На правах рукописи

Праздников Денис Владимирович

Сравнительная кариология бычковых рыб (Gobiidae) фауны России: эволюционный и таксономический аспекты

03.02.06 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2013

Работа выполнена в лаборатории экологии низших позвоночных
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института
проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Васильев Виктор Павлович

Официальные оппоненты: **Баклушинская Ирина Юрьевна**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
лаборатории цитогенетики Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Института биологии развития
им. Н.К. Кольцова Российской академии наук

Крысанов Евгений Юрьевич
кандидат биологических наук,
заведующий лабораторией экологического
мониторинга регионов АЭС и биоиндикации
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Ведущая организация: Федеральное государственное унитарное предприятие
Всероссийский научно-исследовательский
институт пресноводного рыбного хозяйства

Защита диссертации состоится 25 декабря 2013 года в 10 часов на заседании Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, по адресу:
119071 г. Москва, Ленинский проспект, дом 33, тел.факс (495) 952-35-84;
E-mail: zashita@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: Москва, Ленинский проспект, дом 33.

Автореферат разослан 22 ноября 2013г.

Учёный секретарь Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций — кандидат биологических наук Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы.

Семейство бычковые (Gobiidae) является одним из крупнейших и наиболее сложных, в таксономическом отношении, группой рыб. По последним данным, это семейство включает 250 родов и более 1660 видов (Froese, Pauly, 2013).

В ихтиофауне России бычковые обитают в Черноморско-Каспийском бассейне, Балтийском море и в ряде водоёмов Дальнего Востока. Бычковые, населяющие Черноморско - Каспийский бассейн, включают около 50 видов. В ихтиофауне Дальнего Востока России сем. Gobiidae включает более 20 видов. Бычковые Каспийского моря являются важным компонентом экосистемы и имеют большое значение в питании ценных промысловых видов рыб (например, осетровых). В Азовском море бычковые являются важным объектом рыбного промысла.

Из палеонтологических данных известно, что сем. Gobiidae появляется в сакараульской фауне Восточного Паратетиса (нижний миоцен) (Банников, 2009). Бассейн Понто-Каспия имеет длительную и сложную геологическую историю, отразившуюся на особенностях эволюции рыб этого региона.

В таксономическом отношении Понто-Каспийские виды бычков недостаточно изучены. Проблемы таксономии связаны, главным образом, с большой изменчивостью и, в ряде случаев, отсутствием надёжных внешних морфологических признаков, используемых для систематики бычковых. Наибольшие трудности встречаются обычно при видовой диагностике бычков. Это связано с относительно невысокой дивергенцией видов по внешним морфологическим признакам в пределах рода, что делает их плохо различимыми с помощью традиционных методов систематики.

Эффективность применения цитогенетических методов общепризнана в решении ряда проблем, а именно в эволюции и таксономии отдельных групп животных, установлении видового статуса близкородственных форм, эволюционных изменениях кариотипов, полиплоидной эволюции и т.д.

К настоящему времени известны кариотипы менее чем 40% видов черноморско-каспийских Gobiidae. Кариологических исследований дальневосточных бычков до настоящего времени не проводилось. Следует отметить, что кариотипы некоторых видов были изучены по единичным экземплярам, что не позволяет выявить особенности кариотипа и наличие хромосомной изменчивости. В связи с этим проведение исследований бычковых различными методами, включая цитогенетические, является

актуальным как в практическом, так и в теоретическом отношении для уточнения видовой диагностики, выяснения изменчивости и филогенетических отношений.

Цель и задачи исследования.

Цель исследования: выявить основные механизмы формирования хромосомной изменчивости и направления кариотипической эволюции бычковых рыб (Gobiidae) из Черноморско-Каспийского бассейна и пресноводных водоёмов Приморского края.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1) провести сравнительный анализ кариотипов отдельных групп семейства Gobiidae фауны России;
2) выявить межвидовую дифференциацию кариотипов у бычковых из Черноморско-Каспийского бассейна;
3) оценить уровень популяционно-видовой изменчивости кариотипов бычковых фауны России.

Научная новизна.

В настоящей работе представлены кариологические данные ранее не изученных видов бычковых из фауны Дальнего Востока России (виды из родов *Acanthogobius, Gymnogobius* и *Tridentiger*) и Черноморско-Каспийского бассейна (*Knipowitschia sp., Neogobius ratan, Neogobius sp., N. syrman*). Впервые обнаружен хромосомный полиморфизм и межпопуляционная изменчивость кариотипа у ряда видов черноморско-каспийских бычков: *Benthophilus stellatus, Neogobius gorlap, N. syrman.* Проанализированы направления кариотипической эволюции бычковых из Черноморско-Каспийского бассейна и северо-западной части Тихоокеанского бассейна.

Теоретическое и практическое значение работы.

Теоретическая значимость исследования состоит в том, что полученные результаты дают представление о генетическом разнообразии и направлении кариотипической эволюции одной из наиболее многочисленных и сложных в таксономическом отношении группы рыб. Практическая значимость исследования состоит в том, что данные, полученные в ходе исследования, могут быть использованы при разработке природоохранных мер, а также при подготовке лекционных курсов по ихтиологии.

Положения, выносимые на защиту:

1. Для Gobiidae из Черноморско-Каспийского бассейна характерна хромосомная изменчивость (полиморфизм и межпопуляционная дифференциация кариотипов), основными механизмами формирования которой являются Робертсоновские транслокации и перицентрические инверсии.

2. Черноморско-каспийские и дальневосточные бычки отличаются по базовому кариотипу и основным направлениям кариотипической эволюции.

Апробация работы.

Основные результаты исследования были представлены на Международной молодежной конференции «Популяционная генетика: современное состояние и перспективы» (Москва, 17–18 ноября 2011 г.); на Международной научной конференции «Хромосома 2012» (Новосибирск, 2 – 7 сентября 2012 г.); на Международной научной конференции «Эктотермные позвоночные Восточной Европы и сопредельных территорий: эволюционные, экологические и природоохранные аспекты» (Тамбов, 2–4 октября 2013 г.). Материалы исследования обсуждались на коллоквиумах лаборатории экологии низших позвоночных ИПЭЭ РАН и нашли свое отражение в научных публикациях и докладах автора.

Публикации.

По теме исследования опубликовано 6 научных работ, из них: 4 статьи в журналах из списка ВАК, 2 тезисов докладов и материалов конференций.

Структура и объём работы.

Диссертация общим объёмом 114 страниц состоит из введения, четырёх глав, выводов и списка использованной литературы. Иллюстративный материал включает 42 рисунка и 15 таблиц. Библиографический список содержит 124 наименования, в том числе 99 на иностранных языках.

Благодарности.

Автор благодарен научному руководителю д.б.н. В.П. Васильеву за предложенную тему, создание условий для выполнения данной работы и консультации в проведении кариологических исследований, а также д.б.н. Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ) за помощь и плодотворное сотрудничество при выполнении исследовательской работы.

Искренняя признательность заведующему лабораторией экологии низших позвоночных д.б.н., проф. М. И. Шатуновскому, а также д.б.н. Г. И. Рубану за ценные замечания при подготовке рукописи диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. Во введении обоснована актуальность проблемы, определены цель и задачи исследования, изложены положения, выносимые на защиту; определена научная новизна, теоретическая и практическая значимость исследования; приведены сведения об апробации работы.

Глава 1. Обзор литературы.

В первой главе приводится сравнительный кариологический анализ сем. Gobiidae. На основе имеющихся в научной литературе сведений (Васильев, Григорян, 1992; Васильева, Васильев, 1994; Arai, 2011; Galvão et al., 2011; Thode et al., 1985, 1988 и др.) рассматривается распределение хромосомных чисел в сем. Gobiidae, а также изменчивость кариотипов у бычковых: хромосомный полиморфизм, обусловленный Робертсоновскими транслокациями, инверсиями, делециями; местом расположения и количеством районов ядрышкового организатора; распределением С-положительного гетерохроматина. Приводятся литературные данные по особенностям кариотипов, связанным с наличием системы половых хромосом (Kitano et al., 2009, 2012; Pezold, 1984; Thode et al., 1983 и др.); данные по кариологии и таксономии Понто-Каспийских Gobiidae. Рассматриваются особенности эволюции кариотипов в отдельных группах рыб.

Глава 2. Материалы и методы.

В качестве объекта данного исследования были выбраны бычковые рыбы (Gobiidae) из двух подсем.: Gobiinae и Gobionellinae. В общей сложности кариологически изучены 24 вида из 43 популяций.

Материал для настоящей работы был собран в период с 2003 по 2012 годы в Черноморско-Каспийском бассейне, в ряде водоёмов Приморского края (р. Карасик (Хасанский район), р. Маячная, р. Рязановка); в бухте Мраморная (Японское море, Залив Петра Великого). В Черноморско-Каспийском бассейне материал был собран из следующих точек: р. Волга (Чебоксарское в-ще), р. Малый Узень, р. Большой Узень, р. Дон (г. Семикаракорск, г. Ростов-на-Дону, с. Кагальник), Азовское море (Таманский п-ов: станица Голубицкая, Керченский пролив), Чёрное море (Динской залив, Бугазская коса, Казачья бухта, с. Приморское (Одесская область)), оз. Сасык, р. Дунай (г. Измаил), Каспийское море (г. Актау).

Автором исследования материал собран на Азовском море (Таманский п-ов), Чёрном море (Динской залив, Бугазская коса), р. Волга (Чебоксарское водохранилище). Материал для кариологических исследований из других выше перечисленных локальностей, в виде воздушно-сухих препаратов, был предоставлен научным

руководителем В.П. Васильевым и сотрудником Зоологического музея МГУ Е. Д. Васильевой.

Исследованы кариотипы от 314 экземпляров бычковых. От каждой рыбы изучено не менее 10 метафаз.

Для изучения кариотипов использовали клетки передней части почки и тимуса, а для анализа мейотических хромосом - семенники, применяя методики Васильева (1978, 1989) и Раба (1981). Перед вскрытием рыбам делали инъекции 0,5% раствором колхицина в спинную мышцу, в объёме 0,8 мл на 100 г массы тела. После этого рыбы выдерживались не менее 4 часов в хорошо аэрируемых бассейнах. Затем производился разрез покровов, и извлекалась нужная ткань. Гипотоническая обработка тканей проводилась в 0,075 М растворе хлорида калия в течение 20 - 30 мин. в зависимости от температуры. Ткани фиксировались в смеси 96% этилового спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3:1 в течение трёх и более часов при температуре 0 - 8 градусов.

Хромосомные препараты, приготовленные с использованием стандартной техники воздушной сушки, окрашивали в 5% растворе красителя Гимза (концентрат Merck), приготовленного с использованием фосфатного буфера (pH 6,8), в течение 5 - 7 мин. при комнатной температуре.

Анализ препаратов проводили с использованием микроскопа Leica DM 1000, фотографии метафаз были сделаны цифровой камерой Leica DFC 295. Хромосомы классифицировали по системе Левана (Levan et al., 1964) с вычислением центромерного индекса программой Leica Application Suite V3.3.0, выделяя четыре основных типа хромосом: метацентрические (m), субметацентрические (sm), субтелоцентрические (st), акроцентрические (a). Раскладки кариотипов делали с использованием программ FastStone Image Viewer и Adobe Photoshop 8.0. Статистический анализ результатов осуществляли с использованием программы Microsoft Office Excel 2007.

Глава 3. Основные результаты работы.

Результаты исследования суммированы в таблице. Для сравнительного анализа изменчивости кариотипов рыб из Черноморско-Каспийского бассейна нами также были привлечены полученные данные по кариотипу *Uranoscopus scaber.* Кариологические исследования 24 видов бычков показали хромосомную изменчивость у 8 видов. Среди бычковых из Черноморско-Каспийского бассейна хромосомный полиморфизм обнаружен у 7 видов: *Benthophilus stellatus, Neogobius eurycephalus, N. gorlap, N. gymnotrachelus, N. platyrostris, N. sp., N. syrman.* Полиморфизм обусловлен Робертсоновскими транслокациями, а у ряда видов и перицентрическими инверсиями. Среди

дальневосточных бычков полиморфизм, связанный с перицентрическими инверсиями, обнаружен у *Gymnogobius urotaenia.*

Таблица.

Краткая характеристика изученных видов

№	Вид	Место сбора материала, год	Характеристика кариотипа			Число изученных рыб, пол*
			2n	формула	NF	
1	*Acanthogobius flavimanus* (Temminck & Schlegel, 1845)	р. Маячная (Приморский край), 2007	44	44st/a	44	8 (6♀;2♂)
2	*Acanthogobius lactipes* (Hilgendorf, 1879)	бухта Мраморная (Японское море), 2007	40	40a	40	5 (1♀)
3	*Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874)	р. Дунай (г. Измаил), 2011	43	1m+14st+28a	44	3 (1♂)
			44	14st+30a	44	1
		р. Дон (с. Кагальник), 2009	42	2sm+8st+32a	44	2 (2♂)
4	*Gobius bucchichi* Steindachner, 1870	Чёрное море (Одесская область), 2011	52	-	-	3 (2♂;1♀)
5	*Gobius cobitis* Pallas,1814	Чёрное море (Казачья бухта), 2008	46	46a	46	3
6	*Gobius niger* Linnaeus, 1758	Чёрное море (с. Приморское, Одесская область), 2010	52	6sm +8st+38a	58	4 (2♀; 1♂)
7	*Gobius ophiocephalus* (Pallas,1814)	Чёрное море (с. Приморское, Одесская область), 2010	46	46a	46	2
8	*Gymnogobius opperiens* Stevenson, 2002	р. Рязановка (Приморский край), 2007	44	38st+6a	44	8 (3♀; 5♂)
9	*Gymnogobius urotaenia* (Hilgendorf, 1879)	р. Карасик (Приморский край), 2007	44	44st	44	6 (2♀;4♂)
			44	1sm+30st+13a	45	4 (2♀;2♂)
10	*Knipowitschia sp.*	Чёрное море (Бугазская коса), 2011	46	10sm+6st+30a	56	2(1♀;1♂)
11	*Neogobius eurycephalus* (Kessler, 1874)	р. Дунай (г. Измаил), 2011	35	5m+6sm+24a	46	4 (3♂;1♀)
			34	6m+6sm+22a	46	8 (6♂;2♀)
			33	6m+7sm+20a	46	6 (5♂;1♀)
12	*Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814)	р. Дон (с. Кагальник), 2009	46	46a	46	6 (3♂;3♀)
		р. Дон (г. Семикаракорск), 2010	46	46a	46	3 (3♂)
		оз. Сасык, 2011	46	46a	46	4 (4♂)
		Азовское море (Таманский п-ов), 2011	46	46a	46	7 (5♂; 2♀)
		р. Малый Узень (Саратовская область), 2003	46	46a	46	3 (1♀; 1♂)

Продолжение таблицы

№	Вид	Место сбора материала, год	Характеристика кариотипа			Число изученных рыб, пол*
			2n	формула	NF	
13	*Neogobius gorlap* Iljin in Berg, 1949	р. Волга (Чебоксарское водохранилище), 2011	46	2st+44a	46	8(5♀;3♂)
			46	4st+42a	46	4(2♀;2♂)
			45	1m+2st+42a	46	9(3♀;6♂)
			45	1m+4st+40a	46	1(1♀)
			45	1sm+4st+40a	46	2(1♀;1♂)
			44	2sm+2st+40a	46	3(2♀;1♂)
			44	2sm+4st+38a	46	1(1♀)
			43	3m+3st+37a	46	3(1♀;2♂)
		р. Дон (г. Семикаракорск), 2010	46	2st+44a	46	2(2♂)
			46	4st+42a	46	1(1♂)
		р. Большой Узень (Саратовская область), 2003	46	46a	46	4(2♀;1♂)
			46	2st+44a	46	8(3♀)
			45	1m+2st+42a	46	8(4♀)
			45	1sm+6st+38a	46	1
			44	1m+1sm+2st+40a	46	1
		р. Малый Узень (Саратовская область), 2003	46	46a	46	3(2♀;1♂)
			46	2st+44a	46	5(2♀;2♂)
			45	1m+2st+42a	46	4(3♀;1♂)
			45	1sm+4st+40a	46	2(2♂)
			45	1sm+6st+38a	46	1(1♀)
			44	1m+1sm+2st+40a	46	2(1♀)
14	*Neogobius gymnotrachelus* (Kessler, 1857)	р. Дунай (Кислицкий рукав), 2010	46	4st+42a	46	3 (1♂; 1♀)
			45	1m+6st+38a	46	2 (1♂)
		р. Дон (с. Кагальник), 2009	45	1m+6st+38a	46	1 (1♂)
15	*Neogobius kessleri* (Günther, 1861)	оз. Сасык, 2010	30	9m+6sm+2st+13a	45	2(2♀)
		р. Дунай (г.Измаил), 2011	30	9m+6sm+2st+13a	45	3 (3♀)
16	*Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814)	р. Волга (Чебоксарское водохранилище), 2011	46	46a	46	8 (5♀; 3♂)
		Азовское море (Таманский п-ов), 2011	46	46a	46	5 (5♂)
		р. Дон (г. Семикаракорск), 2010	46	46a	46	4 (3♀; 1♂)
		Чёрное море (Казачья бухта), 2008	46	46a	46	5
		р. Большой Узень (Саратовская область), 2003	46	46a	46	6 (3♀; 3♂)
		р. Малый Узень (Саратовская область), 2003	46	46a	46	3 (2♀; 1♂)
17	*Neogobius platyrostris* (Pallas, 1814)	Азовское море (Таманский п-ов), 2011	46	46a	46	16(11♂;5♀)
			46	1st+45a	46	1 (1♂)
			46	2st+44a	46	3 (2♂)

Продолжение таблицы

№	Вид	Место сбора материала, год	Характеристика кариотипа			Число изученных рыб, пол*
			2n	формула	NF	
18	*Neogobius ratan* (Nordmann, 1840)	Чёрное море (Одесская область), 2011	46	1st+45a	46	1 (1♂)
19	*Neogobius sp.*	Каспийское море (г. Актау), 2012	44	2sm+42a	46	1(1♂)
			43	3sm+40a	46	2(1♂)
			42	2m+2sm+38a	46	9(3♂)
			41	2m+3sm+36a	46	7(2♂)
			40	2m+4sm+34a	46	18(7♂;1♀)
20	*Neogobius syrman* (Nordmann, 1840)	оз. Сасык, 2011	40	6m+2st+32a	46	19(13♂;6♀)
			39	7m+10st+22a	46	1♂
		р. Дон (г. Ростов-на-Дону), 2005	34	12m/sm+22a	46	1♀
			32	10m+4sm+18a	46	2 (1♂;1♀)
21	*Pomatoschistus marmoratus* (Risso,1810)	Чёрное море (с. Приморское, Одесская область), 2010	46	40sm/st+6a	(86)	6 (3♂;3♀)
22	*Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814)	Чёрное море (Динской залив), 2011	46	46a	46	3(1♀;2♂)
		р. Волга (Чебоксарское водохранилище), 2011	46	46a	46	4 (2♀;2♂)
		р. Дон (г. Семикаракорск), 2010	46	46a	46	3 (2♀;1♂)
		Чёрное море (Казачья бухта), 2008	46	46a	46	7 (3♀;4♂)
23	*Tridentiger trigonocephalus* (Gill, 1859)	Чёрное море (устье р.Чёрная, Севастополь), 2009	46	16sm+16st+14a	52	2 (2♀)
24	*Tridentiger brevispinis* Katsuyama, Arai & Nakamura, 1972	р. Карасик (Приморский край), 2007	47	2m+3sm+10st+ 32a	52	1 (1♀)

Примечание: 2n – диплоидное число хромосом; NF – число хромосомных плеч, (NF) – число плеч, учитывая m, sm и st хромосомы; m – мета-, sm – субмета-, st – субтело-, a – акроцентрические хромосомы.
*у некоторых экземпляров пол не определен

Глава 4. Обсуждение результатов.

4.1. Изменчивость кариотипов черноморско-каспийских Gobiidae

Наибольшее число видов бычковых, у которых был обнаружен хромосомный полиморфизм, обитают в Черноморско-Каспийском бассейне. Это представители родов: *Gobius* (*G. ophiocephalus; G. niger*), *Benthophilus* (*B. stellatus; B. leobergius*), *Neogobius* (*N. constructor, N. cyrius, N. eurycephalus, N. gorlap, N. gymnotrachelus, N. platyrostris, N. sp., N. syrman*).

Для *Benthophilus stellatus* из р. Дунай характерен полиморфизм, обусловленный Робертсоновской транслокацией. Нами были обнаружены две кариоморфы с 2n=44, NF=44 и 2n=43, NF=44 (табл.). Кариотип 44-хромосомной морфы состоит из 7 пар субтело- и 15 пар акроцентрических хромосом. У морфы с 2n=43 в кариотипе присутствует непарная метацентрическая хромосома. У *B. stellatus* из р. Дон была найдена морфа с 2n=42 (NF=44), состоящая из пары субмета-, 4 пар субтело- и 16 пар акроцентрических хромосом (табл.). Появление в кариотипе крупной пары субметацентрических хромосом, вероятно, обусловлено центрическим слиянием акроцентрических элементов. Другой случай хромосомного полиморфизма обнаружен у *B. stellatus* из р. Днестр с 2n=44, NF=46, 47, 48 (Григорян, Васильев, 1992). Полиморфизм наблюдается по субметацентрической паре хромосом, появление которой связано с перицентрическими инверсиями или перераспределением блоков гетерохроматина (Григорян, Васильев, 1992).

Межпопуляционная изменчивость кариотипа *B. stellatus*, с учетом трёх изученных популяций, вероятно, обусловлена шестью хромосомными перестройками - пятью перицентрическими инверсиями и одной Робертсоновской транслокацией. Крупные пары субметацентрических хромосом в кариотипе рыб из р. Дон и р. Днестр имеют различное происхождение. В р. Дон sm-хромосома появилась в результате Робертсоновской транслокации, а в р. Днестр - в результате перицентрической инверсии крупных акроцентрических хромосом, что и привело к увеличению числа плеч в этой популяции.

Benthophilus leobergius из р. Волги характеризуется одинаковым типом хромосомного полиморфизма с популяцией *B. stellatus* из р. Днестр. У *B. leobergius* выявлено 3 кариоморфы, у которых при постоянном 2n=44 происходит варьирование числа плеч от 46 до 48 (Васильев, 1985).

Хромосомный полиморфизм, связанный с Робертсоновской транслокацией и перицентрической инверсией, характерен для *Gobius ophiocephalus* из Чёрного моря (2n=45, 2n=46; NF=46) (Васильев, 1985). Кариологические исследования этого вида, пойманного около прибрежной зоны с. Приморское (Чёрное море, Одесская область), не выявили хромосомной изменчивости. Изученный нами кариотип состоял из 46 акроцентрических хромосом (табл.). Отсутствие полиморфизма может быть связано с малой выборкой рыб.

У *Gobius niger* из трёх районов Чёрного моря (Севастопольская бухта, прибрежная зона Анапы и Туапсе) обнаружен одинаковый хромосомный полиморфизм, обусловленный перицентрической инверсией (2n=52, NF=56, 57) (Васильев, Григорян,

1992). Полиморфная пара хромосом может быть представлена двумя мелкими акроцентрическими хромосомами или непарной мета- и акроцентрической хромосомой (Васильев, Григорян, 1992). Кариотип исследованных нами особей *G. niger* из другого района Чёрного моря (с. Приморское, Одесская область) содержал 2n=52, NF=58 (табл.). Хромосомный набор состоял из 6 субмета-, 8 субтело- и 38 акроцентрических хромосом (две пары акроцентрических элементов по своим размерам близки к микрохромосомам).

Другой тип хромосомного полиморфизма, связанный с Робертсоновскими транслокациями, был обнаружен у средиземноморской популяции *G. niger* (Vitturi, Catalano, 1989). Кариологические исследования выявили 4 цитотипа с 2n=52, 51, 50, 49 при постоянном NF=60. В результате транслокаций робертсоновского типа происходит появление крупных метацентрических хромосом в кариотипе кариоморф с 2n=51, 50 и 49 (Vitturi, Catalano, 1989). Таким образом, межпопуляционная изменчивость черноморских и средиземноморской популяций *G. niger* связана, по крайне мере, с четырьмя хромосомными перестройками - двумя Робертсоновскими транслокациями и двумя перицентрическими инверсиями.

Подавляющее число видов бычковых, для которых обнаружена хромосомная изменчивость, принадлежат к *p. Neogobius*. Для большинства видов из этого рода характерен полиморфизм, обусловленный Робертсоновскими транслокациями и перицентрическими инверсиями.

В популяции *N. gymnotrachelus* из р. Дунай (Кислицкий рукав) было обнаружено две кариоморфы: 2n=46 и 2n=45 с постоянным числом хромосомных плеч – 46 (табл.). Хромосомный полиморфизм в этой популяции обусловлен одной Робертсоновской транслокацией и одной перицентрической инверсией. Такой же тип полиморфизма кариотипа характерен для популяции *N. gymnotrachelus* из р. Дон.

Для популяций *N. gymnotrachelus* из бассейна р. Днепр и р. Днестр характерен хромосомный полиморфизм, связанный с одним типом перестроек - перицентрическими инверсиями. В этих популяциях было обнаружено четыре цитотипа с постоянным 2n=46, но переменным числом хромосомных плеч от NF=46 до NF=48 (Григорян, Васильев, 1993). Изменчивость числа плеч связана с появлением в кариотипе непарных мета- и субметацентрических хромосом в результате перицентрических инверсий. Хромосомный полиморфизм *N. gymnotrachelus* из популяций р. Днепр и р. Днестр, вероятно, связан с тремя перицентрическими инверсиями (Григорян, Васильев, 1993).

Межпопуляционная дифференциация кариотипа *N. gymnotrachelus,* вероятно, обусловлена пятью перестройками: одной Робертсоновской транслокацией и четырьмя

перицентрическими инверсиями. Различия между популяциями *N. gymnotrachelus* по перицентрическим инверсиям связаны с тем, что в одних популяциях эти мутации приводят к появлению трёх пар субтелоцентрических хромосом (р. Дон, р. Дунай), в других - непарных двуплечих хромосом: мета-, субмета- и субтелоцентрических элементов (р. Днепр, р. Днестр).

Для *N. eurycephalus* характерен хромосомный полиморфизм, обусловленный Робертсоновскими транслокациями. Так, в популяции из р. Дунай (около г. Измаил) нами были обнаружены три кариоморфы с 2n=35, 34, 33 при постоянном числе NF=46. В кариотипе особей с 2n=35 присутствует непарная метацентрическая хромосома (5m+6sm+24a), а в кариотипе с 2n=33 – непарный субметацентрический элемент (6m+7sm+20a) (табл.). Полиморфизм наблюдался по паре мета- и субметацентрических хромосом, что обусловлено двумя транслокациями робертсоновского типа.

Для другой популяции *N. eurycephalus* из западной части оз. Разелм характерен полиморфизм, связанный с одной Робертсоновской транслокацией. В этой популяции были обнаружены хромосомные морфы с 2n=32, 31, 30 и NF=46 (Ene, 2003). Кариоморфа с 2n=32 содержит 6 пар мета-, 1 пару субмета- и 9 пар акроцентрических хромосом; морфа с 2n=30 имеет 7 пар метацентрических хромосом. Полиморфизм отмечен по паре крупных метацентрических элементов (Ene, 2003).

Таким образом, у *N. eurycephalus* из северо-западной части бассейна Чёрного моря число хромосом варьирует от 2n=35 до 2n=30. Межпопуляционная дифференциация кариотипа *N. eurycephalus* значительно выше, чем хромосомный полиморфизм, и связана, по крайне мере, с шестью Робертсоновскими транслокациями. Большие отличия по числу этих перестроек между популяциями из р. Дунай и оз. Разелм связаны с тем, что в центрических слияниях участвовали разные акроцентрические хромосомы. Этим обусловлено появление в кариотипе *N. eurycephalus* различных по морфологии двуплечих элементов, а именно мета- и субметацентрических хромосом.

Хромосомный полиморфизм, связанный с двумя типами перестроек – Робертсоновскими транслокациями и перицентрическими инверсиями – характерен для двух видов "кавказских речных бычков" *N. constructor* и *N. cyrius*. У *N. constructor* число хромосом (2n) варьирует от 42 до 44 при NF=46 – 48; полиморфная пара хромосом представлена субметацентрическими элементами, появление которых обусловлено перицентрическими инверсиями (Васильева, Васильев, 1994а, 1994б). Кариотип *N. cyrius* характеризуется изменчивостью числа хромосом от 2n=37 до 2n=41, при NF=46;

полиморфизм отмечен по паре субтелоцентрических хромосом (Васильева, Васильев, 1994а, 1994б).

У другого вида из *p. Neogobius* - *N. platyrostris* из Азовского моря (Таманский п-ов) обнаружен полиморфизм, обусловленный перицентрической инверсией. В результате, в кариотипе *N. platyrostris* может присутствовать от 0 до 2 субтелоцентрических хромосом (табл.).

Хромосомный полиморфизм, связанный с несколькими Робертсоновскими транслокациями, характерен для *Neogobius sp.* с восточного побережья Каспийского моря (г. Актау). Число хромосом у *Neogobius sp.* варьирует от 2n=44 до 2n=40, при постоянном числе плеч – 46 (табл.). Транслокации робертсоновского типа обусловливают присутствие в кариотипе различных по морфологии и размерам двуплечих хромосом. Так, кариоморфы с 2n=43 и 2n=40 содержат крупные субметацентрические хромосомы, которые отсутствуют у морфы с 2n=41, имеющей мелкие субметацентрические элементы. У кариоморф с 2n=42, 41 и 40 присутствуют крупные метацентрические хромосомы. Общее число хромосомных морф в изученной популяции *Neogobius sp.* составило пять, такая изменчивость является результатом трёх Робертсоновских транслокаций.

Наиболее сложный вариант хромосомной изменчивости среди бычковых *p. Neogobius* наблюдается у *N. gorlap*, для которого характерен полиморфизм, вызванный одновременно двумя типами перестроек, и межпопуляционная дифференциация кариотипов (табл.). Как видно из таблицы, число хромосом (2n) у *N. gorlap* варьирует от 2n=46 до 2n=43 при NF=46. Кариологические данные, полученные из разных популяций *N. gorlap,* показали особенности хромосомного полиморфизма в каждой из них. Так, в популяциях из рек Большой и Малый Узень присутствуют, наряду с базовым кариотипом, состоящим из 46 акроцентрических хромосом, кариоморфы, состоящие из 45 и 44 хромосом с различной морфологией, возникшие в результате разных хромосомных мутаций. Особенностью этих популяций является наличие хромосомной морфы с 2n=44, которая несёт в себе две различные Робертсоновские транслокации, приведшие к появлению непарных мета- и субметацентрических хромосом. В то же время в популяции из Волги (район Чебоксарского водохранилища) наблюдается полное отсутствие базового кариотипа (46а), каждая кариоморфа несёт в себе инвертированные участки хромосом. Эта популяция характеризуется большим уровнем хромосомного полиморфизма, по сравнению с другими популяциями *N. gorlap*. В волжской популяции хорошо прослеживается эволюционная тенденция к снижению числа хромосом и формированию более сложных по структуре кариотипов.

Особенностью изученных популяций *N. gorlap* является высокий суммарный уровень гетерозигот по Робертсоновским транслокациям (частота в Чебоксарском в-ще - 0.48; в р. Большой Узень - 0.44; в р. Малый Узень - 0.53). Уровень гетерозиготности, вероятно, может увеличиваться вследствие активной гибридизации, идущей между разнохромосомными формами.

В целом хромосомная изменчивость во всех изученных популяциях *N. gorlap* обусловлена шестью хромосомными перестройками – тремя Робертсоновскими транслокациями и тремя перицентрическими инверсиями. Однако, рамки наблюдаемого внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма несколько уже. В популяции из Чебоксарского водохранилища полиморфизм обусловлен тремя Робертсоновскими транслокациями и двумя перицентрическими инверсиями, а в популяциях из рек Большой и Малый Узень – двумя Робертсоновскими транслокациями и тремя перицентрическими инверсиями, но, по меньшей мере, одна из этих транслокаций не является общей для данных популяций. Для популяции из р. Дон характерен полиморфизм, связанный с перицентрическими инверсиями. Меньший уровень полиморфизма в этой популяции, по сравнению с другими, может быть обусловлен как реально малым числом хромосомных мутаций, так и небольшой выборкой рыб из этой локальности.

Следует отметить, что наблюдаемый в настоящее время полиморфизм у *N. gorlap* мог возникнуть двумя путями: либо в результате хромосомной перестройки у одной или нескольких особей и распространения этой перестройки в популяции, либо в результате гибридизации кариотипически различающихся популяций. При гибридизации вероятность полиморфизма по нескольким хромосомным перестройкам гораздо выше, чем в первом случае.

Наибольший уровень межпопуляционной хромосомной изменчивости, среди изученных черноморско-каспийских Gobiidae, был обнаружен у *Neogobius syrman.* В популяции *N. syrman* из р. Дон обнаружено две кариоморфы с 2n=34 и 2n=32, при NF=46 (табл.); полиморфизм обусловлен Робертсоновской транслокацией. Для популяции из оз. Сасык характерен полиморфизм, связанный с Робертсоновской транслокацией и перицентрическими инверсиями; число хромосом (2n) в этой популяции варьирует от 40 до 39, при постоянном NF=46 (табл.).

Межпопуляционная изменчивость у *N. syrman,* если учитывать крайние гомозиготные варианты кариотипов (2n=40 и 2n=32), вероятно, обусловлена четырьмя Робертсоновскими транслокациями и пятью перицентрическими инверсиями. Причём, как минимум две транслокации не являются общими для этих популяций. Для *N. syrman*

характерен дизъюнктный ареал (северо-запад Чёрного моря, Азовское море, Каспийское море), вероятно, что такой высокий уровень межпопуляционной дифференциации кариотипа, может быть связан с таксономической неоднородностью.

Анализ хромосомной изменчивости всех изученных видов черноморско-каспийских Gobiidae показал, что основной перестройкой, дифференцирующей кариотипы, является Робертсоновская транслокация. Так, этой хромосомной перестройкой обусловлено появление полиморфизма у 83% бычков Черноморско-Каспийского бассейна.

Высокий процент Робертсоновских транслокаций, вероятно, обусловлен определёнными высокоповторяющимися последовательностями сателлитной ДНК в центромерной области хромосом. Известно, что у *Gobius cobitis,* для которого характерно отсутствие полиморфизма, вызванного Робертсоновскими транслокациями, центромеры интенсивно окрашиваются с DAPI, флуорохромом, показывающим области с большим содержанием А-Т нуклеотидов сателлитной ДНК (Caputo et al., 1997). В то время как у *G. niger,* который имеет Робертсоновский полиморфизм, хромосомы не окрашиваются с DAPI, но окрашиваются с DA/CMA$_3$ флуорохромом, показывающим регионы с высоким содержанием Г-Ц нуклеотидов ДНК (Caputo et al., 1997). Было отмечено, что при Робертсоновских транслокациях происходит потеря части теломерных последовательностей (Garagna et al., 1995; Nanda et al., 1995; Slijepcevic et al., 1997), что может ухудшать способность теломеры к предотвращению хромосомного слияния. Это является ещё одним фактором, определяющим потенциал хромосомы к "генетическим слияниям" (Slijepcevic et al., 1997). Так, у *G. niger* из Адриатического моря образование двуплечих хромосом за счёт Робертсоновских транслокаций сопровождается потерей теломерных последовательностей двух сливающихся акроцентрических элементов (Canapa et al., 2002).

В центромерной области хромосом, богатых А-Т последовательностями, происходит более быстрая и высокая спирализация хроматина (Radic et al., 1987), тем самым уменьшая возможность центрических слияний (Mayr et al., 1984; Garrido-Ramos et al., 1995). В отличие от этого, центромерные области, богатые Г-Ц последовательностями ДНК, склонны к высокой скорости рекомбинации (Hastie, Allshire, 1989) и могут способствовать хромосомным слияниям (Redi et al., 1990).

Таким образом, большой процент перестроек в виде Робертсоновских транслокаций у бычков Черноморско-Каспийского бассейна, скорее всего, обусловлен наличием центромерных областей, богатых Г-Ц нуклеотидами сателлитной ДНК.

Анализ хромосомной изменчивости в сем. Gobiidae показал, что подавляющее большинство видов, для которых характерен полиморфизм и межпопуляционная дифференциация кариотипа, обитают в Средиземноморском и Каспийском бассейнах. Так, хромосомная изменчивость обнаружена у 15 видов бычков из родов: *Aphia, Benthophilus, Gobius* и *Neogobius.* Большое число видов с изменчивостью кариотипа может быть обусловлено, помимо генетических причин, особенностями геологической истории данного региона, которая связана со значительными геоморфологическими изменениями в результате тектонической деятельности (неоднократные разрывы и соединения отдельных частей современного бассейна Средиземного и Каспийского морей). Такие геоморфологические изменения бассейна приводили к многократным изоляциям популяций и последующим вторичным контактам между ними, что привело к увеличению хромосомной изменчивости.

Необходимо отметить, что хромосомная изменчивость в бассейне Средиземного моря была найдена у рыб из других семейств: Caproidae у *Capros aper* (Vitturi, Lafargue, 1992) и Uranoscopidae - *Uranoscopus scaber* из Адриатического и Тирренского морей (Vitturi et al., 1991; Caputo et al., 2003), а также, согласно нашим данным, из Чёрного моря (Васильев и др., 2012). Для *C. aper* из Лионского залива (Франция) обнаружены три кариоморфы с 2n=46, 44, 42 при NF=50; хромосомный полиморфизм связан с транслокациями Робертсоновского типа (Vitturi, Lafargue, 1992).

Для *U. scaber* характерен полиморфизм и межпопуляционная изменчивость кариотипа. Так, в популяции из Тирренского моря найдены хромосомные морфы с 2n=30 (NF=56), 2n=29 (NF=54) и 2n=28 (NF=52); полиморфизм обусловлен одной Робертсоновской транслокацией и двумя перицентрическими инверсиями (Vitturi et al., 1991). Для популяции *U. scaber* из Адриатического моря обнаружен полиморфизм, связанный с двумя траслокациями Робертсоновского типа, 2n варьирует от 30 до 27 (NF=48) (Caputo et al., 2003). В популяции из Чёрного моря нами было найдено четыре кариоморфы с 2n=32, 31, 29, 28 при постоянном NF=50; хромосомный полиморфизм обусловлен двумя Робертсоновскими транслокациями (Васильев и др., 2012). Особенностью кариотипа черноморского *U. scaber* является наличие мелких метацентрических хромосом, которые являются маркёрными для этой популяции.

Нестабильная структура кариотипа двух видов (*Capros aper* и *Uranoscopus scaber*) свидетельствует в пользу выше сформулированного предположения о том, что прошлая геологическая история бассейна Средиземного моря в совокупности с генетическими

особенностями ряда видов рыб, обитающих в нём, создали благоприятные условия для возникновения хромосомной изменчивости.

Таким образом, если сравнивать уровень хромосомной изменчивости у двенадцати кариологически изученных видов черноморско-каспийских бычков, то наибольший уровень полиморфизма характерен для *Neogobius gorlap*. Для этого вида обнаружено максимальное количество цитотипов - 11. Для *N. syrman* характерен наибольший уровень межпопуляционной дифференциации кариотипов, который обусловлен, как отмечалось выше, девятью хромосомными перестройками.

4. 2. Хромосомная гетерогенность Gobiidae Черноморско-Каспийского бассейна

Из кариологически изученных черноморско-каспийских бычков хромосомная гетерогенность характерна для родов: *Benthophilus, Gobius* и *Neogobius*.

В *p. Benthophilus* 2n=42 – 44, при этом число хромосомных плеч варьирует от NF=44 до NF=48. Для бычковых из *p. Gobius* характерны кариотипы с 2n=46, 45 (NF=46) и 2n=52 (NF=56 – 58). Наибольший уровень хромосомной гетерогенности наблюдается в *p. Neogobius*. Так, общее число хромосом у 14 изученных видов варьирует от 2n=29 до 2n=46 (рис.1), а число хромосомных плеч от NF=45 до NF=48.

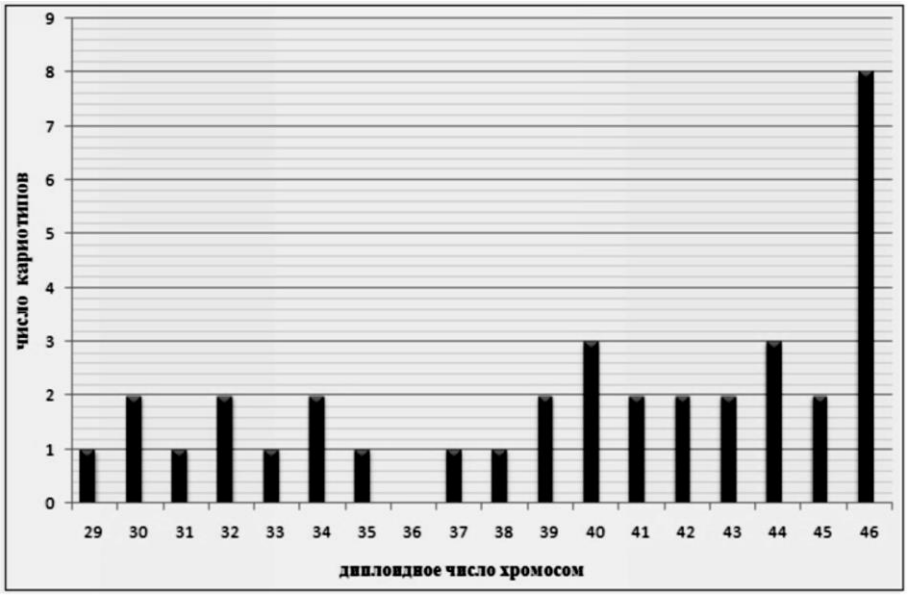

Рис. 1. Распределение хромосомных чисел в *p. Neogobius* * (гистограмма построена по данным 14 видов)

*Примечание: нечётное число хромосом связано или с гетерозиготными вариантами полиморфной популяции, или с Y-аутосомной транслокацией

Необходимо отметить, что хромосомные числа диплоидного набора в *p. Neogobius* представлены всеми вариантами ряда от 29 до 46, за исключением 2n=36. Кариотип с

2n=36, вероятно, существует в популяции *N. eurycephalus* из р. Дунай, так как в ней были обнаружены морфы с 2n=35 – 33.

Причиной высокой степени кариотипического разнообразия в *p. Neogobius* являются хромосомные мутации, главным образом, центрические слияния и инверсии. В *p. Neogobius* хромосомная изменчивость (полиморфизм и межпопуляционная дифференциация кариотипов) характерна для 8 видов, что подробно рассмотрено в предыдущем разделе. В *p. Neogobius,* наряду с неспециализированными кариотипами, состоящими из 46 акроцентрических хромосом (например, у *N. fluviatilis* и *N. melanostomus*), присутствуют виды, имеющие специализированные кариотипы, состоящие из двуплечих элементов. Наиболее специализированные кариотипы из этого рода имеют такие малохромосомные виды, как *N. kessleri* (2n=30, 29), *N. syrman* (2n=34 – 32) и *N. eurycephalus* (2n=35 – 30).

4. 3. Эволюция кариотипов сем. Gobiidae

В ходе эволюции кариотипа бычковых происходило как увеличение, так и уменьшение числа хромосом и хромосомных плеч. Однако эти процессы существенно отличались между разными группами видов как по относительной частоте, так и по хромосомным перестройкам, лежащим в их основе.

4. 3. 1. Кариотипическая эволюция Gobiidae из Черноморско-Каспийского бассейна

На основе кариологических данных по бычковым Черноморско-Каспийского бассейна, полученных в ходе настоящей работы, а также из литературных источников (Васильев, Григорян, 1992; Григорян, Васильев, 1993; Arai, 2011) был проведён анализ эволюции кариотипов с построением диаграммы распределения видов в координатах диплоидных чисел хромосом и хромосомных плеч (рис.2).

Анализ диаграммы показывает, что самым распространённым является кариотип с 2n=46 (NF=46), причём, у многих видов он состоит только из одноплечих хромосом (например, у *Neogobius melanostomus, Proterorhinus marmoratus* и др.). Вероятно, что базовым (предковым) кариотипом для черноморско-каспийских бычков является хромосомный набор, содержащий 46 акроцентрических хромосом. Кроме этого, с цитогенетической точки зрения, кариотип с 2n=46a является наиболее примитивным.

Основным направлением кариотипической эволюции бычковых Черноморско-Каспийского бассейна является изменение числа хромосом (2n) в сторону уменьшения за счёт Робертсоновских транслокаций (рис.2 стрелка I).

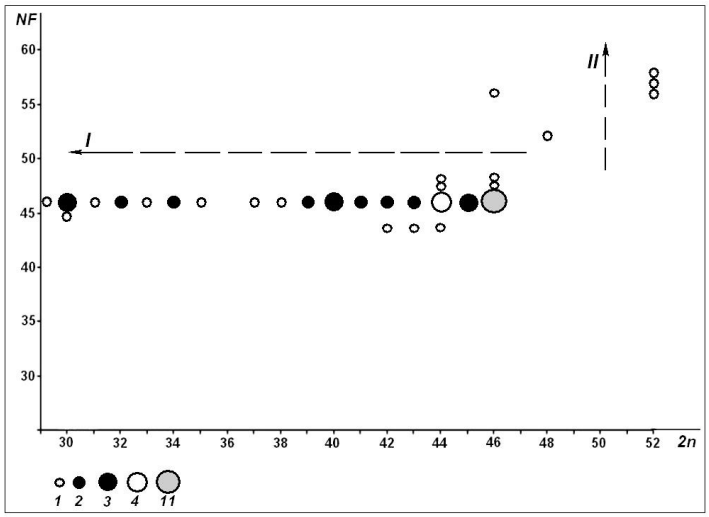

Рис. 2. Направления кариотипической эволюции Gobiidae из Черноморско-Каспийского бассейна: а) уменьшение 2n в результате Робертсоновских транслокаций – стрелка I; б) увеличение NF в результате перицентрических инверсий – стрелка II. Точками показано число видов.

Наиболее продвинутые (специализированные) по структуре кариотипы, происходящие от базового набора (2n=46; NF=46) исключительно за счёт хромосомных слияний, имеют такие малохромосомные виды, как *Mesogobius batrachocephalus, Neogobius eurycephalus*, *N. kessleri* и *N. syrman* (из р. Дон). В преобразовании кариотипа у *N. kessleri* и *M. batrachocephalus* участвовало не менее восьми Робертсоновских транслокаций (2n=30; NF=46).

Другое направление эволюции кариотипов черноморско-каспийских бычков связано с увеличением NF за счёт хромосомных перестроек – перицентрических инверсий (рис.2 стрелка II). Такое направление характерно для *Knipowitschia sp.,* некоторых популяций *Neogobius gymnotrachelus* и *N. constructor.* Для кариотипа *Caspiosoma caspium* (2n=48; NF=52) характерно как увеличение числа плеч, так и увеличение числа хромосом по отношению к базовому набору. Это связано и с перицентрическими инверсиями, и с одним центрическим разделением.

Хромосомный набор, наиболее отклонившийся от основного направления преобразования кариотипа черноморско-каспийских бычков, имеет *Gobius niger* (2n=52; NF=56 – 58). Этот вид в ихтиофауне Чёрного моря является средиземноморским "бычком - мигрантом". Предковым хромосомным набором для бычков из Средиземного моря, вероятно, следует считать неспециализированный кариотип, состоящий из 48 хромосом.

Кариотип *G. niger*, скорее всего, происходит от 2n=48 в результате перицентрических инверсий и за счёт центрических разделений.

Хромосомный набор с 2n=48, вероятно, является базовым не только для средиземноморских бычков, но и ряда видов из бассейна Атлантического океана.

4. 3. 2. Кариотипическая эволюция Gobiidae из северо-западной части Тихоокеанского бассейна

В настоящей работе были изучены кариотипы бычковых из дальневосточной ихтиофауны России, принадлежащие к родам *Acanthogobius, Gymnogobius, Tridentiger*. Однако число изученных нами видов не позволило проанализировать все направления кариотипической эволюции бычковых этого региона, поэтому был проведен анализ кариотипической эволюции всех видов Gobiidae из северо-западной части бассейна Тихого океана. На основе наших данных по структуре кариотипа и данных литературы (Arai, Kobayasi, 1973; Arai, 2011; Nishikawa et al., 1974) была построена диаграмма (рис.3).

Анализ диаграммы показывает, что наиболее распространённым является хромосомный набор, содержащий 2n=44. Вероятно, что кариотип с 2n=44 (NF=44) является базовым для бычковых из этого бассейна. У большинства 44 – хромосомных видов с NF=44 кариотип состоит из мелких субтело- и акроцентрических элементов. Такая структура кариотипа, например, характерна для изученных дальневосточных бычков - *Acanthogobius flavimanus* и *Gymnogobius opperiens*, а также ряда видов из родов *Chaenogobius, Gobiodon, Rhinogobius*.

Основным направлением кариотипической эволюции Gobiidae из северо-западной части Тихоокеанского бассейна является увеличение числа хромосомных плеч (NF) за счёт перицентрических инверсий (рис.3 стрелка I). В результате перицентрических инверсий в кариотипе появляются двуплечие хромосомы, как, например, у *Gobiodon citrinus* (2n=44, NF=46), *Gymnogobius isaza* (2n=44, NF=56) и др.

Другие направления кариотипической эволюции бычковых этого бассейна, связанные с уменьшением и увеличением числа хромосом (2n), менее выражены. Увеличение числа хромосом происходит за счёт центрических разделений и достигает максимальной величины у *Acentrogobius pflaumi* с 2n=50 (NF=86). Уменьшение числа хромосом связано с Робертсоновскими транслокациями. Самым малохромосомным видом, среди бычков Тихоокеанского бассейна, является *Acanthogobius lactipes*, имеющий кариотип с 2n=40 (NF=40). Происхождение кариотипа *A. lactipes,* состоящего из 40

акроцентрических хромосом, от базового с 2n=44, вероятно, связано с двумя хромосомными слияниями, а уменьшение числа плеч – с инверсиями и делециями.

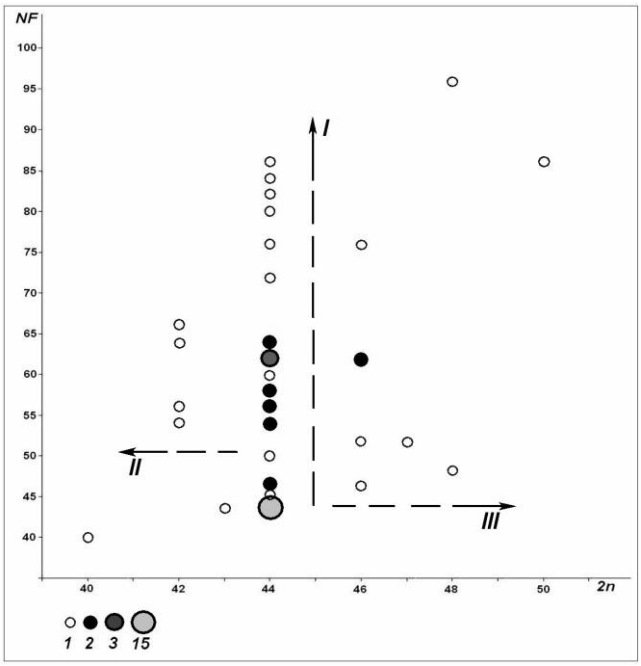

Рис. 3. Направления кариотипической эволюции Gobiidae из северо-западной части Тихоокеанского бассейна: а) увеличение NF в результате перицентрических инверсий – стрелка I; б) уменьшение 2n в результате Робертсоновских транслокаций – стрелка II; в) увеличение 2n в результате центрических разделений – стрелка III. Точками показано число видов.

Необходимо отметить, что для всех кариологически изученных дальневосточных бычков характерны кариотипы с относительно мелкими по размеру хромосомами, по сравнению с видами из Черноморско-Каспийского бассейна.

Таким образом, тенденции кариотипической эволюции черноморско-каспийских бычков отличаются от основных направлений эволюции кариотипов бычковых из северо-западной части Тихоокеанского бассейна.

ВЫВОДЫ

1. В результате кариологического анализа хромосомная изменчивость выявлена у 7 видов черноморско-каспийских бычков: *Benthophilus stellatus, Neogobius eurycephalus, N. gorlap, N. gymnotrachelus, N. platyrostris, N. syrman* и *N. sp.* Наибольший уровень полиморфизма и межпопуляционной дифференциации кариотипа характерен для *N. gorlap* (2n=43 – 46, NF=46) и *N. syrman* (2n=32 – 40, NF=46). В *p. Neogobius* наблюдается максимальный уровень кариотипического разнообразия, по сравнению с другими родами бычковых из Черноморско-Каспийского бассейна.
2. Хромосомный полиморфизм у большинства видов черноморско-каспийских бычков обусловлен Робертсоновскими транслокациями.
3. Основным направлением кариотипической эволюции Gobiidae из Черноморско-Каспийского бассейна является изменение числа хромосом (2n) в сторону уменьшения за счёт Робертсоновских транслокаций. Базовый кариотип для бычков этого региона состоит из 46 акроцентрических хромосом.
4. Основным направлением кариотипической эволюции бычковых из северо-западной части Тихоокеанского бассейна является увеличение числа хромосомных плеч (NF) за счёт перицентрических инверсий. Для бычковых рыб из этого бассейна базовым является кариотип с 2n=44 (NF=44).
5. Уровень хромосомных различий, обнаруженный между популяциями некоторых видов бычков, в частности *Neogobius syrman*, даёт основания для проведения дальнейших исследований с целью уточнения их таксономического статуса.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Журналы из перечня изданий, рекомендованных ВАК:

1. Васильева Е.Д., **Праздников Д.В**., Васильев В.П. Первая подтверждённая находка бычка-ширмана *Neogobius syrman* (Gobiidae, Perciformes) в озере Сасык бассейна Чёрного моря и кариологические характеристики бычка-ширмана и бычка-рыжика *N. eurycephalus* // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 4. С. 472 – 479.
2. Васильев В.П., **Праздников Д.В**., Васильева Е.Д. Хромосомный полиморфизм звездочёта *Uranoscopus scaber* (Uranoscopidae, Perciformes) Чёрного моря // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 3. С. 386 – 390.

3. **Праздников Д.В.**, Васильев В.П., Васильева Е.Д. Полиморфизм и межпопуляционная изменчивость кариотипа каспийского бычка-головача *Neogobius gorlap* (Gobiidae, Perciformes) // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53. № 4. С. 459 – 464.
4. **Праздников Д.В.** Хромосомная эволюция бычковых рыб семейства Gobiidae (Pisces, Perciformes) из Понто-Каспийского бассейна // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2013. Т. 18. № 6. С. 3064 – 3067.

Другие издания:

5. **Праздников Д.В.**, Васильева Е.Д., Васильев В.П. Изменчивость кариотипа *Uranoscopus scaber* (Pisces: Perciformes: Uranoscopidae): полиморфизм и межпопуляционная дифференциация // Тезисы Международной молодежной конференции «Популяционная генетика: современное состояние и перспективы». Москва 17–18 ноября 2011 г. С. 205.
6. **Праздников Д.В.** Эволюция кариотипа *Neogobius gorlap* (Pisces: Perciformes: Gobiidae) // Материалы международной научной конференции «Хромосома 2012» Новосибирск 2 – 7 сентября 2012 г. С.159 – 160.