

С. В. Межжерин, Л. И. Павленко

Видовой состав и разнообразие гибридных биотипов щиповок рода *Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae) фауны Украины

(Представлено членом-корреспондентом НАН Украины И. А. Акимовым)

Шляхом цитометрії і аналізу алозимної мінливості популяцій щиповок головних річкових басейнів України ідентифіковано п'ять диплоїдних видів. Між віддаленими видами (*C. melanoleuca* і *C. taenia*, *C. elongatoides* і *C. tanaitica*) має місце гібридизація з утворенням алодиплоїдів, між близькими (*C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*) — інтрогресивна гібридизація. Встановлено, що 99% біотипів утворилися при гібридизації *C. elongatoides*, з одного боку, і *C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*, з іншого. З дев'яти можливих триплоїдних біотипів ідентифіковано сім, з 19 тетраплоїдних — дев'ять. Амфідиплоїди однозначно відсутні. Близько 2% поліплоїдів є рекомбінантами. Крім того, виявлені біотипи імовірно *C. aff. melanoleuca* — 2 (3) *C. tanaitica*. Показано, що у водоймах України найбільш часто зустрічаються північні біотипи, що утворилися за участю *C. taenia*, що пов'язано з їх більш високою міграційною здатністю в східному напрямі порівняно з південними біотипами, що в різних співвідношеннях містять геноми *C. elongatoides* і *C. tanaitica*.

Щиповки рода *Cobitis* являються актуальною моделлю еволюційно-генетических досліджень ввиду їх унікальної для євразійських видів структури і біології розмноження, проявляючихся в наявності ди-, три- і тетраплоїдних гібридних біотипів, асексуальності і гиногенезе [1]. Інтерес викликає і склад роду, об'єм якого за останні 10 років збільшився на порядок. Якщо в середині ХХ століття в межах номінативного подрода визнавався єдиний транспалеарктичний вид *C. taenia* [2], то в теперішній час тільки в Європі передбачається 23 види. Схоча [3, 4], що в западнопалеарктичному регіоні в гібридизації і, відповідно, утворенні поліплоїдних біотипів беруть участь чотири види. При цьому, з однієї сторони, поліплоїд формується за рахунок геному щиповки дунайської *C. elongatoides*, а з іншої — за рахунок хромосомних наборів щиповок звичайної *C. taenia* і донської *C. tanaitica*, останні можуть бути представлені окремо, так і в комбінації одна з іншою [4–6]. Ще один вид — щиповка сибірська *C. melanoleuca* — бере участь утворенні тільки тетраплоїдів, причому виключно в волзькому басейні [7]. К цьому слід додати, що в водоймах Польщі виявлено [8] триплоїдний біотип, який, згідно каріологічного аналізу, утворився без участі дунайської щиповки, замість якої в склад аллополіплоїда увійшов хромосомний набір невідомого 50-хромосомного виду.

Ввиду великого обсягу даних щодо генетическої структури поліплоїдних щиповок України, базуючихся на аналізі аллозимів (1508 екз.) і цитометрії (579 екз.), проведеному впродовж ряду років [5, 9–14], виникає необхідність узагальнення досліджень, головною метою якого стало б отримання обґрунтованих представлень про видовий склад і різноманітність щиповок Східної Європи.

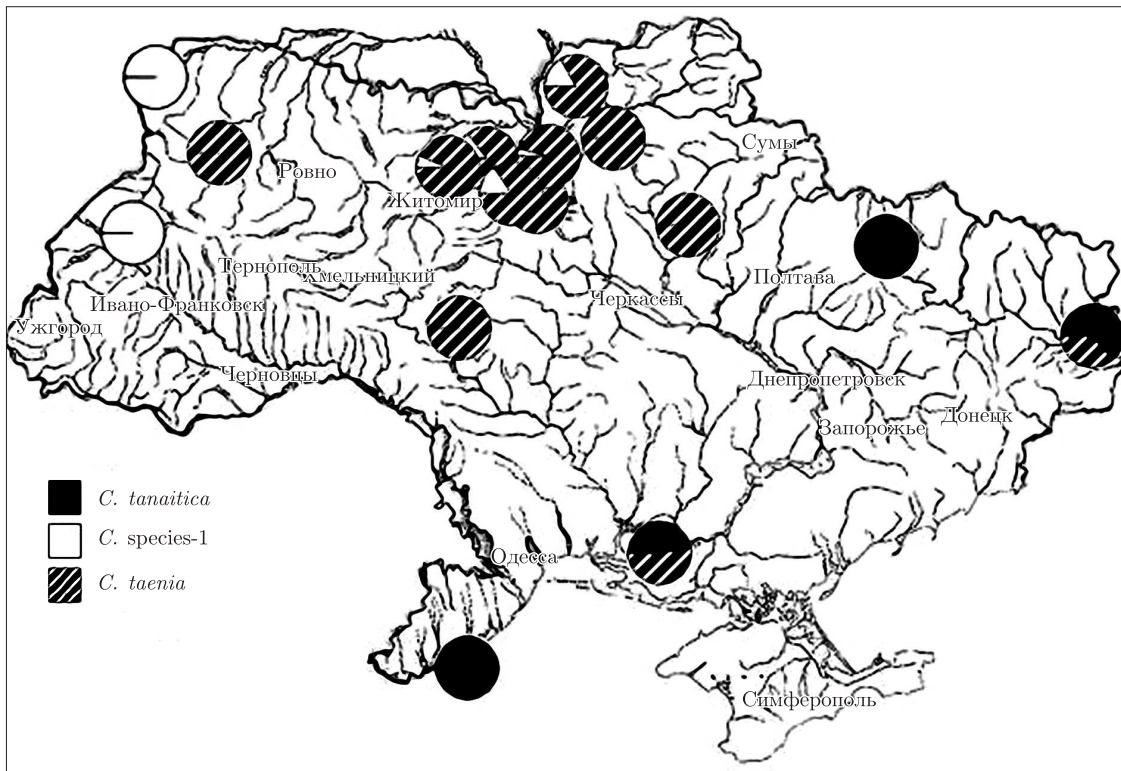


Рис. 1. География генных интрогрессий у викарних видів щиповок, представляючих надвид *C.* (superspecies *taenia*)

Базируясь на структуре аллозимных спектров локусов (*Aat-1*, *Gpi-1*, *Mdh-1A*, *Ldh-B*, *Pt-3*) и данных цитометрии, можно утверждать, что исследованные щиповки делятся на диплоидов и полиплоидов, причем как среди диплоидов, так и полиплоидов можно выделить ряд гибридных биотипов. Следует подчеркнуть, что если разделение на диплоидов и триплоидов можно осуществить без цитометрии, поскольку они надежно идентифицируются аллозимным спектром локусов *Aat-1*, *Gpi-1*, *Mdh-1A*, *Pt-3*, то четкая идентификация триплоидных и тетраплоидных биотипов, требует не только обязательной цитометрии, но одновременного анализа четырех локусов — *Aat-1*, *Gpi-1*, *Ldh-B*, *Pt-3*, чего удалось достичь далеко не на всем материале.

На диплоидов приходится около 35% исследованных особей, и они, в свою очередь, могут быть подразделены на три группы, включающие 12 биотипов: родительские виды; гибридные особи из популяций, в которых происходят генные интрогрессии; аллодиплоиды.

Представители диплоидных видов диагностируются серией видоспецифичных аллелей, образующих соответствующие генотипы (табл. 1). По аллозимам четко идентифицируются: щиповка обыкновенная *C. taenia* (реки и водоемы Северной и Центральной Украины), щиповка донская *C. tanaitica* (Нижний Дунай), щиповка сибирская *C. melanoleuca* (Северский Донец), щиповка дунайская *C. elongatoides* (бассейн Дуная) и неописанный вид *C. species-1*, обнаруженный в озерах северо-запада Украины. Виды криптичны, по экстерьерным признакам могут быть идентифицированы только особи щиповки сибирской.

По рекам южной и юго-восточной Украины (Нижний Днепр, Северский Донец) проходит зона интрогрессивной гибридизации *C. tanaitica* и *C. taenia* (рис. 1). Соотношение

Таблица 1. Генотипическая структура видов и биотипов щиповок рода *Cobitis* по четырем аллозимным локусам

Биотипы	Генотипы	N
EE	<i>Aat-1</i> ^{aa,ab,bc} , <i>Gpi-1</i> ^{aa,ab,bc} , <i>Ldh-B</i> ^{bb} , <i>Pt-3</i> ^{bb}	72
MM	<i>Aat-1</i> ^{aa} , <i>Gpi-1</i> ^{b'b'} , <i>Ldh-B</i> ^{cc} , <i>Pt-3</i> ^{bb}	9
NN	<i>Aat-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbb}	44*
S ₁ S ₁	<i>Aat-1</i> ^{cc} , <i>Gpi-1</i> ^{cc} , <i>Ldh-B</i> ^{aa} , <i>Pt-3</i> ^{aa}	39
TT	<i>Aat-1</i> ^{cc} , <i>Gpi-1</i> ^{cc} , <i>Ldh-B</i> ^{bb} , <i>Pt-3</i> ^{aa}	408**
A/T	<i>Aat-1</i> ^{ac} , <i>Gpi-1</i> ^{cd} , <i>Ldh-B</i> ^{bc} , <i>Pt-3</i> ^{aa}	1
E/N	<i>Aat-1</i> ^{ac} , <i>Aat-1</i> ^{bc} , <i>Gpi-1</i> ^{ac} , <i>Gpi-1</i> ^{bc} , <i>Ldh-B</i> ^{bb} , <i>Pt-3</i> ^{bb}	17
M/N-T	<i>Aat-1</i> ^{ac} , <i>Gpi-1</i> ^{b'c} , <i>Ldh-B</i> ^{bc} , <i>Pt-3</i> ^{aa,ab,bb}	3
N-T	<i>Aat-1</i> ^{ac,bc} , <i>Gpi-1</i> ^{ac,bc} , <i>Ldh-B</i> ^{bb} , <i>Pt-3</i> ^{aa}	76
S ₁ -T	<i>Aat-1</i> ^{cc} , <i>Gpi-1</i> ^{cc} , <i>Ldh-B</i> ^{ab} , <i>Pt-3</i> ^{aa}	20
S ₁ -N	<i>Aat-1</i> ^{cc} , <i>Gpi-1</i> ^{cc} , <i>Ldh-B</i> ^{ab} , <i>Pt-3</i> ^{ab}	4
EE/N	<i>Aat-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbb}	191
EEE/N	<i>Aat-1</i> ^{aaac,aabc,abbc,bbbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aaac,aabc,abbc,bbbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}	7
EE/S ₁	<i>Aat-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{abb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}	0
EEE/S ₁	<i>Aat-1</i> ^{aaac,aabc,abbc,bbbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aaac,aabc,abbc,bbbc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbbb}	0
EE/T	<i>Aat-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac,abc,bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}	0
EEE/T	<i>Aat-1</i> ^{aaac,aabc,abbc,bbbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aaac,aabc,abbc,bbbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbbb}	0
E/NN	<i>Aat-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbb}	30
E/NNN	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}	1
E/NS ₁	<i>Aat-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}	3
E/NNS ₁	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}	11
E/NS ₁ S ₁	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{aaabb} , <i>Pt-3</i> ^{aaabb}	6
E/NT	<i>Aat-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac,bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}	56
E/NNT	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}	28
E/NS ₁ T	<i>Aat-1</i> ^{acc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaabb}	3
E/NTT	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaabb}	3
E/S ₁ S ₁	<i>Aat-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{aab} , <i>Pt-3</i> ^{aab}	10
E/S ₁ S ₁ S ₁	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{aaaab} , <i>Pt-3</i> ^{aaaab}	?
E/S ₁ T	<i>Aat-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abb} , <i>Pt-3</i> ^{aab}	3
E/S ₁ S ₁ T	<i>Aat-1</i> ^{acc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{aaabb} , <i>Pt-3</i> ^{aaaab}	0
E/S ₁ TT	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaaab}	16
E/TT	<i>Aat-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaaab}	10
E/TTT	<i>Aat-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc,bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaaab}	10
EE/NN	<i>Aat-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}	0
EE/NS ₁	<i>Aat-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbbb}	0
EE/NT	<i>Aat-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbbb}	0
EE/S ₁ S ₁	<i>Aat-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{aaabb} , <i>Pt-3</i> ^{aaabb}	0
EE/S ₁ T	<i>Aat-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaabb}	0
EE/TT	<i>Aat-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc,bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaabb}	0
E/NN/S ₂	<i>Aat-1</i> ^{accd} , <i>Gpi-1</i> ^{acc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}	2
“M”/2N	<i>Aat-1</i> ^{acc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbc} , <i>Pt-3</i> ^{bbb}	9
“M”/3N	<i>Aat-1</i> ^{acc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbc} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}	2

Примечание. E — *C. elongatoides*, M — *C. melanoleuca*, “M” — *C. aff. melanoleuca*, N — *C. tanaitica*, S₁ — *C. species-1* (Вольнь), S₂ — *C. species-2* (Нижний Дунай), T — *C. taenia*, A — *Sabanejewia aurata*. У отдельных особей не исключены интрогрессии генетического материала: * от *C. taenia*; ** от *C. tanaitica* и *C. species*.

гомо- и гетерозиготных генотипов по диагностическому локусу *Pt-3* в обоих бассейнах находится в равновесном состоянии, что доказывает свободную рекомбинацию генетического материала у гибридов. Это означает, что каждая особь в этих популяциях потенциально может нести самую разную пропорцию генетического материала родительских видов. В этом случае разделение рыб на гибридов и особей родительских видов, тем более сделанное по одному локусу, является чисто формальным (см. табл. 1). Аналогичная ситуация и с другой парой видов — *C. taenia* и *C. sp.-1*, зона генных интрогрессий, определяемая по частотам аллель локуса *Ldh-B*, которых проходит по Северной Украине (см. рис. 1).

Аллодиплоиды у щиповок встречаются либо единичными экземплярами, либо небольшими сериями. Образуются при случайной гибридизации совместно обитающих видов: *C. melanoleuca* и интрогрессантов *C. taenia* — *tanaitica* в Северском Донце (см. табл. 1), *C. elongatoides* и *C. tanaitica* в Нижнем Дунае и *Sabanejewia aurata* и *C. taenia* в Десне.

Таким образом, по характеру гибридизации виды рода *Cobitis* могут быть разделены на две группы: генетически близкие викарные виды (*C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. sp.-1*), ареалы которых соединены широкими зонами генных интрогрессий и которые целесообразно рассматривать как надвид *C. (superspecies taenia)*, и генетически отдаленные (*C. melanoleuca* и *C. elongatoides*), которые обитают вместе с представителями вышеозначенного надвида.

При оплодотворении диплоидных яйцеклеток, продуцируемых аллодиплоидами *C. elongatoides* — *tanaitica*, которые встречаются по всему бассейну Дуная, в Рейне и Одере, или аналогичных гибридов *C. elongatoides* — *taenia*, достаточно многочисленных в реках бассейнов Балтийского и Северного морей [4], гаплоидными сперматозоидами *C. elongatoides*, *C. tanaitica* и *C. taenia* образуются соответствующие триплоиды, которые размножаются гиногенезом. В некоторых случаях происходит оплодотворение уже триплоидных яйцеклеток спермиями самцов тех же видов, в результате чего образуются тетраплоиды.

Анализ аллозимных спектров исследованных полиплоидов, которые доминировали в большинстве водоемов Украины, показывает адекватность этой модели, установленной для Центральной Европы, водоемам Украины. Единственная в этом плане новизна — признание еще одного участника гибридизационного процесса — *C. sp.-1*, присутствие хромосом которого в геноме некоторых полиплоидов доказывает наличие в их спектрах продукта аллеля *Ldh-B^a* (см. табл. 1).

Таким образом, если исходить из того, что в гибридизации и образовании полиплоидов, с одной стороны, участвует *C. elongatoides*, а, с другой — в различных комбинациях три вида *C. (superspecies taenia)*, то априорно возможно существование девяти триплоидных и 18 тетраплоидных биотипов. В водоемах Украины обнаружены семь триплоидных и однозначно девять тетраплоидных биотипа. Среди триплоидных отсутствуют *C. 2 elongatoides* — *taenia* и *C. 2 elongatoides* — *sp.-1*, причем первый из них отмечался в бассейне Дуная [4]. Наличие второго биотипа в принципе маловероятно, поскольку *C. elongatoides* и *C. sp.-1* совместно не обитают, а присутствие генов последнего у полиплоидов, вероятнее всего, связано с гибридизацией интрогрессантов *C. taenia* × *C. sp.-1* с особями *C. elongatoides*.

Среди 19 возможных тетраплоидов, доля которых среди полиплоидных рыб составляет 11%, не выявлено 10 биотипов. Полиплоиды с конституцией *C. elongatoides* — 3 *taenia* и *C. elongatoides* — 3 *sp.-1* и не могли быть выявлены, поскольку в исследованных водоемах не обнаружены аналогичные триплоиды (*C. elongatoides* — 2 *taenia* и *C. elongatoides* — 2 *sp.-1*). Самые редкие некротипоиды (*C. elongatoides* — 3 *species* или *C. elongatoides* — 2 *sp.-1* — *C. taenia*) не выявлены в силу низкой вероятности этого события. Тогда как ам-

фидиплоиды (*C. 2 elongatoides* — *2 taenia* и др.), которых теоретически может быть шесть биотипов (см. табл. 1), должны встречаться в Нижнем Дунае и Нижнем Днепре, в Ирпене и Южном Буге — в местах, где возможно бекроссирование *C. 2 elongatoides* — *tanaitica* с *C. tanaitica* или *C. taenia*. Причем кратноплоидные тетраплоидные биотипы должны характеризоваться обоеполой структурой и иметь амфимиктическое размножение, а потому быть массовыми. Их идентификация основана на наличии симметричных спектров, отвечающих генотипам *Aat-1^{aa/cc}*, *Aat-1^{bb/cc}*, *Gpi-1^{aa/cc}*, *Gpi-1^{bb/cc}*. Следует сказать, что самки с симметричными спектрами этих двух локусов обнаружены в Дунае, но судя по размерам эритроцитов, все они без исключения были аллодиплоидами. В Ирпене также выявлены тетраплоидные самки с симметричными спектрами *Aat-1*, но асимметричными *Gpi-1*. Поэтому их следует считать не амфидиплоидами, а рекомбинантами. К этому следует добавить, что амфидиплоиды в водоемах Центральной Европы не были обнаружены и другими исследователями [4]. Если факт отсутствия амфидиплоидов в гибридном комплексе щиповок подтвердится на всем ареале, то можно будет утверждать, что так называемая основная гипотеза происхождения амфидиплоидов [1] путем последовательной гибридизации не является универсальной. Более адекватным будет механизм спонтанного удвоения генома аллодиплоидного гибрида.

Наряду с биотипами, структура которых формируется за счет генома *C. elongatoides*, в трех водоемах (р. Субок, Винницкая обл., р. Стырь, г. Луцк и оз. Глинка Новария, окрестности г. Львов) обнаружены серии, а в одном (бассейн р. Тетерев) выявлен единственный экземпляр триплоидного или гораздо реже тетраплоидного биотипа предположительно *C. aff. melanoleuca* — *2 (3) tanaitica*. Для него характерны уникальные генотипические сочетания (см. табл. 1), которые не могли образоваться при гибридизации *C. elongatoides* и *C. (superspecies taenia)*, в частности наличие спектра, отвечающего генотипу *Ldh-B^{bbc}*, поскольку аллель *Ldh-B^c* среди восточноевропейских щиповок встречается только у *C. melanoleuca*.

В целом разнообразие обнаруженных биотипов может быть сведено к двум основным группам. Первая — три- и тетраплоидные особи, у которых доминируют хромосомные наборы *C. elongatoides*, среди них доля самцов составляет только 0,02%. Вторая — альтернативные биотипы с преобладанием геномов от *C. (superspecies taenia)* (см. табл. 1). Среди особей последней группы частота самцов существенно выше 1,4%, хотя все равно остается весьма незначительной. При этом и у триплоидов, и у тетраплоидов обоих биотипических групп появление самцов — событие одинаково редкое.

Нельзя не отметить определенные тенденции в географическом распространении биотипов. При этом следует выделить два очага их образования. Один из них — южный очаг (Нижний Дунай), в котором совместно обитают *C. elongatoides* и *C. tanaitica* и где образуются два биотипа *C. 2 (3) elongatoides* — *tanaitica* и *C. elongatoides* — *2 (3) tanaitica* [13], массовое распространение которых в Украине ограничено югом и юго-западом (бассейны Дуная, Южного Буга, Нижнего Днестра и Нижнего Днепра) (рис. 2), тогда как в остальных бассейнах они составляют не более 1–2%. Другой — северный очаг (Верхний Дунай, Одер, Рейн), в котором встречаются и гибридизируют *C. elongatoides*, *C. taenia* и *C. tanaitica* [4]. Очевидно, здесь же проходит зона интрогрессивной гибридизации *C. taenia* и *C. species* и именно тут образуются биотипы с обязательным участием геномов двух последних видов (*C. elongatoides* — *taenia* — *tanaitica*, *C. elongatoides* — *2 taenia* и *C. elongatoides* — *C. taenia* — *C. species* и др.). Распространение биотипов северного очага гораздо обширнее, чем биотипов южного, и они численно доминируют в поселениях щиповок се-

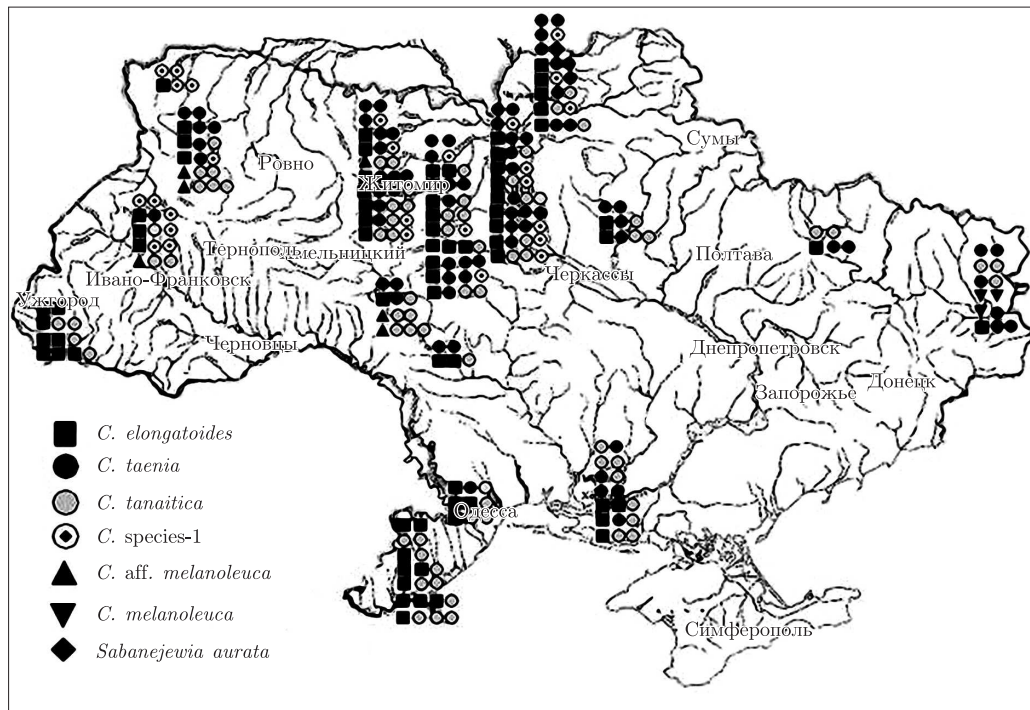


Рис. 2. Распространение видов и биотипов щиповок рода *Cobitis* по речным бассейнам

верной, северо-западной, центральной и восточной Украины. Единственное исключение — бассейн р. Ирпень, где преобладает биотип *C. 2 elongatoides — tanaitica*, у особей которого имеются нарушения в гибридных спектрах изоферментов, и где достаточно высока доля рекомбинантов [6]. Особо следует подчеркнуть и то обстоятельство, что различные аномалии спектров, также как и особи-рекомбинанты, обнаружены в популяциях, в которых численно доминировали особи *C. 2 elongatoides — tanaitica*: Нижний Дунай, Закарпатье, Южный Буг, Ирпень. Очевидно, что причиной этого являются гиногенетические скрещивания *C. elongatoides — tanaitica* × *C. taenia*, при которых генетический материал сперматозоида, попадая в цитоплазму яйцеклетки, не полностью элиминируется и какая-то его часть внедряется в материнский геном, причем, не находя комлементарных участков, вызывает у потомства нарушение функционирования генных систем. Именно поэтому в водоемах, в которых обитает исключительно номинативная *C. taenia*, могут стабильно воспроизводиться особи только северных биотипов, в состав которых входит геном именно этого вида. В противном случае у потомков будет наблюдаться генетическая нестабильность. По-видимому, именно это обстоятельство явилось причиной того, что биотипы северного очага смогли осуществить инвазию далеко на восток, захватив бассейны не только Днепра и Дона, но даже и Волги, тогда как южные биотипы смогли распространиться только на прилегающие к Дунаю водные бассейны (Нижний Днепр, Днестр, Южный Буг, Одер и Рейн).

1. Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. — Москва: Наука, 1985. — 299 с.
2. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — Ленинград: Изд-во АН СССР, 1949. — Ч. 2. — С. 470–1382.
3. Васильев В. П., Васильева Е. Д., Левенкова Е. С. Тригибридное происхождение одноположенной тетраплоидной формы рыб рода *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН. — 2007. — **413**, № 1. — С. 1–4.

4. 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.
5. Culing M. A., Janko K., Boron A. et al. European colonization by the spined loach (*Cobitis taenia*) from Ponto-Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation // Mol. Ecol. – 2006. – **15**. – P. 173–190.
6. Межжєрин С. В., Павленко Л. И. Случай гибридизации у щиповок (Osteichthyies: Cobitidae: *Cobitis*), обусловивший генетическую нестабильность и экспансию // Цитология и генетика. – 2007. – **41**, № 4. – С. 26–35.
7. Васильев В. П., Васильева Е. Д., Осинюв А. Г. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных. Диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). IV. Тетраплоидные формы // Вопросы ихтиологии. – 1990. – **30**, вып. 6. – С. 908–919.
8. Szlachciak J., Boron A. A numeral taxonomic study of several *Cobitis* species (Pisces, Cobitidae) based on their cytogenetic features // Folia biol. (Krakow). – 2003. – **51**. – P. 7–11.
9. Межжєрин С. В., Чудаковова Т. Ю. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Генетика. – 2002. – **38**, № 1. – С. 86–92.
10. Межжєрин 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.
11. Лисецкая Т. Ю., Межжєрин С. В. Видовой состав и структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Рыб. г-во. – 2004. – Вып. 63. – С. 142–146.
12. Межжєрин С. В., Павленко Л. И. Генетические доказательства существования нового диплоидно-полиплоидного комплекса рыб *Cobitis elongatoides* – *C. taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) в фауне Украины // Доп. НАН України. – 2004. – № 10. – С. 170–174.
13. Межжєрин 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.
14. Межжєрин С. В., Павленко Л. И., Рожєнко Н. В., Верлатый Д. Б. Щиповки комплекса *Cobitis elongatoides* – *taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) Северо-Западного Причерноморья как модель филогеографических построений // Доп. НАН України. – 2007. – № 7. – С. 171–175.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 20.02.2009

S. V. Mezhzherin, L. I. Pavlenko

Species composition and diversity of hybrid biotypes of the genus *Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae) of the fauna of Ukraine

*By means of cytometry and analysis of allozyme variability of populations of spine loaches from the main catchment areas of Ukrainian rivers, five diploid species are identified. Between distant species (*C. melanoleuca* and *C. taenia*, *C. elongatoides* and *C. tanaitica*), allodiploid hybridization occurs, whereas the hybridization is introgressive between closely related species (*C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*). About 99% of the biotypes are established by the hybridization between *C. elongatoides*, on one side, and *C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*, on the other one. Out of 9 possible triploid biotypes, 7 have been identified, out of 19 tetraploid – 9. Amphidiploids are definitely absent. About 2% of polyploid biotypes are recombinant. Besides this, rare biotypes have been revealed supposedly: *C. aff. melanoleuca* – 2 (3) *C. tanaitica*. The pattern shows that, in Ukrainian water bodies, dominating are northern biotypes established upon the genome of *C. taenia* resulting from their more profound migration ability compared to the southern biotypes based upon the genomes of *C. elongatoides* and *C. tanaitica*.*