

УДК 575 : 597.551.2(477.5)

ЩИПОВКИ (CYPRINIFORMES: COBITIDAE: COBITIS) ВОДОЕМОВ УКРАЇНИ: ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГРАНИЦЫ ВИДОВ И ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

С. В. Межжерин, Л. И. Павленко

Щиповки (Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis) водоемов Украины: генетические границы видов и естественная гибридизация — С. В. Межжерин, Л. И. Павленко. — Проведенное биохимическое генное маркирование популяций щиповок доказывает наличие пяти видов рода *Cobitis* в фауне Украины. Это щиповки: дунайская *C. elongatoides* (бассейн Дуная), сибирская *C. melanoleuca* (р. Северский Донец), обыкновенная *C. taenia* (езде кроме бассейна Дуная и озер Волины), донская *C. tanaitica* (Нижний Дунай) и неописанный вид *C. species* (озера Северо-западной Украины). Три последних – викарные виды, образующие надвидовой комплекс *C. (superspecies) taenia*, между представителями которого происходит интрогрессивная гибридизация с образованием широких зон генных интрогрессий. Между видами, обитающими в симпатрии, идет так называемая случайная гибридизация, при которой аллодиплоиды *C. melanoleuca* × *C. tanaitica* и *C. melanoleuca* × *C. taenia* образуются на Северском Донце, а *C. elongatoides* × *C. tanaitica* — на Нижнем Дунае. Кроме того в Десне обнаружен межродовый гибрид *C. taenia* × *S. aurata*.

Ключевые слова: щиповки, *Cobitis*, энзимный электрофорез, систематика, морфометрия, гибридизация

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

Щипівки (Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis) водойм України: генетичні межі видів і природна гібридизація — С. В. Межжерин, Л. І. Павленко. — Проведене біохімічне генне маркування популяцій щипівок доводить наявність п'яти видів роду *Cobitis* в фауні України. Це щипівки: дунайська *C. elongatoides* (басейн Дунаю), сибірська *C. melanoleuca* (р. Сіверський Донець), звичайна *C. taenia* (скрізь крім басейна Дунаю та озер Волині), донська *C. tanaitica* (Нижній Дунай) і неописаний вид *C. species* (озера Північно-Західної України). Три останніх – вікарні види, що утворюють надвидовий комплекс *C. (superspecies) taenia*, між представниками якого відбувається інтрогресивна гібридизація з утворенням широких зон генних інтрогресій. Між симпатричними видами йде так звана випадкова гібридизація, при якій аллодиплоїди *C. melanoleuca* × *C. tanaitica* і *C. melanoleuca* × *C. taenia* утворюються на Сіверському Дінці, а *C. elongatoides* × *C. tanaitica* — на Нижньому Дунаї. Крім того в Десні знайдений міжродовий гібрид *C. taenia* × *S. aurata*.

Ключові слова: щипівки, *Cobitis*, ензимний електрофорез, систематика, морфометрія, гібридизація

Адреса: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01601. Україна. E-mail: mezh@izan.kiev.ua

The spined loaches (Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis) of Ukraine: species genetic limits and natural hybridization. — Mezhzherin S. V., Pavlenko L. I. — Implemented biochemical genetic investigation of spined loach populations proves existence of five species of *Cobitis* genus in the Ukrainian fauna, namely: *C. elongatoides* (Danube basin), *C. melanoleuca* (Seversky Donets river), *C. taenia* (everywhere except for Danube basin and Volyn region lakes), *C. tanaitica* (Lower Danube) and *C. species* (lakes of the Northern-Western Ukraine). Three last above-mentioned species are allospecies of *C. (superspecies) taenia*, representatives of which undergo hybridization with formation of wide areas of gene introgressions. So-called occasional hybridisation, which results in formation of allodiploids both *C. melanoleuca* × *C. tanaitica* and *C. melanoleuca* × *C. taenia* in Seversky Donets river, *C. elongatoides* × *C. tanaitica* in Lower Danube, as well as intergeneric hybrid *C. taenia* × *S. aurata* in Desna river takes place between sympatry-inhabiting species.

Key words: spined loaches, *Cobitis*, enzyme electrophoresis, systematics, morphometry, hybridization

Address: Schmalhausen Institute of Zoology NAS of Ukraine, B. Khmel'niskogo, 15, Kiev, 01601, Ukraine. E-mail: mezh@izan.kiev.ua

Введение

Небольшие вьюновые рыбы, представляющие род обыкновенных щиповок *Cobitis*, обитающие по всей Палеарктике, в последнем десятилетии стали бумом эволюционно-генетических и систематических исследований позвоночных. Причины — неожиданно большое число скрытых видов и широ-

кая гибридизация, приводящая к появлению ди-, три- и тетраплоидных биотипов [1-5 и др.]. По результатам исследований этого видового комплекса уже было проведено три международных совещания и только по вопросам эволюционной ге-

нетики и систематики щиповок опубликованы десятки работ.

Еще со времен Л.С. Берга [6] в водоемах Восточной Европы определялись только два вида щиповок: щиповка обыкновенная *Cobitis taenia* — представитель номинативного подрода и щиповка золотистая *Sabanejewia aurata*, которые вплоть до конца XX столетия отечественными исследователями рассматривались в составе одного рода [7]. В результате генетических исследований, проведенных в последнем десятилетии, число видов рода *Cobitis* в фауне Украины существенно возросло. Кроме номинативного вида *C. taenia*, который, как выяснилось [8-10], главным образом обитает в бассейне Среднего и Верхнего Днепра были идентифицированы еще четыре вида. Так, в Северском Донце, реках Азовского моря, в нижнем течении Южного Буга [11] и в низовьях Дуная [12] обнаружена еще и щиповка донская *C. tanaitica*, в Северском Донце обитает щиповка сибирская *C. melanoleuca* [9], в бассейне Дуная — щиповка дунайская *C. elongatoides* [12-13]. Из Крыма и низовий Южного Буга недавно была описана щиповка таврическая *C. taurica* [14], которая, как считали авторы этой публикации, также обитает и в реке Велеке в Болгарии, но которая по гаплотипам mtДНК, представленным в этой же публикации, выглядит полифилитическим образованием. В настоящее время болгарская форма предполагаемого вида описана как *C. pontica* [15]. Представители каждого из перечисленных видов щиповок характеризуются особым кариотипом, и за исключением *C. taurica* и *C. pontica*, имеют набор специфичных электроморф, хотя и не диагностируются по морфологическим признакам. Может быть поэтому выделение двух последних видов выглядит неоднозначным, а потому в последней работе, посвященной разнообразию европейских щиповок, диплоидные виды именовались биотипами [5].

Представители рода *Cobitis* в природе легко гибридизируют, при этом могут образовываться аллодиплоидные гибриды, которые размножаются амеиотически путем беккроссирования с одним из родительских видов. В результате чего появляются аллотриплоидные самки, которые воспроизводятся гиногенезом, а те в свою очередь при определенных условиях могут при оплодотворении триплоидной яйцеклетки гаплоидным спермием одного из родительских видов давать и тетраплоидов [2]. Установлено, что во внутренних водах Украины полиплоидные щиповки численно доминируют [8-10], а их массовое появление — результат инвазии [16], произошедшей, очевидно, в 60-70-х гг. XX столетия.

К настоящему времени щиповки Украины привлекли внимание всех европейских исследователей, занимающихся вопросами их эволюции и систематики. При этом, несмотря на значительное число опубликованных сведений о структуре диплоидно-полиплоидных сообществ, полученных разными методами [5, 8-14, 17], до сих пор не сформировалось единое представление о статусе различных диплоидных форм и их географическом распространении. Для того чтобы представить ситуацию по генетической структуре дипло-

идных щиповок в целом по Украине и проведено это исследование, базирующееся на биохимическом геномном маркировании.

Материал и методы

Основой для исследования послужили вышедшие из печати [8-10, 12-13, 18] и неопубликованные данные по генетической структуре популяций щиповок Украины, полученные в Отделе эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии НАН Украины в 2000/07 гг. Выборками охвачены все основные водные системы Украины (табл. 1).

В соответствии с известными рекомендациями [19] для морфологического анализа использованы 24 пластических признака: абсолютная длина тела (L), стандартная длина тела (SL), промысловая длина тела (l), наибольшая высота тела (H), наименьшая высота тела (h), длина хвостового стебля (pl), антедорсальное расстояние (aD), постдорсальное расстояние (pD), антевентральное расстояние (aV), антеанальное расстояние (aA), длина спинного плавника (ID), высота спинного плавника (hD), длина анального плавника (lA), высота анального плавника (hA), длина грудных плавников (lP), длина брюшных плавников (lV), расстояние между P и V (PV), расстояние между A и V (AV), длина головы (c), высота головы (hc), длина рыла (ao), диаметр глаза (o), заглазничное расстояние (po), ширина лба (io). Индексация промеров туловища и плавников, длины головы проведены к промысловой длине тела, а промеров головы к ее длине.

Всего с помощью биохимического геномного маркирования методом электрофоретического разделения ферментов и структурных белков в полиакриламидном геле исследовано 32 выборки, собранных по основным бассейнам Украины в течение 2000/07 гг. В качестве маркеров использован ряд ферментов и белков, позволяющих идентифицировать практически все известные виды рода *Cobitis* [2, 5, 8-12, 20], а также полиплоидных биотипов, а именно: аспартатаминотрансфераза (*Aat-1*), глюкозофосфатизомераза (*Gpi-1*), лактатдегидрогеназа (*Ldh-B*), малатдегидрогеназа (*Mdh-1A*), неспецифические эстеразы (*Es-2*) и умбелиферилэстераза (*Es-D*), а также структурные белки (*Pt-3*) мышц. Кроме того у половины рыб с помощью цитометрического анализа площади эритроцитов была определена ploидность генома, что в дополнение к биохимическим маркерам позволило более четко отличить диплоидных и полиплоидных особей.

Результаты

Биохимическое геномное маркирование. С помощью цитометрии, по аллельным пулам и характеру спектров в 27 выборках идентифицировано 623 диплоидных особи, что составило около 40% от общего числа исследованных щиповок (табл. 1). Реально с учетом выборок, в которых зафиксированы одни только полиплоиды и которые соответственно не представлены в табл. 1, доля диплоидов снижается до 35%. Это означает, что почти две трети щиповок являются представителями разнообразных полиплоидных биотипов и следова-

тельно в водоемах Украины диплоидные шиповки численно уступают полиплоидным гибридам, хотя в отдельных изолированных водоемах или малых реках они могут не только преобладать, но даже образовывать однородные популяции (табл. 1).

Среди диплоидов идентифицировано пять видов рода *Cobitis*, а также разнообразные гибриды, в подавляющем большинстве случаев образовавшиеся именно при их скрещиваниях (табл. 1).

Таблица 1. Выборки шиповок и их структура по видам и биотипам

| Водоемы | Координаты выборки | Виды и биотипы | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|-----------------------|----------------|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|
| | | MM | TT | NN | SS | EE | N×T | S×T | N×S | M×T | M×N | E×N | A×T | 3(4)N |
| р. Северский Донец | 46°38'N 39°30'E | 9 | 7 | 14 | | | 28 | | | 3 | | | | 7 |
| — «» — | 46°38'N 39°30'E | | | 2 | | | | | | | | | | 8 |
| р. Десна | 51°29'N 31°18'E | | 24 | | | | | 2 | | | | | 1 | 171 |
| р. Снов | 51°32'N 31°28'E | | 9 | | | | | 3 | | | | | | 59 |
| р. Удай | 50°00'N 33°03'E | | 4 | | | | | | | | | | | 78 |
| р. Рось | 49°47'N 30°06'E | | 15 | | | | | | | | | | | |
| оз. Козинка | 50°12'N 30°40'E | | 65 | | | | | 1 | | | | | | 11 |
| оз. Бабье | 50°27'N 30°32'E | | 66 | | | | | | | | | | | 16 |
| оз. Тельбин | 50°25'N 30°36'E | | 5 | | | | | | | | | | | 2 |
| оз. Вырлица | 50°23'N 30°39'E | | 2 | | | | | | | | | | | 11 |
| оз. Десенка | 50°27'N 30°32'E | | 15 | | | | | 1 | | | | | | 17 |
| р. Ирпень | 50°29'N 30°15'E | | 7 | | | | | 3 | | | | | | 32 |
| — «» — | 50°34'N 30°17'E | | 1 | | | | | | | | | | | 12 |
| — «» — | 50°42'N 30°19'E | | 5 | | | | | | | | | | | 17 |
| — «» — | 50°19'N 30°08'E | | 8 | | | | | | | | | | | 17 |
| р. Тетерев | 51°01'N 30°13'E | | 7 | | | | | 2 | | | | | | 30 |
| р. Ирша | 50°45'N 29°14'E | | 21 | | | | | 3 | | | | | | 2 |
| р. Южный Буг | 48°40'N 29°16'E | | 4 | | | | | | | | | | | 7 |
| — «» — | 49°05'N 29°10'E | | 41 | | | | | | | | | | | 8 |
| Нижний Днепр | 46°38'N 32°38'E | | 27 | 34 | | | 52 | | 1 | | | | | 21 |
| Нижний Дунай | 45°24'N 29°34'E | | | 6 | | 20 | | | | | 10 | | | 316 |
| бассейн Тисы | 48°14'N 22°33'E | | | | | 12 | | | | | | | | 22 |
| р. Бороныя | 48°08'N 23°19'E | | | | | 15 | | | | | | | | 4 |
| р. Веля | 48°32'N 22°29'E | | | | | 24 | | | | | | | | 3 |
| р. Стырь | 50°44'N 25°20'E | | 4 | | | | | | | | | | | 84 |
| оз. Глинка | 49°44'N 23°53'E | | | | 33 | | | | | | | | | 11 |
| оз. Песочное | 51°34'N 23°55'E | | | | 7 | | | | | | | | | |

MM – особи *C. melanoleuca*; EE – *C. elongatoides*; TT – *C. taenia*; NN – *C. tanaitica*; SS – *C. species*; N×T – носители генотипа Pt-3 в зонах интрогрессивной гибридизации *C. taenia* и *C. tanaitica*; T₁/T₃ – особи носители генотипа Ldh-B в зонах интрогрессивной гибридизации; T₂×T₃ – носители генотипов в местах интрогрессивной гибридизации; M×T₁ – аллодиплоид *C. melanoleuca* × *C. taenia*; E×T₂ – аллодиплоид *C. elongatoides* × *C. tanaitica*; A×T₁ – аллодиплоиды *Sabanejewia aurata* × *C. taenia*, 3 (4) N – полиплоидные биотипы.

Таблица 2. Аллельные пулы щиповок разных регионов

| Локус | Аллель | <i>C. melanoleuca</i> | <i>C. elongatoides</i> | | <i>C. taenia s. lato</i> | | | <i>C. tanaïtica</i> | <i>C. species</i> |
|---------------|--------|-----------------------|------------------------|--------------|--------------------------|--------------|-----------------|---------------------|-------------------|
| | | | Средний Дунай | Нижний Дунай | Средний и Верхний Днепр | Нижний Днепр | Северский Донец | | |
| | | | | | | | | | |
| <i>Aat-1</i> | c | | | | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| | b | | 0,04 | 0,10 | | | | | |
| | a | 1,00 | 0,96 | 0,90 | | | | | |
| <i>Es-2</i> | b | 1,00 | | | | | | | |
| | a | | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| <i>Es-D</i> | b | | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| | a | 1,00 | | | | | | | |
| | d | 1,00 | | | | | | | |
| <i>Gpi-1</i> | c | | | | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| | b | | 0,32 | 0,77 | | | | | |
| | a | | 0,68 | 0,23 | | | | | |
| <i>Ldh-B</i> | c | 1,00 | | | | | | | |
| | b | | 1,00 | 1,00 | 0,94 | 0,995 | 1,00 | 1,00 | |
| <i>Mdh-1A</i> | a | | | | 0,06 | 0,005 | | | 1,00 |
| | b | 1,00 | 0,60 | 0,33 | 1,00 | 0,95 | 1,00 | | 1,00 |
| | a | | 0,40 | 0,67 | | 0,05 | | 1,00 | |
| <i>Pt-3</i> | b | | 1,00 | 1,00 | | 0,50 | 0,57 | 1,00 | |
| | a | 1,00 | | | 1,00 | 0,50 | 0,43 | | 1,00 |

Таблица 3. Наблюдаемые и ожидаемые распределения генотипов (в скобках) локуса *Pt-3* в выборках из гибридных популяций *C. tanaïtica* — *C. taenia*

| Выборка | Генотипы | | | χ^2 d. f. = 2 |
|-----------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------|
| | <i>Pt-3</i> ^{aa} | <i>Pt-3</i> ^{ab} | <i>Pt-3</i> ^{bb} | |
| Северский Донец | 7 (9) | 28 (24) | 14 (16) | 1,36 |
| Нижний Днепр | 37 (34,7) | 55 (59,7) | 28 (25,7) | 0,74 |

Таблица 4. Средние значения и стандартные ошибки длины тела и ряда индексов (%), отличающиеся на уровне достоверности $p < 0,01$, разных видов и биотипов щиповок

| Признаки | <i>C. elongatoides</i> n = 53 | <i>C. elongatoides</i> × <i>C. tanaïtica</i> n = 14 | <i>C. tanaïtica</i> n = 7 | <i>C. taenia</i> n = 107 | <i>C. species</i> n = 5 |
|---------------|----------------------------------|--|------------------------------|-----------------------------|----------------------------|
| <i>l</i> , мм | 72,9 ± 2,1 | 86,7 ± 1,7 | 84,6 ± 2,4 | 75,4 ± 1,2 | 72,0 ± 8,0 |
| <i>SL/l</i> | 123,9 ± 0,4 | 121,1 ± 0,6 | 121,1 ± 0,9 | 123,5 ± 0,3 | 121,3 ± 1,1 |
| <i>aD/l</i> | 64,2 ± 0,4 | 64,7 ± 1,6 | 63,0 ± 1,0 | 65,3 ± 0,3 | 58,9 ± 2,7 |
| <i>aV/l</i> | 62,7 ± 0,4 | 62,2 ± 0,7 | 61,8 ± 0,8 | 63,6 ± 0,3 | 58,4 ± 2,3 |
| <i>aA/l</i> | 92,2 ± 0,8 | 94,4 ± 1,3 | 94,2 ± 0,6 | 95,4 ± 0,4 | 90,7 ± 1,0 |
| <i>lD/l</i> * | 11,3 ± 0,2 | 9,8 ± 0,2 | 9,8 ± 0,3 | 10,1 ± 0,1 | 10,0 ± 0,4 |
| <i>hD/l</i> * | 20,4 ± 0,3 | 19,0 ± 0,3 | 19,3 ± 0,5 | 19,2 ± 0,2 | 19,0 ± 0,8 |
| <i>lP/l</i> | 16,9 ± 0,4 | 13,8 ± 0,3 | 14,1 ± 0,3 | 16,6 ± 0,3 | 16,8 ± 1,1 |
| <i>lV/l</i> | 15,4 ± 0,3 | 13,1 ± 0,3 | 13,5 ± 0,4 | 14,7 ± 0,2 | 14,4 ± 0,6 |
| <i>lP/l</i> | 38,9 ± 0,5 | 38,0 ± 0,6 | 38,7 ± 0,2 | 41,0 ± 0,5 | 38,7 ± 0,7 |
| <i>lA/l</i> | 30,0 ± 0,4 | 32,1 ± 0,7 | 32,4 ± 0,5 | 31,7 ± 0,2 | 29,7 ± 1,8 |
| <i>c/l</i> | 21,9 ± 0,3 | 21,3 ± 0,5 | 20,5 ± 0,5 | 21,6 ± 0,2 | 18,6 ± 0,5 |
| <i>o/c</i> * | 9,7 ± 0,2 | 10,8 ± 0,5 | 10,6 ± 0,8 | 12,2 ± 0,2 | 11,8 ± 1,5 |
| <i>io/c</i> | 10,7 ± 0,4 | 8,1 ± 0,5 | 11,5 ± 1,4 | 9,7 ± 0,3 | 6,9 ± 1,2 |

Таблица 5. Надежность дискриминации видов и биотипов щиповок по 25 пластическим признакам.

| Виды и биотипы | N | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | Всего, % |
|--|---|-----------|-----------|----------|------------|----------|-------------|
| <i>C. elongatoides</i> | 1 | 42 | 0 | 0 | 13 | 0 | 76,4 |
| <i>C. elongatoides</i> × <i>C. tanaïtica</i> | 2 | 0 | 9 | 1 | 3 | 0 | 69,2 |
| <i>C. tanaïtica</i> | 3 | 0 | 1 | 5 | 2 | 0 | 62,5 |
| <i>C. taenia</i> | 4 | 8 | 1 | 2 | 96 | 1 | 88,9 |
| <i>C. species</i> | 5 | 0 | 0 | 0 | 1 | 4 | 80 |
| Всего | | 50 | 11 | 8 | 115 | 5 | 82,5 |

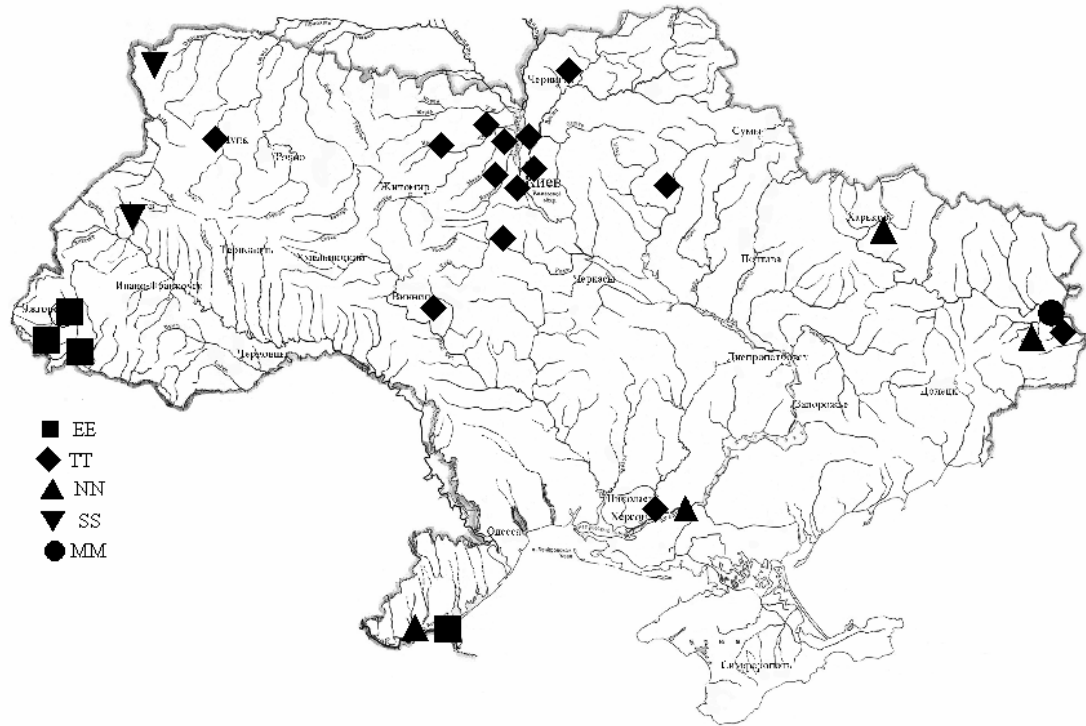


Рис. 1. Места находок разных видов щиповок. Обозначения видов те же, что и в табл. 1.

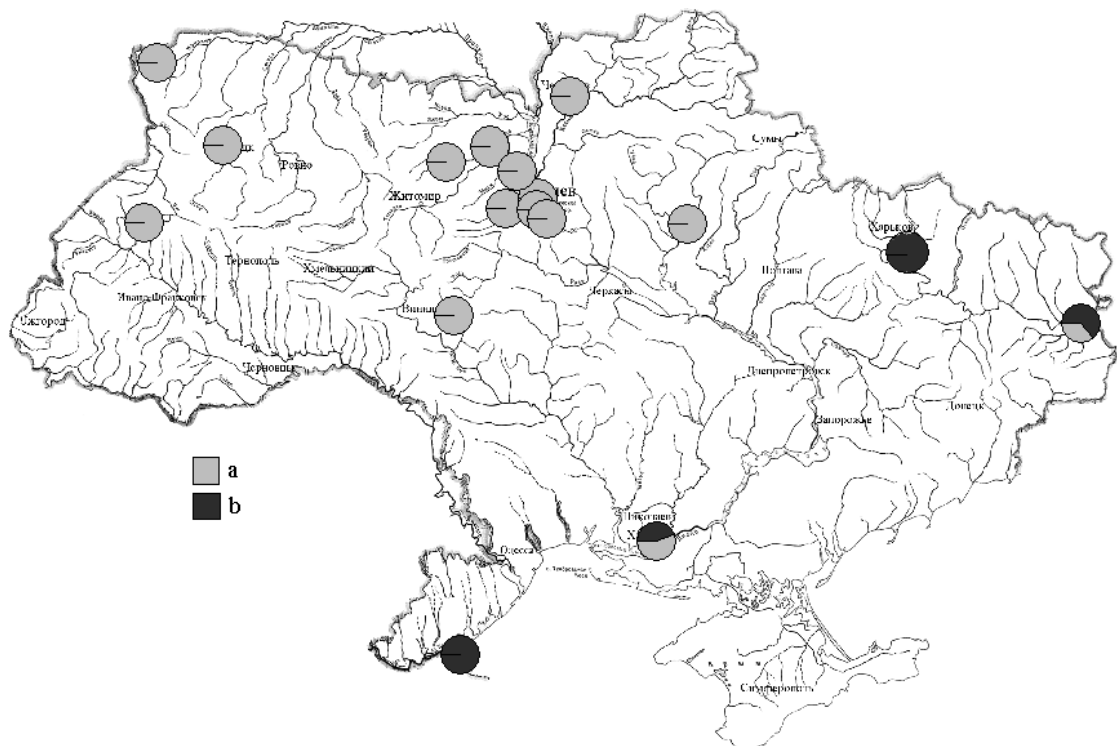


Рис. 2. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Pt-3* у представителей группы *C.* (superspecies *taenia*) в пределах Украины.

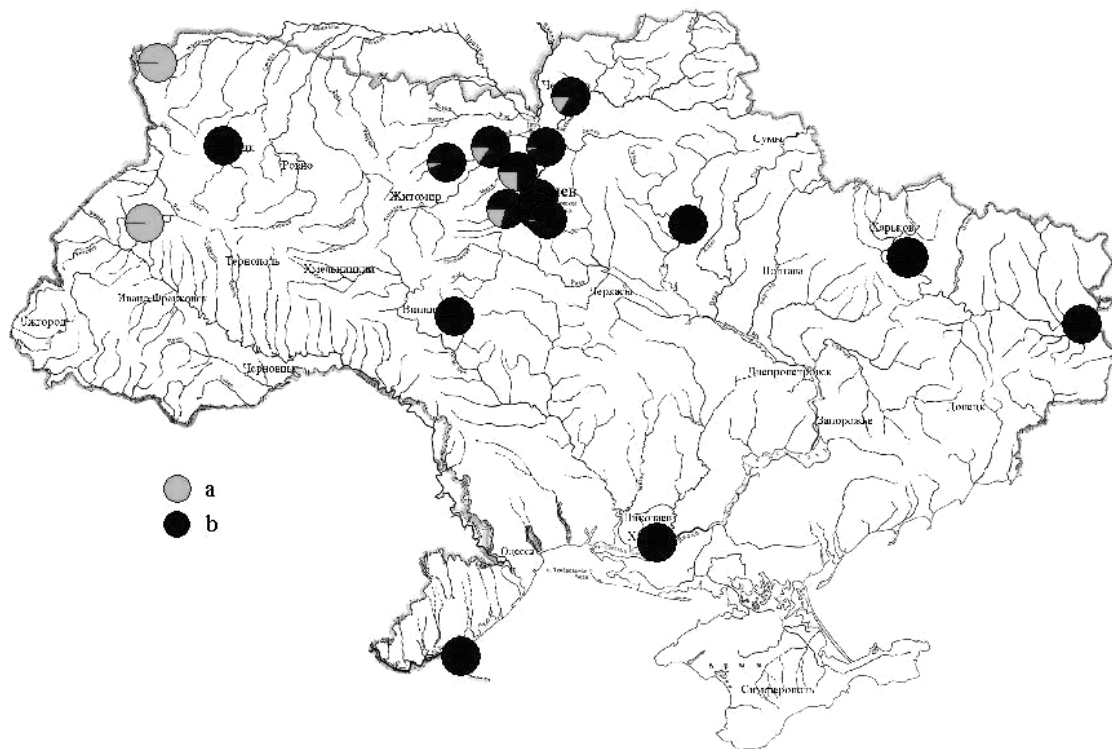


Рис. 3. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Ldh-B* у представителей группы *C.* (superspecies *taenia*) в пределах Украины

Щиповка сибирская – *C. melanoleuca*. Обнаружена на нижнем течении Северского Донца (рис. 1), где составила 11% от всех пойманных щиповок [4]. Характерны уникальные аллели *Ldh-B*⁹⁰, *Pgi-1*⁹⁸, *Es-2*^b, *Es-D*^a (табл. 2). Ареал обитания щиповки сибирской в Северском Донце совпадает с зоной интрогрессивной гибридизации *C. taenia* и *C. tanaitica*, а потому из трех обнаруженных диплоидных гибридов с участием щиповки сибирской, частота встреч которых составила 4%, два формально должны интерпретироваться как *C. melanoleuca* × *C. tanaitica* и один как *C. melanoleuca* × *C. taenia* (табл. 1), хотя следует учесть, что в зонах генных интрогрессий не бывает генетически однородных особей. По морфологии особи щиповки сибирской четко отличаются от остальных видов этого рода фауны Украины наличием двух пятен у основания хвостового плавника. В Украине отмечена только в бассейне Северского Донца.

Щиповка дунайская — *C. elongatoides*. Обнаружена в бассейне Дуная (рис. 2). В нижнем течении особи этого вида составляют только 6% от общего числа [6]. В равнинном Закарпатье, также уступает по численности гибридным формам, а вот в предгорье, наоборот, доминирует (табл. 3). Характеризуется набором аллелей *Aat-1*¹⁰⁵, *Aat-1*¹¹⁰, *Gpi-1*¹⁰⁵, *Gpi-1*¹¹⁰, *Pt-1*⁹⁰ альтернативных *C. taenia* (табл. 2). Судя по электрофоретическим спектрам [12-13, 20], именно при гибридизации этого вида образовалось подавляющее большинство описанных в литературе триплоидных и тет-

раплоидных биотипов, в том числе и обитающих в водоемах Украины [8-10, 12-13, 18]. В Низовьях Дуная обнаружены достаточно многочисленные аллодиплоидные гибриды *C. elongatoides* — *tanaitica*, которые отмечались и другими исследователями в бассейне Дуная [5]. Внешне особи этого вида очень похожи на щиповок обыкновенных, хотя и отличаются пропорциями тела и особенностями окраски, которые, однако, не имеют диагностического значения на уровне отдельных особей.

Щиповка донская — *C. tanaitica*. Генетически однородные представители этого вида в пределах Украины обнаружены только в бассейне Нижнего Дуная (рис. 1, табл. 1), где они были немногочисленными и численно уступали даже гибридам *C. elongatoides* × *C. tanaitica* (табл. 3). Для этой щиповки характерны фиксации аллелей *Aat-1*¹⁰⁰, *Sod-1*¹⁰⁰, *Gpi-1*¹⁰⁰, по которым она идентична обыкновенной щиповке, а аллели *Mdh-1*¹¹⁰ и *Pt-3*⁹⁰ сближают ее со щиповкой дунайской. При этом донские популяции этого вида отличаются от дунайских аллельным составом локуса *Mdh-1A*, который у щиповок с Дона идентичен номинативному виду *C. taenia* [5], что может являться свидетельством генетической неоднородности щиповки донской. Промежуточное положение этого вида в системе рода подтверждают и данные ПЦР-анализа [15], хотя при этом особи щиповки донской оказывается ближе к *C. elongatoides*. Судя по распространению частот маркирующего этот вид аллеля *Pt-3*⁹⁰ (рис. 2, табл. 2) в популяциях бассейна Ни-

жного Днепра и Северского Донца происходит гибридизация *C. tanaitica* и *C. taenia*. То, что эта гибридизация имеет интрогрессивный характер, подтверждает факт четкого соответствия наблюдаемого и ожидаемого в случае панмиксии распределений генотипов локуса *Pt-3* (табл. 3). Очевидно, что зоной генных интрогрессий является вся южная и восточная часть Украины (рис. 2), которую по данным кариологии относят к ареалу *C. tanaitica* [11]. При этом есть все основания считать, что на генетическую структуру популяций низовий Днепра первостепенное влияние оказали интрогрессии особей донских популяций, что следует из факта низкой представленности специфичного для дунайских *C. tanaitica* аллеля *Mdh-1A^a* по сравнению с относительно высокой частотой аллеля *Pt-3^b* (табл. 2). Щиповка донская морфологически очень похожа на щиповку обыкновенную и по экстерьерным признакам и промерам тела на уровне отдельных особей от последней не диагностируется.

Щиповка обыкновенная – *C. taenia*. Очевидно самая массовая и распространенная из щиповок (рис. 1) на территории Украины. Встречается во всех речных бассейнах кроме дунайского и озер северо-западной Украины (табл. 1), где соответственно замещена близкими викарными видами: в первом случае щиповкой донской *C. tanaitica*, а во втором неописанным видом *C. species*. По сочетанию аллелей *Aat-1^c*, *Gpi-1^c*, *Ldh-B^b*, *Pt-3^a* (табл. 2) четко отличается от остальных видов. Тем не менее, в отдельных бассейнах массово встречаются особи с примесью генов, характерными для других видов, что указывает на факт генных интрогрессий. В пределах Украины аллодиплоидные гибриды с участием этого вида обнаружены в Северском Донце (*C. melanoleuca* × *C. taenia*) [4] и в бассейне Десны, где был идентифицирован межродовой гибрид *C. taenia* × *Sabanejewia aurata*, представляющий собой мелкую, очевидно, недоразвитую рыбешку с длиной тела около 30 мм. Аллодиплоидные гибриды *C. elongatoides* × *C. taenia* достаточно часто встречаются [5, 21] в бассейнах рек Северного (Везер, Эльба) и Балтийского (Одер) морей, где эти два вида совместно обитают.

Неописанный вид – *C. species*. Обнаружен на северо-западе Украины в двух озерах: Глинка-Навария (окрестности Львова) и в Песочном (система Шацких озер) (рис. 1). Идентифицируется по фиксации аллеля *Ldh-B¹⁰⁵* (табл. 2). Генетически и морфологически ближе остальных к номинативному виду. Кариологические исследования показали [22], что в Восточной Польше в изолированных водоемах обитают популяции щиповок обыкновенных, отличающиеся от остальных числом ядрышковых организаторов, что дало основание авторам этой работы отнести их к особой кариологической форме. Вероятнее всего она идентична *C. species*. Аллель *Ldh-B¹⁰⁵*, свойственный это-

му виду, с небольшой частотой обнаружен в большинстве популяций бассейна Днепра (рис. 3), что свидетельствует об интрогрессиях генов этого вида в популяции номинативной *C. taenia*. Аллель *Ldh-B^a* не выявлен в популяциях Южного Буга и Северского Донца и р. Удай За пределами Украины распространение этого аллелей отмечено в популяциях щиповок рек Германии [23].

Сравнительная морфологическая характеристика. Проведенный дисперсионный анализ показал, что в ряду *C. elongatoides* — *C. tanaitica* — *C. taenia* — *C. species* фактор видовой принадлежности оказывает достоверное влияние ($p \ll 0,01$) на изменчивость индексов 13 пластических признаков (табл. 4). Кроме того значимой выглядит изменчивость длины тела. Существенный вклад в морфологическую дифференциации прежде всего вносят признаки, отражающие диаметр глаза и длину спинного плавника. При этом у дунайской щиповкой по сравнению с остальными видами имеется четкая тенденция к уменьшению диаметра глаза, но увеличения размеров плавников, особенно спинного. Тем не менее, даже по этим самым значимым признакам различия перекрываются настолько, что и по ним невозможно отличить особей разных видов. Так, пределы варьирования индекса *o/c* у *C. elongatoides* — 5,6-13,8%, у *C. tanaitica* — 7,7-15%, *C. taenia* — 7-18,6%. Распределения значений индекса *ID/l* также трансгрессируют (*C. elongatoides* — 9,1-14,7%, *C. tanaitica* — 8,6-11,1%, у *C. taenia* — 5,7-13%). Дискриминантный анализ позволяет в целом оценить надежность определения обозначенных выше видов щиповок по комплексу всех признаков, которая оказалась на уровне 82,5% (табл. 5). Надежнее всего идентифицируются особи *C. taenia*, наименее — *C. tanaitica*. Это очевидно связано с промежуточным положением последней по отношению *C. elongatoides* и *C. taenia*. Таким образом, виды *C. elongatoides* — *C. tanaitica* — *C. taenia* — *C. species* по морфологическим признакам на уровне индивидуальных особей не диагностируются и эти виды очень подходят к определению криптических.

Обсуждение результатов

Все разнообразие гибридизационных явлений, происходящих в природе, может быть сведено к двум ситуациям [24]: «случайная гибридизация», происходящая время от времени между совместно обитающими «хорошими» видами, и интрогрессивная между близкими викарными видами (алловидами), морфологические признаки которых в большинстве известных случаев трансгрессируют.

В первом случае результатом гибридизации становится аллодиплоидия – появление диплоидных гибридных особей, у которых нарушен нормальный ход мейоза и которые размножаются клонально (партеногенезом, гиногенезом) либо

полуклонально (гибридогенезом). В случаях их амейотического размножения, когда самки производят нередуцированные гаметы, при возвратных скрещиваниях с одним из родительских видов образуются асексуальные триплоиды. Именно такого рода механизм срабатывает у щиповок, приводя к появлению особей триплоидных биотипов [2]. Очевидно, случайная гибридизация у щиповок достаточно обычна. Только в водах Украины аллодиплоидия отмечена в популяциях Северского Донца, Нижнего Дуная, Десны, т. е. везде, где вместе обитают разные виды щиповок. Диплоидные гибриды отмечены и в реках Центральной Европы [5, 20, 22-23], в которых совместно обитают, с одной стороны, *C. elongatoides*, а с другой, *C. tanaïtica* или *C. taenia*.

Генные интрогрессии у рыб — явление обычное [25]. Интрогрессивная гибридизация происходит между близкими викарными видами, имеющими сходство кариотипов, генетическая изоляция которых поддерживается за счет их географического разобщения. При этом викарные виды свободно гибридизируют с образованием зон генных интрогрессий, в которых просто невозможно найти генетически «чистых» особей родительских видов. [26]. И в данном случае между аллопатрическими морфологически не различимыми видами *C. tanaïtica* и *C. taenia* на Северском Донце и на Нижнем Днепре (рис. 2), а также *C. taenia* и *C. species* на Верхнем Днепре (рис. 3) выявлены широкие зоны генных интрогрессий, в которых только условно по отдельным локусам можно выделить особи родительских видов и гибриды. Хотя очевидно, что интрогрессанты могут нести любую порцию генов того или иного родительского вида.

Неоднозначный характер гибридизации предполагаемых пяти видов и разная степень их генетической дифференциации предполагает построение иерархической системы. При этом викарирующие виды: *C. taenia*, *C. tanaïtica* и неописанный вид *C. species* следует рассматривать как составляющие надвидового комплекса *C. (superspecies) taenia*, а виды *C. melanoleuca* и *C. elongatoides* как равные по уровню таксономической иерархии этому комплексу четко обособленные виды.

Обсуждения заслуживает статус недавно описанного целой группой исследователей [14] вида — щиповки таврической *C. taurica*, ареал которой в современном понимании охватывает реку Черную в Крыму и низовья Южного Буга. Следует сказать, что основой для ее выделения в качестве самостоятельного вида послужила хромосомная формула, по которой щиповка таврическая достаточно близка к 50-хромосомной *C. tanaïtica*. При этом ни на уровне биохимических генных маркеров, ни на уровне гаплотипов, ни, тем более, на уровне морфологии щиповка таврическая не имела однозначного диагноза [14]. Исследования, проведенные в Низовьях Днепра, где вполне можно ожидать присутствие именно *C. taurica*, поскольку типовым местонахождением видов является низовья Южного Буга, показали, что здесь располагается гибридная зона, в которой в равной степени представлены гены *C. tanaïtica* и *C. taenia* (табл. 2). Возможно, что именно гибридная природа особей и, в частности, интрогрессивный характер гибридизации, стали причиной уникальности хромосомной формулы щиповок этого региона.

Благодарности. авторы выражают признательность коллегам: Верлатому Д. Б., Куртяку Ф. Ф., Роженко Н. В., Федоренко Л. В., Шидловскому И. В. за помощь, оказанную при сборе материала.

1. Васильев В.П., Васильева Е.Д. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Доклады АН СССР. — 1982. — 266, №1. — С. 250-252.
2. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука. — 1985. — 299 с.
3. Rab P., Slavik O. Diploid-triploid-tetraploid complex of the spined loach, genus *Cobitis* in Psovka Creek: the first evidence of the new species of *Cobitis* in the ichthyofauna of the Czech Republic // Ada Univ. Carol. Biologica. — 1996. — 3. — P. 201-214.
4. Bohlen J., Rab P. Species and hybrid richness in spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae), with a checklist of European forms and suggestions for conservation // J. Fish. Biol. — 2001. — 59. — P.75-89.
5. Janko K., Flajšhnanas M., Choleva L. et al. Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination // J. Fish. Biol. — 2007. — 71. — P. 387-408.
6. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — Л.: Издательство АН СССР, 1949. — Ч. 2. — С. 476-927.
7. Мовчан Ю.В. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузиевые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые // Фауна Украины. — Рыбы. — 1988. — 8. Вып.3. — С. 17-34.
8. Межжерин С.В., Чудакова Т.Ю. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Генетика. — 2002. — 38. №1. — С. 86-92.
9. Межжерин С.В., Лисецкая Т. Ю. Генетическая структура видового комплекса щиповок *Cobitis* аус. (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Северского Донца // Цитология и генетика. — 2004. — 38, №1. — С. 36-43.
10. Лисецкая Т. Ю., Межжерин С.В. Видовой состав и структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Рыбне господарство. — 2004. — Вып.63. — С.142-146.
11. Васильев В.П., Васильева Е.Д. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиологии. — 1998. — 38, №5. — С. 604-614.
12. Межжерин С.В., Павленко Л.И. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae) Низовий Дуная // Цитология и генетика. — 2007. — 41, №1. — С.56-65.

13. Межжерин С.В., Павленко Л.И. Генетические доказательства существования нового диплоидно-полиплоидного комплекса рыб *Cobitis elongatoides* – *C. taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) в фауне Украины // Доповіді Національної академії наук України. – 2004. – №10. – С.170-174.
14. Janko K., Vasil'ev V.P., Rab P., Rabova M., Slechtova V., Vasil'eva E. D. Genetic and morphological analyses of 50-chromosome spined loaches (*Cobitis*, Cobitidae, Pisces) from the Black Sea basin that are morphologically similar to *C. taenia*, with the description of a new species // Folia Zool. – 2005 – 54, N. 4. – P. 405–420.
15. Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P. *Cobitis pontica* sp. nova – a new spined loach species (Cobitidae) from the Bulgarian waters // J. Ichthyol. 2006. – 46, N. 1. – P. 15-20.
16. Межжерин С.В., Чудагорова Т.Ю. Экспансия триплоидных однополых щиповок *Cobitis taenia* L., 1758 (Cypriniformes, Cobitidae) в водотоках Украины // Доповіді Національної академії наук України. – 2001. – № 9. – С. 153-157.
17. Culling M. A., Janko K., Boron A., Vasil'ev V. P., Cote I., Hewitt G. M. European colonization by the spined loach (*Cobitis taenia*) from Ponto-Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation // Molecular Ecology. – 2006. – 15 – P. 173–190.
18. Межжерин С.В., Павленко Л.И., Роженко Н.В., Верлатый Д.Б. Щиповки комплекса *Cobitis elongatoides* — *taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) Северо-Западного Причерноморья как модель филогеографических построений // Доповіді НАН України. – 2007. – №7. – С.171-175.
19. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищепромиздат, 1966. – 375 с.
20. Slechtova V., Luskova V., Slechta V., Lusk S., Halacka K., Bohlen J. Genetic differentiation of two diploid–polyploid complexes of spined loach, genus *Cobitis* (Cobitidae), in the Czech Republic, involving *C. taenia*, *C. elongatoides*, and *C. spp.*: allozyme interpopulation and interspecific differences // Folia Zool. – 2000. – 49, Suppl. 1. – P. 67–78.
21. Boron A., Karyotypes and cytogenetic diversity of the genus *Cobitis* (Pisces: Cobitidae) in Poland: a review. Cytogenetic evidence for a hybrid origin of some *Cobitis* triploids // Folia Biol. (Krakow). – 2003. – 51. (suppl.). – P.49–54.
22. Szlachciak J., Boron A. A numerical taxonomic study of several *Cobitis* species (Pisces, Cobitidae) based on their cytogenetic features // Folia Biol. (Krakow). – 2003. – 51. (suppl.). – P.7-11.
23. Bohlen J., Rab P., Šlechtova V., Rabova M., Ritterbusch D., Freyhof J. Hybridogenous biotypes in spined loaches (genus *Cobitis*) in Germany with implications for conservation // Conservation of freshwater fishes: options for the future. Ed. M.J. Colares-Pereira et al. – 2002. – P. 311–321.
24. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
25. Verspoor E. Hammart J. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // J. Fish Biol., –1991. – 39, Is. a. – P. 309-334.
26. Yanchukov A., Hofman S., Szymura J.M., Mezhzherin S.V., Morozov-Leonov S.Yu., Barton N.H., Nurnberger B. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time // Evolution. – 2006. – 60, N3. – P. 583–600.

Отримано: 5 листопада 2008 р.
 Прийнято до друку: 6 травня 2009 р.