

УДК 597.554.3.591.16

СПОСОБНА ЛИ ХАНКАЙСКАЯ ВОСТРОБРЮШКА *HEMICULTER LUCIDUS* (CYPRINIDAE) РАЗМНОЖАТЬСЯ С ПОМОЩЬЮ ГИНОГЕНЕЗА?

© 2011 г. Е. Д. Васильева*, С. Г. Потапов**, С. В. Шедько***, В. П. Васильев**

* Зоологический музей Московского государственного университета

** Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

*** Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН – БПИ, Владивосток

E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2010 г.

Ханкайская востробрюшка *Hemiculter lucidus* характеризуется существенным преобладанием самок в уловах половозрелых рыб. С помощью RAPD-анализа с использованием 12 праймеров и кариологических исследований проверяли предположение о наличии у данного вида однополой гиногенетической формы. На основе полученных данных предположение о гиногенетическом размножении отвергается, обсуждаются другие причины сдвига соотношения полов в сторону самок.

Ключевые слова: гиногенез, однополая форма, ханкайская востробрюшка.

Однополое размножение среди позвоночных животных впервые было обнаружено у представителя карпообразных рыб (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) *Poecilia formosa* (Hubbs, Hubbs, 1932). Позднее было доказано, что эта форма размножается путем гиногенеза (Hubbs, Hubbs, 1946). Практически одновременно были проведены исследования, показавшие, что однополая форма серебряного караса *Carassius auratus*, обнаруженная российскими рыболовами в конце 1930-х гг., также размножается путем гиногенеза (Головинская, Ромашев, 1947). Следующим фактом однополого размножения у позвоночных было открытие Даревским (1958) партеногенеза у кавказских скальных ящериц р. *Lacerta*. После этого были обнаружены несколько десятков партеногенетических видов рептилий, а к настоящему времени среди рыб, амфибий и рептилий известны уже около 85 форм, которые представлены только самками и размножаются путем партеногенеза, гиногенеза или гибридогенеза (см.: Васильев, 1985; Vrijenhoek et al., 1989). Большинство этих однополых форм являются триплоидами, несколько меньшая часть — диплоидами и единичные виды — тетраплоидами.

В отличие от партеногенеза, встречающегося только в некоторых группах рептилий, при естественном гиногенезе необходимы самцы, спермий которых стимулируют развитие яйцеклеток, хотя истинного оплодотворения при этом и не происходит. В связи с этим гиногенетические формы рыб и амфибий обитают совместно с одним или двумя близкородственными бисексуальными видами, в результате гибридизации которых они возникли, или, в крайне редких случаях,

используют для своего размножения самцов других, менее близкородственных бисексуальных видов. Такой способ размножения однополых форм приводит к возникновению однополо-двуполых (или клонально-бисексуальных) комплексов. К настоящему времени известно более 25 таких комплексов, причем число вновь открываемых продолжает увеличиваться. Среди рыб однополо-двуполые комплексы обнаружены в родах *Poecilia*, *Poeciliopsis* (Poeciliidae), *Fundulus* (Fundulidae), *Menidia* (Atherinopsidae), *Cobitis* (Cobitidae), у карповых рыб (Cyprinidae) родов *Phoxinus*, *Leuciscus* (или *Rutilus/Tropidophoxinellus*) и уже упоминавшегося *Carassius* (Васильев, 1985; Vrijenhoek et al., 1989; Dawley et al., 2000). Структура этих комплексов может быть различной, но их обязательными элементами являются хотя бы одна однополая форма и один диплоидный бисексуальный вид. Наиболее обычные ситуации — это комплексы, включающие диплоидную или триплоидную (реже тетраплоидную) однополую форму и один диплоидный бисексуальный вид.

В зависимости от структуры однополо-двуполого комплекса соотношение полов в локальных популяциях может существенно варьировать: от полного отсутствия самцов при использовании триплоидными самками серебряного караса для своей репродукции самцов других видов карповых рыб до небольшого смещения в пользу самок (1.3 : 1—1.4 : 1) в однополо-двуполых комплексах шиповок рода *Cobitis* в реках Москва и Дон (Лебедева, 2007), где в размножении с однополыми формами участвуют сразу два бисексуальных диплоидных вида (*C. taenia* и *C. melanoleuca* в р. Москва и *C. melanoleuca* и *C. tanaitica* - в бассей-

не р. Дон). Однако обычно, если однополая форма и используемый ею для гиногенетического размножения близкородственный бисексуальный вид визуально не различимы, как это имеет место у серебряного карася и однополых щиповок и их родительских бисексуальных видов (Vasil'ev et al., 1989; Васильева, 1990; Васильева, Васильев, 2000), в комплексах существенно преобладают самки. Так, к примеру, в бассейне Западной Двины и верхнего Днепра соотношение полов в комплексах щиповок, представленных здесь однополой триплоидной формой и визуально неотличимым её родительским бисексуальным видом *C. taenia*, в разные годы исследований составляло соответственно 3.7–5.6 : 1 и 2.8–4.1 : 1 (Лебедева, 2007). Не случайно, существенное отклонение соотношения полов в популяциях рыб в пользу самок трактуется как возможность существования однополой формы. Такое предположение было сделано (Гавренков, Иванков, 1976) относительно карповых рыб рода *Hemiculter* из оз. Ханка (бассейн Амура).

В оз. Ханка обитают два вида востробрюшек: ханкайская *H. lucidus* и корейская *H. leucisculus*. В результате исследований, проведённых весной и летом 1972 г. (Гавренков, Иванков, 1976), было показано, что в отличие от корейской востробрюшки, у которой почти во всех возрастных группах (кроме 6- и 7-леток) самцов было больше, чем самок, у ханкайской востробрюшки самцов было в среднем всего 9.94%, а в отдельных пробах от 30 мая (до нереста, отмеченного с 30 июня до начала августа) и 13 июня они совершенно отсутствовали. На этом основании по аналогии с популяциями серебряного карася было высказано предположение о возможном гиногенетическом размножении ханкайской востробрюшки (Гавренков, Иванков, 1976).

Целью настоящей работы было выяснение возможности размножения путём гиногенеза у ханкайской востробрюшки с применением молекулярно-генетического и кариологического методов исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по ханкайской и корейской востробрюшкам собирали в бассейне оз. Ханка (само озеро в районе пос. Камень-Рыболов, р. Мельгуновка, каналы рисовых чеков у дер. Владимиро-Петровка) в 1996, 2006 и 2007 гг. Генетические исследования проводили в двух направлениях.

1. Наличие однополой формы с гиногенетическим размножением предполагает существование однополо-двуполого комплекса, в котором участвующие в размножении самцы двуполой формы могут либо морфологически не отличаться от однополой формы (в этом случае они диагностиру-

ются как один морфологический вид), либо принадлежать к диагностируемому морфологически близкородственному или достаточно дивергировавшему виду, а однополая форма в силу гиногенетического размножения является клональной, т.е. каждая самка этой формы воспроизводит генетически однородное потомство, идентичное самой себе. Вследствие этого однополая форма по сравнению с бисексуальным видом должна характеризоваться существенно меньшим уровнем генетической изменчивости, определяемым лишь числом клонов, и должна включать одну или несколько (в зависимости от числа клонов) групп полностью генетически идентичных особей. В том случае, если для размножения однополой формы используются самцы морфологически неотличимой конспецифичной бисексуальной формы, локальная популяция такого сложного вида будет включать генетически гетерогенных бисексуальных самцов и самок и генетически гомогенные клоны (или один клон) однополой формы. Если для размножения однополой формы используются самцы другого вида, то структура локальной популяции будет состоять лишь из однополых клонов. Следует отметить, что самцы корейской востробрюшки потенциально не могут рассматриваться в качестве “доноров спермы” для ханкайской востробрюшки, поскольку оба вида отличаются не только сроками, но и экологией нереста: корейская востробрюшка нерестится позже — в 1972 г. в оз. Ханка её нерест проходил с 23 июля до второй половины августа (Гавренков, Иванков, 1976) — и в отличие от ханкайской востробрюшки, являющейся пелагофилом, вымётывает клейкую икру, приклеивающуюся к субстрату (Никольский, 1956; Макеева, Павлов, 2000). Для оценки уровня генетической изменчивости ханкайской востробрюшки, предположительно включающей однополую гиногенетическую форму, по отношению к типичному бисексуальному виду (корейской востробрюшке) и для выявления клонально размножающихся особей использовали RAPD-маркеры.

Для данного исследования были взяты образцы ДНК, выделенные из плавников *H. lucidus* и *H. leucisculus*, собранных в 2006–2007 гг. Выборка каждого вида включала по 10 экз., 9 из которых были отловлены в оз. Ханка и 1 экз. — в р. Мельгуновка. Выделение ДНК проводили стандартным фенол-хлороформным методом. Качество ДНК проверяли на электрофорезе в 0.8%-ном агарозном геле (Sigma), содержащем бромистый этидий.

Для поиска праймеров, пригодных для RAPD-анализа ДНК, на двух образцах ДНК разных видов были апробированы 60 случайных праймеров длиной 10 нуклеотидов, различающихся по нуклеотидному составу. В результате были отобраны 12 праймеров, дающих наиболее информативный

спектр маркёров (амплифицированных анонимных последовательностей ДНК). Реакция амплификации с единичным праймером проводилась по стандартной методике (Welsh, McClelland, 1990) на термоциклере Терцик (ДНК-технология, Россия). Использовали пробирки фирмы “Эппендорф” на 0.5 мл. Реакционная смесь объёмом 20 мкл содержала 60 мМ *tris*-HCl (pH 7.5), 10 мМ сульфата аммония, 0.1% TWEEN 20, по 100 мкМ каждого dNTP, 2.5 мМ MgCl₂, 0.1 мкМ праймера, 1 единицу *Taq*-полимеразы и 25–100 нг тотальной ДНК. Поверх смеси наносили 20 мкл минерального масла.

Использовали следующий режим амплификации: денатурация – 94°C, 30 с; отжиг – 37°C, 30 с; элонгация – 72°C, 1 мин. Циклы повторяли 40 раз. Первый цикл предваряли дополнительной денатурацией в течение 2 мин при 94°C. После окончания последнего цикла проводили дополнительную элонгацию в течение 10 мин, а затем температуру снижали до 4°C.

Продукты амплификации подвергали электрофорезу в 2%-ном агарозном геле (BRL), содержащем бромистый этидий. В качестве маркёров молекулярной массы использовали коммерческие препараты 100 п.н. Ladder (Promega). Вхождение в гель осуществляли в течение 10 мин при 40 V, разделение фрагментов – в течение 5 ч при 80 V. Фотографирование геля проводили в ультрафиолетовом свете на плёнку “Микрат-300”. Дендрограмма генетического сходства изученных представителей рода *Hemiculter* по результатам RAPD-анализа с использованием 12 праймеров построена с помощью метода UPGMA на основе матрицы генетических дистанций, вычисленных по методу Нея и Ли (Nei, Li, 1979) с определением индекса бутстрэпа с помощью программы TREECON (Van de Peer, De Wachter, 1997).

2. Поскольку большинство однополых гиногенетических форм рыб являются триплоидами, у обоих видов рода *Hemiculter* из бассейна оз. Ханка был определён кариотип с использованием опубликованной ранее методики (Васильев, 1978). Всего было кариотипировано 27 экз. обоих видов, собранных в 1996 г. (из-за возможности ошибок видовой идентификации материал использовали лишь для фиксации уровня плоидности в пределах рода), 7 экз. *H. leucisculus* и 7 экз. *H. lucidus*, собранных в 2006 г., а также 10 экз. *H. leucisculus* и 12 экз. *H. lucidus*, собранных в 2007 г. От каждой особи было изучено 5–7 метафазных пластинок.

Для оценки особенностей соотношения полов в популяциях двух видов востробрюшек, обитающих в оз. Ханка, наряду с данными литературы использовали собственные результаты визуального определения пола у кариотипированных рыб.

Таблица 1. Характеристика использованных праймеров

| Праймер | Нуклеотидный состав | Число локусов |
|---------|---------------------|---------------|
| OPA-11 | 5'- CAATCGCCGT -3' | 14 |
| OPA-15 | 5'- TTCCGAACCC -3' | 13 |
| OPD-12 | 5'- CACCGTATCC -3' | 13 |
| OPE-06 | 5'- ACGCTTAGGG -3' | 21 |
| OPE-20 | 5'- AACGGTGACC -3' | 13 |
| OPF-20 | 5'- GGTCTAGAGG -3' | 15 |
| OPW-05 | 5'- GGCGGATAAG -3' | 15 |
| OPW-15 | 5'- ACACCGGAAC -3' | 11 |
| OPAB-01 | 5'- CCGTCGGTAG -3' | 12 |
| OPAB-04 | 5'- GGACACGCGTT -3' | 9 |
| OPAB-19 | 5'- ACACCGATGG -3' | 8 |
| OPAD-07 | 5'- CCCTACTGGT -3' | 10 |
| Bcero | | 154 |

РЕЗУЛЬТАТЫ

Число фрагментов, выявляемых с помощью использованных 12 праймеров, колеблется от 8 до 21 (табл. 1). Спектры включают в себя фрагменты, различающиеся по размеру и интенсивности окрашивания бромистым этидием, что может определяться как степенью копийности выявленной геномной последовательности, так и наличием фрагментов ДНК разной молекулярной массы в данном амплификационном спектре. Число чётких и постоянно идентифицируемых фрагментов суммарного спектра для всех 12 праймеров составляет 154 (табл. 2). На рис. 1 представлены RAPD-спектры представителей рода *Hemiculter*, полученные с помощью праймеров OPE-06 и OPE-20. Амплификация с использованием данных праймеров позволила наиболее наглядно дифференцировать виды исследуемой выборки. Так, например, для RAPD-спектров *H. lucidus*, выявляемых с помощью праймера OPE-06, характерно наличие двух фрагментов ДНК в верхней, более высокомолекулярной части спектра, а для спектров *H. leucisculus* – наличие двух мажорных фрагментов ДНК в центральной части спектра.

По целому ряду праймеров спектры амплифицированных фрагментов ДНК *H. lucidus* имеют высокую степень сходства со спектром *H. leucisculus*, что не позволяет чётко дифференцировать данные виды.

На основании суммарного спектра по 12 праймерам была построена дендрограмма генетического сходства (рис. 2), в которой учитывается сходство особей по числу фрагментов одинакового размера. При анализе полученной дендрограммы следует отметить, что RAPD-анализ позволил чётко и однозначно дифференцировать предста-

Таблица 2. Матрицы RAPD-спектров, выявляемые у востробрюшек рода *Hemiculter* с помощью 12 праймеров

| Особь | Матрица RAPD-спектра |
|--------|---|
| luc1 | 0100100000000100011000101000011000100011111011101000001000010100101101 1111000000101000101000000001000101100000101011010100001001001100010101 01110100111000 |
| luc2 | 01000110000101000000000000000101010100011110000101000011000000110101101 1111000010101000101000000001000101110001111011100100001100001100010101 01110100101100 |
| luc4 | 0010000010000110010100101100011000100011110010101000101010000100101010 1111000000101000100000111001000101100001100111010100001100001100000101 01110100101000 |
| luc6 | 0000001000010100001101001100011000100011110000100000001000010110101100 0111000010011010100000001001000101110000101011000100010100001111000101 01110010111100 |
| luc7 | 0100011010000100010000100000010100100001110110101000010000010000111101 0101000000101000100000000001000101101001001011000100000100001100010101 01110100101100 |
| luc9 | 0000001000000100011000101100011000110011110010000110001000000110101011 1110001010101000100000001001000101100001110111011000001000001101010101 01110100101101 |
| luc11 | 0000001000000100011000101000011100100001111001101000011000010100101101 1110000000101000101000001001000101100001100111010110001100011100010101 01110100001100 |
| luc16 | 0100101000000110011000001010011010101011110100100000001000010000101101 0111000000101000100000111001000101110001101111010100000100001100000101 01110010101100 |
| luc17 | 0100011000000101010100100000011100000001110010001000011000010110101011 0110000010101001100000110101000101100001101111010001000100001100000101 01110100101100 |
| luc100 | 0000001000010110001000001000011100100001110101100000001000010110101101 0111000010101010001100111001000101101001101111010000001000001100001100 00100010101100 |
| leu3 | 10000001000010011001001000000000010000100000000100100001111100100100011 0011100100001000010010111010001001101001001000010001000110001100010111 10100100101010 |
| leu5 | 01001001000010000001011010010000001000100000000100100001111100100011011 0011110001001000010000111001001001000011001001000101000100001100010001 01110110101010 |
| leu8 | 0100100100001000100101101000000100100110010010010010000111001101100011 0011110000010010000000110001011111101001001001000101001100001100100111 00110100001010 |
| leu10 | 0100000101000000100110101001001000100010000010010010000111000101100001 0011100000001000010000001010001001110001001000010001000110101100111111 00010010101010 |
| leu12 | 0000000101001000100100101000000000100010010010010010000111000101001011 0011100101001100010000111001101001100001001101000101000000001101010001 01010100101010 |
| leu13 | 1000000100001001000100011000000000100010010010010010000111100101101011 0011100001001000010000111010010111011101001101000101000110101101001101 00010110101010 |
| leu14 | 0100100101001000000101100100000000100010010000010011000010100000100011 0001000001001000010000110101000101110011001101000101000000101100000111 00111001101010 |
| leu15 | 0100100101000000100000101001000001000010010010010011000111000100101011 0001000100001100010000111001100101110001001000000100100100001101010110 01100010101010 |
| leu22 | 0000100101001000100100110000000001000010010000010010000110100100101011 0011000100001000010001111001000101100001001001000100000100001100000001 01010010001010 |
| leu101 | 1101000101101000100101101001000000100010001000010011000101101100001011 0011000101001100010000111101100101100001011000000100000100101100010011 10011001001010 |

Примечание: особи: luc – *H. lucidus* (1, 2, 4, 7, 9, 11, 16, 17 – из оз. Ханка, 100 – из р. Мельгуновка), leu – *H. leucisculus* (3, 5, 8, 10, 12–15, 22 – из оз. Ханка; 101 – из р. Мельгуновка).

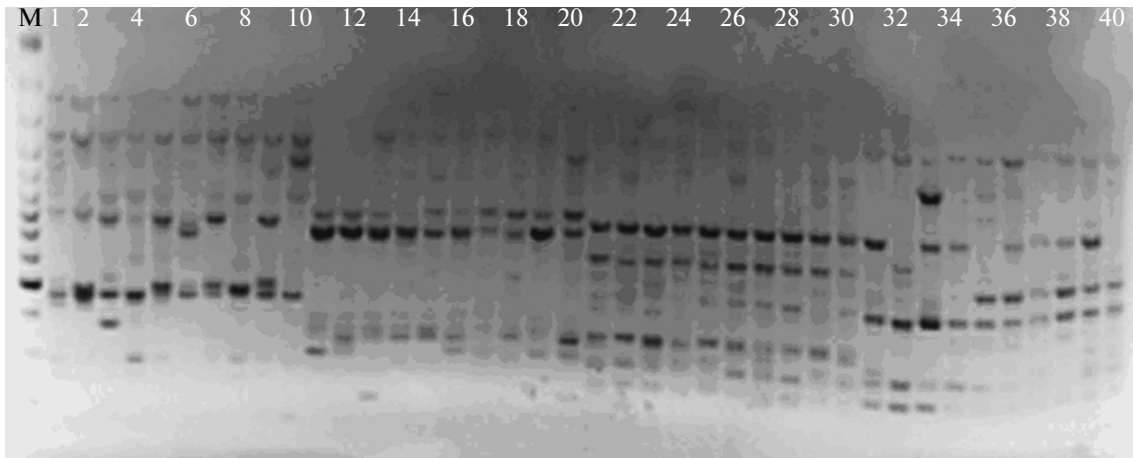


Рис. 1. RAPD-спектры, выявляемые с помощью праймеров OPE-06 (1–20) и OPE-20 (21–40), представителей рода *Hemiculter*: 1 – 9, 21 – 29 – *H. lucidus*, оз. Ханка; 10, 30 – *H. lucidus*, р. Мельгуновка; 11–19, 31–39 – *H. leucisculus*, оз. Ханка; 20, 40 – *H. leucisculus*, р. Мельгуновка, М – маркер молекулярных масс 100 п.н. Ladder.

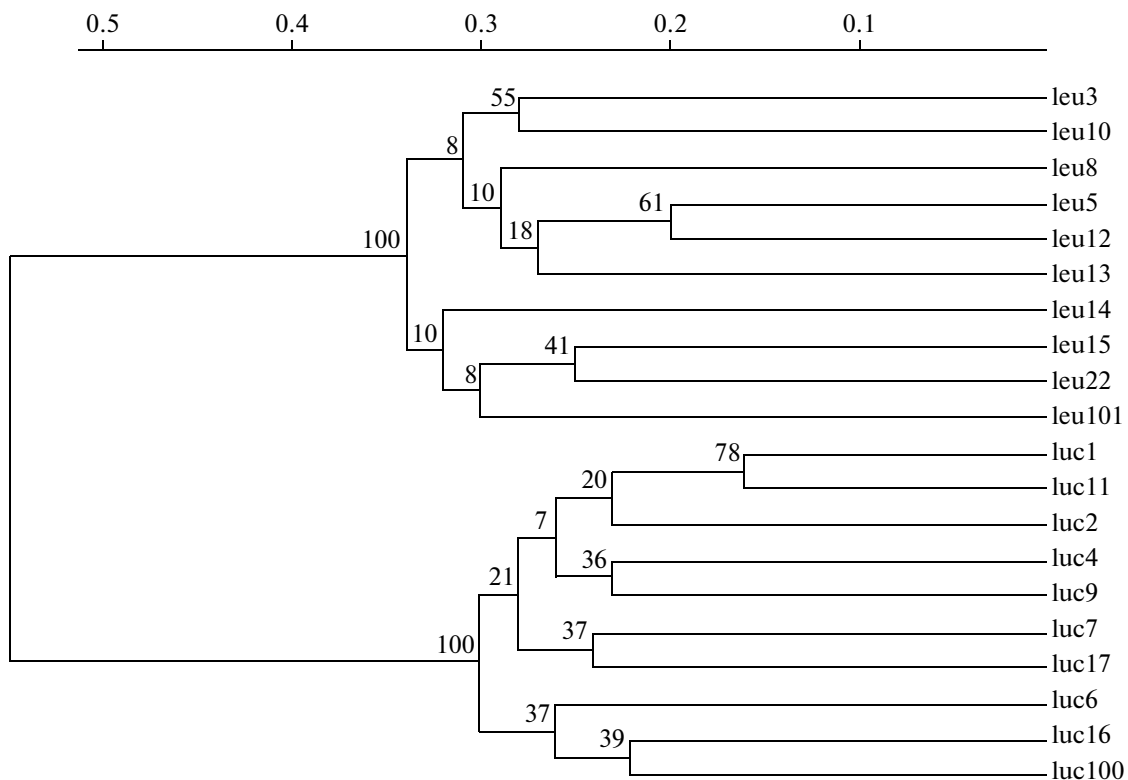


Рис. 2. Дендрограмма генетического сходства 20 представителей рода *Hemiculter*, построенная по результатам RAPD-анализа с использованием 12 праймеров методом UPGMA на основе матрицы генетических дистанций, вычисленных по методу Нея и Ли (Nei, Li, 1979), с определением индекса бутстрэпа (цифры над линиями). Обозначения особей: luc – *H. lucidus* (1, 2, 4, 7, 9, 11, 16, 17 – из оз. Ханка, 100 – из р. Мельгуновка), leu – *H. leucisculus* (3, 5, 8, 10, 12–15, 22 – из оз. Ханка; 101 – из р. Мельгуновка).

вителей каждого из исследованных видов рода. Все исследованные особи распадаются на два кластера с индексом бутстрэпа 100%, которые соответствуют двум видам – *H. lucidus* и *H. leucisculus*. При этом уровень генетической изменчиво-

сти внутри вида *H. lucidus* немного ниже, чем внутри вида *H. leucisculus*.

Генетически идентичные особи, имеющие одинаковые RAPD-спектры, среди исследованных представителей *H. lucidus* не обнаружены.

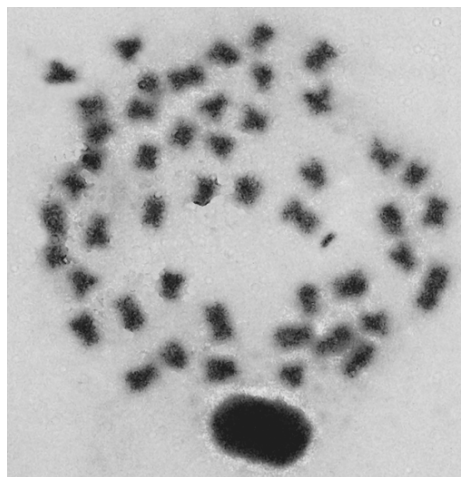


Рис. 3. Кариотип ханкайской востробрюшки *Hemicultus lucidus*.

Все изученные востробрюшки имели кариотип, включающий 48 хромосом (рис. 3); полиплоидные особи не обнаружены. Кариотип корейской востробрюшки был опубликован ранее (Васильев, 1985. Рис. 31; дан как кариотип *H. eigenmanni*); ханкайская востробрюшка имеет сходную структуру кариотипа.

Среди 27 востробрюшек, кариотипированных в 1996 г. (рыбы были отловлены после нереста, 3 октября), были обнаружены всего два самца, один из которых в полевых условиях был идентифицирован как *H. leucisculus*, а второй как *H. lucidus*. Как показал последующий анализ рыб, собранных вместе с кариотипированными, в уловах преобладала ханкайская востробрюшка. В 2006 г. из двух особей *H. leucisculus*, пойманных в р. Мельгуновка 12 августа, один был самцом; среди 5 экз. *H. leucisculus*, отловленных в оз. Ханка 14 августа, было три самца, а среди трёх особей *H. lucidus* — ни одного. В 2007 г. у рыб, пойманных 26 сентября в оз. Ханка, пол визуально удалось определить лишь у некоторых особей: среди 10 экз. *H. leucisculus* были обнаружены 4 самки, а среди 12 экз. *H. lucidus* — 7.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, ни полиплоидные, ни генетически идентичные особи среди изученных экземпляров ханкайской востробрюшки не обнаружены. При этом число кариологически изученных рыб достаточно велико (всего 63 экз.) и материал представлен сборами разных лет (1996 и 2006–2007 гг.), что позволяет уверенно констатировать отсутствие полиплоидных востробрюшек в оз. Ханка. Что касается выборок, изученных с применением RAPD-маркёров, то в выборке ханкайской востробрюшки из 10 экз. у пяти самок

удалось визуально определить пол. С учётом того, что у остальных особей пол определить не удалось, можно считать, что большая часть этой выборки представлена самками и она репрезентативна для характеристики ханкайской популяции в целом. Поэтому доказанное отсутствие в исследованной выборке клонально размножающихся рыб позволяет экстраполировать этот вывод на всю популяцию ханкайской востробрюшки.

Отсутствие однополых форм среди ханкайской востробрюшки требует поиска иной интерпретации наблюдаемого у данного вида соотношения полов с существенным сдвигом в пользу самок и причин отличия от ханкайской популяции близкого вида — корейской востробрюшки, характеризующейся преобладанием самцов в большинстве возрастных групп в уловах.

В этой связи представляет интерес динамика соотношения полов в разных возрастных группах ханкайской и корейской востробрюшек и относительные размеры одновозрастных самок и самцов обоих видов. По данным Гавренкова и Иванкова (1976), у ханкайской востробрюшки в младших возрастных группах наименьшее число самцов отмечается в возрасте 2+ (8.0%), в возрасте 3+ численность самцов максимальна (20.0%), затем сокращается, составляя 8.3% в возрасте 4+, 19.2% — 5+ и 14.3% — 6+; рыбы в возрасте 7+ были представлены в улове всего двумя самками; в среднем среди половозрелых особей на долю самцов приходится 12.8%. В то же время у корейской востробрюшки в сетных уловах наибольшая численность самцов (81.0%) отмечается в возрасте 3+, а затем она постепенно сокращается (69.8% в возрасте 4+, 64.0% — 5+, 15.8% — 6+) и в возрасте 7+ в уловах выявлено всего 5 самок; в среднем среди половозрелых рыб в возрасте 3+ и старше на долю самцов приходится 60.8% (Гавренков, Иванков, 1976). Гавренков и Иванков (1976) указывают, что ханкайская востробрюшка созревает на втором году жизни, однако, согласно их данным, в возрасте 1+ пол у рыб визуально не определяется и все особи этого возраста оцениваются как неполовозрелые. Таким образом, на самом деле ханкайская востробрюшка впервые созревает на 3-м году жизни, как это и приводится в литературе (Никольский, 1956). При этом в отличие от корейской востробрюшки половозрелые самцы и самки ханкайской востробрюшки одного возраста имеют сходные размеры, тогда как у корейской востробрюшки во всех изученных возрастных группах (начиная с возраста 3+) самки достоверно крупнее самцов (Гавренков, Иванков, 1976). Это позволяет полагать, что у корейской востробрюшки самки созревают позже самцов при более крупных размерах, что часто встречается у разных видов рыб (Никольский, 1974). Такой характер созревания определяет преобладание самцов в младших возрастных группах поло-

возрелых рыб, что и имеет место у корейской востробрюшки по сравнению с ханкайской. В то же время соотношение полов у рыб в возрасте 6+ у обоих видов сходно. Преобладание в улове самок среди корейских востробрюшек этого возраста и старше объясняется меньшей продолжительностью жизни самцов, раньше вступающих в состав нерестового стада (Никольский, 1974).

Оба вида востробрюшек относятся к рыбам с относительно коротким жизненным циклом, у которых повышение популяционной плодовитости может достигаться за счет раннего полового созревания, порционности нереста, высокой индивидуальной плодовитости или особенностей нереста, способствующих низкой гибели икры, и смещения соотношения полов в пользу самок. Заметное преобладание самок в нерестовой части стада наблюдается у целого ряда рыб. Например, у уклей *Alburnus alburnus*, ельца *Leuciscus leuciscus* и густеры *Abramis bjoerkna*, характеризующихся сокращением возрастных групп в бассейне нижнего Днестра, наблюдается заметное смещение соотношения полов в сторону самок — соответственно 60.5, 63.0 и 64.6%, а в некоторые годы на долю самок у густеры приходится 83.0% (Киселёва, 2009). У стихеев Нозавы *Stichaeus nozawae* и Григорьева *S. grigorievi* на нерестилищах представлены особи четырёх (5—8 лет) и двух (6—7 лет) возрастных групп, и соотношение полов соответственно 1 : 1.7 и 1 : 3 в пользу самок (Колпаков и др., 2001). В зал. Накатова на северо-западном побережье Татарского пролива у морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* соотношение полов 1 : 3.5 в пользу самок, а у азиатской зубастой корюшки *Osmerus mordax* — 1 : 1.6 (Горбачев, 2001). Соответственно первый вид характеризуется меньшей абсолютной плодовитостью, чем второй: 10.8—41.2 тыс. и 35.0—60.0 тыс. икринок (Васильева, 2004).

И ханкайская, и корейская востробрюшки впервые созревают достаточно поздно, нерестятся порционно, выметывая, по данным Гавренкова и Иванкова (1976), до четырёх порций икры. Однако они существенно отличаются по особенностям нереста, связанным с разной степенью выживания икры (как отмечалось выше, ханкайская востробрюшка — пелагофил, а корейская — фитофил), и по показателям индивидуальной плодовитости: у ханкайской востробрюшки плодовитость 8.3—11.0 тыс. икринок (Никольский, 1956), а у корейской — от 9.1 до 67.2 (в среднем 31.3) тыс. икринок (Гавренков, Иванов, 1976). Поэтому существенное преобладание самок в нерестовой части популяции ханкайской востробрюшки в сравнении с корейской можно объяснять адаптивным механизмом, позволяющим повысить популяционную плодовитость и компенсирующим низкую индивидуальную плодовитость и большую гибель икры, которая развивается в толще воды. Воз-

можная связь пелагофильности и преобладания самок в популяции предполагалась Никольским (1974) для морских рыб. Самки таких рыб, согласно его теории, откладывают икру в воду, насыщенную молоками, и икра, всплывая через толщу молока, оплодотворяется; очевидно, таким способом оплодотворения объясняется постоянное преобладание самок у черноморского мерланга *Merlangius merlangus* и морского дракона *Trachinus draco*. Среди пелагофильных сельдей существенное преобладание самок отмечается для черноморской тюльки *Clupeonella cultriventris*, на нерестилищах палеостомского пузанка *Alosa caspia palaestomi* (82—96%), у размножающейся македонской сельди *Alosa macedonica* (у рыб в возрасте 4+ соотношение полов 1 : 11), тогда как у других видов сельдей соотношение полов или близко к 1 : 1, или преобладают самцы, или соотношение полов варьирует по годам и сезонам (Hoestland, 1991). Следует отметить, что среди упомянутых сельдей два последних вида размножаются не в морской воде, а в пресноводных озёрах (оз. Палеостом в Грузии и оз. Волви в Греции). Среди 13 пелагофильных карповых рыб оз. Ханка существенное преобладание самок (86%) было обнаружено (помимо ханкайской востробрюшки) также у верхогляда *Chanodichthys erythropterus*, тогда как по другим видам данные отсутствуют или указывается, что соотношение полов у них, по-видимому, близко к 1 : 1 (Никольский, 1956).

Никольский (1974) полагал, что основным экологическим механизмом регуляции соотношения полов является обеспеченность пищей: при лучших условиях соотношение смещается в пользу самок, при худших — в сторону самцов, что подтверждается на большом количестве примеров у разных видов рыб. Соответственно на соотношение полов влияет и изменение численности популяции: увеличение численности (и соответственно плотности) популяции, снижая обеспеченность рыб пищей, увеличивает количество самцов в популяции. Судя по литературным данным, ханкайская и корейская востробрюшки достаточно сходны по спектру питания: основу пищи обоих видов составляют ракообразные, для ханкайской востробрюшки отмечается также питание воздушными насекомыми, тогда как в питании корейской востробрюшки они играют совершенно ничтожную роль (Никольский, 1956). По нашим данным, в настоящее время ханкайская востробрюшка является в оз. Ханка более редким видом, чем корейская, хотя ранее указывалось, что её количество в оз. Ханка весьма велико и она вполне может стать объектом промышленного рыболовства, тогда как корейская востробрюшка, в отличие от ханкайской, встречается весьма редко (Никольский, 1956). Поэтому определено можно полагать, что численность ханкайской востробрюшки в озере существенно сократилась.

Таким образом, сдвиг соотношения полов в пользу самок у ханкайской востробрюшки может быть объяснён целым рядом причин без допущения предположения о гиногенетическом размножении этого вида, отвергнутого данными настоящего исследования.

Исследования по фауне амурского бассейна и по однополым формам рыб проводились при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” (подпрограмма “Динамика генофондов”), Программы комплексных исследований в бассейне р. Амур ДВО РАН и грантов РФФИ (№ 06-04-96004-р_восток_a, 07-04-00219 и 09-04-00211).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев В.П. 1978. Хромосомный полиморфизм у смариды — *Spicara smaris* (Pisces, Centranchidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 8. С. 1276–1278.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 300 с.
- Васильева Е.Д. 1990. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоол. журн. Т. 69. № 11. С. 97–110.
- Васильева Е.Д. 2004. Популярный атлас-определитель. Рыбы. М.: Дрофа, 400 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2000. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 581–592.
- Гавренков Ю.И., Иванков В.Н. 1976. Морфобиологический анализ ханкайской и корейской востробрюшек оз. Ханка // Биология рыб Дальнего Востока. Межвузовский тематический сборник. Владивосток: ДВГУ. С. 61–69.
- Головинская К.А., Ромашев Д.Д. (при участии В.А. Мусселиус). 1947. Исследование по гиногенезу у серебряного карася // Тр. ВНИИПРХ. Т. 4. С. 73–113.
- Горбачев В.А. 2001. Биологическая характеристика популяций азиатской корюшки *Osmerus mordax* и морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* северо-западного побережья Татарского пролива в 2001 г. // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых “Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век”. Владивосток: ТИНРО-центр. С. 18–19.
- Даревский И.С. 1958. Естественный партеногенез у некоторых подвидов скальной ящерицы *Lacerta saxicola* Evermann // Докл. АН СССР. Т. 122. № 4. С. 730–732.
- Киселёва О. 2009. Экология популяций и репродуктивные особенности рыб с коротким жизненным циклом нижнего участка реки Днестр: Дис. ... докт. биол. наук. Кишинэу: Молдов. гос. ун-т, 115 с.
- Колтаков Н.В., Колтаков Е.В., Климкин А.Ф. 2001. О размножении стихеев Григорьева и Нозавы в водах Северного Приморья // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых “Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век”. Владивосток: ТИНРО-центр. С. 93–95.
- Лебедева Е.Б. 2007. Структура и распространение клонально-бисексуальных комплексов рыб р. *Cobitis* (Cobitidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 25 с.
- Макеева А.П., Павлов Д.С. 2000. Морфологическая характеристика и основные признаки для определения пелагической икры рыб пресных вод России // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 6. С. 780–791.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 552 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Dawley R.M., Yeakel A.M., Beaulieu K.A., Phiel K.L. 2000. Histocompatibility analysis of clonal diversity in unisexual hybrids of the killifishes *Fundulus heteroclitus* and *Fundulus diaphanus* // Can. J. Zool. V. 78. № 6. P. 923–930.
- Hoestland H. (ed.). 1991. The freshwater fishes of Europe. V. 2. Clupeidae, Anguillidae. Wiesbaden: AULA-Verlag, 448 p.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. 1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin // Science. V. 76. P. 628–630.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. 1946. Experimental breeding of the amazon molly // Aquar. J. V. 17. № 8. P. 4–6.
- Nei M., Li W.-H. 1979. Mathematical models for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 76. P. 5269–5273.
- Van de Peer Y., De Wachter R. 1997. Construction of evolutionary distance trees with TREECON for Windows: accounting for variation in nucleotide substitution rate among sites // Comput. Applic. Biosci. V. 13. P. 227–230.
- Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D., Osinov A.G. 1989. Evolution of a diploid–triploid–tetraploid complex in fishes of the genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // Evolution and ecology of unisexual vertebrates // Eds. Dawley R.M., Bogart J.P. Bull. 466. N.Y.: State Museum. Albany. P. 153–169.
- Vrijenhoek R.C., Dawley R.M., Cole D.M., Bogart J.P. 1989. A list of known unisexual vertebrate // Ibid. P. 19–23.
- Welsh J., McClelland M. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers // Nucl. Acids Res. V. 18. P. 7213–7235.