

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ЗАМЕН В ГЕНЕ COX1 НА РАЗМЕР ТЕЛА И ПОЛОВОЙ ОТБОР ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ КАРПОВЫХ РЫБ

© 2023 г. В. В. Столбунова^а, *, Е. А. Боровикова^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: vvsto@mail.ru

Поступила в редакцию 06.12.2022 г.

После доработки 31.03.2023 г.

Принята к публикации 10.05.2023 г.

Изучено влияние изменчивости фрагмента гена цитохром *c*-оксидазы I мтДНК (COX1) на длину тела у двенадцати видов карповых рыб, для которых известны гибриды с плотвой *Rutilus rutilus* и лещом *Abramis brama*, а также у реципрокных гибридов (RA, AR) и аллоплазматических бэкриссов (_ARR, _RAA) плотвы (R) и леща (A). Установлено, что скорость накопления нуклеотидных замен в COX1 отрицательно связана не только с размером тела, но и с продолжительностью жизни рыб, что дифференцирует виды на две группы: I – виды с высокой скоростью накопления нуклеотидных замен и относительно мелким размером тела; II – виды с низкой вариабельностью последовательности и относительно большими размерами тела. Граница для выделенных групп проходит между видами одного рода *Leuciscus leuciscus* и *L. idus*: при двукратном снижении нуклеотидного разнообразия у язя происходит двукратное увеличение размера тела и продолжительности жизни, что указывает на снижение скорости клеточного дыхания и утечки свободных радикалов и точное соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов. Предположительно, снижение скорости накопления замен в мтДНК у видов группы II и у уклей *Alburnus alburnus* связано с увеличением размера генома, что обеспечивает дополнительную защиту генов от химических мутагенов и, независимо от размера тела, снижает скорость аэробного метаболизма. Экспериментально показано, что мтДНК влияет на длину тела. При включении мтДНК леща (II группа) в ядерный геном плотвы (I группа) бэкриссы _ARR имеют длину тела леща и высокую жизнеспособность, а бэкриссы _RAA с мтДНК плотвы и ядерным геномом леща наследуют длину тела плотвы и снижают жизнеспособность. Виды II группы не способны эффективно использовать высокополиморфную мтДНК видов I группы, что проявляется нарушением наследования большей длины тела леща у гибридов RA и ведет к репродуктивной изоляции. Виды группы I, такие как *Rutilus rutilus*, могут включать в свой геном мтДНК обеих групп, что лежит в основе полового отбора при гибридизации. Соответственно, размерный половой диморфизм имеет генетическое происхождение и для потенциального партнера размер тела может быть сигналом для определения ядерно-цитоплазматической совместимости геномов по дыхательным комплексам.

Ключевые слова: Cyprinidae, плотва, *Rutilus rutilus*, лещ, *Abramis brama*, отдаленная гибридизация, размер тела, продолжительность жизни, скорость накопления замен в мтДНК

DOI: 10.31857/S0320965223060323, **EDN:** LWAJBD

ВВЕДЕНИЕ

Размер тела у рыб является типичным количественным (комплексным) признаком, который находится под эволюционным контролем и постоянно изменяется (Kemper et al., 2012), поскольку он связан определенными соотношениями со многими физиологическими параметрами, такими как скорость метаболизма, температурная регуляция, передвижение, скорость роста, плодовитость, жизнеспособность, время созревания гонад и т.д. (Purdom, 1979; McLain, 1993; Комова, 2021). Генетическая архитектура, лежащая в основе изменчивости размера тела, образует

сложную систему взаимосвязанных аллельных и неаллельных (эпистатических) взаимодействий между двумя непересекающимися наборами генов: в одном наборе отдельные мутации оказывают значительное влияние (менделевские признаки), в другом – имеют небольшой эффект (Kemper et al., 2012). Кроме того, на размер организма влияют цитоплазматические гены, что изучено в меньшей степени, хотя они способны производить устойчивые фенотипические эффекты, иногда противоречащие селективным интересам ядерных генов (Cosmides, Tooby, 1981). В частности, установлена обратная зависимость между

скоростью накопления нуклеотидных замен в мтДНК и размером тела, что способствует репродуктивной изоляции (Volnick et al., 2008) и половому отбору, за счет которого ранее объясняли высокую распространенность однонаправленной гибридизации (Wirtz, 1999).

Материнское наследование клональной популяции митохондрий, которые совместно с ядерными генами обеспечивают выработку энергии путем окислительного фосфорилирования, считается основной причиной различий между видами и полами. Именно мтДНК накапливает мутации, выгодные для самок, но не для самцов, что влияет на соотношение полов в потомстве и лежит в основе гипотезы “проклятия сыновей” (правило Холдейна). Подвижность мужских гамет при оплодотворении обеспечивается за счет выработки АТФ и ведет к ROS-зависимым мутациям (Reactive Oxygen Species), которых избегает женская зародышевая линия (De Paula et al., 2013). В отличие от ядерных генов, сегрегирующих один раз в ходе мейоза, мтДНК не рекомбинирует и пролиферирует на протяжении всего клеточного цикла, что увеличивает вероятность ошибок. Поэтому многие митохондриальные гены были перенесены в ядерный геном, а для нивелирования отрицательного действия некоторых митохондриальных мутаций в ядерном геноме возникают компенсаторные замены, что увеличивает его разнообразие и ведет к вечной коэволюции (гипотеза “Красной Королевы”) (Werren, Beukeboom, 1998). Необходимость митохондриально-ядерной коадаптации, неравная скорость накопления замен в генах дыхательной цепи митохондрий у разных видов и разная значимость этих замен для женского и мужского пола лежат в основе адаптации к условиям обитания, морфологических различий, видообразования, репродуктивной изоляции, эволюции системы определения пола и клеточного дыхания (Gershoni et al., 2009; Hill, Johnson, 2013).

Однонаправленная гибридизация плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) и леща *Abramis brama* (L., 1758) (Actinopterygii: Cyprinidae – по: (Nelson et al., 2016)) со значительными различиями видов по размерам тела и генома, срокам половой зрелости, скорости метаболизма и варибельности мтДНК может быть удобной системой для изучения эволюционных процессов. В природе самцы мелкой плотвы (R) скрещиваются с самками более крупного леща (A), что указывает на наличие полового отбора $\text{♀A} > \text{♂R}$, характерного для каждого из родительских видов. Самцы *Rutilus rutilus* и *Abramis brama* предпочитают более крупных самок, которые созревают на 1–2 года позднее при большем размере тела и продолжают расти после полового созревания (Cowx, 1983; Kyritsi, Kokkinakis, 2020). Подобные различия между полами преобладают в животном мире, и обнаруживают-

ся у большинства паукообразных, насекомых, амфибий, рептилий и рыб, тогда как у большинства птиц и млекопитающих, наоборот, самцы крупнее самок (Andersson, 1994). Известно, что половой диморфизм отражает адаптацию самцов и самок к их разным репродуктивным ролям (Fairbairn, 1997) и может зависеть от системы определения пола, которая сильно варьирует у животных. Так, у птиц крупные размеры с ярким оперением характерны для гомогаметных самцов (ZZ), при этом выбор партнера делает гетерогаметная самка (ZW) (Hill, Johnson, 2013). У плотвы и леща детерминация пола имеет полигенную основу, а у сазана *Cyprinus carpio* (L., 1758) гетерогаметный – мужской пол (XY) (Лужин, 1977), вероятно, поэтому происходит увеличение размера тела самок, как гомогаметного пола. Необычайное разнообразие половых хромосомных систем, установленное у африканских Cichlidae, может быть объяснением многообразия вариантов окраски и длины тела этих рыб как стратегия борьбы с хищником (Gammerding et al., 2018).

Предполагается, что гены дыхательной цепи митохондрий связаны с генами окраски и размера тела (Hill, Johnson, 2013). Большой размер тела и яркие декоративные черты гомогаметного партнера могут сигнализировать гетерогаметному полу о высокой эффективности окислительного фосфорилирования, хороших генах, выживаемости и большей продолжительности жизни (Замахаяев, 1959). Согласно гипотезе ядерно-цитоплазматической совместимости полового отбора, острая потребность для гетерогаметного пола, как наиболее уязвимого, состоит в оценке совместимости собственных генов мтДНК с ядерными генами потенциального партнера, от чего будет зависеть жизнеспособность, а также эффективность проявления видовых признаков в потомстве. Подобный принцип полового отбора может способствовать эволюции не только этих внешних признаков, но и служить в качестве драйвера эволюции клеточного дыхания и формирования изолирующих механизмов. Традиционно предполагалось, что отбор плодовитости у самок (если $\text{♀} > \text{♂}$) и репродуктивный успех у самцов (если $\text{♀} < \text{♂}$) – это основные эволюционные силы для увеличения размера тела. Однако, как показывают данные, размерный половой диморфизм может иметь генетическое происхождение и сам по себе вызывать половой отбор (López-Cortegano et al., 2020).

Цель работы – исследовать влияние изменчивости фрагмента гена цитохром с-оксидазы I (COX1) мтДНК на длину тела у двенадцати видов карповых рыб, между которыми известны природные гибриды, а также у реципрокных гибридов (R_AR , A_RR) и аллоплазматических бэкриссов (A_RR , R_AA) плотвы и леща в условиях ядерно-цитоплазматической совместимости/несовместимости геномов.

Таблица 1. Длина и высота тела, ряд счетных диагностических признаков в выборках производителей *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, гибридов F1 и сеголетков *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, гибридов F1 и бэккроссов

Выборка	<i>Ls</i>	<i>H</i>	<i>l. l.</i>	<i>Ab</i>	<i>Vert</i>
Производители					
RR	$\frac{192 \pm 4.28}{152-250}$	$\frac{33.4 \pm 0.89}{26-32}$	$\frac{43.1 \pm 0.18}{41-45}$	$\frac{10.3 \pm 0.12}{9-12}$	$\frac{40.9 \pm 0.14}{39-42}$
RA	$\frac{208.8 \pm 7.76}{165-263/8}$	$\frac{33.1 \pm 0.83}{28-40/6}$	$\frac{49.2 \pm 0.46}{46-53/53}$	$\frac{15.6 \pm 0.22}{14-17/34}$	$\frac{41.9 \pm 0.27}{40-43/30}$
AR	$\frac{223.7 \pm 4.67}{181-260/84}$	$\frac{35.1 \pm 0.50}{31-40/72}$	$\frac{49.6 \pm 0.43}{46-53/44}$	$\frac{16.3 \pm 0.24}{12-19/61}$	$\frac{41.4 \pm 0.16}{40-42/85}$
AA	$\frac{403.4 \pm 5.77}{354-463}$	$\frac{39.3 \pm 0.32}{37-43}$	$\frac{54.7 \pm 0.32}{53-58}$	$\frac{25.5 \pm 0.28}{24-30}$	$\frac{44.2 \pm 0.15}{42-46}$
Сеголетки гибридов R × A и A × R, <i>A. brama</i> (A × A), <i>R. rutilus</i> (R × R)					
R × R	$\frac{54.1 \pm 0.51}{49-60}$	$\frac{24.8 \pm 0.18}{23-27}$	$\frac{42.9 \pm 0.11}{39-44}$	$\frac{10.3 \pm 0.08}{9-11}$	$\frac{41.3 \pm 0.13}{39-42}$
R × A	$\frac{56.8 \pm 0.54}{49-63/11}$	$\frac{26.0 \pm 0.22}{23-30/15}$	$\frac{49.1 \pm 0.36}{47-53/48}$	$\frac{16.2 \pm 0.18}{15-18/38}$	$\frac{42.7 \pm 0.10}{41-43/63}$
A × R	$\frac{69.8 \pm 0.56}{61-78/51}$	$\frac{27.9 \pm 0.17}{27-34/61}$	$\frac{46.5 \pm 0.23}{44-52/71}$	$\frac{14.8 \pm 0.12}{13-17/71}$	$\frac{41.3 \pm 0.11}{40-43/98}$
A × A	$\frac{79.4 \pm 0.59}{70-84}$	$\frac{33.0 \pm 0.19}{31-35}$	$\frac{55.6 \pm 0.21}{50-56}$	$\frac{25.8 \pm 0.14}{21-28}$	$\frac{43.5 \pm 0.08}{43-45}$
Сеголетки бэккроссов AR × R (_A RR) и RA × A (_R AA)					
AR × R	$\frac{76.2 \pm 0.59}{64-87}$	$\frac{27.8 \pm 0.26}{24-34}$	$\frac{44.3 \pm 0.25}{42-48}$	$\frac{12.6 \pm 0.11}{11-14}$	$\frac{40.6 \pm 0.15}{37-42}$
RA × A	$\frac{52.6 \pm 0.66}{44-64}$	$\frac{27.3 \pm 0.25}{24-34}$	$\frac{47.5 \pm 0.29}{45-51}$	$\frac{18.0 \pm 0.16}{15-21}$	$\frac{43.1 \pm 0.10}{42-45}$

Примечание. *Ab* – число лучей в анальном плавнике, *H* – наибольшая высота тела, %, *Ls* – длина тела, *l. l.* – число чешуй в боковой линии, *Vert* – общее число позвонков. Над чертой – среднее значение признака и стандартная ошибка среднего ($M \pm m$), под чертой – диапазон вариации признака и гибридный индекс HI, % (выделен жирным шрифтом).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методика проведения межвидовых, внутривидовых и возвратных скрещиваний, выращивание личинок, сеголетков и тестирование гибридов подробно описаны в работе (Столбунова, Кодухова, 2023). Анализ размеров тела и основных диагностических признаков (Правдин, 1966) проведен для: экспериментальных сеголетков *A. brama* (A × A, $n = 40$); *R. rutilus* (R × R, $n = 40$), реципрокных гибридов F1 (самка × самец: A × R, $n = 50$ и R × A, $n = 29$); половозрелых экспериментальных гибридов F1 в возрасте 4–8 лет (A × R, $n = 23$ и R × A, $n = 16$); природных производителей леща ($n = 29$,

8–15+) и плотвы ($n = 32$, 4–10+); сеголетков бэккроссов Fb, полученных в поглотительных скрещиваниях реципрокных гибридов F1 с самцами плотвы и леща (♀RA × ♂A, $n = 48$ и ♀AR × ♂R, $n = 48$) (табл. 1). По средним значениям признаков у гибридов и родительских видов рассчитывали гибридный индекс по формуле (Hubbs, Kuronuma, 1942):

$$HI = 100 \times (Hi - Mi1) / (Mi2 - Mi1),$$

где Hi – среднее значение признака *I* для гибридов, $Mi1$ – среднее значение признака *I* для женского родителя, $Mi2$ – среднее значение признака *I* для мужского родителя. Зависимость длины те-

ла реципрокных гибридов F1 и Fb на стадиях сеголетка и взрослых особей от видовой принадлежности самца и самки протестировано с помощью one-way ANOVA. Парные сравнения оценивали с помощью *post hoc* Тьюки HSD тестов. Статистическую обработку выполняли в программе STATISTICA v. 8.0 (StatSoft Inc., USA).

Молекулярно-генетический анализ с использованием маркеров ядерного (ITS1 рДНК) и митохондриального (cyt *b* мтДНК) геномов проводили для производителей леща (AA), плотвы (RR), реципрокных гибридов (RA, AR) и обратных бэкриссов (RA × A и AR × R) (Столбунова, 2017). ДНК выделяли из скелетных мышц производителей и сеголетков гибридов с использованием набора Diatom Prep 100 (“Изоген”, Москва). Достоверность различий между теоретическим и эмпирическим распределением генотипов в выборках бэкриссов оценивали при помощи критерия χ^2 (Животовский, 1991).

Для оценки влияния неравной скорости накопления замен в мтДНК на размер тела рыб изучена изменчивость нуклеотидной последовательности первой субъединицы цитохром *c*-оксидазы (COX1) у 12 видов рыб сем. Cyprinidae, для которых известны природные гибриды. COX1 – один из трех генов комплекса IV системы окислительного фосфорилирования, которая кодируется ядерными-N-mt и митохондриальными-mt генами, участвует в создании протонного градиента для синтеза АТФ и считается эффективным маркером видовой идентификации и определения границ видов. Данные по длине тела и продолжительности жизни исследуемых видов рыб взяты из работ (Решетников, 2003; Kotellat, Freyhof, 2007).¹

В рамках данной работы использовано 770 последовательностей COX1, взятых из базы данных NCBI² (табл. 2). В анализ брали сиквенсы ≤566 пн, не содержащие неопределенные нуклеотиды. Гаплотипическое (Hd) и нуклеотидное (π) разнообразие для каждого вида рассчитывали в программе DnaSP 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Для оценки внутривидовой и межвидовой дифференциации число последовательностей внутри видов редуцировали до числа гаплотипов и формировали общий файл. Таким образом, в анализе использовано 97 гаплотипов карповых рыб: леща *Abramis brama* – номера последовательностей NCBI HM391989 и KR477143; уклейки *Alburnus alburnus* (L., 1758) – HM392004, HQ960435, HQ960491, KC500134, KC500152, KT989763, MW473152, MW473309, MW473323, MW473463, MW473465, MW473469; синца *Ballerus ballerus* (L., 1758) – KM286462; густеры *Blicca bjoerkna* (L., 1758) –

HM392045 и HQ961074; подуста *Chondrostoma cyri* (Kessler, 1877) – KU729242, MW564465; верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) – HQ961053, HQ961056, KP794942, KP794946–KP794948, MW564322, ON097393; язя *Leuciscus idus* (L., 1758) – HQ960976, KM286735, KT989770, KT989771, KX224112, MN342624, MW472976; ельца *L. leuciscus* (L., 1758) – HQ961024, KM286740, KM286752, MF458578–MF458580, MW472996, MW473067, MW473082, MW473216, MW473232, MW473259, MW473295, MW473317, MW473336, MW473376, MW473416, MW473439, MW473452, MW473453; плотвы *Rutilus rutilus* – HM392099, HM392103, HQ600770–HQ600773, HQ600776, HQ960424, HQ960521, HQ960800, HQ960907, HQ960966, HQ961043, KM287058, KM287060, KM287067, KT989765, MW473258; голавля *Squalius cephalus* (L., 1758) – HM392132, KC355003, KM287141, KU302617, KU302618, MW472910, MW473239, MW473335; красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) – HQ600782, HQ600785, KC501299, KC501304–KC501306, KC501312, KR477118, KR477276; рыбка *Vimba vimba* (L., 1758) – HM392155, KC501872, KM287175, MW473444, MW564513, MW564437. Для сравнения взята последовательность окуня речного *Perca fluviatilis* (L., 1758, Actinopterygii: Percoidei) – MW564422. Оценку внутри- и межвидовой дифференциации с помощью *p*-дистанции, а также подбор модели нуклеотидных замен для расчета этого показателя – K2 + G (Kimura, 1980) проводили в программе MEGA7.0.26 (Kumar et al., 2016). Модель нуклеотидных замен для построения филогенетического древа определяли с помощью программы PartitionFinder 2.1.1 (Lanfear et al., 2012) на основании минимального значения байесова информационного критерия (BIC) (Posada, Buckley, 2004) с учетом кодирующих триплетов. Для первой позиции кодона определена модель SYM + G, для второй – F81+I, для третьей – GTR + G. Для филогенетической реконструкции использовали программу MrBayes v.3.2.5 (Ronquist et al., 2012), редактирование древа проводили в программе FigTree v. 1.4.2.³

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализ размеров тела и диагностических признаков на стадиях сеголетков и половозрелых особей плотвы, леща, гибридов F1 и сеголетков бэкриссов Fb. С помощью видоспецифических маркеров ITS1 рДНК и cyt *b* мтДНК определен генотип производителей плотвы, леща, реципрокных гибридов, а также сеголетков гибридов F1 и Fb. Нарушения наследования маркеров не установлено. Однако в потомствах поглотительных скрещиваний выявлено отклонение от теоретического со-

¹ FishBase <https://www.fishbase.se>.

² <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>.

³ Rambaut A. 2008. FigTree v. 1.4: tree figure drawing tool [<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>].

Таблица 2. Параллельное изменение биологических характеристик и вариабельности последовательности COX1 у исследуемых видов карповых рыб

Вид	t_R , ГОДЫ/ L_R , см	L , см	t , лет	Показатели полиморфизма COX1						
				N	l , пн	S	H^1	H^2	H_d	π
Группа II										
<i>Abramis brama</i>	3–5/25	35–45	23	52	609	5	4	2	0.5106	0.00101
<i>Blicca bjoerkna</i> *	3–4/13	25–30	15	20	611	3	4	2	0.5526	0.00103
<i>Vimba vimba</i>	4–5/13	24–26	17	37	602	6	6	6	0.6291	0.00297
<i>Leuciscus idus</i>	3–5/25	30–50	20	13	606	7	8	7	0.8655	0.00301
Группа I										
<i>Leuciscus leuciscus</i>	2–3/12	20–25	10	118	624	32	28	20	0.8524	0.00670
<i>Rutilus rutilus</i> *	2–3/9	17–25	20	67	599	32	20	18	0.8851	0.00859
<i>Squalius cephalus</i> *	2–4/19	27–40	16	223	584	53	11	8	0.2177	0.00355
<i>Chondrostoma cyri</i>	3–4/15	21	15	2	652	3	2	2	1.0	0.00460
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> *	3–4/8	16–19	10	66	596	21	9	9	0.6294	0.00431
<i>Alburnus alburnus</i> *	2/9	10–15	6	145	634	14	15	12	0.6189	0.00130
<i>Leucaspius delineatus</i>	2/3(4)	6–8	3–4	23	636	40	8	8	0.8498	0.01783
<i>Ballerus ballerus</i>	3–4/18	20–25	17	4	652	0	1	1	0	0

Примечание. * Виды, с которыми известны гибриды леща; плотва скрещивается со всеми видами, с синцом – в контролируемых условиях. L_R – длина тела при наступлении зрелости; t_R – время наступления половой зрелости; L – длина тела; t – продолжительность жизни; N – число последовательностей, взятых из NCBI; l – длина последовательностей; S – число переменных сайтов; H^1 – число гаплотипов при расчете гаплотипического (H_d) и нуклеотидного (π) разнообразия; H^2 – число гаплотипов при анализе межвидовой дифференциации и реконструкции филогенетического древа.

отношения генотипических классов по ITS1 рДНК (гомозиготы/гетерозиготы, 50/50), которое в выборке RA × A было 33/67 ($p < 0.05$), а в – AR × R – 63/37 ($p = 0.10$). Между гомо- и гетерозиготами морфологических различий не установлено. Низкое число гомозигот RAA в потомстве RA × A и высокое число гомозигот ARR в потомстве AR × R указывает на различную жизнеспособность аллоплазматических бэкриссов, что подробно обсуждалось ранее (Столбунова, 2017).

Межвидовые различия *Rutilus rutilus* и *Abramis brama* по длине (L_s), высоте тела (H), общему числу позвонков ($Vert$), числу чешуй в боковой линии ($l.l.$) и числу лучей в анальном плавнике (Ab) были статистически значимы, и на стадии сеголетка, и между выборками производителей (Tukey HSD, $p < 0.05$) (табл. 1, рис. 1а). Половозрелые гибриды A × R ($\text{♀} > \text{♂}$) имели длину и высоту тела отцовского вида, т.е. плотвы. Согласно средним значениям и гибридном индексу, сходство с плотвой наблюдается и по другим диагностическим признакам, что может указывать на устойчивую траекторию развития гибридов. Промежуточное значение гибридного индекса по L_s на стадии сего-

летка ($HI = 51$) может быть связано с большей скоростью роста, наследуемой от леща.

Сеголетки и половозрелые гибриды R × A, полученные в скрещивании $\text{♀} < \text{♂}$, по размерам тела также были сходны с плотвой, которая для них – материнский вид (Tukey HSD, $p > 0.05$) (рис. 1а). По числу чешуй в боковой линии наблюдаются промежуточные значения HI, а в выборке производителей не подтверждается отцовский эффект по $Vert$, который показан у сеголетков (табл. 1). Соответственно, оба гибридных варианта A × R и R × A имеют большее сходство с меньшим по размеру тела видом из пары *Rutilus rutilus*, что указывает на нересипрочный характер проявления признаков. Длина тела большего вида из пары, *Abramis brama*, не наследуется в F1, что свидетельствует о нарушении отцовского эффекта у гибридов RA. Неустойчивая траектория их развития может быть связана с низкой совместимостью геномов, которая у бэкриссов RAA проявляется снижением жизнеспособности.

Нарушение наследования длины тела самца у гибридов RA ведет к диморфизму половых размеров в поглотительном скрещивании RA × A ($\text{♀} < \text{♂}$),

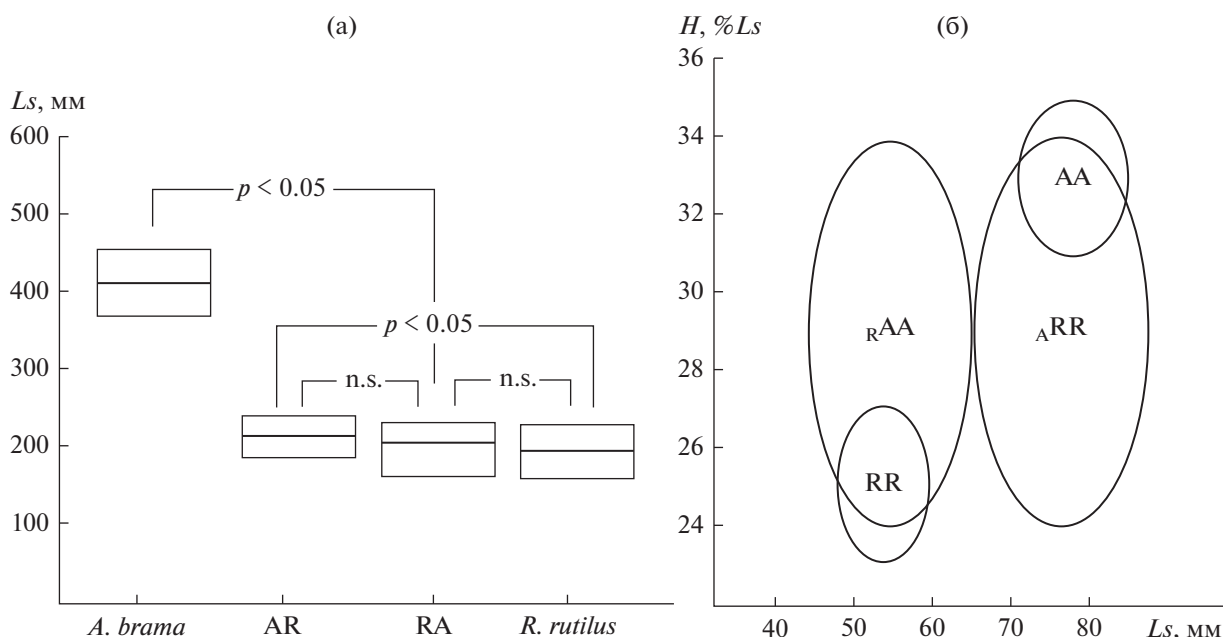


Рис. 1. Сравнение длины (L_s) и высоты тела (H) *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, гибридов AR, RA и аллоплазматических бэкроссов R_{AA} и A_{RR} : а – различия по длине тела половозрелых особей *A. brama*, *R. rutilus* и их реципрокных гибридов F1 (Tukey HSD, $p < 0.05$, n.s. – нет различий); б – сходство плотвы RR с бэкроссами R_{AA} и леща AA с бэкроссами A_{RR} .

тогда как в обратном направлении гибридизации AR \times R размеры родительских особей одинаковы ($\text{♀} = \text{♂}$). По средним значениям длины тела бэкроссы RA \times A и AR \times R были сходны с материнским видом (Tukey HSD, $p > 0.05$). В обеих выборках показано увеличение диапазона вариации высоты тела (24–34%), который включает все значения признака, характерные для родительских видов (рис. 1б). Однако по средним значениям высоты тела бэкроссы RA \times A и AR \times R были сходны между собой и близки к выборке *Rutilus rutilus*. Остальные диагностические признаки бэкроссы наследовали от самца (табл. 1). Соответственно, аллоплазматические бэкроссы A_{RR} (AR \times R) с восстановленным ядерным геномом плотвы и мтДНК леща наследуют большую длину тела леща (что нарушено в F1), а бэкроссы R_{AA} (RA \times A) с мтДНК плотвы и ядерным геномом леща имеют длину тела плотвы. Экспериментальные данные показывают, что включение чужеродной мтДНК влияет на длину тела.

Изменчивость первой субъединицы гена цитохром с-оксидазы (COX1). При сравнении последовательностей COX1 виды семейства карповых дифференцированы на две группы: виды с высоким уровнем варибельности последовательности и относительно мелким размером тела – *Leuciscus leuciscus*, *Rutilus rutilus*, *Squalius cephalus*, *Chondrostoma cyri*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Alburnus alburnus*, *Leucaspis delineatus* и виды с низкой скоростью накопления нуклеотидных замен и относительно большими размерами тела –

Abramis brama, *Leuciscus idus*, *Vimba vimba* и *Blicca bjoerkna* (рис. 2).

Обнаружено, что скорость накопления замен COX1 сильно различается между видами группы I с высокой варибельностью последовательности и видами группы II с низким уровнем разнообразия и отрицательно связана не только с размером тела, но и с продолжительностью жизни и периодом полового созревания (табл. 2). Выявлено параллельное изменение показателей нуклеотидного (π) и внутривидового (p -дистанция) разнообразия COX1. У видов группы I (табл. 2 и табл. 3), характеризующихся значительными различиями между собой по размерам тела и продолжительности жизни, наблюдается широкая вариация внутривидового (от 0.2 до 2.1%) и нуклеотидного (от 0.0013 до 0.01783) разнообразия последовательности COX1. У видов группы II с общей тенденцией к высокой продолжительности жизни эти показатели варьируют в узких пределах: от 0.2 до 0.4% и от 0.00101 до 0.00301 соответственно. Гибридизация происходит между видами внутри выделенных нами групп и между видами, принадлежащими к разным группам; плотва скрещивается со всеми видами, лещ – только с пятью (табл. 2). Полученные данные свидетельствуют, что уровень межвидовых различий не всегда служит показателем несовместимости геномов при однонаправленной гибридизации. Так, уровень различий *Rutilus rutilus* и *Abramis brama* составляет 9.9% (табл. 3), что не является критически высоким для объяснения нарушения совместимости гено-

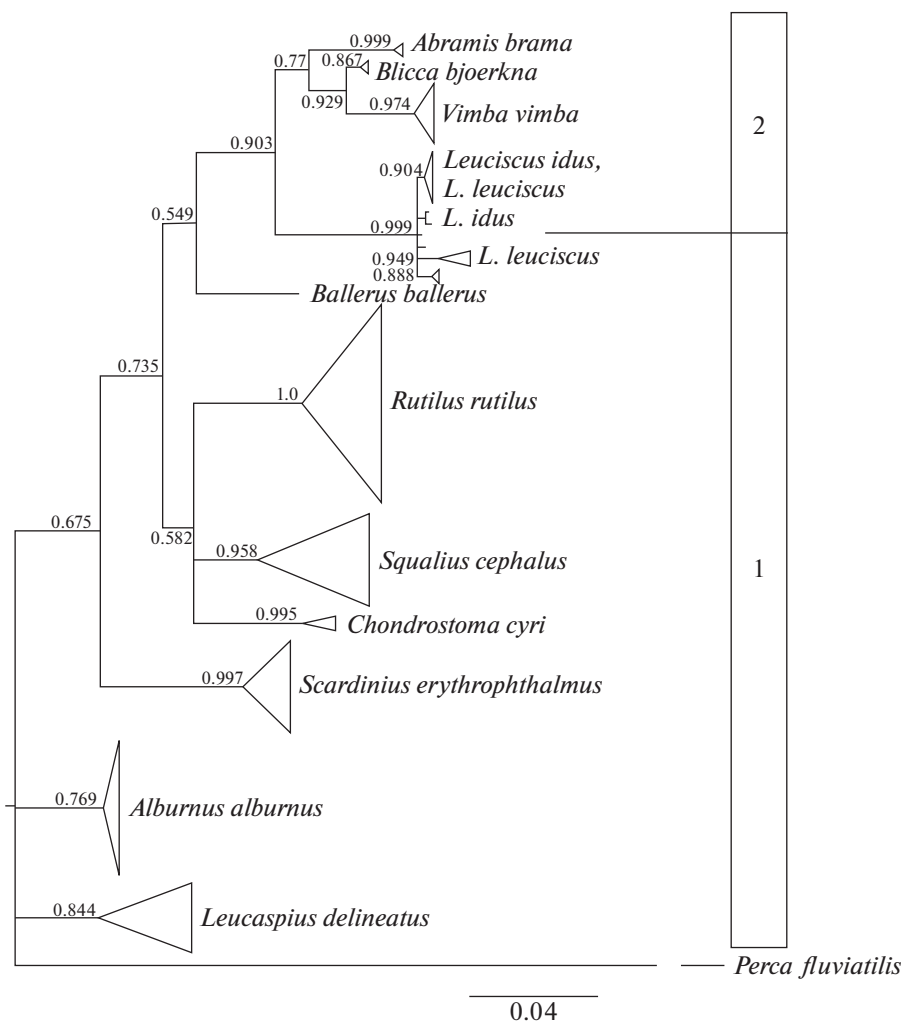


Рис. 2. Филогенетическое древо на основе митохондриальных последовательностей фрагмента гена COX1 у двенадцати видов рыб сем. Сургинidae, для которых известны природные гибриды. В качестве внешней группы взята последовательность окуня речного *Perca fluviatilis*. В узлах ветвления указана (bootstrap) поддержка ветвей. На масштабе дано значение нескорректированной *p*-дистанции. Цифрами 1 и 2 обозначены группы видов с высоким и низким уровнем варируемости COX1 соответственно.

мов у гибридов *Rutilus rutilus* × *Abramis brama*. В сопоставимой по размерам паре *Rutilus rutilus* × *Leuciscus idus* (при уровне различий 10.2%) нарушений в развитии гибридов не выявлено, гибриды RL наследуют большую длину тела язя (Корпеевская, 2003) в отличие от гибридов RA (рис. 1a). Гибриды плотвы и подуста также наследуют размер тела большего вида из пары (Vetesnık et al., 2009). При сравнении пар ♀ *Rutilus rutilus* × ♂ *Leuciscus idus* и ♀ *Rutilus rutilus* × ♂ *Abramis brama* отмечены высокий уровень варируемости COX1 самки плотвы по сравнению с самцами язя и леща в 3 и 8 раз соответственно и большее внешнее сходство плотвы и язя. Вероятно, ядерные гены язя в отличие от леща, менее чувствительны к накоплению замен в мтДНК плотвы, что обеспечивает лучшую совместимость геномов.

Кроме того, язь *Leuciscus idus* имеет высокое сходство последовательности с ельцом *L. leuciscus*, видом из группы I, о чем свидетельствует низкий уровень различий — 1.4% (табл. 3) и объединение гаплотипов ельца и язя на филогенетическом древе с высокой поддержкой кластеризации (0.904) (рис. 2). По сравнению с ельцом, у язя зафиксировано снижение разнообразия COX1 в 2 раза и параллельное увеличение в 2 раза размеров тела и продолжительности жизни. Снижение нуклеотидного разнообразия последовательности COX1 у язя и далее у *Blicca bjoerkna* и *Abramis brama* по сравнению с язем и рыбцом может быть следствием отбора на снижение скорости накопления замен у видов группы II, что, по-видимому, имеет разное значение для этих видов. Так, густера и рыбец с высокой продолжительностью жизни размножаются при меньших размерах тела

Таблица 3. Значения внутри- и межвидовой *p*-дистанции (%) для последовательностей COXI рыб сем. Сурпинidae

Вид	AB	VV	BBI	BBk	LI	LL	RR	SC	SE	AA	LD	ChC	PF
AB	0.2 ± 0.17	1.0	1.2	0.9	1.2	1.1	1.3	1.3	1.3	1.5	1.4	1.4	2.2
VV	6.2	0.4 ± 0.15	1.3	0.7	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.5	1.3	1.3	2.2
BBI	7.7	8.9	n/c	1.2	1.4	1.3	1.2	1.2	1.4	1.3	1.4	1.3	2.5
BBk	4.4	2.8	7.5	0.2 ± 0.16	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.5	1.3	1.3	2.2
LI	7.9	7.6	10.0	6.9	0.4 ± 0.16	0.4	1.3	1.3	1.3	1.5	1.5	1.4	2.3
LL	8.4	7.7	10.1	7.4	1.4	1.0 ± 0.21	1.3	1.3	1.3	1.5	1.4	1.4	2.3
RR	9.9	9.4	9.1	8.8	10.2	10.7	1.5 ± 0.28	1.1	1.3	1.5	1.4	1.1	2.3
SC	8.5	8.8	8.0	7.8	9.7	10.3	7.3	0.7 ± 0.32	1.3	1.3	1.3	1.1	2.3
SE	9.2	9.6	10.3	9.4	9.8	10.3	10.2	10.9	0.9 ± 0.23	1.4	1.3	1.3	2.3
AA	11.7	10.9	9.8	10.9	12.8	13.0	11.9	10.0	10.7	0.4 ± 0.12	1.0	1.3	2.2
LD	12.5	12.2	11.9	11.8	13.0	13.1	12.2	11.8	10.6	7.6	2.1 ± 0.4	1.4	2.1
ChC	10.9	10.3	8.5	9.5	11.4	11.3	7.6	7.4	11.1	10.0	11.5	0.0	2.1
PF	25.7	25.7	28.6	25.2	27.8	27.1	27.0	27.1	27.2	26.1	27.5	26.7	n/c

Примечание. AB – *Abramis brama*, VV – *Vimbavimba*, BBI – *Ballerus ballerus*, BBk – *Blicca bjoerkna*, LI – *Leuciscus idus*, LL – *Leuciscus leuciscus*, RR – *Rutilus rutilus*, SC – *Squalius cephalus*, SE – *Scardinius erythrophthalmus*, AA – *Alburnus alburnus*, LD – *Leucaspis delineatus*, ChC – *Chondrostoma cyri*, PF – *Percia fluviatilis*. Под диагональю указаны значения *p*-дистанции между видами; над диагональю – стандартная ошибка этого показателя (SE); по диагонали – *p*-дистанции между гаплотипами внутри видов ± SE; n/c – значение не рассчитано, поскольку в группе только одна последовательность.

(13 см) по сравнению с лещом и язем (25 см), что сближает их с видами группы I.

У видов группы I отбор направлен на накопление замен в COX1, однако наблюдаются отдельные случаи снижения уровня разнообразия, что показано у голавля *Squalius cephalus* и уклей *Alburnus alburnus*. Как увеличение, так и снижение скорости накопления замен в COX1 сопровождается увеличением размера тела и продолжительности жизни рыб группы I. В корне филогенетического древа у *A. alburnus* по сравнению с верховкой *Leucaspis delineatus* при снижении нуклеотидного/внутривидового разнообразия до уровня видов группы II, происходит увеличение размера тела и продолжительности жизни до шести лет, что для этих короткоцикловых рыб большой срок, поскольку верховка живет лишь три–четыре года (табл. 2, 3). Несмотря на снижение скорости замен, укля имеет высокий уровень межвидовых различий с лещом (11.7%), самым крупным по размеру тела видом группы II. Как результат случайной гибридизации между данными видами описаны реципрокные гибриды *Alburnus alburnus* × *Abramis brama* (Blachuta, Witkowski, 1984). Параллельное увеличение нуклеотидного/внутривидового разнообразия и размеров тела/продолжительности жизни отмечается у красноперки по сравнению с уклей и у плотвы по сравнению с голавлем. Таким образом, дивергенция видов у карповых рыб по размеру тела может быть связана с неравной скоростью накопления замен в мтДНК.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Экспериментальные данные показывают, что в направлении скрещивания, когда самка плотвы меньше самца леща по размерам тела ($\text{♀R} < \text{♂A}$), наблюдаются признаки низкой совместимости чужеродных геномов, что свидетельствует о наличии репродуктивной изоляции. В частности, гибриды RA не наследуют длину тела самца леща, большего вида из пары (рис. 1а), что считается отклонением от нормальной траектории развития, и может влиять на их низкую встречаемость в природе (Hayden et al., 2011), а аллоплазматические бэккроссы R_{AA} имеют низкую жизнеспособность. В реципрокном направлении гибридизации $\text{♀A} > \text{♂R}$ гибриды наследуют длину тела самца плотвы, а аллоплазматические бэккроссы A_{RR} имеют высокую жизнеспособность, что свидетельствует о хорошей совместимости чужеродных геномов. Аналогичные результаты в первом поколении гибридов получены в семействе пресноводных рыб Centrarchidae, у живородящих рыб и у плотоядных мышей рода *Onychomys* (Bolnick et al., 2008; Schrader et al., 2013; Shipley et al., 2016). Со-

ответственно, половой размерный диморфизм родительских видов оказывает влияние на адаптацию гибридов (Runemark et al., 2018), а размер тела может указывать направление репродуктивной изоляции и полового отбора.

Согласно гипотезе (Hill, Johnson, 2013), половой отбор направлен на ядерно-цитоплазматическую совместимость генов окислительного фосфорилирования с потенциальным партнером, а репродуктивная изоляция — следствие нарушения функциональной совместимости продуктов этих генов из-за высокого уровня их дивергенции, что ведет к дыхательной недостаточности и потере жизнеспособности бэккроссов (Ellison, Burton, 2006). Необходимость коэволюции между ядерными N-mt и митохондриальными mt генами электрон-транспортной цепи (ЕТС) при разной скорости мутаций лежит в основе обоих процессов, что особенно ярко проявляется при изучении гибридов, содержащих яДНК и мтДНК разных видов. Например, у пресноводных рыб сем. Centrarchidae несовместимость геномов возникает, если вид с высокой скоростью замен в мтДНК — самка, в обратном направлении геномы совместимы (Bolnick et al., 2008). Ядерные субъединицы COX человека несовместимы с субъединицами мтДНК орангутана (*Pongo*), обезьянами Старого и Нового Света, но совместимы с обычным шимпанзе, бонобо и гориллой (Piegton et al., 2012).

При анализе последовательности COX1 у рыб сем. Surrinidae виды дифференцированы на две группы: I — с высокими значениями (π/p -дистанция) нуклеотидного/внутривидового разнообразия и более мелким размером тела и II — со сниженными значениями этих показателей у крупными по размерам тела видов (табл. 2, 3, рис. 2). Изменение скорости накопления замен в COX1 параллельно влияло не только на размер тела рыб, но и на продолжительность их жизни. Увеличение этих характеристик отмечено при снижении нуклеотидного разнообразия у *Leuciscus idus* по сравнению с *L. leuciscus* (в 2 раза) и у *Alburnus alburnus* по сравнению *Leucaspis delineatus* (в 10 раз); что, вероятно, является следствием отбора на снижение количества мутаций в COX1 и характерно для всех видов группы II. У видов группы I отбор преимущественно направлен на накопление замен, что, по-видимому, стало возможным после резкого снижения уровня разнообразия у *Alburnus alburnus* до значений, характерных для видов группы II (0.00101–0.00301). Вследствие этого, у видов группы I наблюдается широкая вариация уровня нуклеотидного разнообразия (от 0.0013 до 0.01783), размеров тела и продолжительности жизни, у ви-

дов группы II эти показатели варьируют в узких пределах.

Согласно свободнорадикальной теории старения окислительный стресс – основная причина мутаций в мтДНК и различий между исследуемыми группами. Чем выше уровень метаболизма, тем быстрее поток электронов и кислорода, тем больше утечка разрушительных свободных радикалов, которые могут покидать дыхательные цепи и реагировать с кислородом, снижая продолжительность жизни (Harman, 1956). Поскольку энергетическая функция митохондрий обеспечивается скоординированными взаимодействиями с ядерными генами, любое несоответствие между ними из-за разных темпов и способов эволюции двух геномов проявляется изменением потока электронов, что нарушает сопряженность биологического окисления и окислительного фосфорилирования, влияя на выработку АТФ и утечку свободных радикалов. Такие факторы, как питательные вещества, гормоны, температура, физическая нагрузка, гипоксия также могут изменять поток электронов, что служит сигналом для запуска проактивного биогенеза митохондрий. Высокая скорость мутаций и утечка свободных радикалов ведут к быстрой потере ядерно-митохондриальной коадаптации, удаляя организмы с плохо подобранными геномами (Lane, 2011). Считается, что, несмотря на угрозу снижения эффективности дыхания, высокая скорость эволюции связана с адаптивностью быстрых митохондриальных мутаций (Wallace, 2007), обеспечивая репродуктивный успех в изменяющихся условиях окружающей среды. Устойчивые адаптации возникают в ответ на умеренный митохондриальный стресс при активации цитопротекторных механизмов в процессе закаливания митохондрий или митогормезиса. Животные с низкой аэробной потребностью и высокой скоростью замен в мтДНК могут переносить субоптимальное митохондриально-ядерное соответствие дыхательных комплексов и высокую утечку свободных радикалов. Устранение вреда от быстрого накопления в геноме тяжелых мутаций происходит за счет избирательного их удаления из женской зародышевой линии, тем самым сводя к минимуму их влияние на приспособленность популяции (Fan et al., 2008; De Paula et al., 2013).

Более точное соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов достигается в процессе отбора на низкую скорость накопления замен в мтДНК и утечку свободных радикалов, что наблюдается у рыб с крупным размером тела (Bolnick et al., 2008) и у птиц (Nabholz et al., 2009). Увеличение продолжительности жизни и размеров тела считается побочным эффектом отбора на

аэробную приспособленность (Lane, 2011). Поскольку отбор на снижение скорости замен и изменение аэробного метаболизма сопровождается увеличением размеров тела, продолжительности жизни и периода полового созревания (табл. 2), возникает предположение о связи между молекулярной и фенотипической эволюцией у пресноводных рыб. При этом гены цитохром-*c*-оксидазы, вероятно, являются общими мишенями адаптивной эволюции, поскольку занимают ключевое положение, контролирующее скорость в ЕТС (Villani, Attardi, 1997).

В целом, направленную параллельную изменчивость размера тела и продолжительности жизни у исследуемых родов рыб сем. Сурпинidae можно объяснить с позиции митохондриальной теории старения с некоторыми исключениями. Так, более высокая скорость метаболизма и накопления замен в мтДНК *Rutilus rutilus*, по сравнению с *Abramis brama*, не снижает продолжительность ее жизни, а снижение разнообразия последовательности COX1 у *Alburnus alburnus* до уровня видов группы II происходит даже при высокой скорости метаболизма, учитывая небольшой размер тела. Судя по филогенетическому древу (рис. 2), три данных вида представляют собой узлы направленного процесса, состоящего из двух этапов, где стабильное состояние в корне (*A. alburnus*) и вершине (*Abramis brama*) древа проходит через пик изменчивости у *Rutilus rutilus*. По нашему мнению, неравная скорость накопления нуклеотидных замен на этих этапах, сопровождающаяся изменениями в скорости замен аминокислот в белках (Hofmann, 2017) и в уровнях экспрессии этих генов (Drummond et al., 2005), отражает две стратегии эволюции клеточного дыхания и выработки энергии. В кластере, образуемом *Leuciscus idus* и *L. leuciscus*, проходит граница между выделенными группами с разной скоростью аэробного метаболизма. Наличие близких последовательностей между данными видами, группирующихся с высокой поддержкой кластеризации (0.904), может свидетельствовать о постепенном переходе к более экономичному режиму клеточного дыхания, что, вероятно, характерно и для *Alburnus alburnus*. Плотва с высокой скоростью замен в мтДНК и лещ с самым низким уровнем разнообразия – примеры успешности обеих стратегий, учитывая высокую продолжительность их жизни. Очевидно, обе стратегии могут вести к увеличению эффективности процесса окислительного фосфорилирования, однако сбалансированность митохондриально-ядерных дыхательных комплексов достигается разными способами, что обусловлено мтДНК, ядерным генетическим фоном, взаимодействием ядерной и мтДНК (Rand et al., 2006)

на основе общности митохондриальных биоэнергетических механизмов, обеспечивающих связь генома с окружающей средой.

Вероятно, различия видов по скорости замен в структурных генах мтДНК и размерам тела связаны не только с адаптивностью быстрых мутаций (Wallace, 2007) и утечкой свободных радикалов, которая имеет скорее сигнальную функцию и направлена на оптимизацию выработки энергии, а также активацию защитных механизмов в условиях дыхательной недостаточности (Lane, 2011). Одной из причин может быть неравное количество и скорость эволюции некодирующей повторяющейся ДНК, которая проявляется двунаправленными изменениями размера генома — его увеличением или сжатием. Увеличение количества ДНК в ядре, в отличие от сжатия, лимитирует вариацию в белковых локусах и способствует разнообразию некодирующей ДНК (Pierce, Mitton, 1980). Так, при увеличении размера генома *Abramis brama* в 1.3 раза при сравнении с *Rutilus rutilus*, происходит увеличение числа копий и вариабельности ITS региона мультикопийной рибосомной ДНК (рДНК) на 12.6% и снижение скорости мутаций в COX1 на 11.4, COX2 на 6.2 и в COX3 на 24.9% (Столбунова, Кодухова, 2021). Согласно базе данных,⁴ *Alburnus alburnus* и *Abramis brama* имеют сходный размер генома, что возможно, повлияло на снижение разнообразия в COX1 (табл. 2).

Увеличение размера генома происходит за счет сегментарных или полногеномных дупликаций, что стало возможным у эукариот после включения митохондрий в аппарат клетки, которые стирают сильное давление отбора, направленное на удаление избыточной ДНК (и потенциальных белков) (Lane, Martin, 2010), тем самым обеспечивая возможность для регуляции изменчивости собственных митохондриальных генов. После дупликации для одной из копий гена давление отбора снижается, что увеличивает скорость расхождения между ними, а высокая скорость дивергенции может привести к специализации двух копий для двух или более различных функций. Присутствие трех изоформ ядерного COX у рыб и в линии приматов обусловлено различными событиями дупликации (Little et al., 2010).

Кроме увеличения размера ядер, клеток, клеточного цикла и размера тела, рост величины генома снижает скорость метаболизма (независимо от размера тела), что имеет адаптивное значение, поскольку позволяет животным занимать экологические ниши с более низкими энергетическими уровнями (Olmo, 2003; Wyngaard et al., 2005;

Vinogradov, Anatskaya, 2006). Помимо этого, наращивание избыточной ДНК обеспечивает дополнительную защиту кодирующих генов от химических мутагенов (Патрушев, Минкевич, 2007), что наравне с изменением аэробного дыхания может способствовать увеличению продолжительности жизни и размеров тела видов рыб группы II. По-видимому, это справедливо и для человека, поскольку, несмотря на сходство по мтДНК, удивительно большая часть дублированной ДНК у человека (32 МБ) не дублируется у шимпанзе *Pan troglodytes* (Richard et al., 2008).

Наращивание избыточной ДНК ведет к торможению времени развития и интенсивности процессов, что имеет прямое отношение к молекулярным часам. Повторы проявляют тенденцию подвергаться процессам быстрообратимых и наследственно-фиксируемых преобразований, что позволяет вернуться к исходному (прошлому) состоянию, изменить его или создать новое (по составу повторов и локализации) (Gibbons et al., 2014), а неравная скорость их эволюции может приводить к снижению приспособленности гибридов (Flavell, 1982). Повторяющиеся структуры, такие как мтДНК, рибосомная ДНК (рДНК) и теломеры на концах хромосом тесно взаимосвязаны друг с другом, размером генома и вариабельностью генов, а изменение соотношения в числе копий между повторами влияет на уровень экспрессии генов. Под влиянием оксидативного стресса рДНК и теломерные повторы подвержены рекомбинации, делециям и недорепликации, что вызывает нестабильность генома, потерю клеточной пролиферации, старение или апоптоз. Нарушение транскрипции рДНК и теломер активирует выработку p53, что снижает число митохондрий и продукцию энергии (Von Zglinicki et al., 2002; Величко и др., 2021), запуская самоусиливающиеся циклические повреждения ДНК. Данные показывают, что на продолжительность жизни, период полового созревания и размер тела может оказывать влияние не только скорость замен в мтДНК (табл. 2), которая линейно связана с числом митохондрий на клетку, но и расстояние от генов соматотропной оси до теломер (Romanov et al., 2019). Очевидно, скорость вариации структурных генов и повторяющейся ДНК скоординированы между собой с учетом специфических для каждого вида функциональных ограничений в процессе преобразования их геномов и, по-видимому, может меняться в связи с разными событиями дупликации. Поэтому для коадаптации митохондриально-ядерных дыхательных комплексов важна совместимость не только по генам энергетического обмена, но также по соотношению между кодирующей и некодирующей ДНК и по числу копий

⁴ <http://www.genomesize.com>

ГС – богатых tandemных повторов мтДНК, рДНК и теломер. Подтверждением этому могут служить экспериментальные данные с учетом, что число повторов рДНК у леща больше числа митохондрий на клетку, а у плотвы наоборот (Столбунова, Кодухова, 2023). Так, длина тела материнского вида у бэккроссов R_{AA} и A_{RR} связана не только с контролем генов мтДНК (рис. 16), но и с изменением числа и вариабельности копий рДНК в донорном геноме к уровню материнского вида у гибридных самок RA и AR , которые участвуют в поглотительных скрещиваниях (Столбунова, Кодухова, 2021). Негативные эффекты наблюдаются у гибридов при сокращении рДНК, что может указывать на важную роль повторов в структуре генома и адаптивной эволюции. При этом у видов с большим размером генома возможность сброса или реорганизации избыточной ДНК увеличивает шансы на выживание в условиях экологического стресса (Бердников, 1991).

Соответственно, параллельная изменчивость в сторону увеличения размера тела в родах карповых рыб может отражать направленный процесс поиска и корректировки наиболее эффективного варианта аэробного клеточного дыхания и выработки энергии, что, в частности, может лежать в основе увеличения размеров тела у эволюционно более молодых видов согласно правилу Коупа (McLain, 1993). Данный процесс можно представить в виде логарифмической (растущей) спирали, в которой ее секции (виды) экспоненциально становятся больше, перемещаясь из центра.

Как показывают экспериментальные данные, изменение размера тела вида может произойти довольно быстро, стоит только поменять мтДНК (рис. 16). При этом выбор самки определяет последствия. Виды группы II – это доноры мтДНК и могут эффективно с сохранением видовых характеристик использовать только мтДНК видов своей группы, как показано в паре *Blicca bjoerkna* × *Abramis brama* (Ha Hayden et al., 2011). В паре леща с более мелкими видами группы I ♀ *Rutilus rutilus* × ♂ *Abramis brama* наблюдаются признаки размывания границ вида, гибриды RA не наследуют длину тела леща (рис. 1а), что может быть связано с недостаточным уровнем транскрипции рибосомных генов и низким соответствием дыхательных комплексов плотвы, блокирующим развитие большого размера тела по энергетическим причинам. Бэккроссы R_{AA} имеют низкую жизнеспособность и гибридный морфотип из-за неспособности ядерных генов леща находить быстрые компенсаторные замены для нивелирования отрицательного влияния мутаций высокополиморфной мтДНК плотвы (Stolbunova et al., 2020).

Виды рыб с меньшим количеством ДНК в ядре, как *R. rutilus*, имеют высокую скорость замен в структурных генах, что позволяет ядерным генам энергетического обмена находить компенсаторные комбинации для митохондриально-ядерных дыхательных комплексов и использовать мтДНК обеих групп. Этим обстоятельством объясняется половой отбор при однонаправленной гибридизации самца группы I ♂ *R. rutilus* с самкой группы II ♀ *Abramis brama*. Включение мтДНК леща выгодно для плотвы, поскольку она использует малоизмененную с момента дивергенции из-за низкой скорости мутаций предковую последовательность. Это останавливает рекомбинацию соответствующих ядерных генов и позволяет приобрести новую направленность коэволюции mt и N-mt генов энергетического обмена; соответственно, может увеличиться эффективность клеточного дыхания, о чем свидетельствует высокая жизнеспособность бэккроссов A_{RR} (Столбунова, 2017). Благодаря наращиванию повторов в донорном геноме у гибридов AR и точному соответствию митохондриально-ядерных дыхательных комплексов, бэккроссам A_{RR} с восстановленным геномом плотвы предоставляется энергия для приобретения большего размера тела леща (рис. 16). Возможно, именно гибридизация с менее полиморфными по мтДНК видами способствовала долголетию плотвы. Уклея, снизив скорость накопления замен (возможно, за счет увеличения размера генома) и перейдя на более экономичный режим клеточного дыхания, очевидно, стала более интересным партнером для скрещивания (Scribner et al., 2001). При этом из-за высокого уровня различий (табл. 3) признаки уклеи не проявляются даже при гибридизации с видами своей группы, поскольку по морфологии гибрид *Leuciscus leuciscus* × *Alburnus alburnus* ближе к ельцу (Witkowski et al., 2015), а реципрокные гибриды *A. alburnus* × *Leuciscus cephalus* – к голавлю (Šorić, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение вариабельности фрагмента гена COX1 оказывает влияние на длину тела, продолжительность жизни и сроки полового созревания рыб семейства карповых, что подтверждается экспериментальными данными, поскольку включение чужеродной мтДНК влияет на длину тела и жизнеспособность бэккроссов R_{AA} и A_{RR} плотвы и леща. Согласно свободнорадикальной теории старения, увеличение размера тела и продолжительности жизни, которое показано у рыб группы II – *Abramis brama*, *Leuciscus idus*, *Vimba vimba* и *Blicca bjoerkna*, считается побочным эффектом отбора на аэробную приспособленность и низкую ско-

рость накопления замен в COX1, что снижает утечку свободных радикалов и ведет к точному соответствию митохондриально-ядерных дыхательных комплексов. Высокая скорость накопления нуклеотидных замен в COX1 у видов группы I с относительно небольшими размерами тела и низкой продолжительностью жизни *Leuciscus leuciscus*, *Rutilus rutilus*, *Squalius cephalus*, *Chondrostoma cyri*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Alburnus alburnus* и *Leucaspis delineatus* (рис. 2) указывает на субоптимальное соответствие митохондриально-ядерных дыхательных комплексов и высокую утечку свободных радикалов. Предположительно, неравная скорость накопления нуклеотидных замен COX1 у видов двух групп отражает две стратегии эволюции клеточного дыхания и может быть связана с изменением объема некодирующей ДНК, что оказывает влияние на вариацию в белковых локусах (Pierce, Mitton, 1980), размер тела и скорость метаболизма (Vinogradov, Anatskaia, 2006). Половой отбор при гибридизации карповых рыб, когда самка крупнее самца по размеру тела, может способствовать лучшей ядерно-цитоплазматической совместимости в гибридном геноме для функции окислительного фосфорилирования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность и признательность за руководство при изучении гибридов Ю.В. Слынько (Институт биологии внутренних вод РАН), за обучение и консультации С.К. Семеновой, Р.И. Луданному, Г.Н. Хрисанфовой (Институт биологии гена РАН), за сотрудничество Ю.В. Кодуховой и В.В. Павловой (Институт биологии внутренних вод РАН), Н.В. Овчинниковой, Е.Н. Пакуновой, Е.И. Лавровой за помощь в проведении работ на прудовом хозяйстве “Сунога” Института биологии внутренних вод РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, в рамках Госзаданий № 121050500046-8 и 121051100104-6 “Биоразнообразие, структура и функционирование пресноводных рыб континентальных водоемов и водотоков”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердников В.А. 1991. Эволюция и прогресс. Новосибирск: Наука.
- Величко А.К., Разин С.В., Кантидзе О.Л. 2021. Клеточный ответ на повреждения ДНК, возникающие в рибосомных генах // Мол. биол. Т. 55. № 2. С. 210. <https://doi.org/10.31857/S0026898421020142>

- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука.
- Замахаев Д.Ф. 1959. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Москов. ин-та рыб. промысла и хоз-ва. Вып. 10. С. 183.
- Комова Н.И. 2021. Относительная масса плоточных зубов плотвы *Rutilus rutilus*: связь с биологическими показателями рыб и наследуемыми признаками // Биол. внутр. вод. № 2. С. 124. <https://doi.org/10.31857/S032096522102008X>
- Лужин Б.П. 1977. Зародышевое развитие карпа // Рыбоводство и рыболовство. № 2. С. 11.
- Патрушев Л.И., Минкевич И.Г. 2007. Проблема размера генома эукариот // Успехи биол. химии. Т. 47. С. 293.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая пром-сть.
- Решетников Ю.С. 2003. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука.
- Столбунова В.В. 2017. Межгеномный конфликт при отдаленной гибридизации плотвы (*Rutilus rutilus* L.) и леща (*Abramis brama* L.) // Успехи соврем. биол. Т. 137. № 4. С. 361. <https://doi.org/10.7868/S0042132417040044>
- Столбунова В.В., Кодухова Ю.В. 2021. Наследование ITS1 рДНК у реципрокных гибридов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) в раннем онтогенезе // Успехи соврем. биол. Т. 141. № 1. С. 66. <https://doi.org/10.31857/S0042132421010233>
- Столбунова В.В., Кодухова Ю.В. 2023. Ядерно-цитоплазматический конфликт у гибридов плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и леща *Abramis brama* (L.) как следствие дивергенции видов по размерам тела и генома // Биология внутр. вод. № 1. С. 92. <https://doi.org/10.31857/S0320965223010187>
- Andersson M.B. Sexual Selection. Princeton University Press. 1994.
- Blachuta J., Witkowski A. 1984. Natural hybrids *Alburnus alburnus* (L.) × *Rutilus rutilus* (L.), *Alburnus alburnus* (L.) × *Blicca bjoerkna* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) × *Abramis brama* (L.) from the Oder River // Acta Hydrobiologica. V. 25–26(2). P. 189.
- Bolnick D.I., Turelli M., López-Fernández H. et al. 2008. Accelerated Mitochondrial Evolution and “Darwin’s Corollary”: Asymmetric Viability of Reciprocal F1 Hybrids in Centrarchid Fishes // Genetics. V. 178(2). P. 1037. <https://doi.org/10.1534>
- Cosmides L.M., Tooby J. Cytoplasmic inheritance and intragenomic conflict // J. Theor. Biol. 1981. V. 89(1). P. 83. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90181-8](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90181-8)
- Cowx I.G. 1983. The biology of bream, *Abramis brama* (L.), and its natural hybrid with roach, *Rutilus rutilus* (L.), in the river Exe // J. Fish Biol. V. 22. P. 631. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1983.tb04223.x>

- Drummond D.A., Bloom J.D., Adami C. et al. 2005. Why Highly Expressed Proteins Evolve Slowly // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 102. P. 14.338.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0504070102>
- Ellison Ch.K., Burton R.S. 2006. Disruption of mitochondrial function in interpopulation hybrids of *Tigriopus californicus* // Evolution. V. 60(7). P. 1382.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01217.x>
- Fairbairn D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 28. P. 659.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.659>
- Fan W., Waymire K.G., Narula N. et al. 2008. A mouse model of mitochondrial disease reveals germline selection against severe mtDNA mutations. V. 319(5865). P. 958.
<https://doi.org/10.1126/science.1147786>
- Flavell R.B. 1982. Sequence amplification, deletion and rearrangement: major sources of variation during species divergence // Genome Evolution. London: Acad. Press. P. 301.
- Gammerding W.J., Conte M.A., Sandkam B.A. et al. 2018. Novel sex chromosomes in three cichlid fishes from Lake Tanganyika // J. Heredity. V. 109(5). P. 489.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esy00>
- Gershoni M., Templeton A., Mishmar D. 2009. Mitochondrial bioenergetics as a major motive force of speciation // Bioessays. V. 31. P. 642.
<https://doi.org/10.1002/bies.200800139>
- Gibbons J.G., Branco A.T., Yu S., Lemos B. 2014. Ribosomal DNA copy number is coupled with gene expression variation and mitochondrial abundance in humans // Nat. Commun. V. 5. P. 4850.
<https://doi.org/10.1038/ncomms5850>
- Harman D. 1956. Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry // J. Gerontol. V. 11(3). P. 298.
<https://doi.org/10.1093/geronj/11.3.298>
- Hayden B., Coscia I., Mariani S. 2011. Low cytochrome b variation in bream *Abramis brama* // J. Fish Biol. V. 78. P. 1579.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02941.x>
- Hill G.E., Johnson J.D. 2013. The mitonuclear compatibility hypothesis of sexual selection // Proc. Biol. Sci. V. 280. P. 20131314.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1314>
- Hofmann J.R. 2017. Rate variation during molecular evolution: creationism and the cytochrome c molecular clock // Evo. Edu. Outreach. V. 10(1). P. 1.
<https://doi.org/10.1186/s12052-017-0064-4>
- Hubbs C.L., Kuronuma K. 1942. Hybridization in nature between two genera of flounders in Japan // Papers of Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. V. 27. P. 267.
- Kemper K.E., Visscher P.M., Goddard M.E. 2012. Genetic architecture of body size in mammals // Genome Biol. V. 13(4). P. 244.
<https://doi.org/10.1186/gb4016>
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. V. 16. P. 111.
<https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kopiejewska W., Terlecki J., Chybowski L. 2003. Varied somatic growth and sex cell development in reciprocal hybrids of roach *Rutilus rutilus* (L.) and ide *Leuciscus idus* (L.) // Arch. Pol. Fish. V. 11(1). P. 33.
<https://doi.org/10.3750/AIP2004.34.1.05>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Publications Kottelat, Cornol and Freyhof.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for bigger datasets // Mol. Biol. Evol. V. 33(7). P. 1870.
- Kyritsi S., Kokkinakis A.K. 2020. Age, Growth, Reproduction and Fecundity of Roach *Rutilus rutilus* from Volvi Lake, Northern Greece // Turkish J. Fish Aquat. Sci. V. 20(10). P. 717.
https://doi.org/10.4194/1303-2712-v20_10_01
- Lane N. 2011. Mitonuclear match: optimizing fitness and fertility over generations drives ageing within generations // Bioessays. V. 33. P. 860.
<https://doi.org/10.1002/bies.201100051>
- Lane N., Martin W. 2010. The energetics of genome complexity // Nature. V. 467. P. 929.
- Lanfear R.B., Calcott S.Y.W.Ho., Guindon S. 2012. Partition Finder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // Mol. Biol. Evol. V. 29. P. 1695.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Librado P., Rozas J. 2009. DNASP v.5: A Software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. V. 25. P. 1451.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Little A.G., Kocha K.M., Loughheed S.C., Moyes C.D. 2010. Evolution of the nuclear-encoded cytochrome oxidase subunits in vertebrates // Physiol. Genomics. V. 42. P. 7684.
<https://doi.org/10.1152/physiolgenomics.00015.2010>
- López-Cortegano E., Carpena-Catoira C., Carvajal-Rodríguez A., Rolán-Alvarez E. 2020. Mate choice based on body size similarity in sexually dimorphic populations causes strong sexual selection // Anim. Behav. V. 160. P. 69.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.12.005>
- McLain D.K. 1993. Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity // Oikos. V. 68. P. 490.
<https://doi.org/10.2307/3544917>
- Nabholz B., Glémin S., Galtier N. 2009. The erratic mitochondrial clock: variations of mutation rate, not population size, affect mtDNA diversity across birds and mammals // BMC Evol. Biol. V. 9(1). P. 54.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-54>
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. 2016. Fishes of the world. N.Y.: John Wiley & Sons.

- Olmo E.* 2003. Reptiles: a group of transition in the evolution of genome size and of the nucleotypic effect // *Cytogenet. Genome Res.* V. 101. P. 166.
<https://doi.org/10.1159/000074174>
- De Paula W.B., Lucas C.H., Agip A.N. et al.* 2013. Energy, ageing, fidelity and sex: oocyte mitochondrial DNA as a protected genetic template // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 368. P. 20120263.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0263>
- Pierce B.A., Mitton J.B.* 1980. The relationship between genome size and genetic variation // *Am. Nat.* V. 116. P. 850.
- Pierron D., Wildman D.E., Hüttemann M. et al.* 2012. Cytochrome c oxidase: Evolution of control via nuclear subunit addition // *Biochim., Biophys. Acta.* V. 1817(4). P. 590.
<https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.07.007>
- Posada D., Buckley T.R.* 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests // *Syst. Biol.* V. 53(5). P. 793.
<https://doi.org/10.1080/10635150490522304>
- Purdom C.E.* 1979. *Purdom C.E. 1979. Genetics of growth and reproduction in teleosts. Fish phenology: anabolic adaptiveness in teleosts.* London: Acad. Press. P. 207.
- Rand D.M., Fry A.J., Sheldahl L.* 2006. Nuclear–Mitochondrial Epistasis and Drosophila Aging: Introgression of Drosophila simulans mtDNA Modifies Longevity in *D. melanogaster* Nuclear Backgrounds // *Genetics.* V. 72. P. 329.
<https://doi.org/10.1534/genetics.105.046698>
- Richard G.F., Kerrest A., Dujon B.* 2008. Comparative genomics and molecular dynamics of DNA repeats in eukaryotes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* V. 72(4). P. 686.
<https://doi.org/10.1128/MMBR.00011-08>
- Romanov D.E., Butenko E.V., Shkurat T.P.* 2019. Genome distance between growth-regulating genes and telomeres is correlated with morpho-physiological traits in mammals // *Gene Reports.* V. 14. P. 124.
<https://doi.org/10.1016/j.genrep.2018.12.006>
- Ronquist F., Teslenko M., Paul van der Mark et al.* 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Syst. Biol.* V. 61. P. 539.
- Runemark A., Eroukhanoff F., Nava-Bolaños A. et al.* 2018. Hybridization, sex-specific genomic architecture and local adaptation // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 373(1757). P. 20170419.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0419>
- Schrader M., Fuller R.C., Travis J.* 2013. Differences in offspring size predict the direction of isolation asymmetry between populations of a placental fish // *Biol. Letters.* V. 9. № 55. P. 20130327.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0327>
- Scribner K.T., Page K.S., Bartron M.L.* 2001. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference // *Rev. Fish. Biol.* V. 10. P. 293.
<https://doi.org/10.1023/A:1016642723238>
- Shipley J.R., Campbell P., Searle J.B., Pasch B.* 2016. Asymmetric energetic costs in reciprocal-cross hybrids between carnivorous mice (*Onychomys*) // *J. Exp. Biol.* V. 219. P. 3803.
<https://doi.org/10.1242/jeb.148890>
- Šorić V.M.* 2004. A natural hybrid of *Leuciscus cephalus* and *Alburnus alburnus* (Pisces, Cyprinidae) from the Ibar River, Western Serbia // *Archives Biol. Sci.* V. 56(1–2). P. 23.
<https://doi.org/10.2298/ABS0402023S>
- Stolbunova V.V., Pavlova V.V., Kodukhova Y.V.* 2020. Asymmetric hybridization of roach *Rutilus rutilus* L. and common bream *Abramis brama* L. in controlled backcrosses: Genetic and morphological patterns // *Biosyst. Divers.* V. 28(4). P. 35.
<https://doi.org/10.15421/012048>
- Villani G., Attardi G.* 1997. *In vivo* control of respiration by cytochrome c oxidase in wild-type and mitochondrial DNA mutation-carrying human cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 94. P. 1166.
- Vetesník L., Halacka K., Papoušek I. et al.* 2009. The first record of a natural hybrid of the roach *Rutilus rutilus* and nase *Chondrostoma nasus* in the Danube River Basin, Czech Republic: morphological, karyological and molecular characteristics // *J. Fish Biol.* V. 74. P. 1669.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02220.x>
- Vinogradov A.E., Anatskaya O.V.* 2006. Genome size and metabolic intensity in tetrapods: a tale of two lines // *Proc. R. Soc. B.* V. 273. P. 27.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3266>
- Von Zglinicki T.* 2002. Oxidative stress shortens telomeres // *Trends Biochem. Sci.* V. 27(7). P. 339.
[https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(02\)02110-2](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(02)02110-2)
- Wallace D.C.* 2007. Why do we still have a maternally inherited mitochondrial DNA? Insights from evolutionary medicine // *Annu. Rev. Biochem.* V. 76. P. 781.
<https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.76.081205.150955>
- Werren J.H., Beukeboom L.W.* 1998. Sex determination, sex ratios, and genetic conflict // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 29. P. 233.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.233>
- Wirtz P.* 1999. Mother species–father species: unidirectional hybridization in animals with female choice // *Anim. Behav.* V. 58(1). P. 1.
<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1144>
- Witkowski A., Kotusz J., Wawer K. et al.* 2015. A Natural Hybrid of *Leuciscus leuciscus* (L.) and *Alburnus alburnus* (L.) (Osteichthyes: Cyprinidae) from the Bystrzyca River (Poland) // *Ann. Zool.* V. 65(2). P. 287.
<https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2015.65.2.010>
- Wyngaard G.A., Rasch E.M., Manning N.M. et al.* 2005. The relationship between genome size, development rate, and body size in copepods // *Hydrobiologia.* V. 532. P. 123.

Influence of the Rate of Changes in the COX1 Gene on Body Size and Sexual Selection in Carp Hybridization

V. V. Stolbunova¹, * and E. A. Borovikova¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: vvsto@mail.ru

The influence of mtDNA cytochrome *c*-oxidase I gene fragment variability on body length was studied in twelve species of cyprinids, which may have hybrids with *Rutilus rutilus* L. and *Abramis brama* L., and in reciprocal hybrids (RA, AR) and alloplasmatic backcrosses (_ARR, _RAA) of roach (R) and bream (A). It has been established that the rate of nucleotide substitutions in COX1 is negatively related not only to body size but also to fish life span, which differentiates them into two groups: group I – species with a high rate of COX1 changes and a relatively small body size and group II – species with low sequence variability and relatively large body size. The boundary for the distinguished groups runs between species the same genus *Leuciscus leuciscus* and *L. idus*: with a twofold decrease in the rate of substitutions in *ide*, a twofold increase in body size and lifespan occurs, which indicates a decrease in the rate of cellular respiration and free radical leak, and the exact mitonuclear match respiratory complexes. Presumably, the decrease in the rate of COX1 changes in species of group II and in bleak *Alburnus alburnus* is associated with an increase in the size of genome, which provides additional protection of genes from chemical mutagens and, regardless of body size, reduces the rate of aerobic metabolism. It has been experimentally shown that mtDNA affects body length. When bream mtDNA is included in the roach nuclear genome, _ARR backcrosses have the body length of a bream and high viability, while _RAA backcrosses with roach mtDNA and the bream nuclear genome inherit the roach body length and reduce viability. Species of group II are not able to effectively use the highly polymorphic mtDNA of species of group I, which is also manifested by a violation of the inheritance of a longer bream body length in RA hybrids and leads to reproductive isolation. Group I species, such as *Rutilus rutilus*, can include mtDNA of both groups in their genome, which underlies sexual selection in hybridization. Accordingly, sexual size dimorphism has a genetic origin, and body size for a potential partner can be a signal for determining the mitonuclear compatibility of genomes in respiratory complexes.

Keywords: Cyprinidae, *Rutilus rutilus*, *Abramis brama*, distant hybridization, body size, lifespan, rate of accumulation of mtDNA substitutions