

УДК 575 : 597.551.2(477.5)

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

С. В. Межжерин, Л. И. Павленко

Щиповки (Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis) водоемов Украины: генетические границы видов и естественная гибридикация — 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* (везде кроме бассейна Дуная и озер Волини), 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 гибридикация с образованием широких зон генных интрогрессий. Между видами, обитающими в симпатрии, идет так называемая случайная гибридикация, 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 межродовой гибрид *C. taenia* × *S. aurata*.

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

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 гібридикація — 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 гібридикація з утворенням широких зон генних інтрогресій. Між симпатричними видами йде так звана випадкова гібридикація, 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, гібридикація

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. — Mezherin 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 выюновые 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 гибридикация, 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 Днестра 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 тетраплоиды [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 Р и V (*PV*), расстояние между А 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 умбеллиферилэстераза (*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 щиповки 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 щиповок и их структура по видам и биотипам

Водоемы	Координаты выборок	Виды и биотипы												3(4)N
		MM	TT	NN	SS	EE	N×T	S×T	N×S	M×T	M×N	E×N	A×T	
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. Боронява	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	Алель	<i>C. melanoleuca</i>	<i>C. elongatoides</i>		<i>C. taenia s. lato</i>			<i>C. tanaitica</i>	<i>C. species</i>
			Средний Дунай	Нижний Дунай	Средний и Верхний Днепр	Нижний Днепр	Северский Донец		
		n = 8	n = 51	n = 20	n = 269	n = 114	n = 51	n = 7	n = 40
<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. tanaitica* — *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. tanaitica</i> n = 14	<i>C. tanaitica</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>PV/l</i>	38,9 ± 0,5	38,0 ± 0,6	38,7 ± 0,2	41,0 ± 0,5	38,7 ± 0,7
<i>VA/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. tanaitica</i>	2	0	9	1	3	0	69,2
<i>C. tanaitica</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

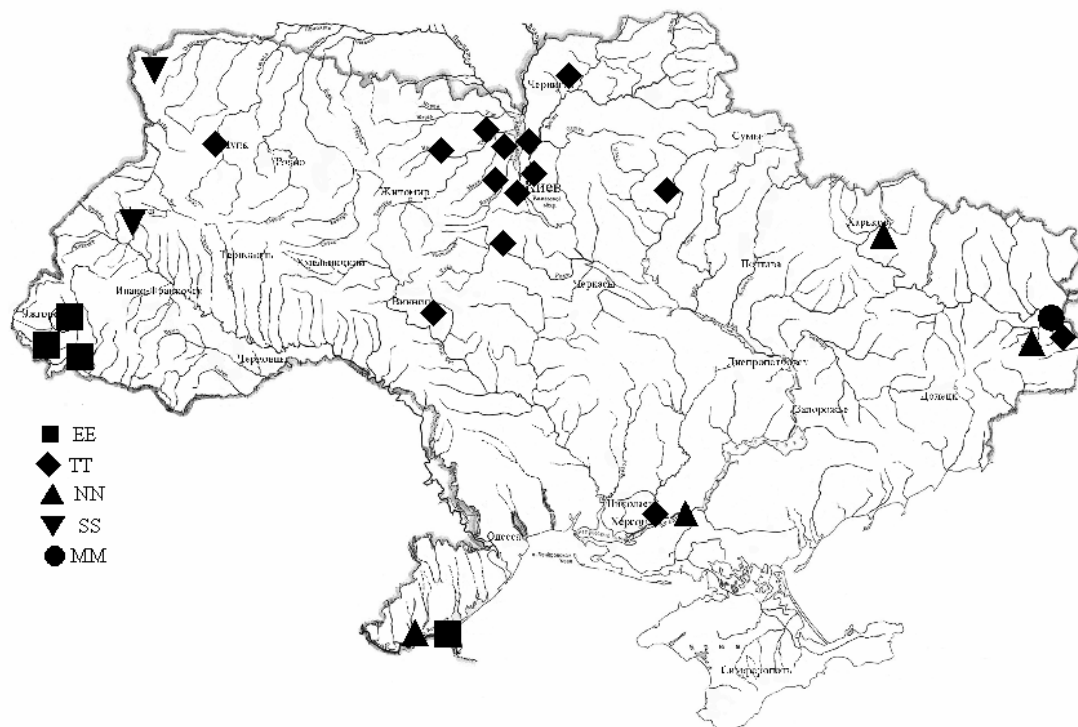


Рис. 1. Места находок разных видов щиповок. Обозначения видов те же, что и в табл. 1.

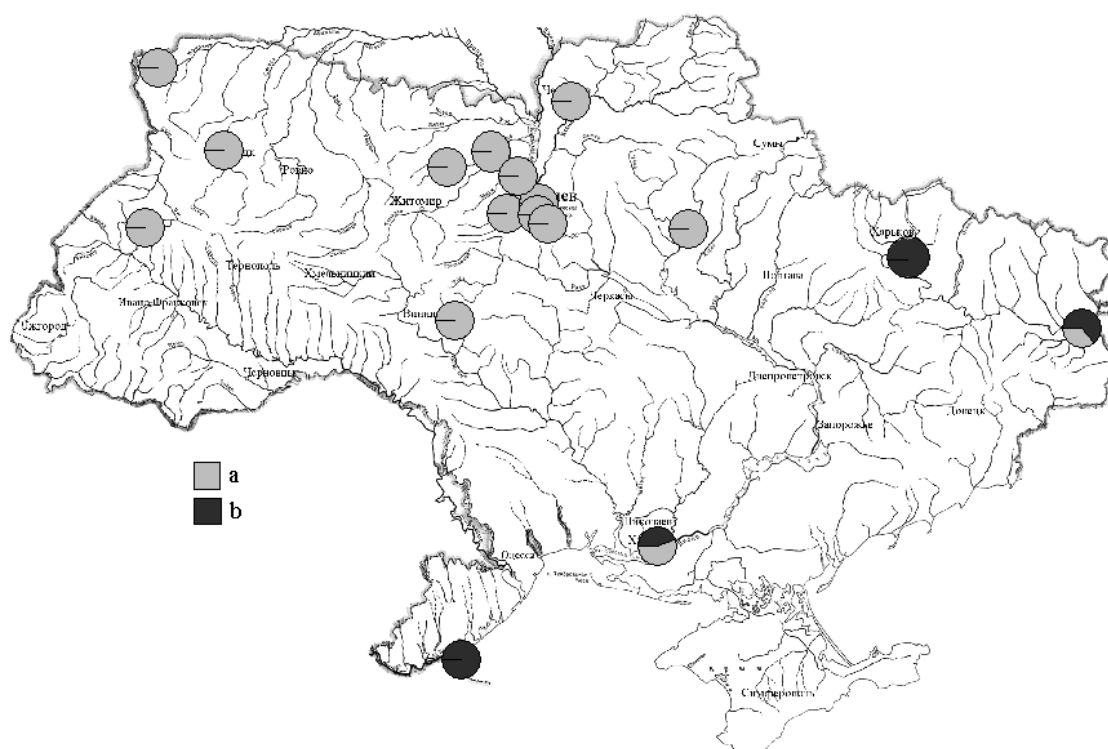


Рис. 2. Географическая изменчивость частот аллелей локуса Pt-3 у представителей группы C. (superspecies taenia) в пределах Украины.

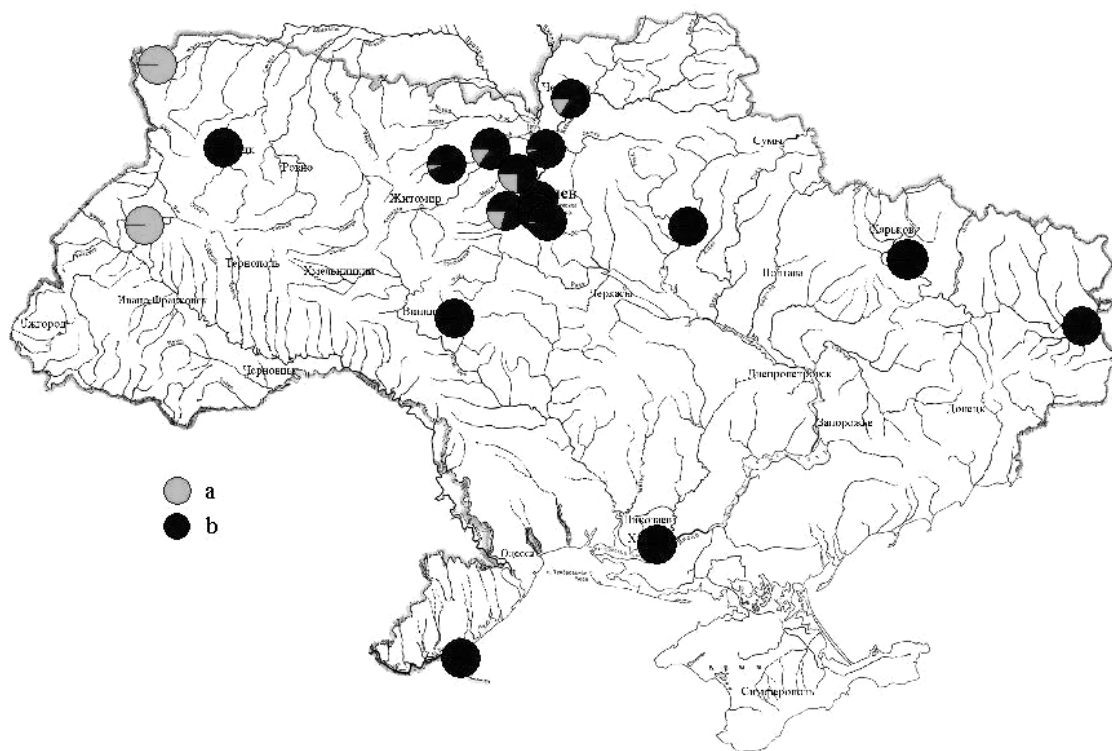


Рис. 3. Географическая изменчивость частот аллелей локуса *Ldh-B* у представителей группы *C.* (superspecies *taenia*) в пределах Украины

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 Днестра 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 Днестра 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 Днестра (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 аллеля 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 ($p < 0,01$) 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 щиповки 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. tanaitica* 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. tanaitica* 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. tanaitica* 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. tanaitica*. 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 являются низовья Южного Буга, показали, что здесь располагается гибридная зона, в которой в равной степени представлены гены *C. tanaitica* 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, гамбузиновые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибенные // 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* aus. (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 // Рыбное хозяйство. — 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., Чудакова 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., Рожченко 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 numeral 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., Slechtova 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.