

УДК 575.2.597:551

УРОВНИ АЛЛОЗИМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ АМФИМИКТИЧЕСКИХ ВИДОВ КАРАСЕЙ ЗОЛОТОГО *CARASSIUS CARASSIUS* (L., 1758) И КИТАЙСКОГО *CARASSIUS AURATUS* (L., 1758) В ПОПУЛЯЦИЯХ БАССЕЙНОВ ДНЕПРА И СЕВЕРСКОГО ДОНЦА

С. В. МЕЖЖЕРИН, С. В. КОКОДИЙ, А. В. КУЛИШ

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
Украина, 01601, Киев, ул. Б. Хмельницкого, 15
e-mail: mezh@izan.kiev.ua

Сопоставление уровней аллозимной изменчивости карася золотого Carassius carassius и карася китайского C. auratus осуществлено по 20 энзимным и белковым локусам. Показано, что гетерозиготность популяций карася китайского ($H_{exp} = 0,02$) в пять раз выше, чем золотого ($H_{exp} = 0,15$) и более чем в три раза превышает средний уровень костистых рыб. Результат парадоксален, поскольку свидетельствует о повышенной генетической гетерогенности инвазионного вида. Причиной этой необычной ситуации, вероятней всего, стала гибридная природа европейских популяций C. auratus, обусловленная, во-первых, интрогрессивной гибридизацией, протекающей как на родине этого вида в Восточной Азии, так и в Европе, куда были завезены географические формы C. auratus, во-вторых, в случае, если самки триплоидного C. gibelio характеризуются гетерогаметностью, то и их гибридизацией с самцами C. auratus.

Ключевые слова: Carassius, аллозимная изменчивость, гибридизация

Введение. Диплоидно-полиплоидные комплексы, особенно рыб, традиционно вызывают повышенный интерес специалистов, занимающихся изучением генетических процессов в природных популяциях. Тем не менее, в последнее время эти исследования, базирующиеся на биохимическом геном или молекулярном маркировании, переживают настоящий бум. Одним из объектов являются представители палеарктического рода караси *Carassius* Jaroki, 1822 [1–18]. В настоящее время в Европе, в частности в водоемах Украины, выделяют следующие виды: аборигенного карася золотого (*Carassius carassius*), численность и ареал которого в Украине за последние 50 лет резко сократился; интродуцированного из Амура в середине 60-х годов XX столетия карася китайского (*C. auratus*), ставшего сейчас чуть ли не самым массовым промысловым видом рыб внутренних водоемов Украины; и карася серебряного (*C. gibelio*), имеющего триплоидную структуру генома, образующего однополые популяции и размножающегося путем ги-

ногенеза, очевидно проникшего в Европу еще в XIX веке. Подробные исследования поселений последнего показали [7–10, 13–14, 16–18], что этот вид образовался в результате гибридизации нескольких видов дальневосточных карасей и представляет собой поликлоновую и, по сути, полифилитическую группировку. Интригу генетическим исследованиям европейских карасей еще и придает обширная гибридизация золотого и китайского карасей, которая на фоне ущербного состояния популяций первого и гигантской численности последнего просто приводит к поглощению одного вида другим [8–9, 15–16].

Дополнительный интерес вызывает необычайно высокая аллозимная изменчивость в европейских популяциях *C. auratus* [10], уровень которой существенно выше среднего свойственного костистым рыбам. В этой связи представляет интерес сопоставление уровней аллозимной изменчивости китайского и золотого карасей, оценка генетической гетерогенности популяций которого не проводилась вообще.

Материалы и методы

Основой исследования послужили выборки *C. carassius* из замкнутых водоемов Среднего Приднепровья (озеро возле с. Ядуты (51° 22' 49. 10" N 32° 20' 52. 90" E), Середино-Будский р-н, Сумская область (52° 13' 11. 39" N 33° 22' 36. 32" E), с. Лесники, Обуховский р-н, Киевская область (50° 17' 31. 10" N 30° 29' 25.57" E)), а также три серии *C. auratus* из водоемов Среднего Днестра (урочище Ветхое, Нежинский р-н Черниговской области (51° 03' 46.47" N 31° 49' 29.07" E), серия выборок из озера дельты Днестра, Херсонская область (46° 36' 29.34" N 32° 33' 18.01" E; 46° 36' 9.55" N 32° 28' 32.44" E;

46° 35' 37.15" N 32° 31' 38.89" E; 46° 32' 57.88" N 32° 19' 22.62" E) и Северского Донца, Донецкая область (48° 55' 9.86" N 37° 44' 50.90" E)). Объемы выборок представлены в табл.

Сравнительный мультилокусный анализ базируется на анализе изменчивости ферментов, исследованных в мышечной ткани, а также ряда белков крови и крови, прокрашивающихся в гелях на общий белок и кодируемые соответствующими локусами. Исследованы: аспартатамино-трансфераза (*Aat-1*, *Aat-2*), глюкозофосфатизомераза (*Gpi-1*, *Gpi-2*), лактатдегидрогеназа (*Ldh-A*, *Ldh-B*), малатдегидрогеназа (*Mdh-1A*, *Mdh-1B*, *Mdh-2*), глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (*G3pdh*), неспецифические эстеразы мышц (*Es-1*, *Es-2A*, *Es-3*), супероксиддисмутаза (*Sod-1*), гемоглобины (*Hb*), трансферрины (*Tf*), структурные белки мышц (*Pt-1A*, *Pt-1B*, *Pt-2*). Электрофоретический анализ проведен в 7,5% полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-боратной рН 8,5 системе буферов [19]. Принципы обозначения аллелей и спектры энзимограмм приведены ранее [9–10, 16].

Результаты и их обсуждение

При анализе изменчивости семи ферментных систем, белков крови и структурных белков мышц идентифицировано предположительно 20 локусов, семь из которых были инвариантными, четыре проявляли межвидовые фиксации альтернативных аллелей и девять, хотя бы в одной из популяций, были полиморфными (табл.).

Генетическая дифференциация этих видов, при которой восемь локусов имели альтернативные аллели, соответствует фиксированным генным различиям на уровне $P_{fd} = 42\%$ и генетической дистанции $D_{Nei} = 0,75$ (0,73–0,77), что свидетельствует о дивергенции видов, которых можно рас-

Таблица. Аллозимная изменчивость золотого *C. carassius* и китайского *C. auratus* карасей

Локус	Аллели	<i>C. carassius</i>		<i>C. auratus</i>		
		Средний Днепр	Верхняя Десна	Средняя Десна	Нижний Днепр	Северский Донец
		n = 12	n = 27	n = 34	n = 71	n = 26
<i>Aat-1</i>	c	1,00	1,00			0,02
	b			0,91	0,96	0,88
	a			0,09	0,04	0,10
<i>Aat-2</i>	d	1,00	1,00			
	c			1,00	1,00	1,00
<i>Ldh-B</i>	c			0,19	0,12	0,09
	b			0,81	0,88	0,91
	a	1,00	1,00			
<i>Gpi-1</i>	b		0,09	0,66	0,68	0,79
	a	1,00	0,91	0,34	0,32	0,21
<i>Gpi-2</i>	c	0,07	0,06	0,10	0,10	0,16
	b	0,79	0,82	0,72	0,60	0,66
	a	0,14	0,12	0,17	0,30	0,28
<i>Es-1</i>	d			0,05		0,17
	c			0,79	0,67	0,66
	b			0,15	0,33	0,17
	a	1,00	1,00			
<i>Es-2A</i>	b	1,00	1,00			
	a			1,00	1,00	1,00
<i>Es-3</i>	c				0,02	
	b			1,00	0,98	1,00
	a	1,00	1,00			
<i>Hb-B</i>	c	1,00	1,00			
	b			0,88	0,95	0,90
	a			0,12	0,05	0,10
<i>Tf</i>	d			0,17	0,18	0,18
	c			0,15	0,22	0,37
	c ¹			0,04		
	b			0,03	0,28	0,37
	a	1,00	1,00	0,29	0,21	0,04
	a ¹			0,32	0,10	0,02
	a ²				0,02	0,02
<i>Sod-1</i>	b			1,00	0,98	1,00
	a	1,00	1,00		0,02	
<i>Pt-1B</i>	b	1,00	1,00			
	a			1,00	1,00	1,00
<i>Pt-2</i>	b	1,00	1,00	0,50	0,47	0,62
	a			0,50	0,53	0,38
A _{1%}		1,05	1,10	1,70	1,75	1,70
P _{1%}		0,05	0,10	0,40	0,50	0,40
H _{exp}		0,017	0,023	0,162	0,156	0,145
H _{obs}		0,019	0,026	0,164	0,160	0,147

Локусы: *G3pdh*, *Hb-A*, *Ldh-A*, *Mdh-1A*, *Mdh-1B*, *Mdh-2*, *Pt-1A* при данных условиях электрофореза выявились инвариантными.

смагтривать либо как вельма удаленных видов одного рода, либо представителей близких родов [20]. Этот вывод отвечает и их филогеографическим особенностям, первичные ареалы которых разобщены в степени наибольшей, чем любых других представителей рода *Carassius*.

Уровни аллозимной изменчивости исследованных видов существенно отличаются. Так, у карася золотого полиморфными оказались только два локуса (*Gpi-1*, *Gpi-2*) (табл. 1). Доля полиморфных локусов ($P_{1\%}$) для двух выборок оказалась порядка 0,075, а ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) в среднем составила 0,02, что отвечает вельма умеренному уровню биохимического полиморфизма костистых рыб [21]. В противоположность популяциям карася золотого у карася китайского оказался необычайно высокой процент полиморфных локусов, в зависимости от выборки 40–50%, значения наблюдаемой (H_{obs}) и ожидаемой (H_{exp}) гетерозиготностей соответствовали друг другу (табл.) и последняя в среднем составила 0,149. Высоко и стабильно полиморфными оказались локусы: *Aat-1*, *Gpi-1*, *Gpi-2*, *Es-1*, *Pt-2*, а локус *Tf* вообще оказался гипервариабельным, поскольку был представлен серией аллелей, продукты которых по подвижности переходили один в другой, что делало невозможной их четкую идентификацию, особенно при сопоставлениях разных популяций.

Известно, что ожидаемая аллозимная гетерозиготность в популяциях рыб в среднем составляет 0,045 [21], при этом у пресноводных рыб показатели генетической изменчивости несколько снижены [21]. Это значит, что уровень изменчивости аборигенного вида в два раза ниже среднего для класса, что у адвентивного вида он бо-

лее, чем в три раза выше свойственного костным рыбам, что различия в генетической гетерогенности популяций этих видов составляет более чем семь раз.

Полученные результаты интересны не только тем, что у совместно обитающих, близких по экологии и в систематическом отношении видов уровни аллозимной изменчивости отличаются в несколько раз, но и тем, что степень генетической гетерогенности у интродуцированного вида оказалась гораздо выше, чем у аборигенного. Ведь с позиции классической популяционной генетики интродукция должна сопровождаться эффектом основателя, снижающего уровень генного разнообразия в популяции. Можно согласиться, что в случае массовых и неоднократных инвазий негативное влияние эффекта основателя может быть сведено к нулю, однако многократные и массовые вселения не могут приводить к обратному — увеличению генетического разнообразия по сравнению с исходным.

Ведущим фактором существенного повышения уровня генетического разнообразия в природных популяциях является интрогрессивная гибридизация. Считается, что именно благодаря генным интрогрессиям у многих широко ареальных видов формируется необычайно высокий для диплоидных амфимиктических видов уровень генетической изменчивости [21–22]. И в данном случае очевидной причиной повышения уровня генетического разнообразия европейских популяций *S. auratus* является гибридизация, причем этот процесс может происходить на трех уровнях.

Прежде всего, гибридизация может иметь место еще в пределах исторической родины карася китайского — на

Дальнем Востоке, а, значит, в Европу были изначально завезены генетически уже гетерогенные караси, что вполне возможно. Предполагается, что в бассейне Амура, откуда в основном караси в Европу и завозились, между диплоидными и триплоидными формами карасей, судя по изменчивости мтДНК, постоянно шла и идет гибридизация [12, 18]. В результате чего популяции диплоидного вида постоянно насыщаются генетическим материалом триплоида, образованного в результате гибридизации как минимум двух родительских видов. Есть основания считать, что и между диплоидными видами дальневосточных карасей происходит интрогрессивная гибридизация, что конкретно доказано на примере *C. burgeri* и *C. cuveri*, совместно обитающих на юго-востоке Японии [4]. Все это дает основания считать, что диплоидная форма, которую обычно называют *C. auratus*, обитающая в континентальной Восточной Азии, действительно может быть гибридной формой, соответственно обладающей высоким уровнем генетического разнообразия.

Еще одной причиной повышенной гетерозиготности интродуцентов могла стать гибридизация разных видов восточноазиатских карасей или географических форм карася китайского уже в европейских водоемах. В Азии эти виды и формы в силу, например, их географического разобщения могли быть репродуктивно изолированными. Именно это обстоятельство является ключевым, поскольку интродукция рыб дальневосточного комплекса в Европу из Восточной Азии проводилась неоднократно и материал для этого брался из разных речных бассейнов.

Третьей причиной, могла стать гибридизация триплоидных форм *C. gibe-*

lio с диплоидным *C. auratus*. Для этого необходимо принять гипотезу о возможности гетерогаметного механизма воспроизводства триплоидных карасей, для чего есть целый ряд эмпирических данных [18, 30]. Очевидно, если у триплоидной самки одновременно идет мейоз и амейоз, то она будет производить гаплоидные, диплоидные и триплоидные гаметы. В этом случае при оплодотворении гаплоидными сперматозоидами гамет первых двух типов получаются диплоидные и триплоидные особи, а при репродуктивном взаимодействии с гаметами третьего типа — гиногенез, при котором будет происходить клонирование. Именно появление у триплоидных самок гибридных диплоидных особей и может быть причиной резкого повышения уровня генетического разнообразия популяций *C. auratus*.

Следует, однако, подчеркнуть, что особи далеко не каждого из описанных у европейских *C. gibelio* клонов [17] способны производить гаметы разной пloidности. Так, особи клона *C. gibelio-1* характеризуются уникальными аллелями локусов *Gpi-1* и *Aat-1*, которые никогда не встречаются у диплоидных карасей, тогда как караси клона *C. gibelio-2* по аллельному пулу не отличаются от *C. auratus*, а потому именно они могут быть теми триплоидами, которые гибридизируют с диплоидными особями, что ранее уже постулировалось [9–10, 17].

Подводя итог обсуждению причин повышенного уровня аллозимной изменчивости инвазионных популяций карася китайского в Европе можно констатировать, что все они не исключают, а скорее дополняют друг друга. Так как интрогрессивная гибридизация происходит как между диплоидными видами, так и между диплоидными и триплоидами и диплоидами, причем этот

процесс может идти как в Азии, так и Европе.

Выводы

Уровень аллозимной изменчивости в популяциях инвазионного вида *C. auratus* в водах Украины более, чем в семь раз выше, чем аборигенного *C. carassius* и более чем в три раза превышает средний уровень изменчивости популяций костистых рыб. Причиной столь необычайно высокого уровня генетической изменчивости является интрогрессивная гибридизация, которая может происходить: между *C. auratus* и другими видами этого рода; викарными формами *C. auratus*; особями *C. auratus* и отдельными биотипами *C. gibelio*, причем этот процесс может идти как в речных бассейнах Восточной Азии, так и Европы.

Список литературы

1. Shimuzu Y., Oshiro T., Sakaizumi M. Electrophoretic studies of diploid, triploid, and tetraploid forms of the Japanese silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorffi* // Jap. J. Ichthyol. — 1993. — Vol. 40, № 1. — P. 65–75.
2. Абраменко М.И., Кравченко О.В., Великоиваненко А.Е. Генетическая структура популяций в диплоидно-триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне нижнего Дона // Вопр. ихтиол. 1997. — Т. 37, № 1. — С. 62–71.
3. Luo J., Zhang Y.-P., Zhu C.L. et al. Genetic diversity in crucian carp (*Carassius auratus*) // Biochem. Genet. 1999. — Vol. 37, № 9–10. — P. 267–279.
4. Ohara K., Ariyoshi T., Sumida E., Sitizyo K., Taniguchi N. 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.
5. Zhou L., Wang Y., Gui J. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch, based on detection of RAPD molecular markers // Cytogenet. Cell Genet. — 2000. — Vol. 88. — P. 133–139.
6. 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. — P. 25–32.
7. Межжерин С.В., Лисецкий И.Л., Бабко Р.В. О происхождении триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus gibelio* // Доповіді НАН України. — 2003. — № 12. — С. 146–150.
8. Межжерин С.В., Лисецкий И.Л. Естественная гибридизация серебряного (*Carassius auratus*) и золотого (*C. carassius*) карасей: эволюционный феномен или поглощение одного вида другим? // Доповіді Національної академії наук України. — 2004. — № 9. — С. 162–166.
9. 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.
10. Межжерин С.В., Лисецкий И.Ю. Генетическая структура европейского серебряного карася *Carassius auratus* s. l. (Cyprinidae) водоемов Украины: анализ двуполых выборок // Известия РАН. Сер. биол. — 2004. — № 6. — С. 659–697.
11. Zhu H.-P., Gui J.-F. Identification of genome organization in the unusual allotetraploid form of *Carassius auratus gibelio* // Aquaculture. — 2007. — Vol. 265. — P. 109–117.
12. Брыков В.А., Апаликова О.В., Елисейкина М.Г., Ковалев М.Ю. Изменчивость митохондриальной ДНК у диплоидных и триплоидных форм серебряного карася *C. carassius auratus gibelio* // Генетика. — 2005. — Т. 41, № 6. — С. 811–816.

13. Межжерин С.В., Кокодий С.В. О полифилитичности европейского триплоидного карася *Carassius gibelio* // Доповіді НАН України. — 2006. — № 7. — С. 169–174.
14. Vetel'nik L., Paroušek I., Halaika K., Luskova V., Mendel J. Morphometric and genetic analysis of *Carassius auratus* complex from an artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic // Fish. Sci. — 2007. — Vol. 73. — P. 817–822.
15. Hdfling B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwater Biol. — 2005. — Vol. 50, Is. 3. — P. 403–417.
16. Межжерин С.В., Кокодий С.В. Диплоидно-полиплоидный комплекс *C. auratus* — *carassius* карповых рыб (Cyprinidae) в фауне Украины // Доповіді НАН України. — 2007. — № 6. — С. 162–166.
17. Межжерин С. В., Кокодий С. В. Поликлоновая структура европейских серебряных карасей *Carassius auratus* s. lato в водоемах Украины // Доповіді НАН України. — 2008. — № 7. — С. 162–169.
18. Апаликова О.В., Елисейкина М.Г., Ковалев М.Ю., Брыков В.А. Сопоставление уровней плоидности и филогенетических линий митохондриальной ДНК у серебряных карасей из популяций Дальнего Востока и Средней Азии // Генетика. — 2008. — Т. 44. № 7. — С. 1000–1008.
19. Peacock F. C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel patterns from normal human subjects // Science. — 1965. — Vol. 147. — P. 1451–1455.
20. Avise J.C., Aquadro C.F. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates // Evol. Biol. — 1982. — Vol. 15. — P. 151–185.
21. Межжерин С.В. Сравнительный анализ аллозимной изменчивости позвоночных животных // Журн. общ. биол. 1992. — Т. 53, № 4. — С. 549–556.
22. Arnold M. L. Natural hybridization and evolution // Oxford. Univ. Press. — 1996. — 232 p.
23. Gregorian L., Scripcariu A. The cytogenetic study of hybrid progeny of silver crucian (*Carassius auratus gibelio*, Bloch.) to understand its reproduction // Rev. Roum. Biol. — Biol. Anim. — 2004, — Vol. 49, № 1–2. — P. 97–104.
24. Liu S.-J., Sun Y.-D., Liu K.-K., Liu Y. Evidence of different ploidy eggs produced by diploid F2 hybrids of *Carassius auratus* × *Cyprinus carpio* // Acta Genetica Sinica. — 2006. — Vol. 3, № 4 — P. 304–311.
25. Абраменко М.И. Закономерности функционирования популяций однополудвуполого комплекса серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) Азовского бассейна // Автореф. доктора биол. наук. — Астрахань — 2008. — 49 с.

Представлена В.С. Коноваловым
Поступила 29.03.2009

РІВНІ АЛОЗИМНОЇ МІНЛИВОСТІ
АМФІМІКТИЧНИХ ВИДІВ КАРАСІВ
ЗОЛОТОГО *CARASSIUS CARASSIUS*
(L., 1758) ТА КИТАЙСЬКОГО *CARASSIUS*
AURATUS (L., 1758) В ПОПУЛЯЦІЯХ
БАСЕЙНІВ ДНІПРА
ТА СІВЕРСЬКОГО ДОНЦЯ

С. В. Межжерин, С. В. Кокодій, А. В. Куліш

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН
України, Україна, 01601, Київ,
вул. Б. Хмельницького, 15, ГСП
e-mail: mezjh@izan.kiev.ua

Співставлення рівнів аллозимної мінливості карася золотого *Carassius carassius* та карася китайського *C. auratus* було здійснено по 20 ензимним та білковим локусам. Показано, що гетерозиготність популяцій карася китайського ($H_{exp} = 0,02$) в п'ять раз вища ніж у золотого ($H_{exp} = 0,15$) і більше ніж у три рази перевищує середній рівень у кісткових риб. Результат парадоксаль-

ний, бо свідчить про підвищену генетичну гетерозиготність інвазійного виду. Причиною цієї незвичайної ситуації, ймовірно, стала гібридна природа європейських популяцій *C. auratus*, обумовлена, по-перше, інтрогрессивною гібридизацією, яка проходить як на батьківщині цього виду у Східній Азії, так і в Європі, куди були завезені географічні форми *C. auratus*, по-друге, у випадку якщо самки триплоїдного *C. gibelio* характеризуються гетерогаметністю, тоді і їх гібридизацією с самцями *C. auratus*.

Ключові слова: *Carassius*, аллозимна мінливість, гібридизація.

ALLOZYME LEVELS OF VARIABILITY
AMPHIMIKTIC GOLDEN CRUCAN CARP
CARASSIUS CARASSIUS (L., 1758)
AND CHINESE CRUCIAN CARP CARASSIUS
AURATUS (L., 1758) IN THE POPULATIONS
OF DNIEPER BASIN AND SEVERSKY
DONETS

S. V. Mezhzherin, S. V. Kokodiy, A. V. Kulish

Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of
Ukraine, Ukraine, 01601, Kiev, B.

Khmel'nitskogo str., 15 e-
mail: mezh@izan.kiev.ua

A comparison has been accomplished of the levels of allozyme variability between *Carassius carassius* and *C. auratus* concerning 20 enzyme and protein loci. It has been shown that the heterozygosity of populations of *C. auratus* ($H_{exp} = 0,02$) is five times higher than that of *C. carassius* ($H_{exp} = 0,15$) and more than twice above the average level known for Teleostei. The result is paradoxical, because it clearly demonstrates the high genetic heterogeneity of an invasive species. The hybrid nature of European populations of *C. auratus* is most likely the reason for this unusual situation due to, firstly, the introgressive hybridization taking place either in the home range of this species in Eastern Asia or in Europe, where different geographical forms of this species were brought together Secondly, the cause may be their hybridization with *C. auratus* males if, as supposed, the triploid female of *C. gibelio* is heterogametic.

Key words: *Carassius*, allozyme variability, hybridization.