

С.В. МЕЖЖЕРИН, Т.Ю. ЛИСЕЦКАЯ
Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДОВОГО КОМПЛЕКСА ЩИПОВОК *COBITIS AUC. (CYPRINIFORMES: COBITIDAE) БАСЕЙНА СЕВЕРСКОГО ДОНЦА*



Биохимический генный, цитометрический и морфологический анализ щиповок среднего течения Северского Донца позволил идентифицировать пять генетически различных форм. Из них три оказались диплоидными видами: щиповка обыкновенная *Cobitis taenia* s.l. (67 %); щиповка сибирская *C. melanoleuca* (11 %) и щиповка золотистая *Sabanejewia aurata* (9 %), а две — гибридами: предположительно триплоидным *C. taenia*(2)-species (9 %) и диплоидным *C. taenia-melanoleuca* (4 %). Особенности генетической структуры полиплоидного гибрида и таксономическая принадлежность обыкновенной щиповки обсуждаются в сравнении с днепровскими популяциями этого видового комплекса.

© С.В. МЕЖЖЕРИН, Т.Ю. ЛИСЕЦКАЯ, 2004

Введение. Диплоидно-полиплоидный гибридный комплекс обыкновенной щиповки *Cobitis taenia* s.l., выявленный в Европейской части ее ареала [1, 2], привлек особое внимание зоологов, занимающихся вопросами эволюционной генетики и видообразования. На сегодня этот видовой комплекс позвоночных Европы представляет рекордное разнообразие гибридных и полиплоидных форм [1–8], таксономический статус и происхождение которых во многом остается невыясненным, а потому обсуждается [9, 10]. Только в бассейне Москвы-реки обнаружено пять биотипов [1–5]. Наряду с диплоидными обоеполами видами *C. taenia* и *C. melanoleuca* (= *granoef*) в реках Подмосковья выявлен полиплоидный ряд, включающий триплоидов, тетраплоидов и, как считают авторы, возможно [1, 2], пентаплоидов. Триплоиды — это самки, появившиеся в результате гибридизации *C. taenia* с неуставленным видом *C. sp.* [1–3]. Тетраплоиды же бывают двух типов: одни возникли в результате возвратной гибридизации триплоида с *C. taenia*, другие — с *C. melanoleuca* и могут быть как самками, так и самцами [1, 4]. Судя по дозе гена, проявляющейся в электрофоретических спектрах триплоида Подмосковья, он состоит из двух геномов *C. taenia* и одного *C. sp.* [1, 3]. Тем не менее столь очевидный генетический факт оспаривается кариосистематиками [1, 3], которые считают, что хромосомный набор триплоида $2n = 74$ не может быть выведен на основе двух хромосомных наборов *C. taenia* s. str. и одного от *C. sp.* Следует подчеркнуть, что в бассейне Десны [11, 12] все изученные на сегодня триплоиды также имели гомологичную структуру генома, т.е. *C. taenia*(2)-sp., что указывает на широкое распространение именно такой геномной конституции у триплоидных щиповок в Восточной Европе, при том, что в Центральной Европе поровну встречается как этот, так и альтернативный (*C. taenia*-sp.(2)) биотипы полиплоидных щиповок [6–8].

Позднее полиплоидные щиповки в Европе были обнаружены также в Днепро-Бугском лимане [13], в среднем течении Дуная, бассейнах рек Балтийского и Северного морей [7, 8, 14–16].

Биохимическое генное маркирование полиплоидных щиповок, кроме популяций бассейна Москвы-реки [1–4], проведено в Центральной Европе [6–8] и на Украине в нижнем течении

р. Десны [11, 12] и показало высокий уровень генетического разнообразия полиплоидов, которые произошли не только в результате гибридизации разных диплоидных видов *C. taenia* s.l., но и даже внутривидовых форм. В результате можно утверждать, что полиплоидные щиповки, относимые к виду *C. taenia* s.l., — это генетически неоднородная группа. Следовательно, полиплоиды возникали неоднократно, а значит имеют полифилитическое происхождение.

Пространственная генетическая неоднородность полиплоидных форм делает актуальным расширение географии исследований. С этой целью и проведено комплексное изучение генетической структуры популяций щиповок бассейна р. Северский Донец.

Материал и методы. Объектом исследований послужило 80 половозрелых щиповок, отловленных в третьей декаде мая 2001 г. неподалеку от г. Станично-Луганска в пределах Станично-Луганского заповедника на отмелях основного русла р. Северский Донец.

Серия рыб, сохраняющаяся на льду в течение суток, была доставлена в лабораторию. Пloidность генома была определена у рыб, у которых в полевых условиях удалось взять кровь (44 экз.), для чего брали мазки крови, в которых определяли среднюю площадь эритроцитов по 10–30 клеткам (число промерянных клеток зависело от разброса размеров эритроцитов). Эта методика апробирована на многих полиплоидных видах рыб, в том числе и на щиповках [17–19].

Половую принадлежность представителей рода *Cobitis* определяли по наличию органов Канестрини — специальных чешуек на грудных плавниках, наличие которых характерно для самцов.

Из-за длительной перевозки материала на льду исследованию была подвергнута только хорошо сохраняющаяся мышечная ткань. Электрофоретическому анализу в 7,5 %-ном полиакриламидном геле в трис-ЭДТА- Na_2 -боратной системе [20] были подвергнуты ферменты, имеющие высокую активность в мышечной ткани и кодирующиеся диагностическими для видов щиповок локусами [6–8, 12]: аспартат-аминотрансфераза (*Aat-1*), глюкозофосфатизомераза (*Gpi-B*), лактатдегидрогеназа (*Ldh-B*), малатдегидрогеназа (*Mdh-1B*), неспецифичес-

кие эстеразы (*Es-2*), умбеллиферилэстераза (*Es-D*), а также мышечные белки (*Pt-2*, *Pt-3*, *Pt-4*, *Pt-5*).

Результаты исследований. Генетическая структура. В результате генного маркирования установлено наличие трех диплоидных видов, а также двух гибридных форм, одна из которых является полиплоидной, а вторая — диплоидной. Генные пулы видов и гибридных форм представлены в табл. 1. По генным маркерам и особенностям окраски щиповки могут быть разделены на следующие виды и формы.

C. taenia s.l. У большинства особей типичная для вида окраска. На верхней лопасти хвостового плавника четко очерченное меланистическое округлое или эллипсоидной формы пятно, у 6 % на нижней лопасти встречается очень слабо выраженное пятно. Третья зона Гамбетты, представляющая собой узкую полосу мелких пятнышек, доходит до анального плавника. В четвертой зоне насчитывается от 17 до 22 пятен (чаще 18–19), зачастую слитых между собой. Особи данного вида характеризуются следующими генотипами: *Aat-1*^{100/100}; *Gpi-1*^{100/100}; *Ldh-B*^{100/100}; *Es-2*^{100/100}; *Es-D*^{100/100}; *Mdh-1B*^{60/60}; *Pt-2*^{100/100}; *Pt-3*^{90/90}; *Pt-3*^{90/100}; *Pt-3*^{100/100} (рис. 1). Полиморфизм выявлен по локусу *Pt-3*, который мономорфен у диплоидной щиповки р. Десны, но полиморфен у полиплоидов этой же популяции. Проверка распределения ожидаемых и наблюдаемых генотипов локуса *Pt-3* подтверждает соответствие модели панмиктической популяции ($\chi^2 = 0,86$; d.f. = 2; $p > 0,05$). В общей выборке обыкновенная щиповка составляет 68 %.

C. melanoleuca. Окраска тела похожа на *C. taenia*, но в основании хвостового плавника имеются два четко выраженных удлинённых меланистических пятна, располагающихся соответственно на верхней и нижней лопастях хвостового плавника. Зоны Гамбетты не так четко выражены, как у обыкновенной щиповки. Третья зона узкая и доходит только до спинного плавника. В четвертой зоне насчитывается 14–15 пятен меньшего размера, чем у *C. taenia*. Для вида характерны следующие генотипы: *Aat-1*^{110/110}; *Gpi-B*^{98/98}; *Ldh-B*^{90/90}; *Es-2*^{90/90}; *Es-D*^{105/105}; *Mdh-1B*^{100/100}; *Pt-2*^{100/100}; *Pt-3*^{90/90} (рис. 1). Полиморфизм изученных локусов не выявлен. Доля особей этого вида в общей выборке составляет 11 %.

Таблица 1

Генные пулы пяти генетических форм щиповок бассейна Северского Донца

Локус	Аллель	C.t.	C.m.	S.a.	Hyb.(3n)	Hyb.(2n)
Aat-1	100/100	54				
	100/110					3
	100/100/110				7	
	110		9	7		
Gpi-B	90/90			7		
	98/98		9			
	98/100					3
	100/100	54				
	100/100/105				7	
Ldh-B	90/90		9	7		
	90/100					3
	100/100	53			7	
	100/105	1				
Mdh-1B	60/60	54				
	60/100				7	3
	100/110		9	7		
Es-2	90/90		9			
	90/100					3
	98/98			7		
	100/100	54			7	
Es-D	100/100	54			7	
	100/105					3
	105/105		9			
	110/110			7		
Pt-2	100/100	54	9		7	3
	110/110			7		
Pt-3	90/90	14	8			1
	95/95			7		
	90/100	28	1			2
	100/100	7				
	90/100/100				7	
Pt-4	100	54	9		7	3
	102			7		

Примечание. C.t. — *Cobitis taenia* s.l., C.m. — *C. melanoleuca*, S.a. — *Sabanejewia aurata*, Hyb.(3n) — *C. taenia*(2) — *C.sp.*, Hyb.(2n) — *C. taenia-melanoleuca*.

Sabanejewia aurata. Тело золотистой щиповки лишено четко выраженных рядов пятен. На хвостовом плавнике два пятнышка, располагающихся точно так же, как и у предыдущего вида. Вид надежно отличается от других по следующим генотипам: *Aat-1*^{110/110}, *Ldh-B*^{90/90}, *Gpi-1*^{90/90}, *Es-2*^{98/98}, *Es-D*^{110/110}, *Mdh-1B*^{100/100}, *Pt-2*^{110/110}, *Pt-3*^{95/95}, *Pt-4*^{102/102} (рис. 1), причем три последних диагностируют именно золотистую щиповку. Полиморфные локусы не обнаружены. В выборке семь золотистых щиповок, что

составляет 9 % всей совокупности исследованных рыб.

Полиплоидный гибрид. По особенностям окраски принципиально не отличается от диплоидной *C. taenia*. Третья зона Гамбетты у одних рыб практически не выражена, а у других такая же, как и у диплоидной *C. taenia*. Четвертая зона обычно состоит из 17 пятен неправильной формы. Однозначно идентифицируется по генотипам, представляющим спектры с эффектом дозы гена: *Aat-1*^{100/100/110}, *Gpi-1*^{100/100/105},

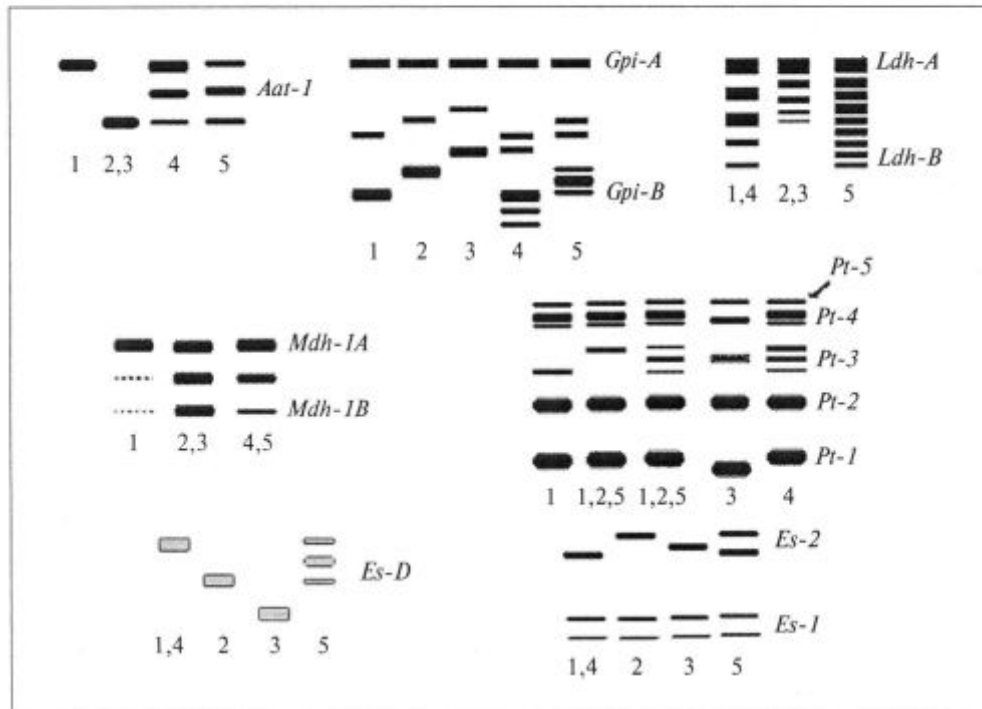


Рис. 1. Электрофоретические спектры. Аспартатаминотрансфераза: 1 — *Aat-1*^{100/100}, 2, 3 — *Aat-1*^{110/110}, 4 — *Aat-1*^{100/100/110}, 5 — *Aat-1*^{100/110}. Глюкозофосфатизомераза: 1 — *Gpi-B*^{100/100}, 2 — *Gpi-B*^{98/98}, 3 — *Gpi-B*^{90/90}, 4 — *Gpi-B*^{100/100/105}, 5 — *Gpi-B*^{98/100}. Лактатдегидрогеназа: 1 — *Ldh-B*^{100/100}, 2 — *Ldh-B*^{90/90}, 3 — *Ldh-B*^{90/100}. Маладгидрогеназа: 1 — *Mdh-1B*^{60/60}, 2, 3 — *Mdh-1B*^{100/100}, 4, 5 — *Mdh-1B*^{60/100} и *Mdh-1B*^{60/60/100}. Структурные белки мышц: 1 — *Pt-1*^{100/100}, *Pt-3*^{100/100}, *Pt-4*^{100/100}, 1, 2, 5 — *Pt-1*^{100/100}, *Pt-3*^{90/90} (*Pt-3*^{90/100}), *Pt-4*^{100/100}, 3 — *Pt-1*^{110/110}, *Pt-3*^{95/95}, *Pt-4*^{98/98}, 4 — *Pt-1*^{100/100}, *Pt-3*^{90/90/100}, *Pt-4*^{100/100}. Умбеллиферилэстераза: 1, 4 — *Es-D*^{100/100}, *Es-D*^{110/110}, 3 — *Es-D*^{120/120}, 5 — *Es-D*^{100/110}. Неспецифические эстеразы: 1, 4 — *Es-2*^{100/100}, 2 — *Es-2*^{90/90}, 3 — *Es-2*^{98/98}, 5 — *Es-2*^{90/100}. Номера видов и гибридов: 1 — *C. taenia*, 2 — *C. melanoleuca*, 3 — *S. aurata*, 4 — *C. taenia* (2) — *sp.*, 5 — *C. taenia-melanoleuca*

Mdh-1B^{60/60/100} и *Pt-2*^{90/100/100} (рис. 1). Кроме того, для полиплоидов характерны генотипы *Ldh-B*^{100/100/100}, *Es-2*^{100/100/100}, *Es-D*^{100/100/100}, которые, с одной стороны, отличают полиплоидов от *C. melanoleuca* и *S. aurata*, а с другой — сближают их с *C. taenia*. Анализ аллельного состава полиплоидных особей показал, что геном этих щиповок содержит как минимум две дозы генов *C. taenia* и одну неизвестного вида (*C. sp.*) и, следовательно, должен обозначаться как *C. taenia*(2)—*sp.* Этот неизвестный предковый вид отличается от *C. melanoleuca* и *S. aurata* фиксацией альтернативных аллелей в локусах *Gpi-B*, *Es-D* и *Es-2*, причем аллели двух последних локусов идентичны номинативной диплоидной щиповке. Характерной особенностью полиплоидов Северского Донца следует считать высокую изменчивость локуса *Pt-3*, который мономорфен у полиплоидов из Десны. Кроме того, доля полиплоидов здесь очень низка и состав-

ляет 9 % по сравнению с 85 % полиплоидов популяции Десны.

Диплоидный гибрид. Идентифицирован как гибрид *C. taenia-melanoleuca*. По морфологии ближе к сибирской щиповке, чем к обыкновенной. В основании хвостового плавника два пятна, причем верхнее больше нижнего. Третья зона Гамбетты доходит до анального плавника, в четвертой зоне насчитывается 18 пятен. Гибрид четко диагностируется по генотипам: *Aat-1*^{100/110}; *Ldh-B*^{90/100}; *Mdh-1B*^{60/100} *Es-2*^{90/100}; *Es-D*^{100/105}. В отличие от полиплоидных гибридов спектры этих особей не демонстрируют эффект дозы гена (рис. 1). Генотипы *Ldh-B*^{90/100}; *Es-2*^{90/100} и *Es-D*^{100/110}, свойственные этим особям, позволяют утверждать, что это гибриды первого поколения между *C. taenia* и *C. melanoleuca*. Всего обнаружено три гибрида, что составляет около 4 % выборки.

Цитометрический анализ. Средние значения площади эритроцитов для всех пяти форм

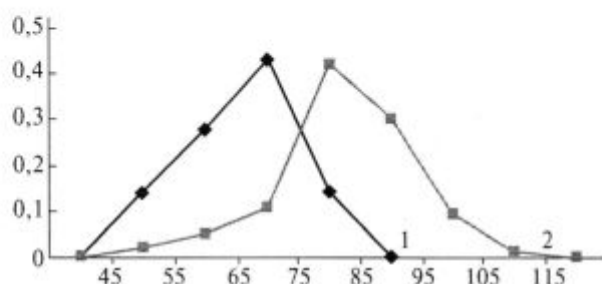


Рис. 2. Изменчивость длины тела у полиплоидных щиповок: 1 — Северского Донца ($n = 7$); 2 — Десны ($n = 168$); по вертикали — частота особей; по горизонтали — длина тела, мм

представлены в табл. 2. При этом по площади эритроцитов отличались не только диплоиды и полиплоиды, но и диплоидные виды между собой. Так, минимальные размеры эритроцитов были у *S. aurata* и *C. melanoleuca*, достоверно крупнее — у *C. taenia*. Размеры эритроцитов диплоидных особей обыкновенной щиповки укладываются в интервал от 109 до 149 условных единиц при модальном классе 125–135, а у трех проанализированных цитометрически полиплоидов размеры эритроцитов составили 168, 182 и 185. Эти значения хорошо вписываются в размеры эритроцитов триплоидов, площадь которых в среднем на 1/3 должна быть больше, чем у диплоидов [1, 12, 17].

У гибридов *C. taenia-melanoleuca* площадь эритроцитов имеет промежуточное значение для соответствующих диплоидных родительских видов. Это обстоятельство наряду с типом гибридных электрофоретических спектров однозначно подтверждает их диплоидную природу.

Размерный ряд. Средняя длина рыб исследованных видов щиповок и гибридов пред-

ставлена в табл. 2. Достаточно крупными размерами характеризуются *C. melanoleuca* и гибрид *C. taenia-melanoleuca*. Сопоставление средних значений длины тела диплоидных *C. taenia* и *C. melanoleuca* показывает достоверное уменьшение размеров первого вида ($t = 2,26$; $p < 0,05$).

Характерной особенностью полиплоидных щиповок бассейна Северского Донца является уменьшение длины их тела по сравнению с полиплоидами р. Десны (рис. 2). Если в Среднем Приднпровье полиплоиды однозначно превосходят диплоидов по размерам, то в Северском Донце различия между ними отсутствуют (табл. 2).

Половая структура. Соотношение самцов и самок у *C. taenia* и *C. melanoleuca* было примерно равным (табл. 2). У полиплоидных гибридов *C. taenia(2)-sp.* преобладали самки — из семи обнаруженных полиплоидов только один оказался самцом. Диплоидные гибриды *C. taenia-melanoleuca*, выделяющиеся своими значительными размерами, судя по отсутствию органа Канестрини, были самками.

Обсуждение полученных данных. Сравнение структуры сообщества щиповок бассейна Северского Донца с ранее детально изученными выборками этого видового комплекса в Восточной и Центральной Европе выявило ряд их особенностей.

Во-первых, это высокое разнообразие генетических форм щиповок в Северском Донце. Здесь отмечены три диплоидных вида и два гибрида — полиплоидный аллотриплоид *C. taenia(2)-sp.* и диплоидный *C. taenia-melanoleuca*. Для сравнения, в Подмоскowie обнаруже-

Таблица 2
Биологические характеристики видов и гибридов щиповок бассейна Северского Донца

Показатель	<i>C. taenia</i>	<i>C. melanoleuca</i>	<i>S. aurata</i>	<i>C. taenia (2)- sp.</i>	<i>C. taenia-melanoleuca</i>
Проц.	67,5	11,2	8,8	8,8	3,8
$L \pm m$, мм (n)	$61 \pm 2,4$ (54)	$76 \pm 6,3$ (9)	$57,6 \pm 7,0$ (7)	$66,0 \pm 4,0$ (7)	$75,0 \pm 13,1$ (3)
$P_{\text{эр.}} \pm m$ (n)	$128,1 \pm 2,0$ (27)	$107,7 \pm 6,0$ (9)	$99,9 \pm 2,6$ (4)	$178,6 \pm 6,2$ (3)	$112,1 \pm 11,2$ (3)
$\bar{Q}$, %	$45,8 \pm 7,2$	$55,6 \pm 16,5$	*	$85,7 \pm 13,1$	100

Примечание. L — длина тела; % — частота генетической формы в выборке; $P_{\text{эр.}}$ — средняя площадь эритроцитов, усл. ед; n — число исследованных особей. * Из-за отсутствия органа Канестрини пол у этого вида не учитывался.

ны два диплоидных вида *C. taenia* и *C. melanoleuca*, а также триплоидные *C. taenia*(2)—*sp.* и тетраплоидные *C. taenia*(3)—*sp.* и *C. taenia*(2)—*sp.-melanoleuca*(=*granoei*) гибриды [1–4]. Симптоматично, что диплоидные гибриды *C. taenia-melanoleuca* в Подмосковье не обнаружены. В популяции Десны основу выборки из 186 экземпляров составили полиплоидные гибриды *C. taenia*(2)—*sp.* и *C. taenia*(3)—*sp.* и диплоидная *C. taenia* [12]. Кроме того, здесь был отловлен экземпляр *S. aurata* и, судя по спектрам, экземпляр диплоидного гибрида *C. taenia-S. aurata*. В бассейне среднего Дуная структура сообщества щиповок так же, как и в Северском Донце, является весьма непростой [6, 7]. Здесь встречаются диплоидные виды *C. taenia* и *C. elongatoides*, а также предположительно диплоидные *C. taenia-elongatoides*, триплоидные *C. taenia*(2)—*elongatoides* и тетраплоидные — *C. elongatoides*(3)—*taenia* гибриды.

Во-вторых, в сообществе гибридизирующих щиповок Северского Донца необычайно низка представленность полиплоидов, доля которых в общей выборке составила только 9 %, а по отношению к диплоидной *C. taenia* — около 11 %. Это само по себе интересно, поскольку известно, что в смешанных популяциях диплоидов и полиплоидов обычно доминируют полиплоиды, что, как считается, связано с их значительным адаптивным потенциалом, обусловленным необычайно высокой гетерозиготностью [21]. Действительно, в большинстве изученных на сегодня смешанных популяций щиповок явно преобладают полиплоиды. Так, на начало 80-х годов в исследованных популяциях Подмосковья доля полиплоидов составляла 60–80 %, а к середине 90-х достигла 94 % [5]. В смешанных популяциях среднего Дуная полиплоиды обычно также составляют подавляющее большинство особей [6–8]. В Десне также доминируют полиплоиды — их доля равна 85 % [12].

Следует подчеркнуть, что резкое преобладание полиплоидных гибридов в популяциях среднего Днепра наступило во второй половине XX столетия. Переопределение хранящихся в зоологических музеях Киева сборов 20–30-х годов показало, что в те годы доля самцов в среднечереповских популяциях составляла от 30–40 % [22], что в общем отвечает современ-

ным изолированным популяциям этого региона, где примесь полиплоидных самок составляет только 10–15 %.

Характеризуя полиплоидных щиповок Северского Донца, следует отметить некоторые генетические и морфологические особенности, отличающие их от географически близких популяций щиповок бассейна Десны. На генетическом уровне это мономорфизм локуса *Pt-3*, который у полиплоидных щиповок Десны высоко полиморфен, причем у полиплоидов Северского Донца фиксирована электроморфа *Pt-3*^{90/90/100}, которая в Десне [12] явно уступает альтернативному варианту — *Pt-3*^{90/100/100}. Обращают на себя внимание и явно меньшие размеры тела полиплоидных щиповок в Северском Донце, которые не крупнее диплоидов, тогда как в Приднестровье полиплоиды явно превосходят по размеру диплоидов [22]. К особенностям триплоидов Северского Донца следует отнести наличие самцов, что не характерно для популяций Десны, где все 158 исследованных полиплоидов оказались самками. В Подмосковье полиплоидные самцы встречаются только среди тройных гибридов *C. taenia*(2)—*sp.-melanoleuca* [1], которые в популяции Северского Донца не отмечены вообще. Электрофоретический анализ показал, что обнаруженный полиплоидный самец является предположительно триплоидным гибридом *C. taenia*(2)—*sp.*

Особый вопрос данного исследования — это проблема видов-двойников в пределах *C. taenia* s.l. Согласно исследованиям [23], в бассейне Дона обитает форма обыкновенной щиповки, характеризующаяся уникальным кариотипом. Этой форме присвоен статус вида под названием *C. rossomeridionalis* Vasil'eva et Vasil'ev, 1998, которое в настоящее время сведено в синоним *C. tanaitica* Vacescu et Maier, 1969 [9].

Сопоставление аллельного пула диагностических локусов диплоидных *C. taenia* s.l. Десны и Северского Донца не выявило качественных генных различий между ними, хотя в литературе имеются данные о фиксации альтернативных аллелей одного из локусов *sMdh* у *C. tanaitica* и *C. taenia* [8].

Единственное различие, которое, однако, нельзя считать строго диагностическим, связано с полиморфизмом локуса *Pt-2* в популяции

Северского Донца. Последнее не характерно для диплоидных щиповок Приднепровья и свидетельствует по крайней мере об ограничении потока генов из популяции Северского Донца в популяции Днестра.

Морфологический анализ также не позволяет нам утверждать, что диплоидные щиповки Северского Донца относятся к *C. tanaitica*, а Десны — к *C. taenia* s.str. Отличительным признаком *C. tanaitica* считается короткая третья зона Гамбетты, которая у этого вида только доходит до спинного плавника [10]. Однако у всех изученных обыкновенных щиповок Северского Донца эта зона продолжалась вплоть до анального плавника, а потому сравнение северскодонских и деснянских диплоидов не выявило между ними устойчивых различий по этому признаку. Поэтому в настоящий момент корректным будет утверждение, что исследованные нами щиповки относились к виду *C. taenia* s.str.

В принципе нельзя исключить, что ареал *C. tanaitica* проходит гораздо северо-западнее, захватывая не только нижний, но и средний Днепр, а значит бассейн среднего Днепра может вполне оказаться зоной интерградации *C. tanaitica* и *C. taenia* s.str. В этой связи следует обратить внимание на определенную генетическую неоднородность *C. taenia* Украины, которая проявляется на уровне электрофоретических маркеров. Так, для популяций бассейна Москвы-реки и Северского Донца характерна фиксация аллеля *Ldh-B*¹⁰⁰, который является общим для диплоидов и полиплоидов. В то же время у западных диплоидных щиповок из окрестностей Львова, по нашим данным, наблюдается фиксация аллеля *Ldh-B*¹⁰⁵. В реках бассейна среднего Днепра и, в частности, в нижнем течении Десны [12] встречаются оба варианта, хотя здесь преобладает *Ldh-B*¹⁰⁰. Симптоматично, что именно генотипы *Ldh-B*^{100/100/100} и *Ldh-B*^{100/100/105} в сочетании с генотипами *Gpi-B* маркирует расы полиплоидов в Приднепровье [12]. Очевидно, что в дальнейшем для более детальной разработки систематики этой группы и уточнения распространения видов-двойников в пределах *C. taenia* s.l. необходимо сочетание мультилокусного генного маркирования с анализом кариотипов, при этом следует учесть, что в случае симбиотипии *C. tanaitica* и *C. taenia* между ними

будет легко проходить гибридизация, поскольку у щиповок межвидовая гибридизация — явление обычное.

SUMMARY. Biochemical, genetic, cytometric and morphological analyses of spined loaches of the middle stream of Severskiy Donetz river revealed 3 bisexual species: *Cobitis taenia* s.l. (68 % of the sample); *C. melanoleuca* (11 %); *Sabanejewia aurata* (9 %) and 2 hybrid forms: triploid *C. taenia*(2)—*sp.* (9 %) and diploid *C. taenia-melanoleuca* (3 %). Distinctive features of genetic structure of polyploid hybrids *C. taenia*(2)—*sp.* as well as taxonomic identity of diploid *C. taenia* s.l. of Severskiy Donetz river were discussed in regard to the Dnieper population ones.

РЕЗЮМЕ. Біохімічний генний, цитометричний та морфологічний аналіз щиповок середньої течії Сіверського Донця дозволив ідентифікувати п'ять генетично відмінних форм. З них три виявилися диплоїдними видами: щиповка звичайна *Cobitis taenia* s.l. (67 %), щиповка сибірська *C. melanoleuca* (11 %) та щиповка золотиста *Sabanejewia aurata* (9 %), а дві — гібридами: здогадно триплоїдним *C. taenia*(2)—*sp.* (9 %) та диплоїдним *C. Taenia-melanoleuca* (4 %). Особливості генетичної структури поліплоїдного гібрида і таксономічна приналежність звичайної щиповки обговорюються у порівнянні з дніпровськими популяціями цього видового комплексу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука, 1985. — 299 с.
2. Васильев В.П., Васильева Е.Д. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Докл. АН СССР. — 1982. — 266, № 1. — С. 250–252.
3. Осинев А.Г., Васильев В.П., Васильева Е.Д. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных. Диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). 2. Характеристика триплоидной формы // Вопр. ихтиологии. — 1990. — 30, вып. 2. — С. 214–220.
4. Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинев А.Г. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных. Диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). 4. Тетраплоидные формы // Вопр. ихтиологии. — 1990. — 30, вып. 6. — С. 908–919.
5. Васильев В.П., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Васильева Е.Д. Содержание ДНК в клетках форм однополо-двулового комплекса щиповок рода *Cobitis* и щиповки Лютера *C. lutheri* (Cobitidae) // Вопр. ихтиологии. — 1999. — 39, № 3. — С. 355–361.
6. Slechtova V., Luskova V., Slechtova 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.

7. 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.
8. 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.
9. Freyhof J., Rab P., Bohlen J. The valid names of some European species of the genus *Cobitis* (Teleostei, Cobitidae) // Folia Zool. — 2000. — 49, Suppl. 1. — P. 3–7.
10. Vasil'eva E.D. Sibling species in the genus *Cobitis* (Cobitidae, Pisces) // Folia Zool. — 2000. — 49, Suppl. 1. — P. 23–30.
11. Межжерин С.В., Чудакова Т.Ю., Алексеева А.И., Лисецкий И.Л. Клональная структура популяции щиповки обыкновенной *Cobitis taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Доп. Нац. академії наук України. — 2001. — № 6. — С. 156–159.
12. 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.
13. Васильев В.П. Диплоидно-триплоидный комплекс щиповок в роде *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН СССР. — 1990. — 312, № 1. — С. 249–252.
14. Boron A. Cytotype study of diploid and triploid *Cobitis taenia* (Pisces, Cobitidae) from Vistula river basin // Cytobios. — 1992. — 72. — P. 201–206.
15. Boron A., Danilkiewicz Z. Diploid-polyploid complex of loach *Cobitis taenia* sensu stricto and *Cobitis* sp. from the Bug river, Poland (Cobitidae) // Cytobios. — 1998. — 96. — P. 13–22.
16. Boron A., Kotusz J. The preliminary data on diploid-polyploid complexes of the genus *Cobitis* in the Odra River basin, Poland (Pisces, Cobitidae) // Folia Zool. — 2000. — 49, № 1. — P. 67–78.
17. Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorfii* // Jap. J. Ichthyol. — 1977. — 24, № 2. — P. 135–140.
18. Sezaki K., Kobayashi H. Comparison of erythrocyte size between diploid and tetraploid in spinous loach, *Cobitis biwae* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1978 — 44, № 8. — P. 851–854.
19. Kotusz J. Intra- and interpopulation morphological variability in diploid and varied-ploidy *Cobitis* from Poland // Folia Zool. — 2000. — 49, № 1. — P. 219–226.
20. Peacock F.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects // Science. — 1965. — 147. — P. 1451–1455.
21. Vrijenhoek R.C. Unisexual fish: Models for studying ecology and evolution // Ann. Rev. Ecol. Syst. — 1994. — 25. — P. 71–96.
22. Межжерин С.В., Чудакова Т.Ю. Экспансия триплоидных однополых щиповок *Cobitis taenia* L., 1758 (Cypriniformes, Cobitidae) в водотоках Украины // Доп. Нац. академії наук України. — 2001. — № 9. — С. 153–157.
23. 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.

Поступила 15.05.03