюється» на двостатеву [4]. Тобто в досить короткі терміни водоймище повністю колонізується карасем китайським *C. auratus*. Мета цього експерименту — на прикладі цих пар батьківських видів детально вивчити механізм гіногенезу, а також дослідити нащадків на наявність особин з ознаками інкорпорації геному.

Експеримент проводили протягом двох сезонів 2018—2019 рр. (див. табл. 1). В першому та в другому випадку було отримано життєздатне клонове потомство з матроклінним успадкуванням. У цих схрещуваннях гіногенез проходив без збоїв та відхилень. Особин, які б містили елементи чужорідного геному не було виявлено.

Експериментальне «схрещування» *C. gibelio*-2 ♀ та *C. gibelio*-3 ♀ з особинами *C. auratus* ♂. Плідників для цих експериментів відбирали випадковим чином. Справа в тому, що однорідних поселень клонових форм *C. gibelio*-2 та *C. gibelio*-3 на момент проведення дослідів у досліджуваному регіоні не залишилося. У нашому розпорядженні була природна водойма в Житомирській обл., де поселення карасів було представлено сумішшю різних видів та біотипів: 2n *C. auratus*, 3n *C. gibelio*-1, 3n *C. gibelio*-2 та 3n *C. gibelio*-3. Заздалегідь ідентифікувати вид чи біотип було неможливо, адже єдиний надійний спосіб ідентифікації представників комплексу *Carassius auratus* super species — генне маркування, що передбачає умерт-

віння досліджуваних особин з вилученням спинних м'язів, а також відбір крові шляхом прямого уколу в серце. Тому для проведення експериментів з різними формами одностатевих видів проводили кілька постановок з гіногенезу, а після отримання нащадків плідників вилучали з водойм для подальшого проведення електрофорезу та ідентифікації видів. У такий спосіб відбирали види і нащадки, що цікавлять, всі інші — відбраковувалися. Види в експериментальних ставках розміщували парами, тобто одна самиця *C. gibelio* з одним самцем *C. auratus*. Отже, з семи експериментальних ставків очікувані біотики *C. gibelio*-2 (три експерименти) і *C. gibelio*-3 (один експеримент) виявилися лише у чотирьох (див. табл. 1).

В результаті експериментальних «схрещувань» наступних плідників $3n$ *C. gibelio*-2 ♀ × $2n$ *C. auratus* ♂, а також *C. gibelio*-3 ♀ × $2n$ *C. auratus* ♂ в усіх випадках без винятку отримано життєздатне потомство. Після препарування мальків і проведення електрофорезу білків м'язів та крові, цитометрії, з'ясувалося, що в усіх експериментальних ставках гіногенез пройшов без збоїв та відхилень, внаслідок чого отримали однорідне потомство клонової природи.

В результаті проведених експериментів було встановлено, що в спільних поселеннях карася китайського та карася сріблястого процес гіногенезу проходить без відхилень. Також не було виявлено в потомстві особин, що відхиляються від клонової структури, тобто процесу гібридизації або незначної інкорпорації геному у вибірках не відмічено.

Проведені експерименти та дослідження на наявність гермафродитних особин і процесу гермафродитизму підтвердили припущення про те, що повністю автономними популяції карасів сріблястих (*C. gibelio*-1, *C. gibelio*-2 та *C. gibelio*-3) у природі існувати не можуть. Для процесу розмноження гіногенетичних карасів обов'язково потрібні самці інших видів корошових риб. Тобто змішані поселення гіногенетичних видів та двостатевих карасів у природі — це результат вселення, а не процес мимовільного утворення диплоїдних особин.

Дослідження контрольних водойм. Результати спостережень за контрольними водоймами, що знаходяться у Чернігівській обл., дозволили дослідити проблему витіснення двостатевим видом одностатевого карася дещо з іншого ракурсу у часовому зрізі. Генетична структура популяцій карасів у водоймах (ур. Ветхе-1, оз. Графське-1, оз. Графське-2, с. Кунашівка, с. Перебудова та с. Лісове) критично змінювалася протягом нетривалого часу досліджень (рис. 4—9) (табл. 2). Буквально за кілька років більшість популяцій карасів з одностатевих перетворилися на двостатеві. Тобто у зв'язку з різними чинниками різні біотики карася сріблястого (*C. gibelio*-1, *C. gibelio*-2) безповоротно витіснялися особинами карася китайського *C. auratus*.

В результаті дослідження генетичної структури карасів кожної водойми протягом кількох років було встановлено, що основними причинами зниження чисельності, а в подальшому зникнення особин гіногенетичних форм є кардинальна зміна умов існування. Обміління, пересихання

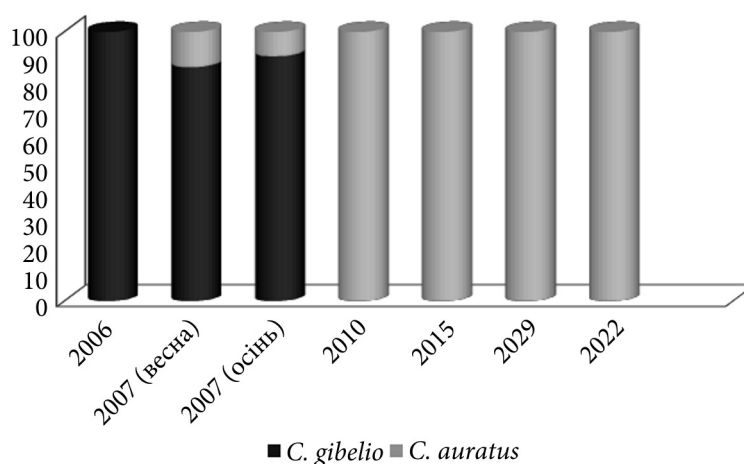


Рис. 4. Співвідношення двох видів карасів в озері урочища Ветхе-1 (Ніжинський р-н, Чернігівська область)

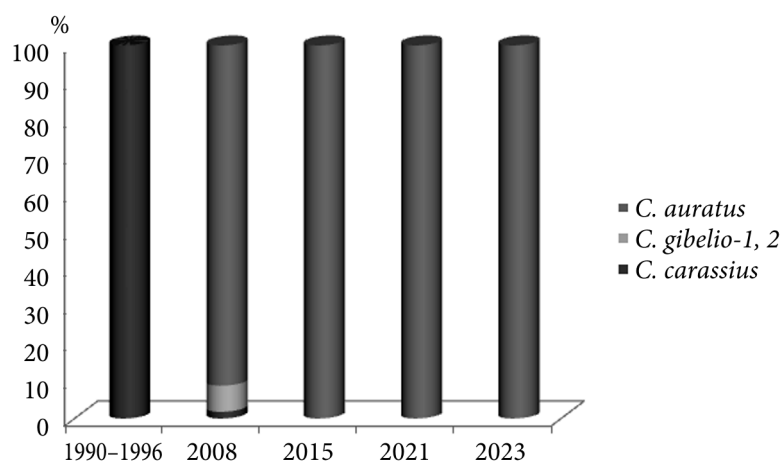


Рис. 5. Співвідношення видів та біотипів карасів в озері «Графське-1» (м. Ніжин, Чернігівська область)

водойм, літньо-зимові задухи, меліорація та поглиблення, очищення призводять до зникнення гіногенетичних форм карася сріблястого. В подальшому, після відновлення ставків та озер (процесів поглиблення або очищення), вони заселяються найбільш масовим та найпоширенішим карасем китайським, який буквально за кілька поколінь, дає спалах чисельності та повністю колонізує нове місце існування. Якщо припустити, що деяка кількість гіногенетичної форми карася сріблястого зберігалась після кардинальних змін структури водойми, то більш репродуктивно потужний диплоїдний карась китайський просто розчиняв у своїй кількості нечисленні гіногенетичні форми, які поступаються за репродуктивним потенціалом у багатьох аспектах [11].

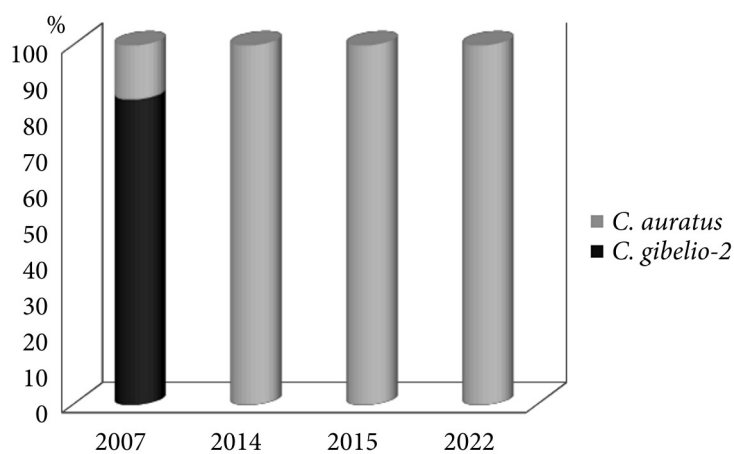


Рис. 6. Співвідношення видів та біотипів карасів в озері «Графське-2» (м. Ніжин, Чернігівська область)

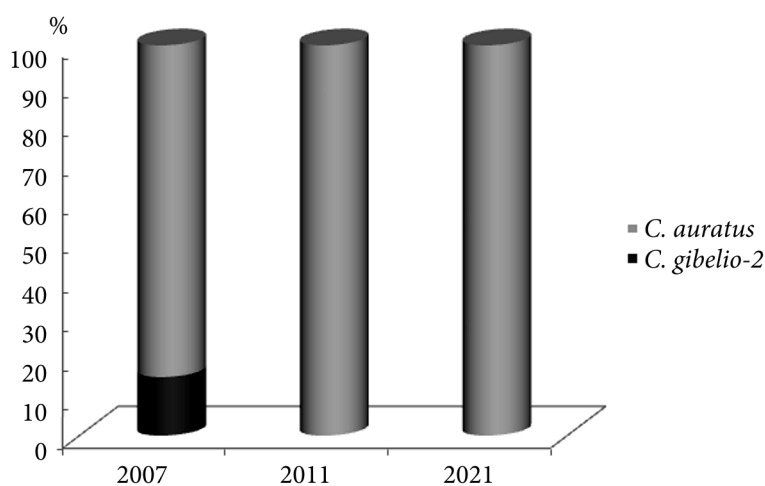


Рис. 7. Співвідношення видів та біотипів карасів у ставку «Кунашівка-1» (с. Кунашівка, Чернігівська область)

Обговорення результатів досліджень

Проведені дослідження показали, що причиною зникнення одностатевих популяцій клонової форми карася сріблястого (*C. gibelio-1*) є деградація або зникнення місць існування виду. У відновлених або деградованих озерах, у тому випадку, якщо в них залишається невелика кількість особин одностатевого виду, він поступається у швидкості відновлення популяції репродуктивно потужному двостатевому виду карасю китайському. Надалі співіснування двох видів призводить до повного зникнення особин карася сріблястого.

Слід зазначити, що у випадку з клоновою формою карася сріблястого *C. gibelio-1*, як і з карасем золотим, на даний час в екосистемах відбуваю-

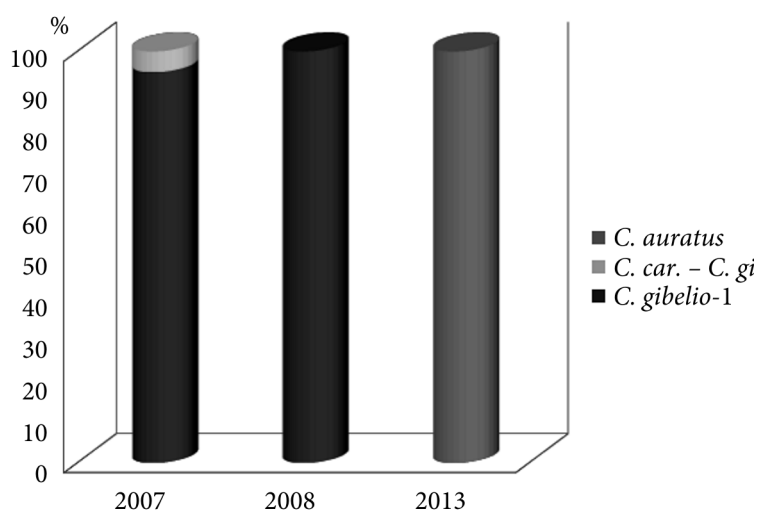


Рис. 8. Співвідношення видів та біотипів карасів в водоймі с. Перебудова (Чернігівська обл.)

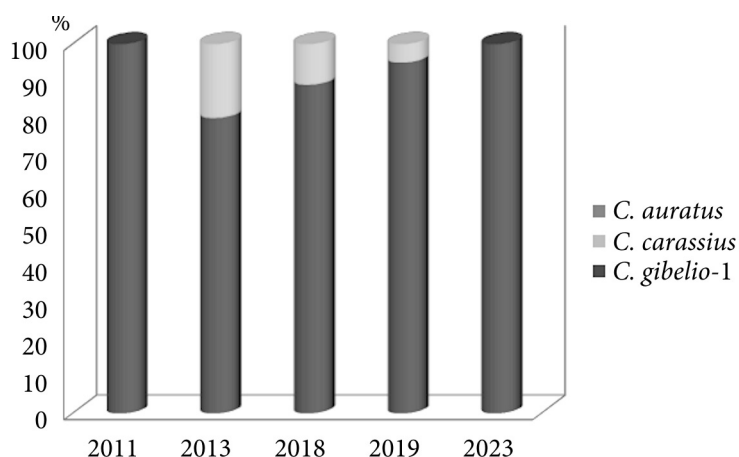


Рис. 9. Співвідношення видів та біотипів карасів у водоймі с. Лісове (Чернігівська обл.)

ться, на жаль, незворотні процеси, що спричиняють зникнення типових природних стацій до яких тісно «прив'язані» ці види. Зникають специфічні водойми та екосистеми, зникають і види в яких вони мешкають. Процеси відтворення в даних умовах неможливі. Будь-які маніпуляції з природними водними системами не призводять до відтворення видів. У випадку з карасем сріблястим слід до ситуації відноситись досить стримано, бо даний вид являється адвентивним і нетиповим для наших екосистем, але з карасем золотим ситуація критична. За нашими даними кількість водойм, де мешкає аборигенний вид, з кожним роком катастрофічно зменшується.

Таблиця 2

Місця збору матеріалу та об'єми вибірок у водоймах заплави р. Десни

№	Населені пункти, локації	Координати	Кількість екземплярів
1	Урочище Ветхе, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, озеро 30 × 20 м	51°03'46"N 31°49'27"E	115
2	м. Ніжин, Чернігівська обл., озеро «Графське-1» 400×50 м	51°03'14"N 31°52'33"E	100
3	м. Ніжин, Чернігівська обл., озеро «Графське-2» 150×30 м	51°03'06"N 31°52'39"E	80
4	с. Кунашівка, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, ставок 100×30 м	51°02'35"N 32°01'23"E	60
5	с. Перебудова, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, болото з водним дзеркалом 50×30 м	51°00'55"N 32°03'26"E	60
6	с. Лісове, Чернігівська обл., Ніжинський р-н, болото з водним дзеркалом 200×35 м	51°09'46"N 32°01'13"E	120

Групу клонових форм *C. gibelio-2*, *C. gibelio-3* слід розглядати окремо від клонового виду *C. gibelio-1*. За біологією і характером місць проживання *C. gibelio-1* багато в чому схожий на карася золотого, а *C. gibelio-2*, *C. gibelio-3* більше тяжіють до карася китайського. Ці клонові форми карася сріблястого за набором генетичних алелів однотипні з карасем китайським. Вони не мають специфічних алелів, за якими чітко відрізнялися б від особин *C. auratus*. Це пов'язано з тим, що ці види мають близьку природу походження [3, 7]. Ідентифікація цих видів відбувається на підставі цитометрії та клонової структури у вибірці. Як і особини карася китайського, клонові форми *C. gibelio-2*, *C. gibelio-3* масово не зустрічаються в природних водоймах, болотах і озерах типових для карася золотого. Найчастіше популяції вищезгаданих форм мешкають у штучних ставках, деградованих екосистемах разом з карасем китайським *C. auratus*. Ці спільноти, за нашими спостереженнями, є нестабільними. Таке співіснування обов'язково призводить до неминучого зникнення клонової форми протягом кількох років. Експериментальні дослідження та спостереження за контрольними ставками показали, що причини, як і в попередньому випадку, необхідно шукати у негативному впливі зовнішніх факторів. Під час літніх та зимових заморів, які масово спостерігаються у штучних, замулених ставках, і поліплоїди, і диплоїди однаково масово гинуть, однак у період відновлення карась китайський швидко нарощує чисельність і буквально за кілька поколінь миттєво колонізує водойму. Найімовірніше, саме нестабільні умови навколишнього середовища, які спостерігаються останнім десятиліттям, і спричиняють своєрідні випробування для змішаних поселень апоміктичних та амфіміктичних видів. І наші дослідження та спостереження доводять, що найбільш згубно вони

відображаються саме на клонових біотипах. Вони менш адаптовані та пластичні до таких різких змін.

Дослідження популяцій карасів з різних регіонів України виявили у змішаних поселеннях карася китайського *C. auratus* з *C. gibelio*-2 поліплоїдні особини неклонової природи, частка яких у вибірках коливається в межах кількох відсотків [4]. Досі достеменно невідома природа походження даних особин. Можна припустити, що загальна різноманітність клонових форм набагато більше, ніж знайдена в Україні. Цілком можливо, що широкий видовий спектр поліплоїдних видів утворився на своїй історичній батьківщині в басейні р. Амур, а зариблення водойм України вже відбувалося сумішшю різних видів і форм [14].

Проте результати досліджень не підтверджують цю теорію. Поліплоїдні особини неклонової природи відсутні в чистих поселеннях одностатевої форми і завжди рееструються в змішаних поселеннях з карасем китайським. Особливістю даного біотипу можна вважати відсутність у константних гетерозиготних спектрах унікальних по відношенню до *C. auratus* алелів. З цієї причини, а також через наявність рекомбінації діагностика цих особин у змішаних з *C. auratus* поселеннях здійснюється за даними цитометрії (за площею еритроцитів). Така генетична спорідненість підтверджує думку, що поліплоїдні особини неклонової природи виникли внаслідок інкорпорації геному самця карася китайського в геном *C. gibelio*-2. Тобто, збої в процесі гіногенезу в спільних поселеннях китайського карася з клоновою формою *C. gibelio*-2 трапляються досить часто, і частка таких карасів у поселенні становить 3–5 % від їхньої загальної кількості. Цілком можливо, що цей факт не вдалося підтвердити експериментально через малу кількість піддослідного матеріалу. Не варто виключати й те, що збої в процесі гіногенезу можуть відбуватися не у всіх без винятку особин, а лише у деяких, які схильні до цього явища. Не було враховано й те, що аномалії при гіногенезі можуть спостерігатися під впливом короточасних зовнішніх факторів, таких як різке зниження або підвищення температури навколишнього середовища під час ініціації, вплив радіації, хімічних речовин, які не були враховані у наших експериментальних роботах. Однак, найімовірніше, утворення даних особин у змішаних поселеннях карася китайського та карася сріблястого все ж є результатом інкорпорації геному самця в яйцеклітину самиці через окремі порушення механізму процесу гіногенезу. Подібне підтвердження нам вдалося отримати в експериментальній парі карася золотого *C. carassius* та карася сріблястого *C. gibelio*-1.

Висновки

На завершення всього вищесказаного варто зазначити, що основною причиною зникнення поліплоїдних біотипів з водойм України є критична зміна місць існування, дуже розтягнутий у часі період репродуктивного відновлення клонових видів та форм, а також залежність процесу розмноження від самців інших видів риб. Порушення процесу гіногенезу не призвели б до таких кардинальних змін у короткий термін в змішаних по-

селеннях карасів. Мабуть, поліплоїдні клонові форми *C. gibelio* приурочені до існування в стабільних умовах, а карась китайський — більш пластичний вид у всіх відношеннях. Саме тому за останні 60—70 років він колонізував практично всі водойми України, починаючи з невеликих боліт, озер та закінчуючи великими річками та водосховищами.

Список використаної літератури

1. Горюнова А.И. О размножении серебряного карася. *Вопр. ихтиологии*. 1960. Т. 7, № 15. С. 106—110.
2. Межжерин С.В., Кокодий С.В. О полифилитичности европейского карася *Carassius gibelio*. *Доп. НАН України*. 2006. № 7. С. 169—174.
3. Межжерин С.В., Кокодий С.В. Генетическая структура поселений серебряных карасей *Carassius* (superspecies *auratus*) (Linnaeus, 1758) Среднеднепровского бассейна. *Генетика*. 2010. Т. 46. Вып. 6. С. 817—824.
4. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Пухтаевич П.П. Биполярность генетической структуры сообществ карасей (*Carassius* Linnaeus, 1758) как отражение парадоксальных репродуктивных отношений. *Цитология и генетика*. 2015. Т. 49, № 42. С. 66—71.
5. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Федоренко Л.В. Структура гибридов *Carassius auratus* s. lato × *C. carassius* (Cyprinidae) в поселениях карасей бассейна Днепра и Северского Донца. *Доп. НАН України*. 2009. № 6. С. 191—197.
6. Межжерин С.В., Лисецкий И.Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна. *Цитология и генетика*. 2004. Т. 38, № 5. С. 45—54.
7. Межжерин С.В., Пухтаевич П.П., Кокодий С.В. Поликлоновая структура однополого европейского карася (*Carassius gibelio* (Bloch 1782)) в Северной Украине: сравнительный анализ аллозимных маркеров и числа хромосом. *Там же*. 2020. Т. 54, № 1. С. 71—79.
8. Черфас Н.Б. Анализ мейоза у однополых и двуполых форм серебряного карася. *Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хозяйства*. 1987. Т. 14. С. 63—82.
9. Черфас Н.Б. Естественная триплоидия у самок однополых форм серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch.). *Генетика*. 1966. Т. 2, № 5. С. 16—24.
10. ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, UK. Посилання: . [Електронний ресурс].
11. Kokodiy S.V. Breeding potential of adventitious species of *Carassius auratus* and *Carassius gibelio* (Cypriniformes, Cyprinidae) in water bodies of Ukraine. *Zoodiversity*. 2016. Vol. 50, N 5. P. 423—428.
12. Kottelat M. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation. *Biologia* (Bratislava). 1997. Vol. 52, suppl. 5. P. 271.
13. Marakami M., Matsuba C., Fujitani H. The maternal origins of the triploid ginbuna (*Carassius auratus langsdorffi*): phylogenetic relationships within the *C. auratus* taxa by partial mitochondrial D-loop sequencing. *Genes Genet. Syst.* 2001. Vol. 76, N 1. P. 25—32.
14. Ohara K., Ariyoshi T., Sumida E. et al. Natural hybridization between diploid crucian carp species and genetic independence of triploid crucian carp elucidated by DNA markers. *Zool. Sci.* 2000. Vol. 17. P. 357—364.
15. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects. *Science*. 1965. Vol. 147. P. 1451—1455.
16. Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorffii*. *Jap. J. Ichthyol.* 1977. Vol. 24, N 2. P. 135—140.

17. Shimuzu Y., Oshiro T., Sakaizumi M. Electrophoretic studies of diploid, triploid and tetraploid forms of the Japanese Silver Crucian Carp, *Carassius auratus langsdorfii*. *Ibid.* 1993. Vol. 40, N 1. P. 65—75.

18. Toth B., Varakoni 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. Vol. 66, N 3. P. 784—797.

19. Yi M.S., Li Y.Q., Liu J.D. et al. Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogynogenetic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. *Chromosome Res.* 2003. Vol. 11, N 7. P. 665—671.

20. Zhou L., Wang Y., Gui J. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers. *Cytogenet. Cell Genet.* 2000. Vol. 88. P. 133—139.

Надійшла 10.04.2024

S.V. Kokodiy, PhD. (Biol.), Researcher,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
B. Khmelnytsky St., 15, 010030 Ukraine,
e-mail: kokodiy.sergey@gmail.com
ORCID 0000-0002-0651-6935

A.O. Tsyba, PhD. (Biol.), Researcher,
I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
B. Khmelnytsky St., 15, 010030 Ukraine,
e-mail: tsyba1974@ukr.net
ORCID 0000-0001-5838-0948

REASONS FOR THE EXTINCTION OF UNISEXUAL POPULATIONS OF PRUSSIAN CARP *CARASSIUS GIBELIO* IN WATER BODIES OF UKRAINE

Monitoring of the genetic structure of control water bodies over time, as well as experimental «crossbreeding» of species and biotypes of carps, made it possible to determine the main reasons for the extinction of unisexual populations of prussian carp *Carassius gibelio* in water bodies of Ukraine. Mechanisms of gynogenesis were thoroughly investigated, and experiments on the study of genome incorporation processes during gynogenesis were conducted. Significant attention was paid to the study of deviations from classical clonal reproduction and the formation of hybrid offspring. Histological studies of the gonads of spawners for hermaphroditism and a series of experiments to confirm or refute the presence of hermaphroditic individuals in populations were conducted. Conclusions were drawn regarding the possible autonomous existence of unisexual polyploid populations of prussian carp.

Keywords: *Carassius, prussian carp, goldfish, gynogenesis, hermaphroditism, unisexual populations, reproductive cloning.*