

УДК 575 : 597.551.2(477.5)

С.В. МЕЖЖЕРИН, Л.И. ПАВЛЕНКО

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев
E-mail: mezh@izan.kiev.ua

**ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ,
ПРОИСХОЖДЕНИЕ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАСПРОСТРАНЕНИЯ
ПОЛИПЛОИДНЫХ ЩИПОВОК
(CYPRINIFORMES, COBITIDAE,
COBITIS) В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ**



В водоемах Украины обнаружено 16 из 28 возможных биотипов *C. elongatoides* – *taenia* s. lato (*C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*). Также выявлены биотипы предположительно *C. aff. melanoleuca* – *tanaitica*. Доля полиплоидов в поселениях щиповок в среднем составила 65 %, самцов среди них – менее 1 %, причем в равном соотношении среди три- и тетраплоидов. Вызывает интерес отсутствие амфидиплоидии, а также встречи особей с рекомбинированным генотипом и аномальными электрофоретическими спектрами, частота которых местами значительна. Выделяются два очага образования полиплоидных биотипов: южный (Низовья Дуная) и северный (Верховья Дуная, Одер, Рейн). В последнем наряду с *C. elongatoides* и *C. tanaitica* в образовании полиплоидов принимает участие *C. taenia* и *C. species-1* – вид, характерный для водоемов северо-запада Украины. Установлено, что биотипы (*C. 2(3) elongatoides* – *tanaitica*, *C. elongatoides* – 2 (3) *tanaitica*) по сравнению биотипами, в геноме которых входит хромосомный набор *C. taenia*, ограничены в своем распространении на восток. Причиной является гибридизация самок этих биотипов с самцами *C. taenia*, сопровождающаяся генетической нестабильностью и пониженной жизнеспособностью потомства.

© МЕЖЖЕРИН С.В., ПАВЛЕНКО Л.И., 2010

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2010. № 5

Введение

Проблема исключительно высокого разнообразия биотипов щиповок рода *Cobitis*, их происхождение и закономерности географического распространения в последнее время привлекают пристальное внимание исследователей, занимающихся вопросами генетики, эволюции и систематики гибридных комплексов. Особый интерес к этой группе вызван многочисленностью и значительным разнообразием полиплоидных биотипов, буквально, заполнивших все крупные водотоки Центральной и Восточной Европы. В их образовании принимали участие, как минимум, четыре диплоидных гибридизирующих друг с другом вида щиповок [1–7]. В результате серии исследований, выполненных путем кариотипирования и цитометрии [1, 2, 6, 8, 9], биохимического генного маркирования [10–17] и анализа изменчивости первичной структуры ДНК [5, 18–20], установлен ряд ключевых особенностей этого комплекса.

Европейские гибридные щиповки бывают ди-, три- и тетраплоидными, в своем большинстве – это самки, размножающиеся гиногенезом. Аллодиплоиды немногочисленны и встречаются только в местах совместного обитания родительских видов. Аллотриплоиды распространены широко, причем в большинстве водоемов численно доминируют. Во многих речных бассейнах они сосуществуют только с одним из диплоидных видов, что свидетельствует об их инвазионной природе. Тетраплоиды, как правило, уступают по численности триплоидам, хотя на Волге и Дону более многочисленны особи с четырьмя хромосомными наборами [21]. Именно наличие тетраплоидности отличает палеарктических щиповок от неоарктических однополых гибридных групп родов *Poecilia* [22, 23], *Poeciliopsis* [24, 25], *Fundulus* [26, 27], *Phoxinus* [28], *Menidia* [29], среди которых встречаются только ди- и триплоидные биотипы.

Есть основания считать, что щиповки полиплоидных биотипов жизнеспособнее и плодотворнее своих диплоидных предков. Благодаря этому они расселились по рекам Восточной Европы, «потеснив» местные диплоидные виды [30, 31]. В частности, в бассейне Среднего Днепра, в котором из родительских видов обитает только номинативная *C. taenia*, численно преобладают полиплоидные биотипы дунайского происхождения [15–17]. Это следует из

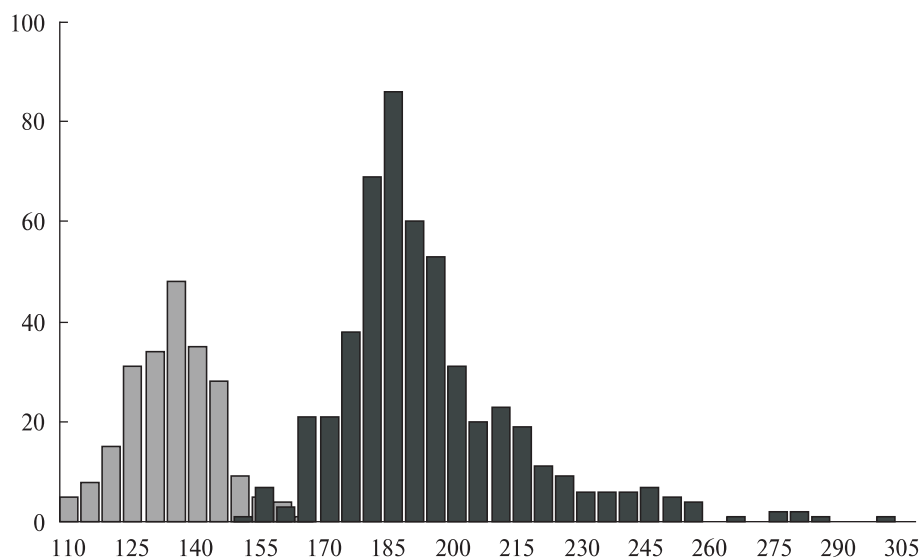


Рис. 1. Гистограмма распределения щиповок по размерам эритроцитов: по горизонтали размеры эритроцитов, усл. ед., по вертикали — количество особей; □ — диплоиды, ■ — полиплоиды, идентификация которых проведена путем анализа аллозимных спектров

того, что в состав их генома обязательно входит хромосомный набор дунайской щиповки *S. elongatoides* — эндемика бассейна Дуная. При этом современное преобладание полиплоидов в среднеднепровском бассейне, в частности в его главном водотоке, обусловлено экспансией или необычайно резким подъемом их численности в 60–70-х годах прошлого столетия [31], вызванным, очевидно, зарегулированием русла Днепра.

Особый интерес вызывают механизмы размножения однополых комплексов рыб. До недавнего времени считалось, что гиногенез — это генетически нейтральный процесс, при котором геном самца полностью элиминируется, а потомство самки — клон. Положение обосновывалось многочисленными лабораторными исследованиями рыб, при которых чужеродные спермии, в том числе разрушенные облучением, вызывали деление икры, а потомство таких скрещиваний несло исключительно материнские гены [32]. Однако оказалось, что в ряде случаев у гиногенетических триплоидов случается оплодотворение, и тогда образуются тетраплоидные потомки. В частности, у саламандр рода *Ambystoma* в зависимости от температуры среды может происходить инициация дробления или оплодотворе-

ние [33]. Дальнейшие исследования гиногенеза [34–37], выполненные с использованием более совершенных приемов анализа генного состава потомков, показали, что на самом деле при гиногенезе у рыб почти всегда происходит инкорпорация генетического материала самца, особенно очевидная, если в такого рода скрещиваниях использовались самка и самец отдаленных видов. Отсюда следует, что при гиногенезе потомство от одной самки не обязательно является клоном, а значит, стабильные поселения однополых рыб возможны только в случаях, если в скрещиваниях принимают участие самцы одного из родительских видов или же самцы этого же биотипа, которые почти всегда встречаются с небольшой частотой в гиногенетических комплексах рыб. Сперматозоиды таких самцов не способны оплодотворить яйцеклетку [2, 38, 39], но могут инициировать ее деление.

Проводившиеся на протяжении ряда лет исследования генетической структуры популяций щиповок водоемов Центральной Европы [3–6, 10, 11, 18, 19] и в частности Украины [7, 15–17, 40–42], а также Восточной Европы [1, 2, 8, 9, 12–14] дают основания для проведения обзора, целью которого была бы как оценка общего разнообразия биотипов, так и анализ

их современного распространения, что позволяет выйти на решение вопроса о центрах их происхождения.

Разнообразие биотипов и закономерности их географического распределения

В пределах Украины установлено наличие пяти диплоидных видов [7], которых, судя по маркерам (табл. 1) и некоторым особенностям морфологии, можно классифицировать следующим образом: дунайская щиповка *C. elongatoides* обнаружена в бассейне Дуная, сибирская *C. melanoleuca* – в Северском Донце, обыкновенная *C. taenia* – в бассейне Среднего Днепра и Южного Буга, донская *C. tanaitica* – на Нижнем Дунае и неизвестный вид *C. species-1*, отличающийся от номинативного вида фиксацией альтернативного аллеля по локусу *Ldh-B*, обнаружен в водоемах северо-западной Украины [7]. В общей сложности на диплоидные виды приходится 35 % всех исследованных особей [7].

Между видами щиповок постоянно идет гибридизация: интрогрессивная между викарными видами *C. taenia* и *C. tanaitica* в Северском Донце и на Нижнем Днепре, а между *C. taenia* и *C. species-1* – на Верхнем Днепре [7]. Кроме того, изредка происходит гибридизация между совместно обитающими видами: на Нижнем Дунае [41] образуются аллодиплоидные гибриды *C. elongatoides* × *C. tanaitica*, на Северском Донце – *C. melanoleuca* × *C. taenia s. lato* [16].

Среди цитометрически исследованных особей около 38 % составляют диплоиды, размеры эритроцитов которых колеблются в пределах 100–160 условных единиц при модальном значении 130–135 (рис. 1). Большую часть щиповок составляют полиплоиды: триплоиды с размерами эритроцитов от 160 до 210 у.е. и модальным классом 185–190. Тетраплоиды (эритроциты от 210–260 у.е.) не имеют четко выраженного модального значения. Еще одна группа, эритроциты которых свыше 260 у.е., – возможно пентаплоиды. Соотношение между триплоидами, с одной стороны, и тетра- и предполагаемыми пентаплоидами, с другой, составляет 5:1. Особи с размерами эритроцитов, отвечающими полиплоидным особям, из-за неравного распределения гено-

мов родительских видов характеризуются спектрами изоферментов с выраженными эффектами доз гена, что позволяет без особых затруднений идентифицировать полиплоидных гибридов, но, как известно [2, 14], без их разделения на три- и тетраплоидов.

По генотипическим сочетаниям и характеру генных доз (табл. 2) полиплоиды можно классифицировать на две основные, но разные по объему группы (табл. 3).

Первая группа – полиплоиды, в геноме которых обязательно присутствуют один, два или три хромосомных набора *C. elongatoides*. Здесь априори можно выделить три возможные подгруппы, включающие 28 биотипов: 9 триплоидных и 19 тетраплоидных.

У особей первой подгруппы, представленной триплоидами и тетраплоидами, в геноме доминируют хромосомные наборы *C. elongatoides*,

Таблица 1
Видоспецифичные аллели пяти видов рода *Cobitis* фауны Украины, участвующих в образовании полиплоидных биотипов

Аллели		<i>C. elongatoides</i>	<i>C. taenia</i>	<i>C. tanaitica</i>	<i>C. species-1</i> (Вольня)	<i>C. species-2</i> (Дунай)	<i>C. melanoleuca</i> *	<i>C. aff. melanoleuca</i>
Обозначение	Подвижность							
<i>Aat-1</i>								
e	57					X		
d**	80			X				
c	100		X	X	X			
b	125	X						
a	155	X					X	X
<i>Gpi-1</i>								
c	100		X	X	X			
b'	125						X	
b	133	X						X
a	176	X				X		
<i>Ldh-B</i>								
c	36						X	X
b	100	X	X	X		X		
a	120				X			
<i>Pt-3</i>								
b	88	X		X			X	
a	100		X		X		X	X

* По данным [16]. ** Модифицированный аллель *Aat-1*^c.

Генотипическая структура полиплоидных биотипов по четырем диагностическим локусам

Биотипы	Возможные генотипы
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}
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}
EE/S	<i>Aat-1</i> ^{aac, abc, bbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac, abc, bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{abb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}
EEE/S	<i>Aat-1</i> ^{aaac, aabc, abbc, bbbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aaac, aabc, abbc, bbbc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}
EE/T	<i>Aat-1</i> ^{aa c, abc, bbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aa c, abc, bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}
EEE/T	<i>Aat-1</i> ^{aaac, aabc, abbc, bbbc} , <i>Gpi-1</i> ^{aa ac, aabc, abbc, bbbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}
E/NN	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbb}
E/NNN	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}
E/NS	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}
E/NNS	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}
E/NSS	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{aabb} , <i>Pt-3</i> ^{aabb}
E/NT	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aac, bbc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbb} , <i>Pt-3</i> ^{abb}
E/NTT	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}
E/NST	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{aabb}
E/NTT	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aabb}
E/SS	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{aab} , <i>Pt-3</i> ^{aab}
E/SSS	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{aaab} , <i>Pt-3</i> ^{aaab}
E/ST	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abb} , <i>Pt-3</i> ^{aab}
E/SST	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{aabb} , <i>Pt-3</i> ^{aaab}
E/STT	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaab}
E/TT	<i>Aat-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaab}
E/TTT	<i>Aat-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc, bccc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aaab}
EE/NN	<i>Aat-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}
EE/NS	<i>Aat-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}
EE/NT	<i>Aat-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{abbb}
EE/SS	<i>Aat-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{aabb}
EE/ST	<i>Aat-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{abbb} , <i>Pt-3</i> ^{aabb}
EE/TT	<i>Aat-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Gpi-1</i> ^{aacc, bbcc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbb} , <i>Pt-3</i> ^{aabb}
M/2N	<i>Aat-1</i> ^{acc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbc} , <i>Pt-3</i> ^{bb}
M/3N	<i>Aat-1</i> ^{acc} , <i>Gpi-1</i> ^{acc} , <i>Ldh-B</i> ^{bbbc} , <i>Pt-3</i> ^{bbbb}

Примечание. Предполагаемые родительские виды: М – *C. aff. melanoleuca*, E – *C. elongatoides*, N – *C. tanaitica*, S – *C. species-1*, T – *C. taenia*.

и соответственно биотипы имеют структуру *C. 2(3) elongatoides – taenia s. lato*. Эти щиповки четко диагностируются по спектрам локусов, отражающим генотипы *Aat-1*^{aac}, или *Aat-1*^{abc}, или *Aat-1*^{bbc}, а также *Gpi-1*^{aac}, или *Gpi-1*^{abc}, или *Gpi-1*^{bbc}, т.е. визуально определяются по преобладанию доз генов, специфичных для дунайской щиповки. Таких биотипов с учетом того, что в пределах *C. (superspecies taenia)* насчитывается три алловида, может быть три триплоидных и три тетраплоидных (табл. 2 и 3). Обнаружены только два: *C. 2 elongatoides – tanaitica* и *C. 3 elongatoides – tanaitica* (табл. 3). При этом половозрелые особи этого биотипа за единст-

венным исключением (р. Ирпень) были самками, т.е. доля самцов среди них составляет только 0,2 %.

Альтернативных биотипов, представляющих вторую подгруппу, в геноме которых преобладают хромосомные наборы от *C. (superspecies taenia)*, может быть 6 триплоидных и 10 тетраплоидных. Обнаружены все триплоидные и только 8 тетраплоидных биотипов (табл. 3). И в данном случае самцов было совсем немного – 1,4 %. При этом их доля среди триплоидов и тетраплоидных биотипов в целом по выборке было равной, хотя по литературным данным [2, 38] известно, что среди тетраплоидов чаще биотипы

C. elongatoides – 3 species-1 и *C. elonatoides* – 2 species-1 – *taenia*.

Следует подчеркнуть, что из 19 предполагаемых тетраплоидных биотипов, образующихся при участии *C. elongatoides*, только 12 могут быть идентифицированы на уровне генных маркеров. Это связано с тем, что спектры семи триплоидов и гомологичных им тетраплоидов (табл. 2), несмотря на разный генный состав, визуально по дозе генов не отличаются [2, 14, 15].

У всех биотипов второй подгруппы в спектрах доминируют характерные для представителей *C. (superspecies taenia)* продукты аллелей. В частности, для них свойственны: *Aat-1^{acc}* или *Aat-1^{bcc}*, а также *Gpi-1^{acc}* или *Gpi-1^{bcc}*. Представленность и соотношение аллоидов в геноме этих биотипов устанавливались по двум остальным локусам, а именно: наличие продуктов аллеля *Ldh-B^a* означает присутствие генома *C. species-1*, а по спектрам, отвечающим генотипам *Pt-3a^{abb}*, *Pt-3^{abbb}*, определялась представленность у полиплоидов этой подгруппы генома *C. tanaitica*.

Третью подгруппу должны были бы составить не обнаруженные в настоящем исследовании амфидиплоиды с равными соотношениями геномов *C. elongatoides* и представителей *C. (superspecies taenia)* (табл. 2). Эти биотипы должны отмечаться, например, в поселениях шиповок Дуная, в которых очевидно имеют место гиногенетические контакты ♀ *C. 2 elongatoides – tanaitica* с ♂ *C. tanaitica*, что должно время от времени приводить к образованию амфидиплоидов *C. 2 elongatoides – 2 tanaitica*. Тем не менее эти биотипы не были обнаружены, несмотря на большой объем выборок [41]. Следует подчеркнуть, что тетраплоидные особи с симметричными спектрами, отвечающими генотипам *Aat-1^{aa/cc}* или *Aat-1^{aa/dd}*, были обнаружены у нескольких особей р. Ирпень, что свидетельствует об их происхождении в результате репродуктивных взаимодействий ♀ *C. 2 elongatoides – tanaitica* и ♂ *C. taenia*, но у них были асимметричные спектры по другим локусам. В частности для них характерен спектр, отвечающий генотипу *Gpi-1^{aac}*, что не дает оснований считать их амфидиплоидами.

Анализируя географическое распространение полиплоидных биотипов, можно выделить

Таблица 3
Число особей разных полиплоидных биотипов и особей с рекомбинированным генотипом

Биотипы	<i>n</i> ₁	Биотипы	<i>n</i> ₂	Биотипы	<i>n</i> ₃
<i>C. 2 (3) elongatoides</i> – 424 (superspecies <i>taenia</i>) σ = 1,4 %	EE(E)/N	424	EE/N	76	
			EEE/N	6	
			EEE/N*	115	
			EEE/N*	1	
			EE(E)/S	0	
			EE(E)/T	0	
<i>C. elongatoides</i> – 626 2 (3) (superspecies <i>taenia</i>) σ = 0,2 %	E/N(N)N	160	E/NN	30	
			E/NNN	1	
			E/N(S)	3	
			E/NNS	11	
			E/NSS	6	
			E/N(N)T	56	
			E/NNT	28	
			E/NST	3	
			E/NTT	3	
			E/NN*T	6	
			E/S(S)S	?	
			E/S(S)T	?	
			E/ST	3	
			E/SST	0	
E/STT	16				
E/TT(T)	10				
<i>C. 2 elongatoides</i> – 0 2 (superspecies <i>taenia</i>)	EE/NN	0	EE/NN	0	
			EE/NT	0	
			EE/NS	0	
			EE/SS	0	
			EE/ST	0	
			EE/TT	0	
<i>C. aff. melanoleuca</i> – 22 2 <i>tanaitica</i> σ = 0	M/NN(N)	22	M/NN	9	
			M/NNN	2	
Рекомбинанты σ = 0	E/T	40	2 2 <i>n</i>	2	
			?E/?T	7	
			4 <i>n</i>	7	

Примечание. Особи идентифицированы: *n*₁ – только по ключевым локусам; *n*₂ – по всем четырем локусам, но без цитометрии; *n*₃ – по всем четырем локусам и с цитометрией.

две альтернативные зоны их распределения: юго-западную (бассейн Дуная, Нижнего Днестра, а также Нижнего Днепра и отчасти Южного Буга) и центрально-северо-восточную (Средний и Верхний Днепр, Северский Донец, Верхний Днестр, средний Южный Буг). В первой

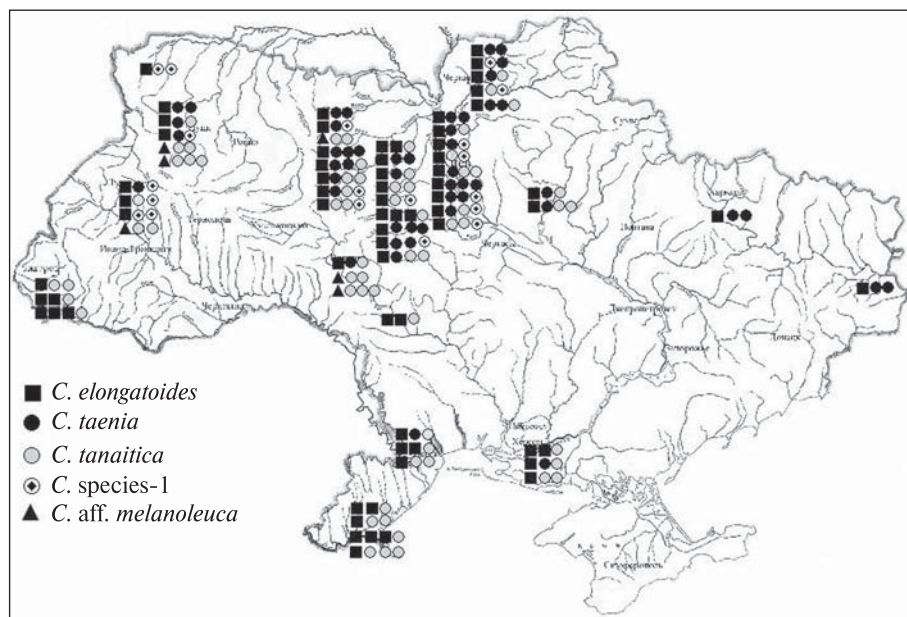


Рис. 2. Распределение полиплоидных биотипов щиповок по речным бассейнам Украины

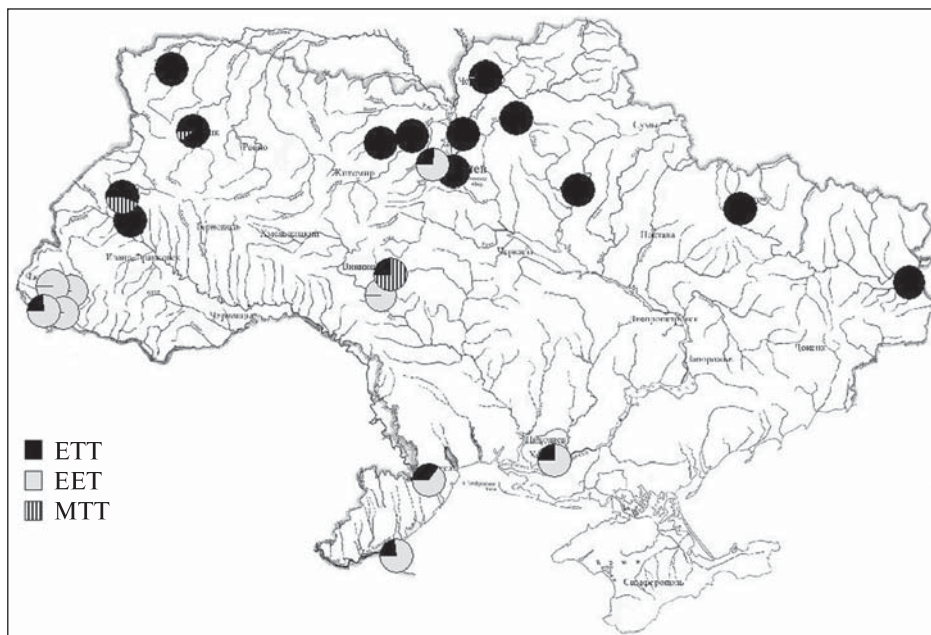
зоне преобладают полиплоиды *C. 2 (3) elongatoides–tanaitica* (рис. 2 и 3), тогда как в водоемах центральных, северных и восточных областей Украины эти биотипы либо не встречаются вообще, либо их частота не превышает 1–2 %. Единственное исключение — бассейн р. Ирпень, куда их, вероятнее всего, непреднамеренно интродуцировали. В этой небольшой реке, изолированной дамбой от Днепра, их доля колебалась от 13 до 85 %. В водоемах северо-запада Украины, как правило, преобладают биотипы с двумя и более геномами *C.* (superspecies *taenia*), причем с обязательным присутствием генома *C. taenia* или *C. species-1*. Среди триплоидов здесь особенно многочисленны *C. elongatoides – tanaitica – taenia* и *C. elongatoides – 2 taenia*. Среди тетраплоидов самыми распространенными оказались аналогичные им биотипы *C. elongatoides – 2 tanaitica – taenia* и *C. elongatoides – 3 taenia* (табл. 3). Характерным для щиповок центрального и северо-восточного регионов является практическое отсутствие биотипа *C. elongatoides – 2 tanaitica*, единственная особь которого отмечена в бассейне р. Десна.

Обращает на себя внимание сопряженность в географическом распространении диплоидных видов с полиплоидными биотипами. Так, в бассейне Дуная, где самыми массовыми являются биотипы с двумя и более хромосомны-

ми наборами *C. elongatoides*, среди диплоидов преобладает именно *C. elongatoides* (рис. 3), а в поселениях щиповок Среднего и Верхнего Днепра, где полиплоидные биотипы почти всегда имеют геном *C. taenia*, из диплоидов представлен только этот номинативный вид.

Вторую группу полиплоидов формируют относительно малочисленные биотипы триплоидной и гораздо реже тетраплоидной природы, не имеющие в своем составе генома *C. elongatoides*. Распространены они в северо-западных регионах Украины (рис. 2 и 3). Судя по изозимным спектрам, в их образовании принял участие вид, очевидно, характеризующийся сочетанием следующих аллелей: *Ldh-B^c*, *Aat-1^a*, *Gpi-1^b*, *Pt-3^a*. Ни один из видов щиповок фауны Украины, да и других европейских видов, чьи генные пулы на уровне биохимических маркеров подробно описаны [5, 10–14], в полной мере не отвечает такому аллельному набору, хотя в наибольшей степени этот неустановленный вид должен быть похож на щиповку сибирскую *C. melanoleuca*, на что указывает уникальный аллель *Ldh-B^c*. С учетом того, что щиповка сибирская широко распространенный вид, можно предположить его значительную генетическую гетерогенность по ареалу, а потому некоторое несовпадение аллельных пулов вполне допустимо. Судя по набору альтернативных аллелей особей (*Aat-1^c*, *Gpi-1^c*, *Ldh-B^b*,

Рис. 3. Соотношение разных групп биотипов среди полиплоидных щиповок по территории Украины: ETT – *C. elongatoides* – 2 (3) *taenia* s. lato; EET – *C. 2 (3) elongatoides* – *taenia* s. lato; MTT – *C. aff. melanoleuca* – 2 (3) *tanaitica*



Pt-3^b), вторым предковым видом, который в данном случае представлен двумя или тремя наборами хромосом, могла быть щиповка донская *C. tanaitica*. Это тем более вероятно, если учесть, что сибирская и донская щиповки совместно обитают в бассейне Дона, где гибридизируют с образованием аллодиплоидов, что и было установлено конкретно в бассейне Северского Донца [16]. Особый интерес вызывает массовое обнаружение в Восточной Польше, территории географически близкой к северо-западной Украине, триплоидных биотипов щиповок неясного происхождения, образовавшихся при гибридизации неизвестного 50-хромосомного вида и *C. tanaitica* [6]. Следует подчеркнуть, что *C. melanoleuca* имеет кариотип $2n = 50$, но авторы кариологического исследования не указывают на идентичность кариотипов этого неизвестного вида и *C. melanoleuca*.

Биотипы с аномальными спектрами и особи-рекомбинанты

Аномалии спектров проявлялись у особей триплоидных биотипов и представляли собой изменения электрофоретической подвижности продукта, кодируемого локусом *Aat-1* [44]. Самым распространенным случаем аномалий была модификация спектров у особей биотипов *C. 2 elongatoides* – *tanaitica*, в частности,

спектра аллеля *Aat-1^c*. В результате вместо электроморфы, соответствующей генотипу *Aat-1^{aac}*, получался спектр, который по формальным соображениям следует обозначать как отвечающий генотипу *Aat-1^{aad}*. Доказательства того, что это именно модификации, вызванные проявлением генетической нестабильности, а не еще один аллельный вариант, свойственный *C. taenia*, были получены при мониторинговых исследованиях. Такие исследования проведены в популяции р. Ирпень, где за два поколения самки *C. 2 elongatoides* – *tanaitica* со стандартными спектрами *Aat-1^{aac}* были полностью замещены носителями аномального спектра *Aat-1^{aad}*. Особи биотипа с такого рода аномалиями были отмечены и в других местах, но, в отличие от Ирпени, не массово, а единичными особями: в выборке со среднего течения Южного Буга, на Нижнем Дунае, а по литературным источникам [10] – и на Среднем Дунае. Практически все цитометрически исследованные особи с Ирпени, характеризовавшиеся этими аномалиями, были триплоидами (125 экз.) и только одна – тетраплоидом *C. 3 elongatoides* – *tanaitica*. Особый интерес вызывает появление в популяции этой реки особей биотипа *C. 2 elongatoides* – *tanaitica* – *taenia*, о чем свидетельствуют спектры, отвечающие генотипу

Причины отсутствия ожидаемых биотипов

На современном уровне знаний в водоемах Украины идентифицировано 18 биотипов щиповок, из которых два образованы без участия *C. elongatoides* и 16 биотипов из 28 возможных с участием именно этого вида. Не обнаружены шесть четноплоидных биотипов, в которых в равном соотношении были бы представлены геномы *C. elongatoides* и *C. (superspecies taenia)*; три- и тетраплоидные биотипы *C. elongatoides* – 2 (3) *taenia*, *C. elongatoides* – 2 (3) *species-1*, а также тетраплоидные *C. elongatoides* – 3 *species-1* и *C. elongatoides* – 2 *species-1* – *taenia*. Причины отсутствия этих 12 биотипов разные.

Так, возможные амфидиплоиды *C. 2 elongatoides* – 2 *taenia* s. lato в исследованных речных системах либо вообще не образуются, либо нежизнеспособны и элиминируются на ранних стадиях. Это следует из того обстоятельства, что в совместных поселениях, в которых икра ♀ *C. 2 elongatoides* – *tanaitica* осеменяется ♂ *C. tanaitica* (Нижний Дунай) или ♂ *C. taenia* (Ирпень, Южный Буг), а также в тех поселениях, в которых самки *C. elongatoides* – 2 *tanaitica* репродуктивно взаимодействуют с самцами *C. elongatoides* (Нижний Дунай), амфидиплоиды не были обнаружены, хотя присутствуют тетраплоиды с асимметричными геномами (*C. 3 elongatoides* – *tanaitica*, *C. elongatoides* – 3 *tanaitica*). Следует подчеркнуть, что и другими специалистами [5], проводившими генетические исследования популяций щиповок в реках Центральной Европы, четноплоидные гибриды также не были обнаружены. Результат имеет принципиальное значение, поскольку доказывает, что, по крайней мере, в случае со щиповками не срабатывает так называемая непрямая модель образования амфидиплоидов [45], основанная на концепции сетчатого видообразования [46]. Согласно этой концепции последовательная гибридизация, сопровождающаяся беккроссированием аллотриплоида с видом, геном которого представлен одним набором, должна приводить к образованию амфидиплоидии. Ситуация со щиповками опровергает эту гипотезу и подтверждает, что появление четнополиплоидных организмов – это, вероятнее всего, результат

спонтанной полиплоидизации генома диплоидных гибридов.

Полиплоидные биотипы *C. 2 (3) elongatoides* – *taenia* и *C. elongatoides* – 2 (3) *species-1*, в частности особи первого биотипа, не обнаруженные в пределах Украины, были выявлены [5] в бассейнах рек Рейн, Одер и среднем течении Дуная. Что касается *C. elongatoides* – 2 (3) *species-1*, то и этот биотип, судя по аллельным пулам энзимных локусов [4], присутствует в бассейне Одера. Очевидно, что эти биотипы имеют ограниченное распространение и встречаются только в пределах зоны гибридизации *C. elongatoides* и *C. taenia*, которая не покрывает территорию Украины.

Что же касается биотипов *C. elongatoides* – 3 *species-1* и *C. elongatoides* – 2 *species-1* – *taenia*, то судя по тому, что *C. species-1* – вид узкоареальный, биотипы с его участием будут немногочисленными, а потому они, вероятно, встречаются в водоемах Польши и Германии, а на территорию Украины просто не проникают.

Важно подчеркнуть еще одно обстоятельство: поскольку между видами, представляющими *C. (superspecies taenia)*, постоянно идет интрогрессивная гибридизация [7], то, на самом деле, очень высока вероятность того, что в гибридизации с *C. elongatoides* и образовании полиплоидных биотипов принимают участие гибриды-интрогрессанты *C. tanaitica* × *C. taenia*, а не генетически однородные *C. taenia* и *C. tanaitica*. Это значит, что многие триплоиды на самом деле не содержат хромосомных наборов строго трех видов, а один хромосомный набор *C. elongatoides* и два рекомбинированных *C. (superspecies taenia)*, а потому должны записываться, например, как *C. elongatoides* – 2 (*tanaitica* × *taenia*) или *C. elongatoides* – 2 (*species-1* × *taenia*), и их диагностика по кариотипам будет вызывать большие затруднения.

Особый интерес вызывает еще и тот факт, что в популяциях Среднего Днепра самым массовым среди тетраплоидных биотипов является *C. elongatoides* – 2 *tanaitica* – *taenia* (табл. 3), который может образоваться только путем гибридизации ♀ *C. elongatoides* – *tanaitica* – *taenia* с ♂ *C. tanaitica*, либо ♀ *C. elongatoides* – 2 *tanaitica* с ♂ *C. taenia*, что в днепровском бассейне невозможно в принципе. Первый вариант нереален потому, что на Среднем Днепре

отсутствует *C. tanaitica*, а второй из-за того, что здесь не представлен биотип ♀ *C. elongatoides* – *2 tanaitica*, а значит появление этих полиплоидов и, возможно, ряда других – следствие инвазии тетраплоидов из западных регионов, причем размножаются они тетраплоидными гаметами, открывая таким образом путь к пентаплоидии.

Обращает также на себя внимание и достаточно высокая представленность генома *C. species-1* среди особей тетраплоидных видов (табл. 3). В частности, особи тетраплоидного биотипа *C. elongatoides* – *2 tanaitica* – *species-1* численно даже превосходят триплоидных *C. elongatoides* – *tanaitica* – *species-1*. Вероятно, этот вид из-за оторванности от ареала *C. elongatoides* непосредственно не гибридизирует с ним, а только с аллодиплоидными гибридами.

Нельзя исключить и то обстоятельство, что часть тетраплоидов, в частности *C. elongatoides* – *3 taenia* или *C. elongatoides* – *tanaitica* – *2 taenia*, имеют местное происхождение и возникли в результате гибридизации соответствующих аллотриплоидов с самцами *C. taenia*.

Очаги образования биотипов и закономерности их расселения

Исходя из расположения ареалов диплоидных видов щиповок [5, 7], а также распространения различных биотипов по Центральной Европе [3–5] и территории Украины можно вычленил два основных очага образования полиплоидов. Первый – южный очаг, расположенный в Низовьях Дуная, где совместно обитают только *C. elongatoides* и *C. taenia* и массово встречаются биотипы *C. 2 elongatoides* – *tanaitica* и *C. elongatoides* – *2 tanaitica*. Второй – северный очаг, охватывающий бассейн Верхнего Дуная, Эльбы и Одера, в бассейнах которых вместе встречаются *C. elongatoides*, *C. tanaitica* и *C. taenia*. При этом первый вид образует аллодиплоидные гибриды с двумя последними [3–5]. Разнообразие биотипов в этих бассейнах гораздо выше, чем в низовьях Дуная, поскольку наряду с типично дунайским биотипом *C. 2 elongatoides* – *tanaitica* здесь образуются полиплоиды, в геноме которых обязательно присутствует хромосомный набор *C. taenia* [3–5]. Кроме того, если судить по присутствию аллеля *Ldh-B^a* у полиплоидных осо-

бей, в северном очаге образуются биотипы с участием генома *C. species-1* – узкоареального вида, обитающего на северо-западе Украины и, очевидно, на прилегающих территориях. Биотипы с участием генома этого вида составляют ощутимую часть биотипов щиповок Украины (табл. 1) и, что характерно, распространены по Северной Украине (рис. 4) – там, где сохранились его диплоидные популяции [7].

Анализ распространения биотипов (*C. 2 elongatoides* – *tanaitica*, *C. elongatoides* – *2 tanaitica*), характерных для южного очага, показывает ограниченность их распространения по акваториям Украины. Так, особи *C. 2 elongatoides* – *tanaitica*, кроме бассейна Дуная, абсолютно доминируют на Нижнем Днестре и Южном Буге [17, 42] и относительно преобладают среди полиплоидных биотипов Нижнего Днепра, в бассейнах, географически близких с Нижним Дунаем, тогда как в большинстве водоемов Среднего и Верхнего Днепра этот биотип отмечается единичными экземплярами, а в водоемах и реках северо-запада Украины и на Северском Донце не обнаружен вообще. Еще один южный биотип *C. elongatoides* – *2 tanaitica* вне Дуная был выявлен в небольшом количестве в низовьях Днестра и Днепра и единичной особью в Десне, тогда как особи – носители генома *C. taenia* или *C. species-1* происхождением из северного очага численно доминировали не только в смежных северо-западных регионах Украины, но и на Среднем и Верхнем Днестре, Десне, Северском Донце, притоках Сулы (р. Удай). Кроме того, полиплоидные биотипы с участием генома *C. taenia* обнаружены в бассейне Волги [5, 12–14]. Все это означает, что инвазия полиплоидных биотипов, образовавшихся в бассейне Дуная, успешно идет в восточном направлении, но только в случае, если в их геноме присутствуют хромосомные наборы *C. taenia* – единственного диплоидного вида, обитающего в Северо-Восточной Европе.

Причиной столь разных потенциалов к расселению южных и северных биотипов очевидно являются несбалансированные скрещивания между ♀ *C. 2 elongatoides* – *tanaitica* и ♂ *C. taenia*, что было ранее установлено в р. Ирпень [44], при которых рано или поздно образуются либо особи – носители аномальных спектров, либо тетраплоиды-рекомбинанты с понижен-

ной жизнеспособностью. В настоящее время установлено, что гиногенез — это не просто процесс инициирования дробления чужеродным сперматозоидом, но и инкорпорации генетического материала мужской гаметы, в результате чего появляются потомки, несущие ту или иную степень генетического материала от отца, причем, судя по всему, это могут быть регуляторные участки, отдельные гены, хромосомы или группы хромосом. Факт такого рода генетического переноса лучше всего доказан у гиногенетических карасей [34–37]. Можно предположить, что в популяциях, в которых из родительских видов присутствует только *C. taenia*, относительно нейтральными будут интрогрессии в геном биотипов, содержащих хромосомный набор этого вида. Очевидно, только в такого рода ситуациях генетические элементы *C. taenia*, интрогрессированные в геном полиплоида, находят комплементарные участки. В ином случае происходит нарушение функционирования генома, выражающееся в проявлениях генетической нестабильности, что в результате приводит к пониженной приспособленности потомков от такого рода скрещиваний. В конечном счете это и ограничивает продвижение особей биотипов *C. 2 elongatoides – tanaitica* и *C. elongatoides – 2 tanaitica* в восточном направлении — в акватории, населенные особями *C. taenia*.

S.V. Mezherin, L.I. Pavlenko

GENETIC DIVERSITY, ORIGIN
AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION
TENDENCIES OF POLYPLOID
SPINED LOACHES BIOTYPES
(CYPRINIFORMES, COBITIDAE, COBITIS)
IN UKRAINE WATERS

Only 16 biotypes from 28 possible ones, which could be generated during hybridization of *C. elongatoides*, on the one hand, and representatives of superspecies *C. taenia* s. lato (*C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*), on the other hand, were discovered in water areas of Ukraine. Furthermore, two biotypes, presumably *C. aff. melanoleuca – tanaitica*, were discovered in the north-western regions. Polyploids have compounded 65 % of investigated individuals of *Cobitis* genus, the average quantity of males has compounded less than 1 % and it was equal among triploids and tetraploids. Absence of amphidiploids and also lack of sufficiently large number of individuals with recombined genotype and abnormal electrophoretic spec-

tra should be stressed. Two loci of polyploid biotypes formation are marked out: southern (the Lower Danube) and northern (the Upper Danube, Oder and Rhine). *C. taenia* and non-specified *C. species*, typical of the north-western basins of Ukraine, participate in formation of polyploids in the last mentioned river alongside with *C. elongatoides* and *C. tanaitica*. It is established that in spite of clearly evident expansion capacity, so-called southern biotypes (*C. 2 (3) elongatoides – tanaitica*, *C. elongatoides – 2 (3) tanaitica*) in comparison with the northern ones, which genome includes chromosomal complement *C. taenia* or *C. species-1*, are sharply limited in their spread to the East. The reason of such a situation is unbalanced gynogenetic crossing between females of the southern biotypes and *C. taenia* males, accompanied by introgressions, genetic instability and reduced posterity viability.

S.V. Mezherin, L.I. Pavlenko

ГЕНЕТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ,
ПОХОДЖЕННЯ І ЗАКОНОМІРНОСТІ
ПОШИРЕННЯ ПОЛІПЛОЇДНИХ ЩИПОВОК
(CYPRINIFORMES, COBITIDAE, COBITIS)
В МЕЖАХ УКРАЇНИ

У водоймах України знайдено 16 з 28 можливих біотипів *C. elongatoides – taenia* s. lato (*C. taenia*, *C. tanaitica*, *C. species-1*). Також виявлено біотиби імовірно *C. aff. melanoleuca – tanaitica*. Частка поліплоїдів у поселеннях щиповок в середньому становить 65 %, самців серед них — менше 1 %, причому у рівному співвідношенні серед три- і тетраплоїдів. Викликає інтерес відсутність амфідиплоїдів, а також зустрічі особин з рекомбінованим генотипом і аномальними електрофоретичними спектрами, частка яких місцями значна. Виділяються два центри утворення поліплоїдних біотипів: південний (Низов'я Дунаю) і північний (Верхів'я Дунаю, Одер, Рейн). В останньому випадку поряд з *C. elongatoides* і *C. tanaitica* в утворенні поліплоїдів приймає участь *C. taenia* і *C. species-1* — вид, характерний для водойм північного заходу України. Встановлено, що біотиби (*C. 2 (3) elongatoides – tanaitica*, *C. elongatoides – 2 (3) tanaitica*) у порівнянні з біотипами, до геному яких входить хромосомний набір *C. taenia*, обмежені в своєму поширенні на схід. Причиною є гібридизація самок цих біотипів з самцями *C. taenia*, що супроводжується генетичною нестабільністю і зниженою життєздатністю нащадків.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Васильев В.П., Васильева Е.Д. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Докл. АН СССР. — 1982. — 266, № 1. — С. 250–252.
2. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. — М.: Наука, 1985. — 299 с.
3. Bohlen J., Rab P. Species-1 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**, № 1. — P. 75–89.
4. 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.
 5. Janko K., Flajshnanas 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-1 and hybrid determination // J. Fish. Biol. — 2007. — **71**, № 2. — P. 387–408.
 6. 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. — 2003. — **51**. (suppl.). — P. 49–54.
 7. Межжерин С.В., Павленко Л.И. Щиповки (*Cypriniformes: Cobitidae: Cobitis*) водоемов Украины: генетические границы видов и естественная гибридизация // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. — 2008. — Вип. 23. — С. 205–208.
 8. Васильев В.П. Диплоидно-триплоидный комплекс щиповок в роде *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН СССР. — 1990. — **312**, № 1. — С. 249–252.
 9. 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.
 10. 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.
 11. Slechtova V., Luskova V., Slechta V., Lusk S., Pivonkova J. Potential species-1 identification by allozyme/protein markers in European spined loaches // Folia Biol. — 2003. — **57**, Suppl. 1. — P. 43–47.
 12. Васильева Е.Д., Осинов А.Г., Васильев В.П. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных. Диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Диплоидные виды // Вопр. ихтиологии. — 1989. — **29**, вып. 5. — С. 705–717.
 13. Осинов 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.
 14. Васильев В.П., Васильева Е.Д., Осинов 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.
 15. 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.
 16. Межжерин С.В., Луицкая Т.Ю. Генетическая структура видового комплекса щиповок *Cobitis* Aus. (Cypriniformes : Cobitidae) бассейна Северского Донца // Цитология и генетика. — 2004. — **38**, № 1. — С. 36–43.
 17. Луицкая Т.Ю., Межжерин С.В. Видовой состав и структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes, Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Рыбне хозяйство. — 2004. — Вип. 63. — С. 142–146.
 18. Culing 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 // Mol. Ecol. — 2006. — **15**, № 1. — P. 173–190.
 19. Janko K., Culing M.A., Rab P., Kotlik P. Ice age cloning – comparison of the Quaternary evolutionary histories of sexual and clonal forms of spiny loaches (*Cobitis*, Teleostei) using the analysis of mitochondrial DNA variation // Mol. Ecol. — 2005. — **14**, № 10. — P. 2991–3004.
 20. 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-1 // Folia Zool. — 2005. — **54**, № 4. — P. 405–420.
 21. Лебедева Е.Б. Структура и распространение клоноально-бисексуальных комплексов рыб р. *Cobitis* (Cobitidae) : Автореф. дис... канд. биол. наук. — М., 2007. — 21 с.
 22. Rasch E.M., Darnell R.M., Kallmen K.D., Abramoff P. Cytophotometric evidence for triploidy in hybrids of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa* // J. Exp. Zool. — 1965. — **160**, № 2. — P. 155–169.
 23. Rasch E.M., Prehn L.M., Rasch R.W. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). 2. Triploidy and DNA levels in naturally occurring populations associated with the gynogenetic teleost, *Poecilia formosa* (Girard) // Chromosoma. — 1970. — **31**, № 1. — P. 18–40.
 24. Schultz R.J. Gynogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis* // Science. — 1967. — **157**. — P. 1564–1567.

25. Schultz R.J. Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other Vertebrates // Amer. Natur. — 1969. — **103**. — P. 605–619.
26. Fritz E.S., Garside E.T. Salinity preferences of *Fundulus heteroclitus* and *F. diaphanus* (Pisces : Cyprinodontidae) : their role in geographic distribution // Can. J. Zool. — 1974. — **52**, № 12. — P. 997–1003.
27. Chavez C.H., Turgeon J. Asexual and sexual hybrids between *Fundulus diaphanus* and *F. heteroclitus* in the Canadian Atlantic region // Mol. Ecol. — 2007. — **16**, № 7. — P. 1467–1480.
28. Dawley R.M., Godard K.A. Diploid–triploid mosaics among unisexual hybrids of the minnows *Phoxinus eos* and *Phoxinus neogaeus* // Evolution. — 1988. — **42**, № 3. — P. 649–659.
29. Echelle A.A., Echelle A.F., DeBault L.E., Durham D.W. Ploidy levels in silverside fishes (Atherinidae, *Menidia*) on the Texas coast: flow-cytometric analysis of the occurrence of allotriploidy // J. Fish. Biol. — 1988. — **32**, № 6. — P. 835–844.
30. Lusk S., Kosco J., Halacka K., Luskova V., Flajshans M. Identification of *Cobitis* from the Slovakian part of the Tisza basin // Folia Biol. — 2003. — **51**, (Issue). — P. 61–65.
31. Межжерин С.В., Чудакова Т.Ю. Экспансия триплоидных однополых щиповок *Cobitis taenia* L., 1758 (Cypriniformes, Cobitidae) в водотоках Украины // Доп. НАН України. — 2001. — № 9. — С. 153–157.
32. Черфас Н.Б., Трувеллер К.А. Исследования по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа. Сообщ. 3. Анализ гиногенетических потомств по биохимическим маркерам // Генетика. — 1978. — **14**, № 4. — С. 599–604.
33. Bogart J.P., Elison R.P., Licht L.E. Temperature and sperm incorporation in polyploid salamanders // Science. — 1989. — **246**, № 4933. — P. 1032–1034.
34. Tóth B., Várakoni E., Hidas A., Meleg E.E., Váradi L. Genetic analysis of offspring from intra- and interspecific crosses of *Carassius auratus gibelio* by chromosome and RAPD analysis // J. Fish Biol. — 2005. — **66**, № 3. — P. 784–797.
35. Fan Z., Liu G. The ploidy and reproductive mechanism of crucian carp, *Carassius auratus gibelio* // J. Fish Biol. — 1990. — **36**, № 3. — P. 415–419.
36. Fan Z., Shen J. Studies on the evolution of bisexual reproduction in crucian carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Aquaculture. 1990. — **84**, № 3/4. — P. 235–244.
37. Yi M.S., Li Y.Q., Liu J.D., Zhou L., Yu Q.X., Gui J.P. Molecular cytogenetic detection of paternal chromosome fragments in allogynogenetic gibel carp, *Carassius auratus gibelio* Bloch // Chromosome Res. — 2003. — **11**, № 7. — P. 665–671.
38. Juchno D., Boron A. Comparative biology of the testes of the spined loach *Cobitis taenia* L., and natural allotriploids of *Cobitis* (Pisces Cobitidae) // Hydrobiologia. — 2006. — **573**, № 1. — P. 45–53.
39. Горюнова А.И. О размножении серебряного караса // Вопр. ихтиологии. — 1960. — 7, вып. 15. — С. 106–110.
40. Межжерин 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.
41. 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.
42. 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 // Доп. НАН України. — 2007. — № 7. — С. 171–175.
43. 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.
44. Межжерин С.В., Павленко С.В. Случай гибридизации у щиповок (Osteichthyes : Cobitidae : *Cobitis*), обусловивший генетическую нестабильность и экспансию // Цитология и генетика. — 2007. — **41**, № 4. — С. 26–35.
45. Васильев В.П., Осинев А.Г., Васильева Е.Д. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных. Диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). 5. Происхождение четного-полиплоидных видов // Вопр. ихтиологии. — 1991. — **31**, вып. 2. — С. 202–215.
46. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. — 1980. — **41**, № 4. — С. 485–506.

Поступила 18.02.09