

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΔΠΜΣ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΚΑΙ ΑΓΡΟΔΙΑΤΡΟΦΗ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΚΩΝ ΕΦΑΡΜΟΓΩΝ ΚΑΙ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΩΝ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΖΩΟΛΟΓΙΑΣ

ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**«Carassius gibelio: ένα ψάρι εχθρός με ιδιαίτερες αναπαραγωγικές στρατηγικές
και γρήγορη εξάπλωση.»**

ΠΑΡΑΣΚΕΥΗ Π. ΒΡΑΖΕΛΗ
ΒΙΟΛΟΓΟΣ

A.M. 206

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ: ΙΩΑΝΝΗΣ ΛΕΟΝΑΡΔΟΣ

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

	ΣΕΛΙΔΕΣ
ΕΙΣΑΓΩΓΗ	3
Τα χωροκατακτητικά είδη	3
Αντιμετώπιση του προβλήματος	6
ΣΚΟΠΟΣ	9
ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ <i>Carassius gibelio</i> (Marcus Elieser Bloch,1782)	10
ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ ΚΑΤΑΤΑΞΗ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ <i>Carassius gibelio</i> (Bloch,1782)	10
ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ <i>Carassius gibelio</i> (Bloch,1782)	11
ΓΕΩΓΡΑΦΙΚΗ ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ <i>Carassius gibelio</i> (Bloch,1782)	13
ΣΤΡΑΤΗΓΙΚΕΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ	17
Φυλετική αναπαραγωγή	17
Αφυλετική αναπαραγωγή	18
(Παρθενογένεση – Γυνογένεση – Υβριδοποίηση)	
ΓΥΝΟΓΕΝΕΣΗ	18
Η ΓΥΝΟΓΕΝΕΣΗ ΣΤΟ ΕΙΔΟΣ <i>Carassius gibelio</i> (Bloch,1782)	21
ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΕΣ ΙΔΙΑΙΤΕΡΟΤΗΤΕΣ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	22
ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΟΣ ΑΡΙΘΜΟΣ ΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΩΝ ΤΩΝ ΑΠΟΓΟΝΩΝ, ΥΣΤΕΡΑ ΑΠΟ ΔΙΑΣΤΑΥΡΩΣΕΙΣ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782) ΜΕ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΑ ΕΙΔΗ	26
ΜΙΚΡΟΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΑ	30
Β-ΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΑ	32
Τι γνωρίζουμε για τα Β-χρωμοσώματα	35
Τι δε γνωρίζουμε για τα Β-χρωμοσώματα	36
ΣΥΖΗΤΗΣΗ	37
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	40

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Τα χωροκατακτητικά είδη

Όπως είναι γνωστό, η γλωρίδα και η πανίδα της Γης εξελίχθηκαν στη διάρκεια δισεκατομμυρίων ετών. Από την άλλη, οι ωκεανοί, οι θάλασσες, τα νησιά, οι οροσειρές, οι έρημοι, ακόμη και οι μεγάλοι ποταμοί της αποτελούν φυσικά εμπόδια στη μετακίνηση των ζωικών και φυτικών ειδών. Έτσι, συμβάλλουν σημαντικά στην πλούσια βιοποικιλότητα του πλανήτη και στην ανάπτυξη ζωικών και φυτικών κοινοτήτων που θεωρούνται χαρακτηριστικές συγκεκριμένων περιοχών. Ωστόσο, σε αυτή την εξελικτική πορεία, ο Δαρβίνος μας αποκάλυψε τον τρόπο με τον οποίο τα ισχυρότερα είδη καταφέρνουν να επικρατήσουν για εκατοντάδες, χιλιάδες ή και εκατομμύρια χρόνια. Τα ζώα και τα φυτά ανέκαθεν μετακινούνταν και ταξίδευαν είτε μόνα τους είτε σε αγέλες, είτε με σπόρια, σπέρματα, προνύμφες, είτε με τη βοήθεια των ανέμων, τις βροχοπτώσεις, τη φυσική μετανάστευση κυρίως των πτηνών, τις υδάτινες επικοινωνίες και άλλες φυσικές ή ανθρωπογενείς διαδικασίες ή και τυχαία συμβάντα.

Οι πιο πάνω μετακινήσεις της ζωής, εξακολουθούν να γίνονται μεταξύ περιοχών, ηπείρων, θαλασσών, ωκεανών, λιμνών, ποταμών κ.ά. και είναι ζήτημα, τοπικών περιβαλλοντικών και οικολογικών ιδιαιτεροτήτων και συνθηκών, τα ξενικά και αλλόχθονα είδη να εγκατασταθούν, να ευδοκιμήσουν και να γίνουν τελικά αυτά κυρίαρχα (χωροκατακτητικά είδη) στο καινούργιο περιβάλλον τους. Και "από δημιουργίας κόσμου" ξενικά/ ξενόφερτα είδη απειλούσαν τη βιοποικιλότητα κάθε τόπου, ενώ σήμερα ο κίνδυνος της υποβάθμισης του φυσικού περιβάλλοντος είναι "προ των πυλών", προβληματίζοντας ειδικούς και μη ειδικούς. Εξάλλου, και η σύγχρονη κινητικότητα παρεμβαίνει στην πιο πάνω διαδικασία, φέρνοντας σε επαφή ανταγωνιστικά είδη με πρωτόγονους και τεχνητούς ρυθμούς. Έτσι, η εντατικοποίηση σε κάθε είδους μεταφορές (ειδών, υλικών, τροφίμων, ανθρώπων, ζώων και φυτών) και ταξίδια, έχει ουσιαστικά καταργήσει και τα φυσικά σύνορα σε παγκόσμια κλίμακα, φέρνοντας τα διάφορα είδη σε άμεση επαφή μεταξύ τους. Οι στεριές, τα νησιά, τα βουνά, οι πλαγιές, οι θάλασσες, οι λίμνες και τα ποτάμια που κάποτε είχαν αρκετούς πληθυσμούς από γηγενή και ενδημικά είδη ζώων, σήμερα βρίσκονται σε απειλές συρρίκνωσης ή και εξαφάνισης της ντόπιας πανίδας.

Όμως, όπως σημειώνεται από πολλούς ερευνητές, τα ιθαγενή είδη είναι ανθεκτικά στις τοπικές συνθήκες και ιδιαιτερότητες, με τις σημερινές αλλαγές, απειλές και μεταβολές, αυτά τα είδη συχνά έχουν λίγες ή μηδενικές φυσικές άμυνες, σε σχέση με τα ξενικά είδη που εισέρχονται στην περιοχή τους. Ομοίως, τα ζώα που παραμένουν υπό τον έλεγχο των «αρπακτικών» του περιβάλλοντός τους, μπορούν να αναπαραχθούν γρήγορα και να κατακλύσουν ένα καινούριο περιβάλλον, όταν απουσιάζει αυτός ο περιορισμός και ο έλεγχός τους. Πέρα από τις οικολογικές επιπτώσεις στη βιοποικιλότητα, τα ξενικά είδη έχουν επίσης κοινωνικές και οικονομικές επιπτώσεις, όπως για παράδειγμα στη γεωργία και στην παραγωγή τροφίμων, στην υγεία του ανθρώπου, στην αλιεία και σε άλλους τομείς της σύγχρονης ζωής.

Τα ξενικά χωροκατακτητικά είδη ζώων, θεωρούνται ως μία από τις μεγαλύτερες απειλές για τη βιοποικιλότητα και την οικονομία. Μεταξύ των άλλων, επιδρούν στην τοπική οικολογία με τον ανταγωνισμό τους με τα γηγενή είδη για τροφή και ενδιαίτημα, με μεταβολή της δομής των οικοσυστημάτων, με υβριδισμό με τα ιθαγενή είδη, με άμεση ή έμμεση τοξικότητα. Αποτελούν πηγή ασθενειών, μετάδοσης ιών και παρασίτων και είναι φορείς παθογόνων οργανισμών. Είναι ικανά να διαταράσσουν την επικονίαση των φυτών, να ελαττώνουν το διαθέσιμο νερό και να υποβαθμίζουν το έδαφος. Μπορούν να προκαλούν ζημίες στις υποδομές μέσω όρυξης ή του ριζικού τους συστήματος. Ορισμένα είδη έχουν προκαλέσει πτώση των αξιών αναψυχής και πολιτιστικής κληρονομιάς που συνδέονται με διάφορα αξιοθέατα τοπία και σημαντικά υδατικά οικοσυστήματα.

Υπάρχουν περιπτώσεις όπου ξενικά είδη ζώων εισήχθησαν για τη διατροφή ξένων ειδών ζώων σε μονάδες εκτροφής (φάρμες, πτηνοτροφεία δεξαμενές ιχθυοκαλλιεργειών κ.λπ.) και τα οποία έχουν διαφύγει στο περιβάλλον ή η διαφυγή τους έγινε μέσω του εμπορίου.

Τα ξενικά ή αλλόχθονα είδη, εισήχθησαν από άλλη ήπειρο και μπορεί να εγκλιματίστηκαν στα εσωτερικά νερά, με αποτέλεσμα πολλά από αυτά να αποτελούν σήμερα μόνιμα στοιχεία διαφόρων λιμνοποτάμιων συστημάτων. Σε αυτά πρέπει να προστεθεί και μια άλλη ομάδα τέτοιων ειδών, που μπορεί να οριστούν ως αλλότοπα (translocated). Αυτά ανήκουν μεν στο ελληνικό ή έστω στο ευρωπαϊκό πανιδικό σύμπλοκο αλλά μεταφέρονται από τον ένα τόπο στον άλλο μέσα στην ίδια χώρα, ή

και μεταξύ ευρωπαϊκών χωρών, ή από μια λίμνη σε μια άλλη όπου δεν υπάρχει, επειδή απλά μερικοί θεωρούν ότι είναι καλό να υπάρχει και εκεί, με πρωτοβουλία ενουκιαστών, με ή χωρίς τις εισηγήσεις υπαλλήλων ή ειδικών επιστημόνων. Τέτοια είδη είναι διάφορες φυλές κυπρίνων και τα αγριοχρυσόψαρα ή πεταλούδες.

Η δράση αυτή έχει τις ρίζες της στην αρχαιότητα και συνήθως χαρακτηρίζεται με τον όρο εμπλουτισμός, όρος που περιγράφει μόνο τις, υποτιθέμενες, θετικές πλευρές της διαδικασίας. Υπάρχουν όμως και εξαιρετικά άστοχες παρεμβάσεις, με αρνητικές πλευρές και αναπάντεχες συνέπειες, όπως είναι πιθανώς η εξάλειψη του μεγάλου γουλιανού της Βόλβης από τη μεταφορά και τον ανταγωνισμό του με το μικρόσωμο γλανίδι της Τριχωνίδας, η γενετική ρύπανση των άγριων πεστροφών του Νέστου και του Αλιάκμονα από τη διασπορά γόνου από τον Αχελώο και άλλες πολλές.

Όλα αυτά συμβαίνουν ενώ είναι γνωστό ότι στην Ελλάδα τα αυτόχθονα είδη (πρωτογενή, δευτερογενή και διάδρομα) συγκροτούν μια πολύ αξιόλογη ιχθυοπανίδα, από τις αξιολογότερες της Ευρώπης, που δεν πρέπει σε καμία περίπτωση να μπαίνει σε δοκιμασία από την εισαγωγή ανταγωνιστών ή να κινδυνεύει η γενετική της καθαρότητα. Εξαιτίας όλων αυτών, τα τελευταία χρόνια παρουσιάζονται εμφανή σημάδια υποχώρησης, γεγονός που είναι ιδιαίτερα αισθητό στα ενδημικά είδη. Είναι ουσιώδες να επαναληφθεί το αυτονόητο, ότι δηλαδή τα είδη αυτά αποτελούν εθνική κληρονομιά. Η μακροχρόνια εξέλιξη και προσαρμογή τους στα μικρά και απομονωμένα υδάτινα συστήματα της Ελλάδας τα κατέστησε συνήθως στενόοικα και περισσότερο ευπαθή. Σε ό, τι αφορά το σύνολο των γηγενών, βασικές αιτίες υποχώρησης είναι και οι διαχειριστικές αστοχίες και παρεμβάσεις που είχαν ως αποτέλεσμα την αλλοίωση των ενδιαιτημάτων.

Οι παρεμβάσεις προέρχονται κυρίως από την εμπλοκή συμφερόντων ή την επιθυμία πολιτικών για την εφαρμογή μεγάλων ιδεών που, αν και συχνά οικολογικά ατεκμηρίωτες και ενίοτε ουτοπικές, συνήθως υιοθετούνται στο πλαίσιο έργων εξυγίανσης ή ανάπτυξης, με συνέπεια την υπερκατανάλωση του νερού για διάφορες τοπικές ή εθνικές ανάγκες ή και τη ρύπανσή του. Στην ίδια λογική κινείται και η ενίσχυση της αλιείας, που συχνά γίνεται με την προσφιλή μέθοδο των ανεξέλεγκτων εμπλουτισμών με ξενικά ή αλλότοπα είδη αμφιλεγόμενης ικανότητας οικολογικής εξυγίανσης ή υποτιθέμενης μεγαλύτερης εμπορικής αξίας. Τέτοιες ενέργειες

προκαλούν συνήθως ανεπιθύμητες και συχνά μοιραίες οικολογικές διαταραχές, όπως για παράδειγμα λόγω του συνεχούς ανταγωνισμού με τα γηγενή, που ενίοτε φτάνει έως και στην εξάλειψη των τελευταίων. Αυτή η αρνητική, αν και απόλυτα ρεαλιστική, περιγραφή δεν πρέπει να αμαυρώνει την εικόνα της ιχθυοπανίδας των γλυκών νερών της Ελλάδας, που, ευτυχώς, παραμένει ακόμα θετική, αν και ο αριθμός των γηγενών ειδών που εμπίπτουν σε κάποια κατηγορία κινδύνου έχει αυξηθεί αισθητά.

Η θετική εικόνα ενισχύεται από την αυξημένη κοινωνική ευαισθησία, τη σχετικά καλύτερη γνώση, τον έλεγχο, την καθοδήγηση και τη βοήθεια σοβαρών φορέων, και συχνά και με την υποστήριξη διεθνών οργανισμών. Η θετική εικόνα ενισχύεται, επίσης, και από το γεγονός ότι οι νεότερες και πλέον ακριβείς έρευνες αποκάλυψαν πολλά νέα είδη, καθώς και ότι η βιοποικιλότητα και ιδιαίτερα ο ενδημισμός λόγω της απομόνωσης -από τον οποίο ευνοείται η Ελλάδα- έχουν, στην πραγματικότητα, μεγαλύτερα μεγέθη παγκοσμίως. Έτσι πολλά υποείδη ή γεωγραφικές φυλές σήμερα αναγνωρίζονται ως πραγματικά είδη, αυξάνοντας σημαντικά τον αριθμό και την περιβαλλοντική ποιότητα των υπόψη συστημάτων στην Ελλάδα, αλλά και τις ευθύνες.

Αντιμετώπιση του προβλήματος

Η διαρκώς αυξανόμενη αρνητική επίδραση των ξένων ειδών στα γηγενή ψάρια και στα οικοσυστήματα, έχει οδηγήσει την επιστημονική κοινότητα στο να αναπτύξει εργαλεία εκτίμησης κινδύνου για τις εισαγωγές ειδών, τις ικανότητες εγκατάστασής τους, την αναπαραγωγική τους δυνατότητα, τις απειλές στη βιοποικιλότητα και τις επιδράσεις στην οικολογία (Copp et al., 2009, Mastitsky et al., 2010). Πέρα από τα παραπάνω, στην περίπτωση ενός εδραιωμένου είδους, όπως είναι το *Carassius gibelio*, κάθε πιθανή απευθείας μέτρηση είναι καλοδεχούμενη εφόσον στοχεύει στην διατήρηση μιας σχετικής ισορροπίας των πληθυσμών. Επιλεκτικές εντατικές προσπάθειες αλίευσης τόσο στα ρηχά νερά κατά την διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου, όσο και στα βαθύτερα ύδατα των λιμνών τον υπόλοιπο καιρό έχουν προταθεί (Paschos et al., 2004). Αυτή η μέθοδος υιοθετήθηκε πρόσφατα από τους ψαράδες της λίμνης Παμβώτιδας, που εξάγουν μεγάλες ποσότητες του

Carassius gibelio στις αγορές της Ρουμανίας (τουλάχιστον 1,5 τόνος εξάγεται, σε καθημερινή βάση, από τη λίμνη Παμβώτιδα). Η ίδια πρακτική ακολουθείται και σε άλλες λίμνες της Βόρειας Ελλάδας, ο πληθυσμός του *Carassius gibelio* είναι συνεχώς αυξανόμενος, και ταυτόχρονα παρατηρείται μια δραματική μείωση όλων των υπόλοιπων εμπορικά αξιοποιήσιμων ψαριών (Perdikaris et al., 2011).

Ένα άλλο μέτρο, με οικολογικό μάλιστα προσανατολισμό, θα ήταν η εκμετάλλευση του ώριμου *Carassius gibelio* για την εξαγωγή των υποφύσεών τους, που έχει αποδειχθεί ότι διαδραματίζουν καθοριστικό ρόλο στην έπαγωγή της ωοτοκίας στα κυπρινοειδή [η δραστηριότητα και η συμβατότητα με τον κοινό κυπρίνο (Kosti et al., 1008, Perdikaris et al., 2007) και το χρυσόψαρο (Vavatsikos 2009) αποδείχθηκαν πρόσφατα].

Άλλες λύσεις, όπως το η παραγωγή ιχθυάλευρου μικρής κλίμακας, το τάισμα οικόσιτων ζώων με ζωοτροφή από ψαρια, οι ιχθυοκαλλιέργειες με σκοπό την παραγωγή φρέσκιας τροφής ψαριών (Tatterson and Windsor 2001), έχουν προταθεί. Σε κάθε περίπτωση, η βιομηχανία παραγωγής ζωοτροφών θα επωφελούνταν από αυτή την εναλλακτική πηγή πρωτεϊνών, που προς το παρόν παραμένει ανεκμετάλλευτη (π.χ. οι κατοικίδιες γάτες καταναλώνουν περισσότερο ψάρι (13,7 kg/έτος) από τον μέσο Αυστραλό άνθρωπο (11 Kg/έτος) (De Silva and Turchini 2008).

Εφόσον η ολική εξάλειψη του *Carassius gibelio* είναι πρακτικά αδύνατη μετά την εδραίωση του σε ένα οικοσύστημα και τα μέτρα μείωσής του πληθυσμού είναι αμφιλεγόμενα στις περισσότερες περιπτώσεις, οι προσπάθειες θα πρέπει να επικεντρωθούν στην αποφυγή της εισαγωγής νέων ξένων πληθυσμών σε ένα οικοσύστημα, στην αποτροπή της μετατόπισης ενός υπάρχοντος πληθυσμού από το ένα μέρος στο άλλο, και τέλος στην επανεδραίωση των γηγενών πληθυσμών ενός οικοσυστήματος. Τα πιθανά σχέδια δράσης θα πρέπει να περιλαμβάνουν το κόστος στο περιβάλλον για την προστασία των επαπειλούμενων ειδών και των οικοσυστημάτων τους. Ο δεύτερος παράγοντας που πρέπει να ληφθεί υπόψη είναι ότι οι πολιτικές που θα χρησιμοποιηθούν για την επιβολή των παραπάνω μέτρων να συνοδεύονται από επαρκείς οικονομικούς πόρους (Bobori et al., 2001). Αυστηρή επιβολή των πιο πρόσφατων νομοθεσιών, αναφορικά με την χρήση ξένων και γηγενών ειδών θα αύξανε τον έλεγχο των εισαγωγών και των μετακινήσεων των

ενσωμάτωσης των διαφορετικών πολιτικών της ΕΕ ανά τομέα (γεωργία, αλιεία, περιβάλλον) πρέπει να ενσωματωθούν σε ένα μεσοπρόθεσμο σχέδιο.

Συμπερασματικά, το *Carassius gibelio* είναι μια σοβαρή απειλή για τα γηγενή είδη, και δη τα είδη υπό εξαφάνιση του γλυκού νερού στην Ελλάδα και θα πρέπει να ληφθεί υπόψη, σε ένα ευρύτερο σχέδιο περιορισμού της εξάπλωσης και των επιπτώσεων της εισαγωγής των εισβαλλόντων ειδών στα γηγενή περιβάλλοντα. Δεν συνεπάγεται όμως ότι μια μείωση του πληθυσμού του *Carassius gibelio* θα επαναφέρει τα οικοσυστήματα στην πρότερη κατάστασή τους, όμως η παρουσία του συμβάλει στον υποβιβασμό τους. Συνεπώς, η παρουσία του *Carassius gibelio* θα πρέπει να αντιμετωπίζεται ως ένα προειδοποιητικό σημάδι αλλά και ως ένας αξιόπιστος βιοδείκτης της κατάστασης του οικοσυστήματος, ειδικά στις λίμνες της Ελλάδας.

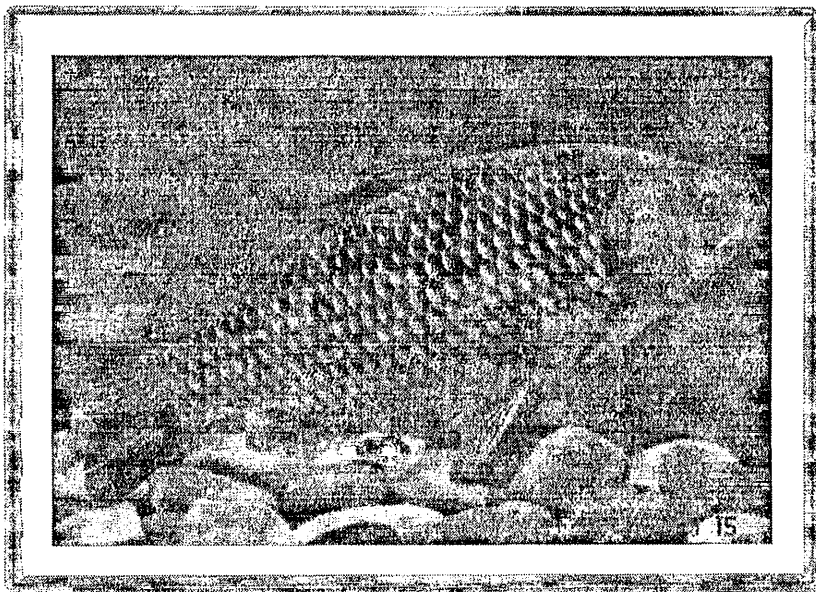
ΣΚΟΠΟΣ

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η παρουσίαση του είδους *Carassius gibelio*, η μελέτη του ιδιαίτερου τρόπου αναπαραγωγής του, που οδηγεί στην γρήγορη εξάπλωσή του και στην κυριαρχία του σε έναν βιότοπο. Επιπλέον, η παρουσίαση καρυοτύπων διαφόρων ατόμων του ίδιου είδους, με διαφορετικό αριθμό χρωμοσωμάτων και η προσπάθεια κατανόησης και ερμηνείας της ύπαρξης των επιπλέον χρωμοσωμάτων στον καθορισμό του φύλου του είδους. Τέλος, η παρουσίαση ενός πίνακα για να έχουμε μια εικόνα για το είδος *Carassius gibelio* σχετικά με τις περιοχές εμφάνισής του ανά τον κόσμο, τον αριθμό χρωμοσωμάτων (και επομένως την πλοειδία) που παρουσιάζει σε κάθε περιοχή, ορισμένα μορφολογικά χαρακτηριστικά του (μήκος, βάρος) και τον τρόπο αναπαραγωγής του στην εκάστοτε περιοχή.

ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ *Carassius gibelio* (Marcus Elieser Bloch, 1782)

Το είδος *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) ανήκει στην οικογένεια Cyprinidae στο γένος *Carassius* και είναι γνωστό με τις κοινές ονομασίες *Prussian carp*, *gibel carp* και στην Ελλάδα με την κοινή ονομασία πεταλούδα ή αγριοκυπρίνος.

Η πεταλούδα περιλαμβάνεται στα είδη εκείνα που τα τελευταία 70 χρόνια μεταφέρθηκαν σε διάφορες περιοχές της Ελλάδας. Από τα δεδομένα προκύπτει ότι εγκληματίστηκε πλήρως, δημιουργώντας αρνητικές επιδράσεις στην ιχθυοπανίδα, εξαιτίας του ανταγωνισμού της με τα υπάρχοντα είδη (Economidis et al., 2004). Απαντάται στα εσωτερικά νερά σχεδόν όλης της χώρας, από τον Έβρο μέχρι και την Κρήτη. Γενικότερα, παρουσιάζει μια ευρεία κατανομή που εκτείνεται από την Ιαπωνία και την Ευρώπη (Economidis, 1991; Kottelat, 1997), έως προσφάτως και στην Βόρεια Αμερική και τη λίμνη Alberta στον Καναδά (Erick L. et al., 2014).



Carassius gibelio

ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ ΚΑΤΑΤΑΞΗ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ *Carassius gibelio* (Bloch, 1782)

Βασίλειο: Animalia
Φύλο: Chordata

Υποφύλο:	Vertebrata
Υπερκλάση:	Gnathostomata
Κλάση:	Osteichthyes
Υποκλάση:	Actinopterygii
Υπερτάξη:	Teleostei
Τάξη:	Cypriniformes
Οικογένεια:	Cyprinidae
Γένος:	Carassius
Είδος:	<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)

ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ *Carassius gibelio* (Bloch, 1782)

Υπάρχουν διάφορες θεωρίες για την ταξινομική κατάταξη του είδους *Carassius gibelio* καθώς και για τη προέλευση του. Κάποιες από αυτές υποστηρίζουν ότι το *Carassius gibelio* είναι είτε ο άγριος τύπος του γνωστού χρυσόψαρου *Carassius auratus*, είτε ο άγριος τύπος χρυσόψαρων που προέκυψε από την εισαγωγή τους σε φυσικά οικοσυστήματα., είτε αποτέλεσμα υβριδισμού (Kottelat, 1997). Όσον αφορά την ταξινομική κατάταξη του *Carassius gibelio* ο Kottelat (1997) αναφέρει ότι υπήρχε σύγχυση μεταξύ των ερευνητών, καθώς από πολλούς θεωρούνταν είτε ως ένας άγριος τύπος του χρυσόψαρου *Carassius auratus*, αυτόχθονος ή αλλόχθονος στα Ευρωπαϊκά υδάτινα οικοσυστήματα, είτε ως αποτέλεσμα υβριδισμού. Ο Kottelat (1997) υποστηρίζει ότι το *Carassius gibelio* είναι ένα διαφορετικό αυτόχθονο είδος, της κεντρικής και ανατολικής Ευρώπης, η παρουσία του οποίου χρονολογείται πριν την εισαγωγή των χρυσόψαρων στα ευρωπαϊκά ύδατα. Οι βιβλιογραφικές αναφορές μαρτυρούν ότι το *Carassius gibelio* ήταν ήδη γνωστό και διαδεδομένο στην Κεντρική Ευρώπη από τον 17^ο – 18^ο αιώνα. Παρόλα αυτά, λόγω ασαφειών που υπάρχουν δεν μπορεί κανείς να είναι απόλυτα σίγουρα ότι όλες οι βιβλιογραφικές αναφορές εκείνης της εποχής αφορούν το *Carassius gibelio*, λόγω της ομοιότητας του με το *C. carassius*.

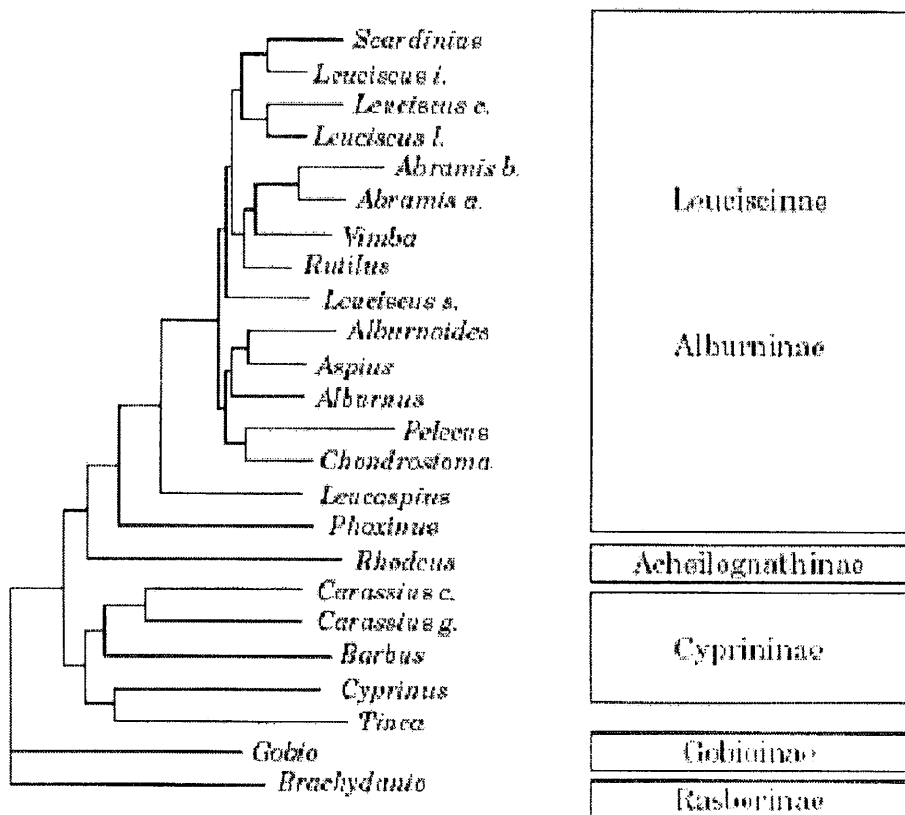
Καθώς η κατανομή του είδους περιλαμβάνει περιοχές που δεν εμφανίζονται πληθυσμοί του *Cyprinus carpio*, του *Carassius carassius* ή του εισαχθέντος *Carassius auratus* καταρρίπτεται η θεωρία περί υβριδικής προέλευσης (Kottelat,

1997). Αντίθετα επικρατεί η άποψη ότι το *Carassius gibelio* είναι γυνογενετικό τριπλοειδές είδος (Pelz, 1987).

Η συστηματική του γένους *Carassius gibelio* στη Ανατολική Ασία είναι ακόμα και σήμερα συγκεχυμένη. Ο πρόγονος του σημερινού ήμερου χρυσόψαρου εισήχθη στην Ιαπωνία από την Κίνα μεταξύ 1502 και 1748 (Okada , 1959-60). Διαθέσιμα δεδομένα δείχνουν ότι στην Ιαπωνία υπάρχουν πέντε γενετικά και μορφολογικά διακριτοί πληθυσμοί που θεωρούνται ως διακριτά είδη ή υποείδη (Teitler & Fujita, 1999; Hosoya, in Nakabo, 1994). Σήμερα τα Ευρωπαϊκά είδη μπορούν να θεωρηθούν ως είδη του ίδιου γένους (συνείδος) μόνο με το απόθεμα που εξαπλώθηκε δυτικά στην Βορειοανατολική Κίνα (Kimura et al., 1992).

Όσον αφορά τα ελληνικά εσωτερικά ύδατα η παρουσία του *Carrasius gibelio* δεν αποτελεί εξαίρεση από την υπόλοιπη Ευρώπη και είναι αποτέλεσμα εμπλουτισμού. Παρόλα αυτά οι πληροφορίες για την προέλευση και την ακριβή χρονολογία εισαγωγής των πληθυσμών είναι συγκεχυμένες. Εικάζεται ότι το είδος εισήχθη στην Ελλάδα στις αρχές της δεκαετίας του '80, και διαβιεί σε λίμνες και ποτάμια. Σύμφωνα με μαρτυρίες των ψαράδων της περιοχής το *Carassius gibelio* εμφανίζεται στη λίμνη της Καστοριάς από το 1985 και μετά. Πιθανότατα εισήχθη από τη λίμνη Κερκίνη , πληθυσμός που προέρχεται από τη Βουλγαρία. Στη λίμνη Παμβώτιδα το είδος εμφανίζεται στις αρχές της δεκαετίας του 80 χωρίς να είναι γνωστός ο τρόπος εισαγωγής του.

Στο παρακάτω σχήμα παρουσιάζεται ένα φυλογενετικό δένδρο βασισμένο στη μέγιστη ομοιότητα αλληλοενζύμων, που παρουσιάζει τις εξελικτικές σχέσεις των κυπρινοειδών της Ευρώπης και μας δείχνει ενδεικτικά τη θέση του *Carassius gibelio*, καθώς και τις εξελικτικές του αποστάσεις από τα είδη: *Rutilus ylikiensis*, *Cyprinus carpio* και *Carassius auratus* (Hanfling & Brandl, 2000).



Φυλογενετική υπόθεση για την προέλευση των κυπρινοειδών της κεντρικής Ευρώπης

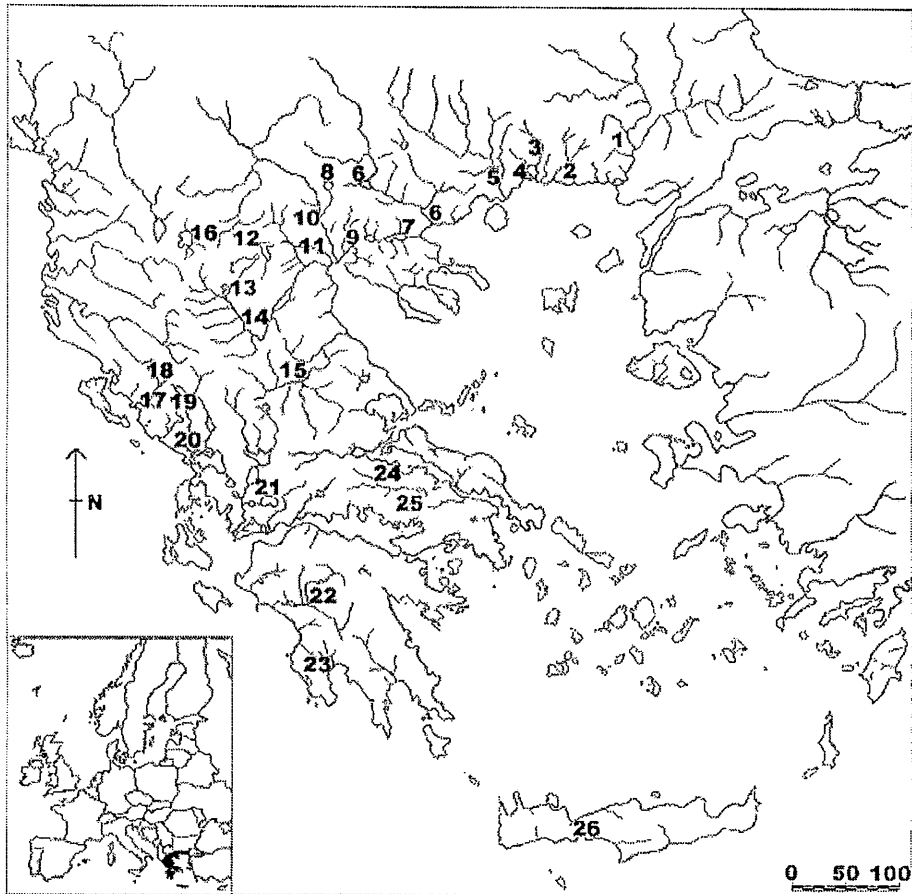
ΓΕΩΓΡΑΦΙΚΗ ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ *Carassius gibelio* (Bloch, 1782)

Ο Πρωσικός κυπρίνος ή αλλιώς πεταλούδα (*Carassius auratus gibelio*), εισήχθηκε σε λίμνες της Γερμανίας από την Ασία, πριν πολλά χρόνια, ως τροφή σαρκοφάγων ειδών. Σήμερα, έχει επεκταθεί και εκτοπίζει πολλά τοπικά είδη φυτοφάγων ψαριών, όπως τον κοινό κυπρίνο ή γριβάδι (*Cyprinus caprio*). Μπορεί επίσης να μολύνει γενετικά γηγενείς πληθυσμούς κυπρινοειδών, γιατί σχηματίζει εύκολα υβρίδια. Υπάρχουν αναφορές ότι η πεταλούδα έχει προσαρμοσθεί και ζει τα τελευταία χρόνια και σε ελαφρώς υφάλμυρα νερά λιμνοθαλασσών της Βαλτικής. Το ψάρι αυτό, εκτός του ότι καταβροχθίζει τα αυγά και τις προνύμφες των άλλων ψαριών όπως για παράδειγμα του *Leucocaspis delineratus*, είναι και φορέας του παράσιτου *Sphaerothecum destruens*. Οι ιχθυολόγοι φοβούνται μήπως επεκταθεί και σε διάφορα άλλα ευρωπαϊκά είδη, όπως στις πεστροφοκαλλιέργειες. Επίσης, αυτό το είδος συντελεί στην αύξηση του ευτροφισμού, επειδή καταναλώνει το ζωοπλαγκτόν

και έτσι διαταράσσει τις τροφικές αλυσίδες. Μέσω των ποτάμιων συστημάτων της κεντρικής Ευρώπης και του Ρήνου έφθασε το 1985 στη Γερμανία, στο Βέλγιο και στην Ολλανδία, αργότερα στην Ουγγαρία, στους ποταμούς Βόλγα και Δνεϊστερο, στην Πολωνία και το 2002 στη Β. Ιταλία, Δανία, Αγγλία, Σκανδιναβία.

Σε ορισμένες χώρες το παμφάγο αυτό είδος, σχημάτισε φυσικούς πληθυσμούς, αφού ρίχθηκε σε υγροβιότοπους από ενυδρεία. Η κατά λάθος διασπορά του γίνεται, αφού αναμειγνύεται εύκολα με εισαγόμενο γόνο άλλων επιθυμητών καλλιεργούμενων κυπρινοειδών, όπως του χορτοκυπρίνου (*Ctenopharyngodon idella*). Για τη μείωση των πληθυσμών του έχει επιχειρηθεί η βιολογική του ρύθμιση με εισαγωγές αδηφάγων, μεγάλων ψαριών όπως της τούρνας (*Esox lusius*), του γουλιανού (*Silurus glanis*) και της πέρκας (*Perca fluviatilis*). Στη βόρεια Ελλάδα έχει καταγραφεί από τη δεκαετία του '80 στον ποταμό Νέστο. Σύμφωνα με πρόσφατες έρευνες, αποτελεί μαζί με το ηλιόψαρο (*Lepomis gibbosus*) και τοκουνουπόψαρο (*Gambusia affinis*), σοβαρή απειλή για την ιχθυοπανίδα του ποταμού, όπως και για το ψάρι μπριάνα (*Barbus sp.*). Επίσης, έχει βρεθεί και στον ποταμό Αλιάκμονα, στις Πρέσπες και σε άλλες ελληνικές λίμνες.

Ειδικότερα, το *Carassius gibelio* έχει παρατηρηθεί στις εξής ελληνικές λίμνες: Βιστονίδα, Κερκίνη, Βόλβη, Κορώνια, Δοϊράνη, Βεγορίτιδα, Ζάζαρη, Πετρών, Χειμαδίτιδα, μικρή και μεγάλη Πρέσπα, Ζαραβίνα, Ζάζαρη, Καστοριάς, Παμβώτιδας, Λυσιμαχεία, Τριχωνίδα, Οζερός, Αμβρακία, Κουρνά και Υλίκη. Επίσης έχει παρατηρηθεί στους εξής ποταμούς της Ελλάδος: Έβρος, Φιλιουρής, Κομψάτος, Νέστος, Στρυμώνας, Γαλλικός, Αξιός, Λουδίας, Αλιάκμονας, Πηνειός, Καλαμάς, Λούρος, Αχελώος, Αλφειός, Πάμισος και Κηφισός. (Economidis et al., 2000, Tsoumani et al., 2006, Economou et al., 2007, Papadimitriou et al., 2010, Tsipas et al., 2009).



Εντοπισμός του *Carassius gibelio* στην Ελλάδα (Perdikaris et al., 2012)

Το είδος *Carassius gibelio* είναι βενθοπελαγικό είδος. Ζει τόσο σε σχετικά λιμνάζοντα ύδατα όσο και σε ύδατα μεγάλης ροής, ενώ προτιμά περιοχές με πυκνή υδρόβια βλάστηση και λασπώδη πυθμένα. Είναι ψάρι πολύ ανθεκτικό και εμφανίζει αντοχή σε πολύ χαμηλά επίπεδα συγκέντρωσης διαλυμένου οξυγόνου καθώς και σε αυξομειώσεις της θερμοκρασίας του ύδατος (Holcik, 1980; Muus & Dahlstrom, 1999). Πρόκειται για ένα παμφάγο είδος που χαρακτηρίζεται ως θερμόφιλο (Xie et al., 2000). Επιβιώνει με μεγάλη επιτυχία σε χαμηλές θερμοκρασίες και θεωρείται από τα πλέον ανθεκτικά είδη σε διάφορα είδη ρυπαντών.

Το *Carassius gibelio* αποτελεί τον ανατολικοευρωπαϊκό άγριο τύπο του χρυσόψαρου. Είναι ένα είδος ευρείας εξάπλωσης που είναι επικίνδυνο σε αυτόχθονους πληθυσμούς (Crivelli 1995, Kalous et al. 2004). Όμως, η σημασία του στην αλιεία είναι περιορισμένη λόγω χαμηλής εμπορικότητας. Λόγω του ότι μπορεί

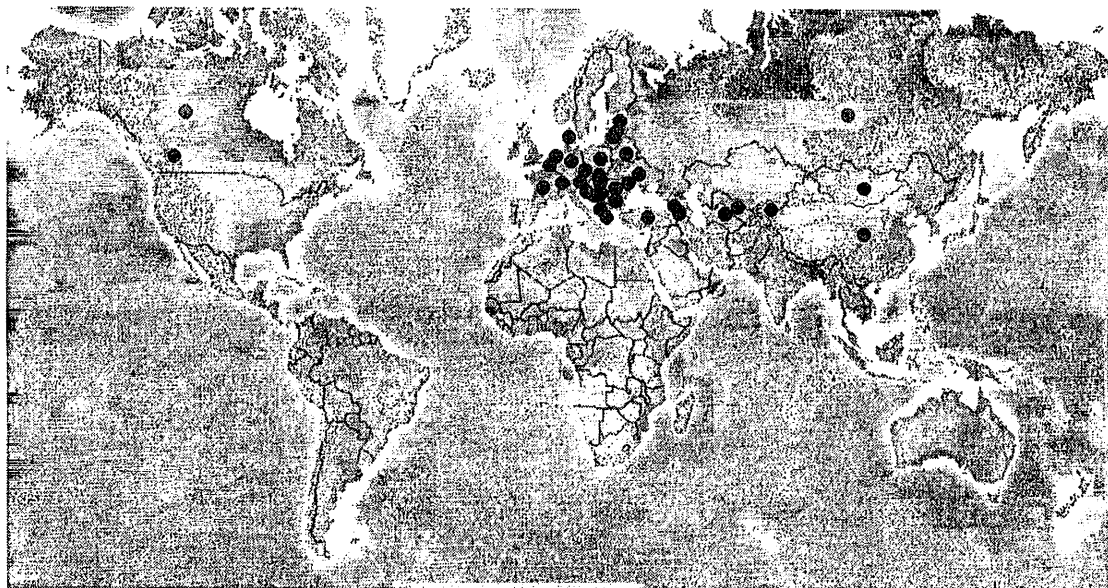
να ζήσει τόσο σε στάσιμα νερά (λίμνες, υδατοφράκτες) όσο και σε νερά με ομαλή ροή όπου υπάρχει πυκνή υδρόβια βλάστηση και μαλακός πυθμένας (χαμηλές περιοχές ποταμών, εκβολικά συστήματα), μπορεί εύκολα να αποτελέσει το κυρίαρχο είδος σε ένα οικοσύστημα.

Επιπρόσθετα, η μεγάλη εξάπλωσή του οφείλεται στην ικανότητά του να αντέχει σε χαμηλά επίπεδα οξυγόνου, στον «αναπαραγωγικό παρασιτισμό» που εμφανίζει, καθώς και στην έντονη αναπαραγωγική του δραστηριότητα. Επιπλέον, η μικρή του εμπορική αξία συμβάλλει στην δημιουργία μεγάλων πληθυσμών (Leonardos et al., 2001). Η χαμηλή εμπορευσιμότητά του οφείλεται στο ότι η σάρκα του δεν είναι εύγευστη αφενός και αφετέρου στο ότι αυτή περιέχει πολλά αγκάθια, κυρίως από τη μέση του σώματος και πίσω.

Το είδος αυτό εισήχθη από την Ασία στην Ευρώπη τον 17^ο αιώνα (Mikelsaar 1984, Bostanci et al. 2007). Μεγάλοι πληθυσμοί του είδους αναφέρθηκαν σε πολλές περιοχές συμπεριλαμβανομένης της νότιας Ρωσίας (Abramenko et al. 1997), Ελλάδας (Paschos et al. 2001) και της περιοχής του ποταμού Δούναβη (Holcik 1980). Στις ελληνικές λίμνες εισήχθη στα τέλη του 1970.

Ειδικότερα, το *Carassius gibelio* έχει παρατηρηθεί παγκοσμίως σε λίμνες των εξής χωρών: Στην Ασία έχει βρεθεί σε λίμνες της Αρμενίας, της Κίνας, της Γεωργίας, του Καζακστάν, του Κιργιστάν, της Κορέας, της Ταιβάν, της Ιαπωνίας, της Μογγολίας, της Τουρκίας, του Τουρκμενιστάν, του Ουζμπεκιστάν. Στην Ευρώπη έχει βρεθεί στις λίμνες της Αλβανίας, της Αυστρίας, της Λευκορωσίας, του Βελγίου, της Βοσνίας, της Βουλγαρίας, της Κροατίας, της Τσεχίας, της Δανίας, της Εσθονίας, της Φινλανδίας, της Γαλλίας, της Γερμανίας, της Ελλάδας, της Ουγγαρίας, της Λετονίας, της Λιθουανίας, της Μολδαβίας, της Ολλανδίας, της Πολωνίας, της Ρουμανίας, της Ρωσίας, της Σερβίας, της Σλοβακίας, της Ελβετίας και της Ουκρανίας.

Πρόσφατα, για πρώτη φορά, έχει βρεθεί και στη Βόρεια Αμερική, στη λίμνη Αλμπέρτα επαρχία του Καναδά.



Εντοπισμός του *Carassius gibelio* ανά τον κόσμο. (www.cabi.org)

ΣΤΡΑΤΗΓΙΚΕΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

Υπάρχουν δύο τύποι αναπαραγωγής στη φύση, η φυλετική και η αφυλετική αναπαραγωγή.

Φυλετική αναπαραγωγή

Στη φυλετική αναπαραγωγή έχουμε δύο είδη γαμετών: τους αρσενικούς (σπερματοζωάρια) και τους θηλυκούς (ωάρια). Η σύντηξη ενός θηλυκού και ενός αρσενικού γαμέτη κατά τη γονιμοποίηση οδηγεί στο σχηματισμό ενός διπλοειδή ζυγώτη με γενετικό υλικό που προέρχεται και από τους δύο γονείς. Η γονιμοποίηση αφενός ενεργοποιεί το ωάριο ώστε να αρχίσει το αναπτυξιακό του πρόγραμμα και αφετέρου προικίζει το νέο οργανισμό με κληρονομικές ιδιότητες του πατρικού και του μητρικού οργανισμού. Έτσι εξασφαλίζεται η γενετική ποικιλομορφία. Ωστόσο, οι οργανισμοί που χρησιμοποιούν την φυλετική αναπαραγωγή πληρώνουν ένα μεγάλο κόστος. Μειώνεται ο αριθμός των γονιδίων που μεταφέρονται στην επόμενη γενιά στο μισό (Williams, 1975), ενώ το θηλυκό είναι υποχρεωμένο να παράγει ένα ποσοστό αρσενικών (Maynard Smith, 1978) και έπειτα να ζευγαρώνει μαζί τους.

Αφυλετική αναπαραγωγή

(Παρθενογένεση – Γυνογένεση - Υβριδοποίηση)

Η αφυλετική αναπαραγωγή έχει υιοθετηθεί από όλους τους αποτελούμενους από θηλυκά πληθυσμούς στους οποίους η μείωση και η σύντηξη γενετικού υλικού είναι απύσχα. Η αφυλετική αναπαραγωγή εκδηλώνεται με την παρθενογένεση, τη γυνογένεση και την υβριδοποίηση.

Κατά την παρθενογένεση οι απόγονοι εξελίσσονται σε ενήλικα άτομα χρησιμοποιώντας μόνο τη μητρική γενετική πληροφορία. Η φυσική παρθενογένεση μπορεί να είναι αυθόρμητη ή να συμπεριλαμβάνει τη διέγερση από το σπέρμα. Σε αυτή τη περίπτωση ονομάζεται ψευδογαμία ή γυνογένεση. Στην υβριδοποίηση το αυγό γονιμοποιείται κανονικά από το σπέρμα αλλά στη συνέχεια το πατρικό γένωμα αποκλείεται από την επόμενη γενιά γαμετών. (Gui, 1989, Schlupp *et al.*, 1998)

ΓΥΝΟΓΕΝΕΣΗ

Η γυνογένεση είναι μια ειδική μορφή της σεξουαλικής αναπαραγωγής στην οποία η γονιμοποίηση είναι αναγκαία, αλλά το σπερματοζώαριο δεν συμμετέχει στο σχηματισμό του ωαρίου γενετικά. Το έμβρυο αναπτύσσεται γυνογενετικά σε βάρος του πυρήνα του ωαρίου μόνο. Κατά συνέπεια, οι απόγονοι είναι όλοι γυνογενετικοί δηλαδή πανομοιότυποι με την μητέρα τους. Τα θηλυκά σε αυτό το είδος αναπαραγωγής ζευγαρώνουν με αρσενικά του ίδιου είδους ή συγγενικών ειδών.

Η γυνογένεση δεν μπορεί να θεωρηθεί ως μια γονιμοποίηση η οποία χαρακτηρίζεται από αμφίμιξη. Δεν είναι η ίδια με την παρθενογένεση. Όπως έγραψε ο Brachet (1917) η γυνογένεση ήταν μια γέφυρα που χτίστηκε από τη φύση για να συνδέει τη γονιμοποίηση με φυσική παρθενογένεση.

Η γυνογένεση ανακαλύφθηκε για πρώτη φορά σε ορισμένα είδη που ζουν ελεύθερα στη φύση όπως τα νηματώδη. Είναι τώρα γνωστό ότι υπάρχει και σε άλλα είδη όπως σκουλήκια, έντομα, ψάρια και αμφίβια. Οι περισσότερες περιπτώσεις ειδών με γυνογένεση ανακαλύφθηκαν τα τελευταία δέκα χρόνια. Η Φυσική

γυνογένεση εμφανίζεται πιο συχνά από ό, τι πιστεύεται, σε σύγκριση με την παρθενογένεση η οποία είναι εξαιρετικά σπάνια.

Αρκετές περιπτώσεις ειδών με γυνογένεση στα ψάρια είναι γνωστές και περιλαμβάνουν τα είδη: *Poecilia formosa* (Hubbs and Hubbs, 1932), *Poeciliopsis monacha-lucida*, *Monacha-lucida-occidentalis* (Climino, 1972), *Carassius auratus langsdorfii* (Kobayashi *et al.*, 1977), *Carassius auratus gibelio* (Cherfas, 1981; Jiang *et al.*, 1983), *Menidia clarkhubbsi* (Anthony and Mosier, 1982), το *Phoxinus eos-neogaeus* (Goddard *et al.*, 1998), το *Carassius auratus* (Cyprinidae) και το *Mollienesia formosa* (Cyprinodontidae)..

Κατά τη γυνογένεση τα θηλυκά άτομα για τη γονιμοποίησή τους χρησιμοποιούν σπέρμα συγγενών ειδών για να ενεργοποιηθούν τα ωάρια τους και να ξεκινήσουν οι αναπτυξιακές διαδικασίες, χωρίς όμως το γενετικό υλικό του σπέρματος να συμπεριλαμβάνεται τελικά στον απόγονο. Η γυνογένεση είναι παρόμοια με την φυλετική αναπαραγωγή γιατί παρουσιάζει εξάρτηση από το σπέρμα, αλλά διαφέρει από αυτή γιατί το πατρικό γονιδίωμα δε περιλαμβάνεται στους απογόνους.

Κατά τον Schlupp οι γυνογενετικοί οργανισμοί χωρίζονται σε αυτούς που έχουν υβριδική προέλευση και σε αυτούς που έχουν μη υβριδική καταγωγή. Οι περισσότεροι γυνογενετικοί οργανισμοί που ανήκουν στα σπονδυλωτά έχουν υβριδική καταγωγή (Beukeboom & Vrijenhoek, 1998, Vrijenhoek *et al.* 1989) και θεωρείται ότι η μετάβαση από τη φυλετική στη γυνογενετική αναπαραγωγή έγινε αιφνίδια, δηλαδή σε ένα εξελικτικό βήμα. Δύο σενάρια για την εξέλιξη της γυνογένεσης με υβριδική καταγωγή θεωρούνται πιθανά:

- Το πρώτο υποστηρίζει ότι πολλαπλές εξελικτικές αλλαγές συνέβησαν ταυτόχρονα, με σημαντικότερα γεγονότα την διατάραξη της μείωσης και την απόρριψη του δεύτερου φύλου.
- Το δεύτερο σενάριο θεωρεί ότι η μετάβαση από τη φυλετική αναπαραγωγή στη γυνογενετική έγινε με προοδευτικές αλλαγές.

Οι γυνογενετικοί οργανισμοί που δεν έχουν υβριδική καταγωγή θεωρείται ότι είναι οι ασπόνδυλοι. Σ' αυτή τη περίπτωση η ανάδειξη της πλοειδείας μέσω της

αυτοπολυπλοειδίας οδήγησε στο σχηματισμό τριπλοειδών ατόμων και στη γυνογενετική αναπαραγωγή. Το μοναδικό σπονδυλωτό μη υβριδικής καταγωγής που αναπαράγεται γυνογενετικά είναι το είδος *Carassius auratus gibelio*.

Η γυνογενετική αναπαραγωγή προσφέρει πολύ σημαντικά οφέλη στον οργανισμό και επιτρέπει στη πλειονότητα του πληθυσμού να αποτελείται από θηλυκά άτομα τα οποία αφοσιώνονται αποκλειστικά στη παραγωγή των αυγών (Paschos *et al.* 2004). Παρ' όλα αυτά η αφυλετική αναπαραγωγή έχει και ένα μεγάλο κόστος. Κατά τη διάρκεια των γενεών η απουσία ανασυνδυασμού του γενετικού υλικού, οδηγεί στη συσσώρευση επικίνδυνων μεταλλάξεων στους απογόνους (Muller, 1964, Williams, 1975) και στη δυσκολία προσαρμογής του οργανισμού σε ακραίες συνθήκες του περιβάλλοντος.

Στην περίπτωση που το ετερόλογο σπέρμα, εκτός από την ενεργοποίηση του ωαρίου, συμβάλει και στο φαινότυπο, τότε η γυνογένεση αναφέρεται σαν αλλογυνογένεση (Jiang *et al.* 1983). Σε αυτή την περίπτωση δε συμβαίνει πραγματική μείωση και τα πατρικά χρωμοσώματα δεν είναι εμφανή στο γονιδίωμα του εμβρύου κάτω από οπτικό μικροσκόπιο (Ding *et al.* 1992, Ge *et al.* 1992), αλλά το ετερόλογο σπέρμα, από τους διάφορους δότες, φαίνεται να έχει βιολογικές επιδράσεις στην μορφολογία και στην ανάπτυξη των απογόνων (Zhou *et al.* 2000).

Πρόσφατα βρέθηκε ότι στο *Carassius gibelio*, κατά τη φυσική γυνογενετική αναπαραγωγή, ποσότητα πατρικού γονιδιώματος μεταφέρεται στους απογόνους (αλληλογένεση) (Fan *et al.* 1997, Yi *et al.* 2003). Η επίδραση όμως αυτή του σπέρματος στους απογόνους δεν είναι γνωστή όπως δεν είναι γνωστό τι οφέλη προσφέρει στον οργανισμό ή ακόμα αν είναι επιθυμητή.

Υπάρχουν διάφορες θεωρίες για τον τρόπο αναπαραγωγής του. Μια από αυτές, η οποία προτάθηκε από τους Zhaoting Fan και Junbao Shen το 1989, υποστηρίζει ότι τα θηλυκά παράγουν δύο τύπους αυγών: τον τύπο «G» (από το Gynogenesis) που αποτελεί το 50-90% του συνόλου των αυγών και το τύπο «B» (από το Bisexual) που αποτελεί το 10-50%.

Τα αυγά του τύπου «G» δίνουν μόνο θηλυκά άτομα είτε γονιμοποιηθούν με σπέρμα από αρσενικό *Carassius gibelio* είτε με σπέρμα από αρσενικό άλλου είδους.

Αυτό συμβαίνει γιατί δεν μπορούν να ολοκληρώσουν τη μειωτική διαίρεση και οδηγούν σε γυνογενετικό διπλοειδες άτομο. Τα έμβρυα που προκύπτουν από αυτά τα αυγά δε φέρουν γενετικό υλικό από τον αρσενικό γεννήτορα και έχουν όλα sex ratio (XX).

Ο δεύτερος τύπος αυγών ή τύπος «B» υποβάλλεται κανονικά στη διαδικασία της μείωσης, γονιμοποιείται κανονικά και οδηγεί σε αρσενικούς και θηλυκούς απογόνους. Οι θηλυκοί γαμέτες, όταν έρθουν σε επαφή με γαμέτες από αρσενικό άτομο, οι μισοί δίνουν θηλυκά άτομα και οι άλλοι μισοί αρσενικά. Κάποια αυγά τύπου «B» έχουν την ικανότητα να διεγείρονται από σπέρμα άλλων ειδών, να αναπτύσσονται γυνογενετικά και δίνουν όλα θηλυκά άτομα ενώ κάποια άλλα δεν έχουν αυτή την ικανότητα και είτε δίνουν απλοειδή άτομα είτε πεθαίνουν.

Ωστόσο αυτή η θεωρία αυτή δεν είναι πλέον πλήρως αποδεκτή καθώς έχει βρεθεί ποσότητα πατρικού γονιδιώματος και στους απογόνους από τους πληθυσμούς που αναπαράγονται γυνογενετικά, αλλά και από τους πληθυσμούς που αναπαράγονται φυλετικά (Cherfas 1966, Fan and Shen, 1990).

Η ΓΥΝΟΓΕΝΕΣΗ ΣΤΟ ΕΙΔΟΣ *Carassius gibelio* (Bloch, 1782)

Στη φύση το *Carassius gibelio* εμφανίζεται με δύο μορφές, τη συνήθη μορφή που έχει θηλυκά και τα αρσενικά και τη μονογενή μορφή γυνογένεσης που αποτελείται από θηλυκά μόνο. Φαίνεται να υπάρχει κάποια κανονικότητα στην κατανομή του μονογενή και του πληθυσμού με αρσενικά και θηλυκά του είδους, εντός των ορίων της φυσικής διανομής. Οι πληθυσμοί στο ανατολικό τμήμα της περιοχής είναι αμφιφυλετική, με υπεροχή των θηλυκών. Ίση αναλογία των δύο φύλων έχει καταχωρηθεί μόνο σε λίγες περιπτώσεις.

Περαιτέρω προς τα δυτικά, οι αμφιφυλετικοί πληθυσμοί δίνουν τη θέση τους σε αμιγώς σε θηλυκό πληθυσμό. Τα αρσενικά βρίσκονται σε αυτούς τους πληθυσμούς ως εξαιρέσεις και δεν περιέχουν περισσότερο από 1-3%. Οι πληθυσμοί είναι κοινή στη Δυτική Σιβηρία, τα Ουράλια και το ευρωπαϊκό τμήμα της ΕΣΣΔ.

Το *Carassius gibelio* αναπαράγεται φυλετικά όταν το σπέρμα των αρσενικών ατόμων χρησιμοποιείται για τη γονιμοποίηση. Αντιθέτως, αναπαράγεται αφυλετικά, με φυσική και αυθόρμητη γυνογένεση, χρησιμοποιώντας σπέρμα από στενά συνδεδεμένο είδος, όπως είναι άλλα είδη κυπρίνου (Xu et al, 2005). Ο πληθυσμός του αποτελείται από δύο φύλα, με το θηλυκό να αποτελεί την πλειοψηφία και το αρσενικό τη μειοψηφία (περίπου 20%), σε φυσικά ύδατα, ενώ άλλοι γυνογενετικά αναπαραγόμενοι οργανισμοί αποτελούνται μόνο από θηλυκά άτομα (Zhou et al., 2000).

ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΕΣ ΙΔΙΑΙΤΕΡΟΤΗΤΕΣ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ *Carassius gibelio* (Bloch, 1782)

Το *Carassius gibelio* επιδεικνύει ταχεία ανάπτυξη κατά τα 2-3 πρώτα χρόνια της ζωής του, η οποία επιβραδύνεται όταν το ψάρι φτάσει στην ενηλικίωσή του (Leonardos et al., 2001, 2008b). Στις συνθήκες που επικρατούν στον Ελλαδικό χώρο το ψάρι ωριμάζει κατά τη διάρκεια του 2^{ου} χρόνου της ζωής του, από τον Μάρτιο έως το τέλος Ιουλίου στις νότιες περιοχές της χώρας, και η μέγιστη καταγεγραμμένη ηλικία είναι 6 χρόνια στις λίμνες Λυσιμαχία και Χυμαδίτιδα (Leonardos et al., 2001, 2008b). Στην περίπτωση της λίμνης Παμβώτιδας, τα νέα ψάρια προσεγγίζουν τα ρηχά περιφερειακά ύδατα των οποίων η θερμοκρασία μεταξύ 12 έως 14^{ον} βαθμών Κελσίου (Μάρτιο – Απρίλιο) και εισέρχονται σε πιο βαθιά ύδατα όταν οι θερμοκρασίες των ρηχών υδάτων ξεπερνούν τους 14 βαθμούς Κελσίου ή πέφτουν κάτω από τους 10 βαθμούς Κελσίου (Paschos et al., 2001). Αυτή η περίοδος δεν επικαλύπτεται (ή επικαλύπτεται οριακά σύμφωνα με τον Liasko et al., 1010) με την αναπαραγωγική περίοδο του κοινού κυπρίνου (τέλος Μαΐου σε θερμοκρασία 16-18 βαθμούς Κελσίου), αλλά συμπίπτει με την παρουσία των μικρών ψαριών του *R. rapanosi* (τσιρόνι) του Αχελώου, του χρυσόψαρου και πιθανώς με το είδος προς εξαφάνιση *P. Epiroticus* (τσιμα) (Paschos et al., 2004, Liasko et al., 2010).

Η μοναδική μέθοδος αναπαραγωγής των τελεόστεων οφείλεται στη συνύπαρξη της φυλετικότητας (γονοχωριστική ή φυλετική αναπαραγωγή) και της αφυλετικότητας (αφυλετική γυνογενετική αναπαραγωγή) (Fan and Liu 1990, Fan and Shen 1990, Gui et al., 1993a, Gui 1996, 1997). Όλα τα άλλα αφυλετικά είδη

(τουλάχιστον 50 στα κατώτερα σπονδυλωτά Vrijenhoek et al., 1989) αναπαράγονται είτε φυλετικά είτε αφυλετικά (μέσω γυνογένεσης ή υβριδογένεσης) αλλά ποτέ και με τους δύο τρόπους.

Οι εμφανείς καρυότυποι παρουσιάζουν μια σχετική ποικιλία ακόμα και μέσα στα ίδια επίπεδα πλοειδίας (2n=94, 3n=141-162, 4n=200-214). Μερικοί πληθυσμοί ή βιομορφές εντοπίστηκαν νωρίς ως διπλοειδή και των δύο φύλων (Cherfas 1966). Άλλοι πληθυσμοί αποτελούνται από διπλοειδή και από έναν μειωμένο αριθμό από τετραπλοειδή και των δύο φύλων (Gui et al., 1993b), συχνά μαζί με τριπλοειδή θηλυκά και πολλοί πληθυσμοί αποτελούνται μόνο από θηλυκά τριπλοειδή γυνογενετικά άτομα ή πιο συχνά από θηλυκά τριπλοειδή αλλογυνογενετικά άτομα (Panaz et al., 1979, Zhou and Gui 2002, Flajshans et al., 2007) μαζί με τριπλοειδή και λιγότερο συχνά αλλοτετραπλοειδή αρσενικά (Liasko et al., 2010). Για παράδειγμα, στην περίπτωση της λίμνης Παμβώτιδας τρεις διαφορετικοί γυνογενετικοί κλώνοι είχαν διαφορετικά μορφολογικά χαρακτηριστικά, ανάπτυξη, ηλικιακή δομή, αναλογίες αρσενικών σε κάθε κλώνο, ανομοιογένεια, διαφορετικός χρόνος αναπαραγωγής και συνολικά επικράτηση του κλώνου του πληθυσμού του *Carassius gibelio* (Moutsaki et al., 2006, Liouisia et al., 2008). Συγκεντρωτικά, τα θήλυκά βρέθηκαν να είναι τριπλοειδή (n=156, 158 ή 162) και τα αρσενικά ήταν είτε τριπλοειδή (n=156 ή 158) είτε τετραπλοειδή (n= 200-214) (Liasko et al., 2010).

Η αλλογυνογένεση, είναι μια σημαντική περίπτωση της γυνογένεσης που απαντώνται μόνο στο *Carassius gibelio* και ο βαθμός της πατρικής συνεισφοράς στους απογόνους με τριπλοειδή γονότυπο (biotype) διαφέρει σημαντικά. Έχει πειραματικά αποδειχθεί ότι τα θηλυκά τριπλοειδή χρησιμοποιούν σπέρμα άλλων ειδών όπως ο κοινός κυπρίνος, το χρυσόψαρο, το γριβάδι (*R. Rutilus*), το τσιρόνι του Αχελώου (*R.panosii*), τον χρυσοκέφαλο (*L. Idus*) και την αβραμίδα (*A.brama*) (Yu 1982, Jiang et al., 1983, Paschos et al., 2004, Luskova et al., 2010) για την ενεργοποίηση της εμβρυογένεσης (τυπική γυνογένεση). Το ετερόλογο σπέρμα θεωρούνταν πρακτικά αδύνατο να συνεισφέρει στον φαινότυπο του γυνογενετικού απογόνου (Jiang et al 1983, Zhou et al., 2000), οδηγώντας σε γεντικά πανομοιότυπους, τριπλοειδείς, αποκλειστικά θηλυκούς απογόνους (κλώνους). Παρόλα αυτά σε μερικές περιπτώσεις μικροχρωμοσώματα πατρικής προέλευσης εντοπίστηκαν πρόσφατα στους απογόνους, οδηγώντας σε φαινοτυπική ομοιότητα (Υί

et al., 2003), όπως επίσης και στο συνολικό πατρικό απλοειδές σετ χρωμοσωμάτων (Zhu and Gui 2007, Liasko et al., 2010).

Στη λίμνη Παμβώτιδα ένα μικρό ποσοστό (μικρότερο 1-4%) αρσενικών έχουν παρατηρηθεί έως τώρα (Paschos et al., 2001, Tsoumani et al., 2006, Liouisia et al., 2008, Liasko et al., 2010) τα οποία είναι τριπλοειδή και τετραπλοειδή άτομα (Liasko et al., 2010). Χαμηλά ποσοστά αρσενικών έχουν επίσης παρατηρηθεί στις λίμνες Κορώνια (6%) και Δοιράνη (7,8%) στη βόρεια Ελλάδα (Tsoumani et al., 2006), παρόμοια ποσοστά, αλλά χαμηλότερα, σε σχέση με αυτά που έχουν παρατηρηθεί έπειτα από μελέτες στην Κίνα (έως 20% αρσενικά Jiang et al 1983, Gui et al., 1997) και Ευρώπη (Luskova et al., 2010). Έχει υποθεθεί ότι η συνολική συνεισφορά του σπέρματος μέσα στο ίδιο είδος είναι συνολικά ελάχιστη (Paschos et al., 2004), παρόλο που τα αρσενικά είναι παρόντα στα μέρη που συμβαίνει η αναπαραγωγή και συμμετέχουν ενεργά στη διαδικασία της γονιμοποίησης (Liasko et al., 2010). Πειράματα ελεγχόμενης αναπαραγωγής με ομόλογο σπέρμα (για παράδειγμα από το ίδιο είδος) έδειξαν μεγάλη ποικιλία στη γονιμότητα του σπέρματος (βαθμός γονιμοποίησης) και οι απόγονοι ήταν όλοι θηλυκοί (Liasko et al., 2010).

Σε αντίθεση με το παραπάνω, προέκυψαν αρσενικοί απόγονοι από γυνογενετικά θηλυκά (με ομόλογο σπέρμα) σε κινέζικους κλώνους (Jiang et al., 1983). Συνεπώς, ο γενετικός ανασυνδιασμός (συνεισφορά ομόλογου σπέρματος) μπορεί να συμβεί (αλλογυνογένεση), παρόμοια με την γονοχωριστική αναπαραγωγή (Zou et al., 2001). Άρα, η παραγωγή γενετικά διαφορετικών απογόνων είναι δυνατή στους φυσικούς πληθυσμούς. Προφανώς, διαφορετικό ποσοστό αρσενικών και θηλυκών διατηρείται και στους απογόνους εξαιτίας της πλοειδίας (Zou et al., 2000). Εναλλακτικά, η παραγωγή τριπλοειδών αρσενικών στους απογόνους μπορεί να περιλαμβάνει μηχανισμούς προσδιορισμού του φύλου οι οποίοι σχετίζονται με το περιβάλλον (Devlin and Nagahama 2002, Liasko et al., 2010). Παρόλα αυτά, το *Carassius gibelio* είναι ικανό να εξερευνήσει μια ποικιλία από επιλογές ζευγαρώματος από την αφυλετική αναπαραγωγή (αλλογυνογένεση με τη χρήση ετερόλογου σπέρματος με ή χωρίς τη χρήση πατρικών γονιδίων), και την τυπική φυλετική αναπαραγωγή. Οι παραπάνω τρόποι ζευγαρώματος δεν αποκλείουν ο ένας τον άλλον μέσα στο ίδιο οικοσύστημα και πιθανόν για τους ίδιους κλώνους (ή ακόμη και για τα αυγά ενός μοναδικού είδους) και φαίνεται να συνυπάρχουν ομαλά. Στην

πραγματικότητα, μια διαδικασία μεταμόρφωσης από αφυλετικό σε φυλετικό πληθυσμό έχει παρατηρηθεί στην περίπτωση του πληθυσμού του *Carassius gibelio* στον ποταμό Dyje-Morava της Τσεχίας (Luskova et al., 2010), από 0% το 1990 σε περίπου 29% το 2004 και την ίδια περίοδο παρατηρήθηκαν περισσότερα διπλοειδή. Τα πλεονεκτήματα αυτής της δυαδικότητας είναι σημαντικά αφού τα καθαρά γυνογενετικά άτομα (απόγονοι) υπερτερούν ως προς τη γρήγορη ανάπτυξη και την μαζική αναπαραγωγή και ταυτόχρονα τα επιβλαβή αποτελέσματα των μεταλλάξεων αμβλύνονται και η γενετική ποικιλομορφία εξασφαλίζεται μέσω της γονοχωριστικής αναπαραγωγής και η αλλογονογενετική αναπαραγωγή μέσω των διαφόρων βαθμών πατρικής συνεισφοράς.

ΠΕΡΙΟΧΗ	ΑΡΙΘΜΟΣ ΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΩΝ	ΠΗΓΗ
Λευκορωσία	94, 141	Cherfas, 1966
Πρώην Γιουγκοσλαβία	160	Vujosevic et al., 1983
Τσεχία	160 (166)	Penaz et al., 1979
Ρουμανία	98	Raicu et al., 1981
Πρώην Γιουγκοσλαβία	158	Fister & Soldatovic, 1989
Πολωνία	100, 150	Boron, 1994
Ουγγαρία	100, 148-156	Toth et al., 2005
Ελλάδα	156, 158, 162, 200-214	Liasko et al., 2010

Ενδεικτικοί αριθμοί χρωμοσωμάτων του *Carassius gibelio* που έχουν αναφερθεί ανά την Ευρώπη (για τις πρώτες 7 αναφορές η πηγή είναι: L. Kalous & M. Knytl, 2010)

ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΟΣ ΑΡΙΘΜΟΣ ΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΩΝ ΤΩΝ ΑΠΟΓΟΝΩΝ, ΥΣΤΕΡΑ ΑΠΟ ΔΙΑΣΤΑΥΡΩΣΕΙΣ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) ΜΕ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΑ ΕΙΔΗ

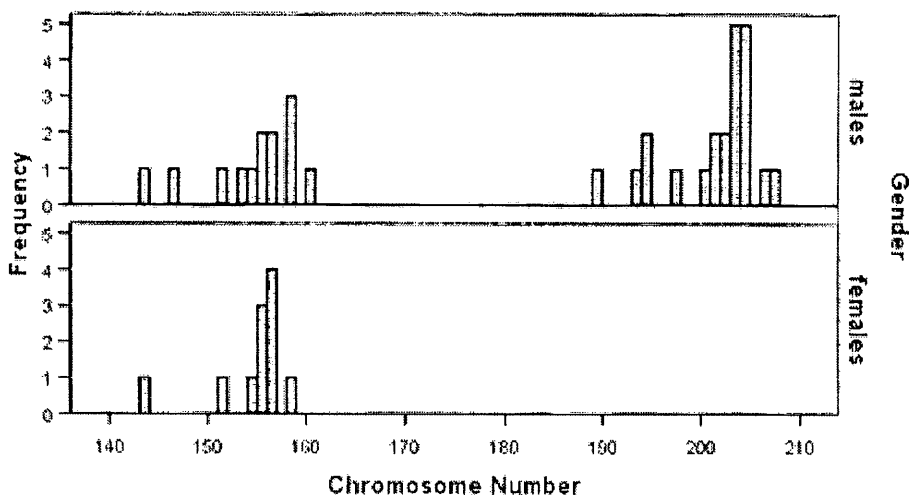
Έπειτα από έρευνα που διεξήχθη στο εργαστήριο Ζωολογίας του Τμήματος Βιολογικών Εφαρμογών του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, παρουσιάζονται τα παρακάτω αποτελέσματα.

Σε κάθε είδος είναι ουσιώδης η γνώση της επίδρασης του θηλυκού και του αρσενικού γεννήτορα στους απογόνους του. Μελέτες έχουν αποδείξει πως τόσο ο θηλυκός όσο και ο αρσενικός γεννήτορας επιδρούν στο μέγεθος και στη βιωσιμότητα των απογόνων τους. Όμως, η επίδραση του θηλυκού και του αρσενικού γεννήτορα εκδηλώνεται σε διαφορετικά οντογενετικά στάδια και επιδρά σε διαφορετικές λειτουργίες. Το είδος *Carassius gibelio* παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον καθώς αναπαράγεται γυνογενετικά, χρησιμοποιώντας ως δότες σπέρματος αρσενικά άτομα του είδους του αλλά και συγγενικών ειδών. Αν και δεν υπάρχει σύντηξη ωαρίου και σπερματοζωαρίου φαίνεται ότι το γενετικό υλικό του αρσενικού γεννήτορα επιδρά στον φαινότυπο και ίσως και στον γονότυπο των απογόνων. Επίσης το είδος παρουσιάζει πληθυσμούς διαφορετικού βαθμού πλοειδίας. Σε ένα είδος με τόσο μεγάλη ιδιαιτερότητα η γνώση της επίδρασης του θηλυκού και του αρσενικού γεννήτορα στους απογόνους αποτελεί σημαντικό στοιχείο της βιολογίας του.

Ο αριθμός των χρωμοσωμάτων που μετρήθηκε στους απογόνους από διάφορες αναπαραγωγές που έγιναν υπό εργαστηριακές συνθήκες έδειξε μια διακύμανση από 150 έως 200 χρωμοσώματα. Στα αποτελέσματα παρουσιάζεται το εύρος από αριθμούς χρωμοσωμάτων από επιλεγμένες αναπαραγωγές που έγιναν στο εργαστήριο. Ο αριθμός μερικές φορές ξεπερνά τον χαρακτηρισμό για ένα άτομο ως τετραπλοειδές. Ο αριθμός των χρωμοσωμάτων των αρσενικών γεννητόρων είναι συγκεκριμένος. Το *Carassius auratus* έχει αριθμό χρωμοσωμάτων 100 όπως και ο κυπρίνος. Το *Rutilus ylikiensis* (Economidis, 1991) έχει αριθμό χρωμοσωμάτων 50.

Ο επικρατέστερος αριθμός χρωμοσωμάτων στα θηλυκά άτομα βρέθηκε να είναι 156. Η κατανομή του αριθμού των χρωμοσωμάτων στα αρσενικά άτομα παρουσίασε δύο κορυφές στα 158 και 204 χρωμοσώματα. Τα άτομα με διαφορετικό αριθμό χρωμοσωμάτων δεν ήταν δυνατόν να διακριθούν μεταξύ τους μορφολογικά.

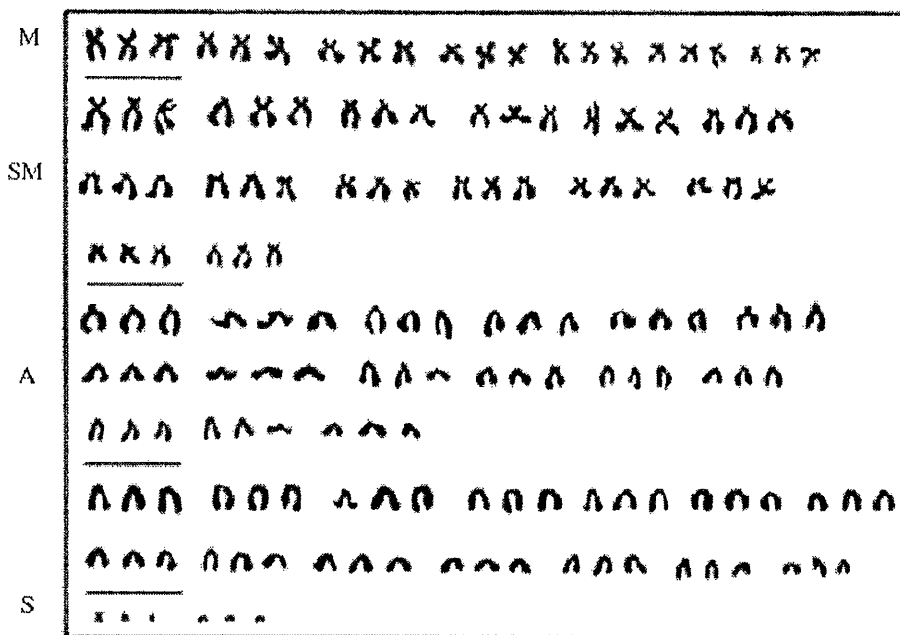
Αν θεωρήσουμε τα 100 χρωμοσώματα των περισσότερων Κυπριοειδών ως διπλοειδή μορφή, τότε τα αρσενικά του είδους *Carassius Gibelio* της Παμβώτιδας πρέπει να χαρακτηριστούν ως τριπλοειδή άτομα (156-158 χρωμοσώματα) και τετραπλοειδή (204-228 χρωμοσώματα) (Zhou and Gui, 2002). Ο επικρατέστερος αριθμός χρωμοσωμάτων σε αρσενικά και θηλυκά παρουσιάζονται παρακάτω (Liasko et al., 2010).



Κατανομή επικρατέστερου αριθμού χρωμοσωμάτων σε άτομα του *Carassius gibelio* με την χρήση του προγράμματος SPSS 15

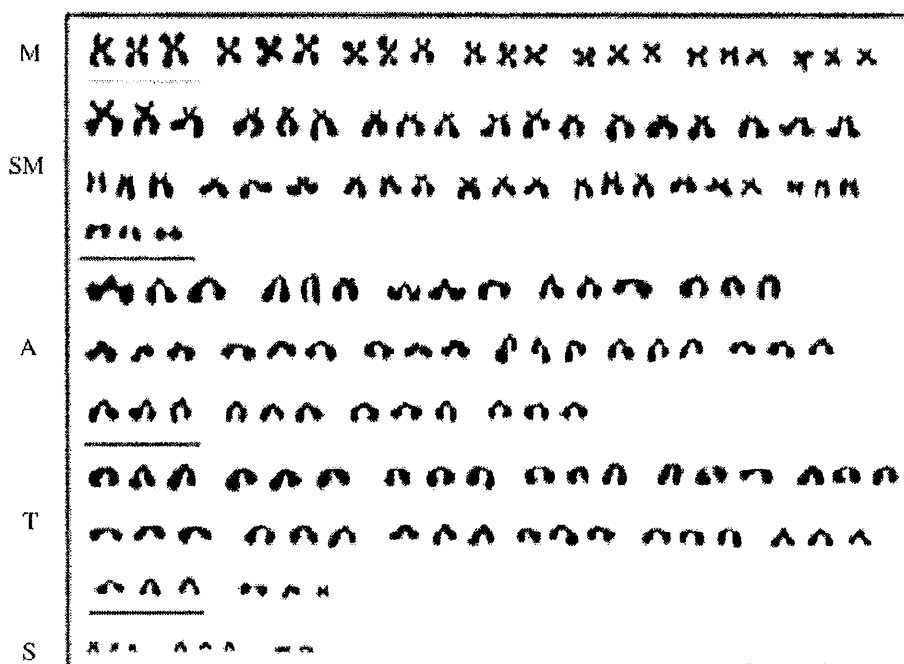
- Ο επικρατέστερος αριθμός χρωμοσωμάτων στα περισσότερα θηλυκά άτομα βρέθηκε να είναι 156 (εύρος 156-162)
- Η κατανομή του αριθμού των χρωμοσωμάτων στα αρσενικά άτομα παρουσίασε δύο κορυφές με επικρατέστερους αριθμούς 158 (εύρος 156-158) και 204 (εύρος 204-228)
- Αρσενικά διαφορετικού χρωμοσωμικού αριθμού δεν ήταν δυνατόν να διακριθούν μορφολογικά.

Παρακάτω παρουσιάζονται φωτογραφίες, καθώς και οι αντίστοιχοι καρύοτυποι, επιλεγμένων ατόμων *Carassius gibelio* από τη λίμνη Παμβώτιδα (Liasko et al., 2010).



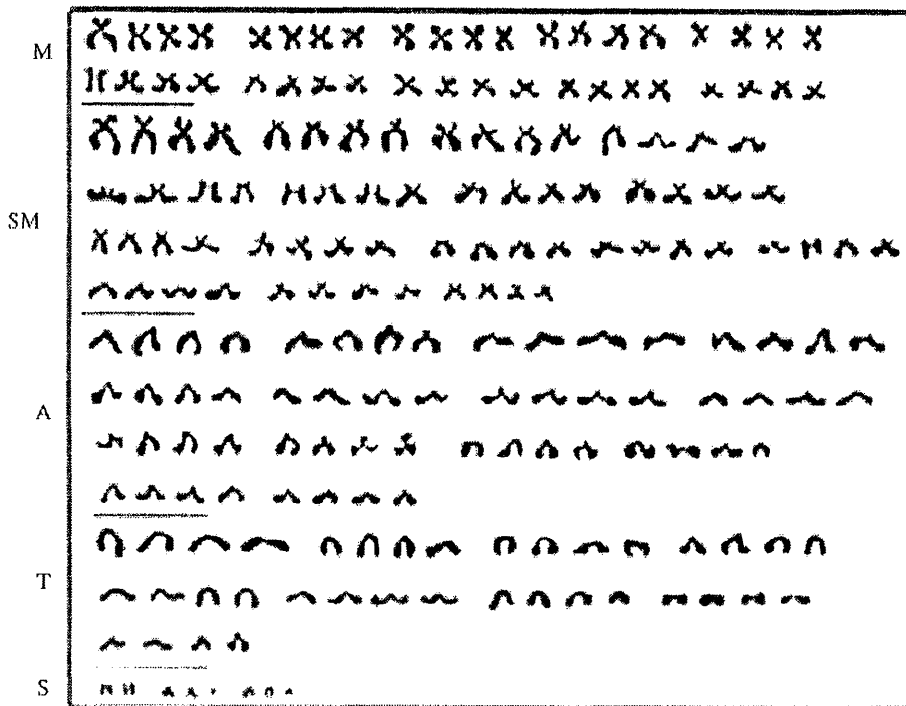
Καρυότυπος θηλυκού ατόμου με 156 χρωμοσώματα

(21 MC, 42 SMC, 45 TC, 42 AC, 6 μικρά)



Καρυότυπος αρσενικού ατόμου με 158 χρωμοσώματα,

(21 MC, 42 SMC, 45 TC, 42 AC, 8 μικρά)



Καρυότυπος αρσενικού ατόμου με 204 χρωμοσώματα

(40 MC, 64 SMC, 56 TC, 36 AC, 8 μικρά)

Σύμφωνα με τη μέχρι τώρα γνώση, οι τριπλοειδείς πληθυσμοί του *Carassius gibelio* αναπαράγονται γυνογενετικά. Πρόσφατες μελέτες (Fan et al. 1997, Yi et al. 2003) απέδειξαν ότι τμήμα του πατρικού γονιδιώματος μεταφέρεται στους απογόνους (αλληλογένεση) και δυνητικά μπορεί να επηρεάσει το φαινότυπό τους. Οι μέχρι τώρα μελέτες του πληθυσμού του *Carassius gibelio* της λίμνης Παμβώτιδας έδειξαν ότι αποτελείται κυρίως από τριπλοειδή θηλυκά άτομα, που αναπαράγονται γυνογενετικά (Paschos et al., 2004), με μικρή αναλογία αρσενικών, <3% (Liasko et al., 2007).

Επίσης το είδος παρουσιάζει πληθυσμούς διαφορετικού βαθμού πλοειδίας. Σε ένα είδος με τόσο μεγάλη ιδιαιτερότητα η γνώση της επίδρασης του θηλυκού και του αρσενικού γεννήτορα στους απογόνους αποτελεί σημαντικό στοιχείο της βιολογίας του.

Ορισμένες μελέτες έχουν δείξει ότι κατά την γυνογενετική αναπαραγωγή του *Carassius gibelio* κάποια ανταλλαγή γενετικού υλικού μπορεί να συμβεί αν το

αρσενικό άτομο είναι του ίδιου είδους (Li and Gui,2003) ή του είδους *Carassius auratus* (Toth et al., 2005).

Δεδομένου ότι ο πληθυσμός της λίμνης Παμβώτιδας είναι γυνογενετικός, ο αρσενικός γεννήτορας αναμένεται να μην επιδρά καθόλου στον απόγονο. Παρ όλα αυτά η καρυοτυπική μελέτη στους απογόνους των αναπαραγωγών έδειξε ότι τμήματα του πατρικού γονιδιώματος περνούν στους απογόνους. Έρευνα έδειξε ότι οι απόγονοι που προκύπτουν από συνδυασμούς αρσενικών γεννητόρων διαφορετικού είδους φέρουν χρωμοσώματα που υπερβαίνουν τον αριθμό του μητρικού γονιδιώματος (Liasko et al., 2010).

ΜΙΚΡΟΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΑ

Η αναπαραγωγή είναι ένα κοινό φαινόμενο στη φύση και επίσης ένα από τα πιο σημαντικά θέματα στις επιστήμες που ασχολούνται με τη ζωή, ειδικά για την εξελικτική βιολογία και τη γενετική (Graves 2008). Τα περισσότερα σπονδυλωτά είναι γονοχωριστικά και αναπαράγονται μέσω της φυλετικής αναπαραγωγής. Διαφορετικά συστήματα του προσδιορισμού του φύλου, όπως τα αρσενικά ετερογαμετικά XX/XΨ φυλετικά χρωμοσώματα και τα θηλυκά ετερογαμετικά ZZ/ZW φυλετικά χρωμοσώματα, όπως και μια πληθώρα παραλλαγών που έχουν βρεθεί (Bachtrog et al., 2014, Mei and Gui 2015).

Μαζί με την ραγδαία εξέλιξη τα γονιδιωματικής επιστήμης και των μοριακών γενετικών τεχνικών, ο ασταθής προσδιορισμός του φύλου και η γρήγορη αλλαγή των φυλετικών χρωμοσωμάτων έχουν παρατηρηθεί τόσο σε φυτά όσο και σε ζώα, πρόσφατα (Bachtrog et al., 2014, Chen et al., 2014, Cirtez et al 2014, Graves 2014, Wei and Barbash 2015). Παρόλο που ο τρόπος που τα νεοφυλετικά χρωμοσώματα έχουν εξελιχθεί (Roberts et al., 2009, Cortez et al. 2014, Viscoso and Bachtrog 2015) και ο τρόπος της φυλετικής και αφυλετικής αναπαραγωγής είναι γνωστός (Jokela et al., 2009, Zhang et al., 2015), η συσχέτιση μεταξύ της προέλευσης των φυλετικών χρωμοσωμάτων και του τρόπου μετάβασης της αναπαραγωγής από αφυλετική σε φυλετική παραμένει ασαφής, όσον αφορά τα σπονδυλωτά.

Το *Carassius gibelio* έχει μια ευρεία γεωγραφική κατανομή στην Ευρασιατική ήπειρο (Hanfling et al., 2005, Li and Gui 2008) και διαφορετικά γυνογενετικά είδη έχουν ταυτοποιηθεί με τη χρήση βιολογικών μεθόδων και γενετικών δεικτών. Εξαπλοειδή με >150 χρωμοσώματα (Zhou and Gui, 2002), το *Carassius gibelio* έχει δύο σειρές από πολυπλοειδή προέλευση στην εξελικτική του ιστορία όπως αποκαλύφθηκε πρόσφατα (Li et al., 2014b). Σε αντίθεση με άλλα φυλετικά σπονδυλωτά, το *Carassius gibelio* έχει δύο διαφορετικούς τρόπους αναπαραγωγής, την φυλετική γυνογένεση και την φυλετική αναπαραγωγή (Zhou et al., 2000b, Gui and Zhou 2010, Wang et al., 2011, Zhang et al., 2015). Ένα σπάνιο, αλλά σημαντικό, ποσοστό αρσενικών έχει παρατηρηθεί σε πολλά φυσικά οικοσυστήματα όπως στη βόρεια Ασία (Jiang et al., 2013), στη Ρωσία (Abramenko et al., 2004), στην Ελλάδα (Liasko et al., 2010) και την Κροατία (Jakovlic and Gui 2011). Έτσι το *Carassius gibelio* είναι ένα εξαιρετικό μοντέλο για την κατανόηση της προέλευσης των φυλετικών χρωμοσωμάτων και τη μετάβαση των διαφορετικών τρόπων αναπαραγωγής (Gui and Zhou 2010, Liu et al 2015).

Έπειτα από έρευνα (Xi-Yin Li et al., 2016) προέκυψαν τα εξής αποτελέσματα. Απομονώθηκε ένας αρσενικός-ειδικός δείκτης και εντοπίστηκαν αρκετά επιπλέον μικροχρωμοσώματα στα αρσενικά άτομα, τα οποία φαίνεται ότι σχετίζονται στενά με τον αρσενικό-προσδιορισμό του *Carassius gibelio*. Παράλληλα, αυτά τα επιπλέον μικροχρωμοσώματα των αρσενικών ατόμων, τα οποία έχουν κοινά χαρακτηριστικά με τα φυλετικά χρωμοσώματα ενδέχεται να παίζουν σημαντικό ρόλο στην προέλευση των φυλετικών χρωμοσωμάτων κατά τη μετάβαση από την φυλετική στην φυλετική αναπαραγωγή στο *Carassius gibelio*. Η παραπάνω διαπίστωση παρέχει σαφή στοιχεία για την κατανόηση της συσχέτισης της προέλευσης των φυλετικών χρωμοσωμάτων και την εξέλιξη της φυλετικής αναπαραγωγής.

Το μικροχρωμόσωμα είναι ένας τύπος πολύ μικρού χρωμοσώματος το οποίο αποτελεί ένα τυπικό συστατικό του καρυότυπου των πτηνών, ορισμένων ερπετών, των ψαριών και των αμφιβίων. Τα μικροχρωμοσώματα τείνουν να απουσιάζουν από τα θηλαστικά. Έχουν μέγεθος μικρότερο από 20 Mb. Τα χρωμοσώματα τα οποία είναι μεγαλύτερα από 40 Mb είναι γνωστά ως μακροχρωμοσώματα, ενώ αυτά μεταξύ 20 και 40 Mb ταξινομούνται ως ενδιάμεσα χρωμοσώματα. Τα μικροχρωμοσώματα είναι χαρακτηριστικά πολύ μικρά και συχνά κυτταρογενετικά δυσδιάκριτα στον

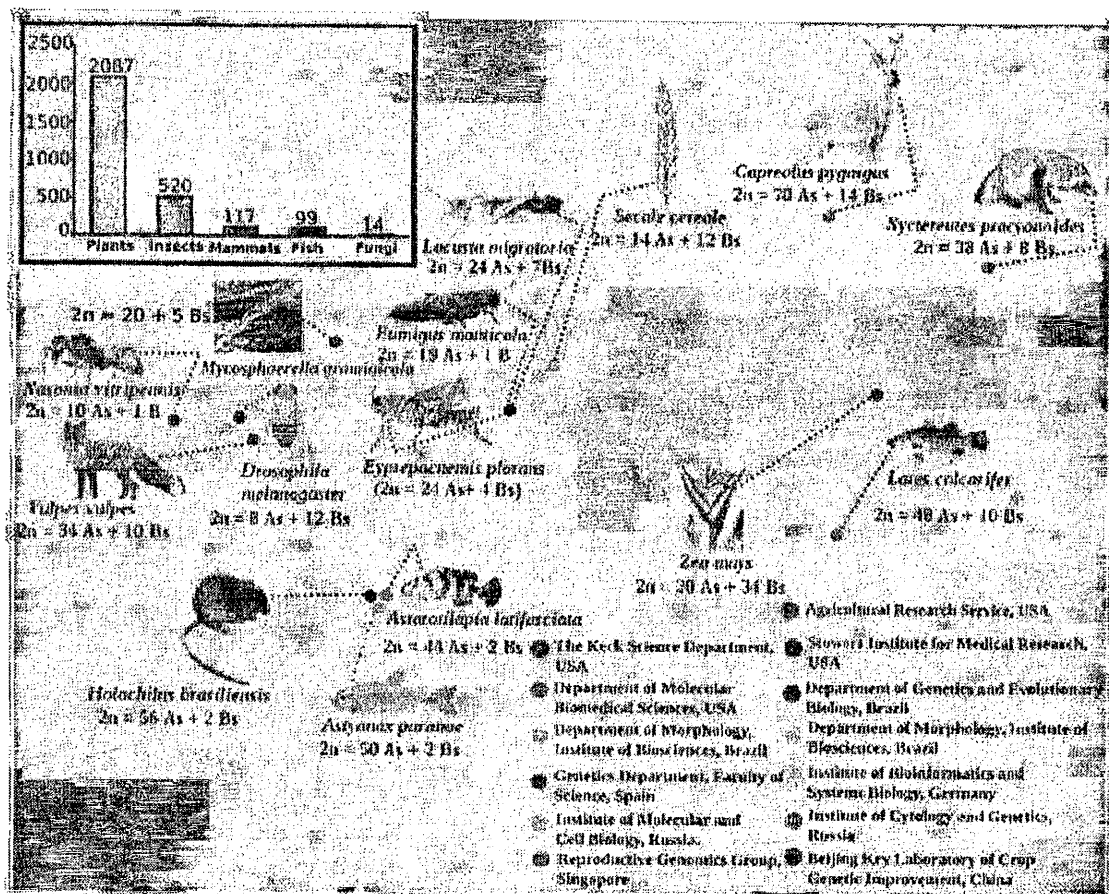
καρυότυπο. Ενώ αρχικά θεωρούνταν ασήμαντα θραύσματα χρωμοσωμάτων, σε είδη όπου έχουν μελετηθεί έχουν βρεθεί ότι είναι πλούσια σε γονίδια. Στα κοτόπουλα, τα μικροχρωμοσώματα εκτιμάται ότι περιέχουν μεταξύ 50 και 75% όλων των γονιδίων. Η παρουσία μικροχρωμοσωμάτων κάνει την ταυτοποίηση των χρωμοσωμάτων σε ένα καρυότυπο ιδιαίτερα δύσκολη. Κατά τη διάρκεια της μετάφρασης, εμφανίζονται ως 0,5-1,5 μm μικρές κουκίδες. Το μικρό τους μέγεθος και η κακή συμπύκνωση σε ετεροχρωματίνη σημαίνει ότι γενικά δεν διαθέτουν τα διαγνωστικά μοτίβα ζωνών και τις διακριτές θέσεις κεντρομερούς που χρησιμοποιούνται για την αναγνώριση χρωμοσωμάτων.

B-ΧΡΩΜΟΣΩΜΑΤΑ

Τα υπεράριθμα χρωμοσώματα ή αλλιώς B-χρωμοσώματα (Bs) είναι επιπλέον καρυοτυπικές δομές, επιπροσθέτως των A-χρωμοσωμάτων, και βρίσκονται σε μερικούς μύκητες και χιλιάδες ζώα και φυτικά είδη. Τα B-χρωμοσώματα χαρακτηρίζονται μοναδικά επειδή δεν ακολουθούν τους νόμους του Μέντελ, και αντιπροσωπεύουν ένα από τα καλύτερα παραδείγματα της γονιδιωματικής σύγκρουσης. Τις τελευταίες δεκαετίες, η γενετική τους σύνθεση, λειτουργία και εξέλιξη παρέμεινε ένα ανεπίλυτο ερώτημα, αν και έχουν γίνει μερικές επιτυχείς προσπάθειες αντιμετώπισης αυτών των φαινομένων. Μια κλασική αντίληψη που βασίζεται στην κυτταρογενετική και τη γενετική είναι ότι οι τα B-χρωμοσώματα αποτελούνται από εγωιστικό και άφθονο DNA με επαναλήψεις και τρασποζόνια, και στις περισσότερες περιπτώσεις, δεν έχουν καμία λειτουργία. Ωστόσο, πρόσφατα, η έρευνα εστιάζει σε ένα νεογέννητο πεδίο που ονομάζουμε "B-omics". Αναθεωρούμε την πρόσφατη βιβλιογραφία και προσθέτουμε νέες προοπτικές στην έρευνα B, συζητώντας τον ρόλο των νέων τεχνολογιών για να κατανοήσουμε τις μηχανιστικές προοπτικές της μοριακής εξέλιξης και της λειτουργίας των B-χρωμοσωμάτων. Η σύγχρονη άποψη δηλώνει ότι τα B-χρωμοσώματα εμπλουτίζονται με γονίδια για πολλές σημαντικές βιολογικές λειτουργίες, που συμπεριλαμβάνουν αλλά δεν περιορίζονται στο ενδιαφέρον σύνολο γονιδίων που σχετίζονται με τον κυτταρικό κύκλο και τη δομή του χρωμοσώματος (Syed Farhan Ahmad and Cesar Martins, 2019).

Επιπλέον, η παρουσία των Β-χρωμοσωμάτων θα μπορούσε να ευνοήσει τις γενωμικές αναδιατάξεις και να επηρεάσει το περιβάλλον του πυρήνα, επηρεάζοντας τη λειτουργία άλλων περιοχών χρωματίνης. Υποθέτουμε ότι τα χρωμοσώματα Β μπορεί να διαδραματίσουν μια βασική λειτουργία στην οδήγηση της μεταβίβασής τους και της συντήρησής τους μέσα στο κύτταρο, καθώς και να προσφέρουν ένα επιπλέον γονιδιωματικό πλεονέκτημα για την εξέλιξη.

Ο όρος Β-χρωμοσώματα δόθηκε για πρώτη φορά από τον Randolph το 1928 ως χαρακτηρισμός για έναν τύπο χρωμοσώματος που διέφερε από τα φυσιολογικά χρωμοσώματα, τα οποία τα ονόμασε Α-χρωμοσώματα. Αν και ο όρος Β-χρωμοσώματα εισήχθη από τον Randolph το 1928, αυτός ο χρωμοσωμικός τύπος περιγράφηκε αρχικά στο *Metapedius* το 1907, και αργότερα το 1908 για το έντομο σκόληκα φυτών *Acanthocephala* και σε κολεόπτερα έντομα *Diabrotica soror* και *D. punctata*. Εκτιμάται ότι τα Β-χρωμοσώματα εμφανίζονται σε περίπου 15% των ευκαρυωτικών ειδών και σήμερα, η μεγάλη πλειοψηφία των ειδών που είναι γνωστό ότι έχουν Β-χρωμοσώματα είναι τα φυτά. Μέχρι τον Ιανουάριο του 2019, περίπου 2087 φυτά, 744 ζώα και 14 είδη μυκήτων (δεδομένα βασισμένα στη βάση δεδομένων B-Chrom: <http://www.bchrom.csic.es/>) είναι επί του παρόντος γνωστό ότι φέρουν αυτά τα υπεράριθμα Β-χρωμοσώματα. Ο ακριβής αριθμός των ειδών που φέρουν Β-χρωμοσώματα δεν είναι γνωστός. Ο αριθμός αναμένεται να αυξηθεί αναλύοντας καρυοτύπους διαφόρων ειδών και πιστεύεται ότι υπάρχουν πιθανότατα πολλά είδη που κατέχουν Β-χρωμοσώματα ότι και παραμένουν άγνωστα προς το παρόν (Syed Farhan Ahmad and Cesar Martins, 2019).



Η παρουσία των B-χρωμοσωμάτων (Bs) σε μεγάλες ευκαρυωτικές ομάδες. Το διάγραμμα ράβδων εμφανίζει τον αριθμό των ειδών που φέρουν B-χρωμοσώματα για διάφορες κατηγορίες, που προέρχονται από τη βάση δεδομένων B-chrom (<http://www.bchrom.csic.es/>) (πηγή: Syed Farhan Ahmad and Cesar Martins, 2019).

Η προέλευση των B-χρωμοσωμάτων είναι μέχρι τώρα άγνωστη. Δύο είναι οι κύριες θεωρίες που έχουν προταθεί. Πρώτον ότι τα B-χρωμοσώματα προέρχονται από τα τυπικά A χρωμοσώματα (ενδοειδική προέλευση) και δεύτερον τα B-χρωμοσώματα προέρχονται από ξενικά χρωμοσώματα τα οποία παρουσιάζονται έπειτα από την αναπαραγωγή μεταξύ διαφορετικών ειδών (αλλοειδική προέλευση). Υπάρχουν μόνο μερικές καταγεγραμμένες περιπτώσεις που περιγράφουν την παρουσία βοηθητικών χρωμοσωμάτων (Camacho et al., 2000).

Μία δεύτερη σημαντική ερώτηση αφορά τη μοίρα των ξένων χρωμοσωμάτων στα υβρίδια μεταξύ ειδών. Η ικανότητα του γενετικού υλικού να μετακινείται μεταξύ

των ειδών μέσω της υβριδοποίησης εξαρτάται εν μέρει από τη σταθερότητα των ξένων χρωμοσωμάτων στο γενετικό/μοριακό περιβάλλον των άλλων ειδών. Ξένα χρωμοσώματα μπορεί να είναι περισσότερο ασταθή και πιο επιρρεπή στην απώλεια (Braverman et al., 1992) ή στην κατάτμισή τους, λόγω παραγόντων όπως η μειωτική και μιτωτική αστάθεια, διαφορές στην ακολουθία, αντιστροφές, μεταθέσεις κλπ (Petron et al., 1995). Συνεπώς, η κατάτμιση των ξένων χρωμοσωμάτων είναι ένας πιθανός μηχανισμός, μέσω του οποίου η υβριδοποίηση οδηγεί στην παραγωγή νέου B-χρωμοσώματος (Mc Vean 1995), όπως για παράδειγμα συμβαίνει στο PSR (Paternal Sex Ratio) χρωμόσωμα (Mc-Allister and Werren 1997).

Τι γνωρίζουμε για τα B-χρωμοσώματα

Οι μελέτες που έχουν εκπονηθεί μέχρι σήμερα, έχουν αποκρυπτογραφήσει μερικά σκοτεινά σημεία και έχουν προκύψει μερικές εντυπωσιακές ανακαλύψεις σχετικά με τα B-χρωμοσώματα. Τα ευρήματα αυτά, σε συνδυασμό με την ολοένα αυξανόμενη βιβλιογραφία του τελευταίου αιώνα, έφεραν στην επιφάνεια μια νέα θεωρία ονόματι «B-χρωμοσωμική θεωρία», η οποία μπορεί να περιγραφεί ως εξής:

1. Κατά κανόνα, η ύπαρξη των B-χρωμοσωμάτων δεν επηρεάζει τον φαινότυπο, παρόλα αυτά, υπάρχουν μερικές εξαιρέσεις.
2. Τα B-χρωμοσώματα (Bs) δεν ζευγαρώνουν με τα A-χρωμοσώματα και δεν υπακούουν στους νόμους του Mendel.
3. Τα B-χρωμοσώματα επιβιώνουν, κατά την διάρκεια του κυτταρικού κύκλου καθοδηγούμενα, παρόλο που ο εν λόγω μοριακός μηχανισμός δεν έχει κατανοηθεί πλήρως ακόμη.
4. Τα B-χρωμοσώματα, γενικώς, περιέχουν υψηλά ποσοστά επαναλαμβανόμενου και εγωιστικού DNA.
5. Τα B-χρωμοσώματα έχουν πολύ-χρωμοσωμική προέλευση, π.χ. προέρχονται από τις επαναλαμβανόμενες ακολουθίες, προερχόμενες από πολλαπλά A-χρωμοσώματα (As) και σε μερικές περιπτώσεις με πρόσθετο οργανιδιακό DNA.
6. Τα B-χρωμοσώματα κατέχουν χιλιάδες κατακερματισμένες γενετικές ακολουθίες και μερικά πλήρη γονίδια. Το πλήρη γονίδια θεωρούνται «βασικοί παίχτες» στην εξέλιξη των B-χρωμοσωμάτων και μπορούν κάλλιστα να επηρεάσουν διαφορετικούς φαινοτύπους.

Τι δε γνωρίζουμε για τα Β-χρωμοσώματα

Τα παραπάνω σημεία που συνθέτουν την «Β-χρωμοσωμική θεωρία» παρέχουν μια γερή βάση, μέσω της οποίας, γεννιούνται πολλές ερωτήσεις και θα απαντηθούν από μελλοντική έρευνα. Οι βασικές αρχές των εν λόγω ερωτήσεων, που διερευνώνται στις μέρες μας είναι οι εξής:

1. Μια πλήρης κατανόηση των εξελικτικών δυνάμεων που μπορεί να ενεργοποίησαν τον σχηματισμό των Β-χρωμοσωμάτων. Σύμφωνα με έρευνες που αναφέρουν τις μεταθέσεις, αντιγραφές και ανακατατάξεις ως τα κύρια γεγονότα που επέδρασαν στην εξέλιξη των Β-χρωμοσωμάτων. Ο μοριακός μηχανισμός πίσω από αυτές τις διεργασίες δεν είναι σαφής ακόμη.
2. Η μηχανική μοριακή βάση του χρωμοσώματος οδηγού. Η ανάλυση αυτή θα είναι κρίσιμη για τον κατανόηση της επιβίωσης και της συντήρησης των Β-χρωμοσωμάτων μέσα στο κύτταρο.
3. Ο ρυθμιστικός ρόλος των Β γενετικών ακολουθιών. Πρόσφατα πειράματα παρέχουν μια πρόμη ματιά στην διαδικασία με την οποία τα Β γονίδια μπορεί να επηρεάζουν το μοτίβο και το επίπεδο της έκφρασης των γονιδίων που βρίσκονται στα Α-χρωμοσώματα.
4. Μια καλύτερη εικόνα της σύνθεσης της ακολουθίας του Β-γονιδιώματος. Έχουν αναπτυχθεί στρατηγικές για να αποκαλύψουν το γονιδιωματικό τους περιεχόμενο, παρόλα αυτά μια πιο εκτενής έρευνα είναι αναγκαία. Η έρευνα αυτή μπορεί να επιτευχθεί πιθανώς με την εύρεση όλων των ακολουθιών NGS (Next Generation Sequencing- ανάλυση της αλληλουχίας του DNA όλων των γονιδίων), βασισμένες σε νέες πλατφόρμες αλληλουχιών, ακολουθούμενες από την καταγραφή του συνολικού χρωμοσώματος των Β-χρωμοσωμάτων. Επίσης, βασικές είναι οι μελέτες που αφορούν τη διαμόρφωση της χρωματίνης.

ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Για τα ψάρια με αφυλετικές μεθόδους αναπαραγωγής, όπως η γυνογένεση ή η υβριδογένεση, η ύπαρξη σπάνιων αρσενικών εντοπίστηκε έως τώρα στα είδη *Poecilia formosa* (Hubbs et al., 1959, Lamatsch et al. 2010), *Squalius alburnoides* (Sousa-Santos et al., 2007), *Phoxinuseos-neogaeus* (Goddard and Dawley 1990), *Cobitis sp.* (Vasil'ev et al., 2003) και *Misgurnus anguillicaudatus* (Itono et al., 2006). Συγκριτικά με το ελάχιστο ποσοστό των αρσενικών ψαριών που απαντάται στα παραπάνω ψάρια, στο γυνογενετικά αναπαραγόμενο είδος του *Carassius gibelio* παρατηρήθηκε ότι το ποσοστό των αρσενικών είχε διακυμάνσεις στα φυσικά οικοσυστήματα (Gui and Zhou, 2010), και έφτανε στο ασυνήθιστα υψηλό ποσοστό του 23% στους βορειοανατολικούς ασιατικούς ποταμούς (Jiang et al., 2013).

Παρόλο που οι εξελικτικές μέθοδοι και οι μηχανισμοί έχουν συζητηθεί ευρέως (Jiang et al., 2013), οι γενετικές αποδείξεις που δείχνουν την αιτία και τον τρόπο, μέσω των οποίων τα είδη κατάφεραν να παράγουν κυμαινόμενα επίπεδα αρσενικών ψαριών, παραμένουν ένα μυστήριο. Έπειτα από έρευνα, απομονώθηκε μια αλληλουχία που απαντάται μόνο στα αρσενικά άτομα από το πολυπλοϊδές *Carassius gibelio* και ταυτοποιήθηκε μια πληθώρα επιπλέον μικροχρωμοσωμάτων στα αρσενικά (Xi-Yin Li et al., 2016). Επιπλέον, αυτά τα μικροχρωμοσώματα, που αποτελούν ένα κοινό υποσύνολο των φυλετικών χρωμοσωμάτων, αποκαλύφθηκε ότι διαδραματίζουν ένα σημαντικό ρόλο στον καθορισμό του αρσενικού φύλου στο *Carassius gibelio*.

Τα μικροχρωμοσώματα έχουν εντοπιστεί και σε άλλα ψάρια, και τα περισσότερα από αυτά τα μικροχρωμοσώματα θεωρούνταν ότι ήταν (υπεράριθμα) B-χρωμοσώματα, τα οποία φαίνεται να επηρεάζουν τον φαινότυπο των ειδών ξενιστών, ιδίως τα φυλετικά χρωμοσώματα (Schartl et al., 1995, Noleto et al., 2012). Στο *Chilomycterus spinosus* (Noleto et al., 2012) και σε έναν κλώνο του *P. formosa* (Lamatsch et al., 2000; Lamatsch et al. 2010), αποκαλύφθηκε ότι σχετίζονταν με τον καθορισμό του αρσενικού φύλου, ενώ στο *Sphoeroides spengleri*, αποκαλύφθηκε ότι σχετίζονταν με τον καθορισμό του θηλυκού φύλου (Noleto et al., 2012). Είναι ενδιαφέρον το γεγονός ότι τα επιπλέον μικροχρωμοσώματα στο αρσενικό *Carassius gibelio* περιττά στον κύκλο ζωής του ψαριού, με τον αριθμό και την μορφολογία του να αλλάζει μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους. Επίσης, αυτά τα μικροχρωμοσώματα μπορεί να χαθούν ή να ενσωματωθούν από την μια γενιά στην επόμενη, όπως

BIBΛIOΓPAΦIA

- Abramenko MI, Kravchenko OV: Chromosome mosaicism in somatic cells of fish from genus *Carassius* (Pisces: Cyprinidae). *Cytogenet Cell Genet* 81: 123 (1998).
- Abramenko, M. I., E. V. Nadtoka, M. A. Makhotkin, O. V. Kravchenko, and T. G. Poltavtseva, 2004 Distribution and cytogenetic features of triploid male goldfish in Azov basin. *Ontogenez* 35:375–386.
- Bachtrog, D., J. E. Mank, C. L. Peichel, M. Kirkpatrick, S. P. Otto et al., 2014 Sex determination: why so many ways of doing it? *PLoS Biol.* 12: e1001899.
- Bauerly, E.; Hughes, S.E.; Vietti, D.R.; Miller, D.E.; McDowell, W.; Hawley, R.S. Discovery of supernumerary B chromosomes in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 2014, 196, 1007–1016
- Beukeboom L.W. and R. C. Vrijenhoek, Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis, *Journal of Evolutionary Biology*, 1998
- Bobori DC, Economidis PS, Maurakis EG (2001) Freshwater fish habitat science and management in Greece. *Aquat Ecosyst Health* 4:381–391
- Bostanci D., Polat N., and Akyurek M., Some biological aspects of the Prussian Carp, *Carassius gibelio* Bloch, 1782 inhabiting in Egirdir Lake. *International Journal of Natural and Engineering Sciences*, 2007
- Braverman, J., B. Goni, and H. A. Orr. 1992. Loss of paternal chromosome causes developmental anomalies among *Drosophila* hybrids. *Heredity* 69:416–422.
- Camacho, J.P.M, Sharbel, T.F, Beukeboom, L.W, B-chromosome evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci* 2000
- Camacho, J. P. M., 2005 B chromosomes, pp. 224–286 in *The Evolution of the Genome*, edited by T. R. Gregory. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Chen, S., G. Zhang, C. Shao, Q. Huang, G. Liu et al., 2014 Whole-genome sequence of a flatfish provides insights into ZW sex chromosome evolution and adaptation to a benthic lifestyle. *Nat. Genet.* 46: 253–260.
- Cortez, D., R. Marin, D. Toledo-Flores, L. Froidevaux, A. Liechti et al., 2014 Origins and functional evolution of Y chromosomes across mammals. *Nature* 508: 488–493.
- Cherfas N.: Natural triploidy in females of the unisexual form of the goldfish (*Carassius auratus gibelio*, Bloch). *Genetika*: 2(5)/16-24, 1966.
- Copp GH, Vilizzi L, Mumford J, Fenwick GV, Godard MJ, Gozlan RE (2009) Calibration of FISK, an invasiveness screening tool for nonnative freshwater fishes. *Risk Anal* 29:457–467
- Crivelli, A., 1995. Are fish introductions a threat to endemic freshwater fishes in the northern Mediterranean region? *Biological Conservation* 72: 311–319.

- De Silva S, Turchini G (2008) Towards understanding the impacts of the pet food industry on world fish and seafood supplies. *J Agr Environ Ethic* 21:459–467
- Devlin RH, Nagahama Y (2002) Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological and environmental influences. *Aquaculture* 208:191–364
- Ding, J., Xie, Y., Jiang, Y., Shan, S.,: The analysis of heterologous genetic materials in allogynogenetic crucian carp and its artificial hybrids. *Acta Hydrobiologiae Sinica* 17 (1), 22-26, 1993
- Economidis P.S. Checklist of freshwater fishes of Greece. Recent status of threats and protection. Hellenic Society for the protection of Nature. Athens, 1-47, 1991.
- Economidis PS, Dimitriou E, Pagoni R, Michaloudi E, Natsis L (2000) Introduced and translocated fish species in the inland waters of Greece. *Fish Manag Ecol* 7:239–250
- Eric L. Elgin, Haley R. Tunna and Leland J. Jackson, First confirmed records of Prussian carp, *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) in open waters of North America, *BioInvasions Records*, 2014
- Fan L., Gui J, Ding J, Zhu L., Liang S. and Yang Z.: Cytological mechanism of the integration of heterologous genome or chromosomes in the unique gynogenetic *Carassius auratus gibelio*. *Develop.Reprod.Biol.*: 6/33-44, 1997.
- Fan Z. and Shen J.: Studies on the evolution of bisexual reproduction in Crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch). *Aquaculture*: 84/235-244, 1990.
- Fan Z, Liu G (1990) The ploidy and reproductive mechanism of crucian carp, *C. auratus gibelio*. *J Fish Biol* 36:415–419
- Flajshans M, Rodina M, Halacka K, Vetesnik L, Papousek I, Gela D, Luskova V, Lusk S (2007) Ploidy levels and reproductive patterns of *C. auratus gibelio* as revealed by means of artificial hybridization and flow cytometry. *Aquaculture* 272:S256
- Ge, W., Shan, S., Jiang, Y.,: Fertilization biology of gynogenetic crucian carp (*Carassius auratus gibelio*), with a discussion on the reproductive modes of the naturally gynogenetic crucian carp. *Acta Hydrobiol. Sinica* 16 (2), 97-100. 1992
- Goddard, K. A., and R. M. Dawley, 1990 Clonal inheritance of a diploid nuclear genome by a hybrid fresh-water minnow (*Phoxinus eos-neogaeus*, Pisces: Cyprinidae). *Evolution* 44: 1052–1065.
- Graves, J. A. M., 2008 Weird animal genomes and the evolution of vertebrate sex and sex chromosomes. *Annu. Rev. Genet.* 42:565–586.
- Graves, J. A. M., 2014. The epigenetic sole of sex and dosage compensation. *Nat. Genet.* 46: 215–217.
- Gui, J. F., and L. Zhou, 2010 Genetic basis and breeding application of clonal diversity and dual reproduction modes in polyploid *Carassius auratus gibelio*. *Sci. China Life Sci.* 53: 409–415.

- Gui, J. F., and Z. Y. Zhu, 2012 Molecular basis and genetic improvement of economically important traits in aquaculture animals. *Chin. Sci. Bull.* 57: 1751–1760.
- Gui JF (1996) An unique study system: gynogenetic fish *C. auratus gibelio*. *Sci Found China* 4:44–46
- Gui JF (1997) Retrospects and prospects of studies on the mechanism of natural gynogenesis in silver crucian carp (*C. auratus gibelio*). *Bull Natl Nat Found China* 11:11–16
- Gui JF, Liang SC, Zhu LF, Jiang YG (1993a) Discovery of two different reproductive development modes of the eggs of artificial multiple tetraploid allogynogenetic silver crucian carp. *Chin Sci Bull* 38:332–337
- Gui JF, Liang SC, Zhu LF, Jiang YG (1993b) Discovery of multiple tetraploids in artificially propagated populations of allogynogenetic silver crucian carp and their breeding potentialities. *Chin Sci Bull* 38:327–331
- Hänfling B., Bolton P., Harley M. and Carvalho G.: A molecular approach to detect hybridization between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology*: 50/403-417, 2005.
- Hänfling, B. and R. Brandl, 2000. Phylogenetics of European cyprinids: insights from allozymes. *J. Fish Biol.* 57:265-276.
- Holcik J (1980) *C. auratus* (pisces) in the Danube river. *Acta Sci Nat Brno* 14:1–43
- Houben, A., A. M. Banaei-Moghaddam, S. Klemme, and J. N. Timmis, 2014 Evolution and biology of supernumerary B chromosomes. *Cell. Mol. Life Sci.* 71: 467–478.
- Hubbs, C., G. E. Drewry, and B. Warburton, 1959 Occurrence and morphology of a phenotypic male of a gynogenetic fish. *Science* 129: 1227–1229.
- Hubbs CL, Hubbs LC., APPARENT PARTHENOGENESIS IN NATURE, IN A FORM OF FISH OF HYBRID ORIGIN. *Science*, 1932
- Itono, M., K. Morishima, T. Fujimoto, E. Bando, E. Yamahae et al., 2006 Premeiotic endomitosis produces diploid eggs in the natural clone loach, *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitiidae). *J Exp Zool A Ecol Genet Physiol* 305A: 513–523.
- Jakovlic, I., and J. F. Gui, 2011 Recent invasion and low level of divergence between diploid and triploid forms of *Carassius auratus* complex in Croatia. *Genetica* 139: 789–804.
- Jiang Y, Yu H, Chen B. and Liang S: Biological effect of heterologous sperm on gynogenetic offspring in *Carassius auratus gibelio*. *Acta Hydrobiol. Sinica*: 8/1-13, 1983.
- Jokela, J., M. F. Dybdahl, and C. M. Lively, 2009 The maintenance of sex, clonal dynamics, and host-parasite coevolution in a mixed population of sexual and asexual snails. *Am. Nat.* 174: S43–S53.
- Kaiser, V. B., and D. Bachtrog, 2010 Evolution of sex chromosomes in insects. *Annu. Rev. Genet.* 44: 91–112.

- Kalous L, Memis D, Bohlen J (2004) Finding of triploid *C. gibelio* (Bloch, 1780) (Cypriniformes, Cyprinidae), in Turkey. *Cybiu* 28:77–79
- Kagalou I, Leonardos I (2009) Typology, classification and management issues of Greek lakes: implication of the water framework directive (2000/60/EC). *Environ Monit Assess* 150:469–484
- Kosti E, Perdikaris C, Athanassopoulou F, Chantzaropoulos A, Vavatsikos M, Ergolavou A, Bithava C, Paschos I (2008) Use of Prussian carp, *C. gibelio*, pituitaries in the artificial propagation of female common carp, *C. carpio*. *Acta Ichthyol Piscat* 38:121–125
- Kottelat M. European freshwater fishes. A heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on the nomenclature and conservation. Section zoology. *Biologia, Bratislava*, vol. 52/Suppl.5/ p.p/1-271, 1997
- Lamatsch, D. K., I. Nanda, J. T. Epplen, M. Schmid, and M. Schartl, 2000 Unusual triploid males in a microchromosome-carrying clone of the Amazon molly, *Poecilia formosa*. *Cytog. C. Gen.* 91:148–156.
- Lamatsch, D. K., M. Stock, R. Fuchs, M. Dobler, R. Wackeret al., 2010 Morphology, testes development and behaviour of un-usual triploid males in microchromosome-carrying clones of *Poecilia formosa*. *J. Fish Biol.* 77: 1459–1487.
- Leonardos I, Kokkinidou A, Katharios P, Harisis C (2001) Age growth and mortality of gibel carp (*C. gibelio*, Bloch, 1873) in Lake Lysimachia (W. Greece). In: Proceedings of the 9th panhellenic conference of ichthyologists, Mesolongi, pp 137–140 (in Greek with English abstract)
- Leonardos ID, Tsikliras AC, Eleftheriou V, Cladas Y, Kagalou I, Chortatou R, Papigiotti O (2008b) Life history characteristics of an invasive cyprinid fish (*C. gibelio*) in Chimaditis Lake (northern Greece). *J Appl Ichthyol* 24:213–217
- Liasko R, Liouisia V, Vrazeli P, Papigiotti O, Chortatou R, Abatzopoulos TJ, Leonardos ID (2010) Biological traits of rare males in the population of *C. gibelio* (Actinopterygii: Cyprinidae) from Lake Pamvotis (north-west Greece). *J Fish Biol* 77:570–584
- Liouisia V, Liasko R, Koutrakis E, Leonardos ID (2008) Variation in clones of the sperm-dependent parthenogenetic *C. gibelio* (Bloch) in Lake Pamvotis (north-west Greece). *J Fish Biol* 72:310–314
- Li C. and Gui J.: Comparative studies on in vitro sperm decondensation and pronucleus formation in egg extracts between gynogenetic and bisexual fish. *Cell Res.*: 13(3)/159–169, 2003.
- Li, F. B., and J. F. Gui, 2008 Clonal diversity and genealogical relationships of gibel carp in four hatcheries. *Anim. Genet.* 39: 28–33.
- Li, X.Y., X.J.Zhang, Z.Li, W.Hong, W.Liu et al., 2014b Evolutionary history of two divergent *Dmrt1* genes reveals two rounds of polyploidy origins in gibel carp. *Mol. Phylogenet. Evol.* 78: 96–104.

- Liu, W., S. Z. Li, Z. Li, Y. Wang, X. Y. Li et al., 2015 Complete depletion of primordial germ cells in an all-female fish leads to sex-biased gene expression alteration and sterile all-male occurrence. *BMC Genomics* 16: 971.
- Lukáš KALOUS and Martin KNYTL, Karyotype diversity of the offspring resulting from reproduction experiment between diploid male and triploid female of silver Prussian carp, *Carassius gibelio* (Cyprinidae, Actinopterygii), *Folia Zool.*, 2010
- Lusková V, Lusk S, Halac̣ka K, Veteṣni'k L (2010) *C. gibelio*: the most successful invasive fish in waters of the Czech Republic. *Russ J Biol Invas* 1:176–180
- Martis, M.M.; Klemme, S.; Banaei-Moghaddam, A.M.; Blattner, F.R.; Macas, J.; Schmutzer, T.; Scholz, U.; Gundlach, H.; Wicker, T.; Šimková, H.; et al. Selfish supernumerary chromosome reveals its origin as a mosaic of host genome and organellar sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2012, 109, 13343–13346.
- Mastitsky SE, Karatayev AY, Burlakova LE, Adamovich BV (2010) Non-native fishes of Belarus: diversity, distribution, and risk classification using the fish invasiveness screening kit (FISK). *Aquat Invas* 5:103–114
- Mc Allister, B. F., and J. H. Werren. 1997. Hybrid origin of a B chromosome (PSR) in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Chromosoma* 106:243–253.
- Mc Vean G.T., Fractious chromosomes-hybrid disruption and the origin of selfish genetic elements. *Bioessays*, 1995
- Mei, J., and J. F. Gui, 2015 Genetic basis and biotechnological manipulation of sexual dimorphism and sex determination in fish. *Sci. China Life Sci.* 58: 124–136.
- Moutsaki P, Triantafyllidis A, Liasko R, Kagalou I, Abatzopoulos A, Leonardos I (2006) Genetic structure of *C. gibelio* (Bloch) population in Lake Panvotis (Greece). *J Fish Biol* 69:262–263
- Maynard Smith J.. *The Evolution of Sex*. Cambridge, UK: Cambridge Univ.Press, 1978
- Muller HJ, The relation of recombination to mutational advance. *Mutat. Res.* 1/2–9, 1964
- Muus B.J. and Dahlstrom, *Freshwater Fish*, G.E.G. gads Forlag, Denmark
- Noieto, R. B., M. R. Vicari, M. M. Cestari, and R. F. Artoni, 2012 Variable B chromosomes frequencies between males and females of two species of puffer fishes (Tetraodontiformes). *Rev. Fish Biol. Fish.* 22: 343–349.
- Palacios-Gimenez, O. M., D. A. Marti, and D. C. Cabral-de-Mello, 2015 Neo-sex chromosomes of *Ronderosia bergi*: insight into the evolution of sex chromosomes in grasshoppers. *Chromo-soma* 124: 353–365.
- Papadimitriou T, Kagalou I, Bacopoulos V, Leonardos ID (2010) Accumulation of microcystins in water and fish tissues: an estimation of risks associated with microcystins in most of the Greek Lakes. *Environ Toxicol* 25:418–427

- Paschos I, Nathanailides C., Tsoumani M., Perdikaris C., Gouva E. and Leonardos I. Intra and inter-specific mating options for gynogenetic reproduction of *Carassius gibelio* (Bloch, 1783) in lake Pamvotis (NW Greece). *Belg. J. Zool.* 134 (1)/55-60, 2004
- Paschos I, Nathanailides C, Samara A, Gouva E, Tsoumani M (2001) Presence of gibel carp (*C. auratus gibelio*) in Greek lakes: on the characteristics and controlling the population. In: Proceedings of the 10th pan-hellenic conference of ichthyologists, Greece, pp 245–248 (in Greek with English abstract)
- Pelz GR (1987) Der Gibel: *C. auratus gibelio* oder *C. auratus auratus*? *Nat Mus* 117:118–129
- Pen'áz M, Ra'b P, Prokes' M (1979) Cytological analysis, gynogenesis and early development of *C. auratus gibelio*. *Acta Sci Natur Brno* 13:3–33
- Perdikaris C, Levavi-Sivan B, Chantzarpoulos A, Nathanailides C, Gouva E, Paschos I (2007) Pituitary collection from gibel carp *C. gibelio* (Bloch, 1783) in Lake Pamvotis (NW Greece) and prospects for future use in carp reproduction. *Isr J Aquac Bamid* 59:162–167
- Perdikaris C., Ergolavou A., Gouva E., Nathanailides C., Chantzarpoulos A. and Paschos I.: *Carassius gibelio* in Greece: The dominant naturalized invader of freshwaters. *Fish Biol Fisheries*, 2011
- Petrov, D. A., J. L. Schutzman, D. A. Hartl, and E. R. Lozovskaya. 1995. Diverse transposable elements are mobilized in hybrid dysgenesis in *Drosophila virilis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 8050–8054.
- Roberts, R. B., J. R. Ser, and T. D. Kocher, 2009 Sexual conflict resolved by invasion of a novel sex determiner in lake Malawicichlid fishes. *Science* 326: 998–1001.
- Schartl, M., I. Nanda, I. Schlupp, B. Wilde, J. T. Epplen et al., 1995 Incorporation of subgenomic amounts of DNA as compensation for mutational load in a gynogenetic fish. *Nature* 373:68–71.
- Schlupp I, I Nanda, M Döbler, DK Lamatsch, JT Epplen, J Parzefall, M Schmid, M Schartl. Dispensable and indispensable genes in an ameiotic fish, the Amazon molly *Poecilia formosa*, *Cytogenetic and Genome Research*, 1998.
- Sousa-Santos, C., M. J. Collares-Pereira, and V. Almada, 2007 Fertile triploid males—an uncommon case among hybrid vertebrates. *J Exp Zool A Ecol Genet Physiol* 307A: 220–225. Saunders DL, Meeuwig JJ, Vincent CJ (2002) Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conserv Biol* 16:30–41
- Syed Farhan Ahmad and Cesar Martins. The modern view of B chromosomes under the impact of high scale omics analyses. Review at *Cells* 2019
- Tatterson IN, Windsor ML (2001) Fish silage. Ministry of agriculture, fisheries and food, torry research station note no 64 (electronic document hosted by FAO in partnership with support unit for international fisheries and aquatic research). <http://www.fao.org/wairdocs/tan/x5937e/x5937e00.htm#Contents>. Accessed 20 Dec 2010

- Toth B., Varkonyi E., Hidas A., Edvine Meleg E. and Varadi L.: Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis. *J. Fish Biology*: 66/784-797, 2005.
- Tsipas G, Tsiamis G, Vidalis K, Bourtzis K (2009) Genetic differentiation among Greek Lake populations of *C. gibelio* and *C. carpio carpio*. *Genetica* 136:491–500
- Tsoumani M, Liasko R, Moutsaki P, Kagalou I, Leonardos I (2006) Length-weight relationships of an invasive cyprinid fish (*C. gibelio*) from 12 Greek lakes in relation to their trophic states. *J Appl Ichthyol* 22:281–284
- Vasil'ev, V. P., N. V. Akimova, N. G. Emel'yanova, D. A. Pavlov, and E. D. Vasil'eva, 2003 Reproductive capacities in the polyploid males of spined loaches from the unisexual-bisexual complex, occurred in the Moscow river. *Folia Biol. (Krakow)* 51: 67–73.
- Vavatsikos M (2009) Artificial reproduction in goldfish (*Carassius auratus* L.) using gibel carp (*Carassius gibelio* Bloch, 1783) pituitaries. Dissertation, technological educational institute of Epirus (in Greek).
- Vicoso, B., and D. Bachtrog, 2015 Numerous transitions of sex chromosomes in diptera. *PLoS Biol.* 13: e1002078.
- Vrijenhoek RC, Dawley RM, Cole CJ, Bogard JP (1989) A list of known unisexual vertebrates. In: Dawley RM, Bogard JP (eds) *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum, Albany, pp 19–23.
- Wang, Z. W., H. P. Zhu, D. Wang, F. F. Jiang, W. Guo et al., 2011 A novel nucleo cytoplasmic hybrid clone formed via androgenesis in polyploid gibel carp. *BMC Res. Notes* 4: 82.
- Wei, K. H. C., and D. A. Barbash, 2015 Never settling down: frequent changes in sex chromosomes. *PLoS Biol.* 13: 6.
- Williams GC., *Sex and Evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1975
- Xi-Yin Li, Qi-Ya Zang, Jun Zhang, Li Zhou, Zhi Li, Xiao-Juan Zhang, Da Wang and Jian-Fang Gui. Extra microchromosomes play male determination role in polyploidy Gibel carp. *Genetics*, 2016
- Xie S., Y. Cui, T. Zhang, Z. Li. Seasonal patterns in feeding ecology of three small fishes in the Biandantang Lake, China, *Fish Biology*, 2000
- Yi M., Li Y., Liu J., Zhou L., Yu Q. and Gui J.: Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogynogenetic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. *Chromosome res.*: 11/665-671, 2003.
- Yoshida, K.; Terai, Y.; Mizoiri, S.; Aibara, M.; Nishihara, H.; Watanabe, M.; Kuroiwa, A.; Hirai, H.; Hirai, Y.; Matsuda, Y.; et al. B chromosomes have a functional effect on female sex determination in Lake Victoria cichlid fishes. *PLoS Genet.* 2011, 7, e1002203
- Yoshida, K., Y. Terai, S. Mizoiri, M. Aibara, H. Nishihara et al., 2010 B chromosomes have a functional effect on female sex determination in Lake Victoria cichlid fishes. *PLoS Genet.* 7:e1002203.

- Yu H (1982) A cytological observation on gynogenesis of crucian carp (*C. auratus gibelio*). *Acta Hydrobiol Sin* 7:481–487
- Zhang, J., M. Sun, L. Zhou, Z. Li, Z. Liu et al., 2015 Meiosis completion and various sperm responses lead to unisexual and sexual reproduction modes in one clone of polyploidy *Carassius gibelio*. *Sci. Rep.* 5: 10898.
- Zhou Z.Y. Cui and Y. Yang, Growth and feed utilization in two strains of gibel carp. *Carassius auratus gibelio*: paternal effects in a gynogenetic fish. *J.Applied Ichthyol.*, 2001
- Zhou L. and Gui J.: Karyotypic diversity in polyploid gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch. *Genetica*: 115/223-232, 2002.
- Zhu H-P, Gui J-F (2007) Identification of genome organization in the unusual allotetraploid form of *C. auratus gibelio*. *Aquaculture* 265:109–117
- Zhou L., Wang Y. and Gui J.: Genetic evidence for gonochoristic reproduction in gynogenetic Silver Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) as revealed by RAPD assays. *J.Mol.Evol.*: 51/498-506, 2000.
- Zhou, Q., and D. Bachtrog, 2012 Sex-specific adaptation drives early sex chromosome evolution in *Drosophila*. *Science* 337: 341–345.
- Zhou,Q., C.E.Ellison, V.B.Kaiser, A.A.Alekseyenko, A.A.Gorchakov et al., 2013 The epigenome of evolving *Drosophila* neo-sex chromosomes: dosage compensation and hetero-chromatin formation. *PLoS Biol.* 11: e1001711.