

«ПУТЕШЕСТВИЕ НА ЗАПАД»: В ИНВАЗИИ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА *PSEUDORASBORA PARVA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE) УЧАСТВУЮТ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ТРЁХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

© 2020 Карабанов Д.П.^{а, *}, Кодухова Ю.В.^{а, **}, Пашков А.Н.^{б, ***},
Решетников А.Н.^{с, ****}, Махров А.А.^{с, *****}

^а Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
Борок Ярославской обл. 152742, Россия;

^б Отдел «Краснодарский» Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»),
Краснодар 350000, Россия;

^с Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,
Москва 119071, Россия;

e-mail: *dk@ibiw.ru; **jukod@ibiw.ru; ***apashkov@mail.ru; ****anreshetnikov@yandex.ru;
*****makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2020. После доработки 08.11.2020. Принята к публикации 16.11.2020

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* – один из самых активно расселяющихся инвазионных видов в пресных водоёмах Европы и некоторых районах Азии. Проведён анализ генетического разнообразия митохондриального гена *COI* у представителей рода *Pseudorasbora*, в частности, в популяциях *P. parva* из нативного ареала (Дальний Восток) и районов недавнего расселения. Выявлено, что в заселении более западных областей Евразии принимали участие представители трёх филогенетических линий из четырёх, известных для нативного ареала амурского чебачка. Одна из этих линий исходно была распространена на севере Китая и в сопредельных районах России, вторая – на юге Китая, третья – на Корейском полуострове и, видимо, в прилегающих районах Китая. География клад *COI* подтверждает существование трёх источников инвазии амурского чебачка в западные районы Евразии: бассейн р. Янцзы, северная (российская) часть бассейна Амура и бассейн Сунгари (правый приток Амура на территории Китая).

Ключевые слова: биологические инвазии, филогеография, «молекулярные часы», рыбы.

Введение

Активно расселяющиеся чужеродные виды всё чаще становятся объектом генетических исследований. Практическая польза от таких работ заключается в определении регионов-доноров и путей распространения этих видов, что позволяет разрабатывать меры предотвращения новых вселений. Теоретическое значение этих работ включает выявление генетических механизмов, обеспечивающих быструю адаптацию чужеродных видов в новых условиях обитания [обзоры: Baker, Stebbins, 1965; Lee, 2002; Hanfling, 2007; Roman, Darling, 2007; Sax et al., 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Орлова, 2011].

Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae) является одним из самых активно

расселяющихся дальневосточных рыб-вселенцев в водоёмах Евразии. Начав свою экспансию со второй половины прошлого века, к настоящему времени этот вид успешно натурализовался практически по всей Европе за исключением северных районов, появился в ряде новых для него районов Азии. Этот вид способен оказывать существенное воздействие на аборигенные виды заселяемых им водоёмов, что послужило причиной включения амурского чебачка в список самых опасных инвазионных видов России [Самые опасные..., 2018].

Амурский чебачок уже служил объектом ряда молекулярно-генетических исследований [Konishi et al., 2003; Koga, Goto, 2005; Simon et al., 2011; Simon et al., 2015; Hardouin et al., 2018; Li et al., 2019; Baltazar-Soares et

al., 2020], но только несколько работ посвящены его филогеографии, и, в частности, выявлению регионов-доноров инвазии. Использование разных молекулярно-генетических маркеров, позволило установить, что род *Pseudorasbora* не является монофилетическим, а таксономическое положение входящих в него видов требует особого изучения [Yang et al., 2006]. Сравнение полных митохондриальных геномов [Zhao et al., 2016; Li et al., 2019] также не смогло однозначно разрешить вопрос филогенетических отношений между разными видами чебачков.

Опубликованы также работы, посвящённые анализу генетического разнообразия в нативной части ареала и возможным регионам-донорам популяций амурского чебачка в Европе [Hardouin et al., 2018; Baltazar-Soares et al., 2020]. Эти работы обобщают проведённые ранее исследования с применением анализа локуса *cyt-b* мтДНК [Simon et al., 2011] и микросателлитных данных [Simon et al., 2015]. Авторы приходят к заключению, что амурский чебачок в пределах Юго-Восточной Азии представлен четырьмя филогенетическими линиями, две из которых встречаются и в новых частях ареала в Европе. Две филогенетические линии, характерные для Центрального и Южного Китая, предположительно, были сформированы из-за частичной изоляции хребтом Циньлин [Hardouin et al., 2018]. Отмечая высокое генетическое разнообразие по микросателлитным маркерам для азиатских выборок, авторы связывают это с исторически развитой системой интродукции и реинтродукции рыб в этом регионе.

Однако, надо отметить, что в этих исследованиях были проанализированы выборки только из бассейнов рек Хуанхэ и Янцзы, тогда как типовое местообитание вида – р. Амур – вовсе не изучено. К сожалению, эти работы также не затронули популяции амурского чебачка из Восточной Европы, а ареал на территории России [Baltazar-Soares et al., 2020] обозначен с существенными ошибками. Между тем, именно на территории бывшего СССР проводилась преднамеренная интродукция дальневосточных растительноядных рыб, вместе с которыми неконтроли-

руемо расселялся чебачок [Веригин, 1961; Карпевич, 1998], и этот регион, несомненно, является одним из центров вторичного распространения вида в западной части Евразии [Карабанов и др., 2010; Kvach, Kutsokon, 2017].

Кроме этого, при изучении генетического разнообразия в естественном ареале *P. parva* возникает проблема дифференциации популяций этого и нескольких близких видов. В настоящее время род *Pseudorasbora* включает в себя пять валидных видов [FishBase ..., 2020]. Из них два вида, *P. pumila* и *P. pugnax*, – эндемики Японии и ещё два вида, *P. interrupta* и *P. elongata*, – эндемики Китая. Ареалы всех эндемичных видов перекрываются с большим ареалом типового вида *P. parva*, для которого ранее выделяли до 6 подвидов [Nichols, 1943]. Нужно отметить, что даже «хорошие» виды *P. pumila* и *P. parva* успешно скрещиваются между собой и дают фертильные гибриды [Konishi et al., 2003; Koga, Goto, 2005].

В настоящее время основным генетическим способом видовой идентификации у рыб (и других животных) является изучение нуклеотидных последовательностей 5'-участка гена первой субъединицы цитохромоксидазы-*c* (*COI*), известное как штрихкодирование видов на основе ДНК, или ДНК-баркодирование [Ward et al., 2009]. Поскольку *COI* – единственный ген, связь которого с видообразованием доказана в специальном исследовании [Hebert et al., 2003], его использование для анализа филогении может быть более эффективным, чем использование других митохондриальных генов или даже полных митохондриальных геномов. Использование этого маркера позволяет не только повысить достоверность видовой идентификации, но и выявить вероятные регионы-доноры и пути расселения видов [Armstrong, Ball, 2005; Madden et al., 2019].

Целью данной работы были генетический анализ особей амурского чебачка из нативного ареала и разных инвазионных популяций в регионах Европы и западной Азии, сопоставление новых данных с результатами предыдущих исследований, и выявление вероятных источников расселения этого вида.

Материал и методика

Материалом для работы послужили ихтиологические сборы авторов за 2010–2019 гг. из разных регионов Китая, России, Азербайджана и Абхазии (табл. 1), и ранее опубликованные данные [Karabanov et al., 2010, 2013, 2016; Makhrov et al., 2013]. Основным орудием лова служили: мальковая волокуша размерами 10.0 × 1.5 м, ячея в кутке и крыльях 4 мм; мальковый невод размерами 25.0 × 1.7 м, ячея в крыльях 10 мм, в кутке – 5 мм; подъёмник со стороной 1.5 м, ячея 4 мм и ихтиологический сачок с диаметром обода 0.4 м делью ячеей 4 мм. Пойманных рыб фиксировали целиком в 96%-м этиловом спирте.

Использованный для ДНК-анализа материал представлен в Таблице S1 (см. Приложение; [Pseudorasbora..., 2020]). В качестве сравнения использованы все доступные дан-

ные о последовательностях *COI* амурского чебачка из базы данных GenBank [2020]. Протоколы выделения ДНК, ПЦР, подготовка образцов к секвенированию подробно описаны в работе [Makhrov et al., 2013]. Первичный анализ хроматограмм, сборку контигов и редактирование последовательностей проводили в приложении Sanger Reads Editor пакета Unipro uGENE [Okonechnikov et al., 2012]. Глобальное выравнивание всех последовательностей было проведено по алгоритму MAFFT v.7 с опцией «Translation Align» стратегии FFT-NS-i на сервере CBRC [Katoh et al., 2019].

Стандартный анализ вычисления параметров генетического полиморфизма [Nei, Kumar, 2000] выполнен в программах DnaSP v.6.12 [Rozas et al., 2017] и MEGA-X [Kumar et al., 2018]. Была проведена процедура фи-

Таблица 1. Характеристика использованного материала

Номер последовательности в базе Генбанк	Страна	Место сбора	Географические координаты места сбора	Дата сбора
MN947229	Россия	Хабаровский край, о. Большой Уссурийский	48.3323° с. ш., 134.8341° в. д.	май 2010 г.
MN947230	Россия	Хабаровский край, о. Большой Уссурийский	48.3323° с. ш., 134.8341° в. д.	май 2010 г.
MN947231	Россия	Хабаровский край, оз. Петропавловское	48.5966° с. ш., 135.4588° в. д.	август 2010 г.
MN947232	Азербайджан	Ленкорань, р. Болади	38.8821° с. ш., 48.7709° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947233	Азербайджан	Ленкорань, р. Болади	38.8821° с. ш., 48.7709° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947234	Азербайджан	р. Агстафа	41.0586° с. ш., 45.2789° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947235	КНР	к северу от Пекина	40.5319° с. ш., 117.0266° в. д.	октябрь 2018 г.
MN947236	КНР	к северу от Пекина	40.5319° с. ш., 117.0266° в. д.	октябрь 2018 г.
MN947237	Азербайджан	р. Гара	41.2789° с. ш., 45.1762° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947238	Азербайджан	р. Гара	41.2789° с. ш., 45.1762° в. д.	октябрь 2012 г.
MN947239	Россия	Кабардино-Балкария, р. Терек	43.5025° с. ш., 44.0673° в. д.	июль 2015 г.
MN947240	Россия	Ростовская обл., пос. Кагальник	47.0905° с. ш., 39.3202° в. д.	апрель 2019 г.
MN947241	Россия	Ростовская обл., пос. Кагальник	47.0905° с. ш., 39.3202° в. д.	апрель 2019 г.
MN947242	Россия	Ростовская обл., р. Северский Донец	48.3727° с. ш., 40.1228° в. д.	май 2019 г.
MN947243	Абхазия	р. Кодори	42.8357° с. ш., 41.1631° в. д.	август 2015 г.
MN947244	Россия	Крым, р. Альма	44.8297° с. ш., 33.9339° в. д.	сентябрь 2015 г.

логеографического анализа вложенных клад (nested clade phylogeographic analysis, NCPA) по методологии, подробно описанной в работе [Williford et al., 2016]. Этот подход успешно применяется для выделения географически детерминированных гаплогрупп и позволяет довольно успешно реконструировать историю расселения видов [Xu et al., 2009; Williford et al., 2016]. Отдельно следует отметить, что введение поправки на множественное сравнение и использование последних ключей для интерпретации исходящих файлов в GeoDis v.2.6 существенно повышает точность филогеографических реконструкций методом NCPA [Templeton, 2009a]. Работа с подобными дискретными вариантами позволяет избавиться от основной проблемы альтернативных методов – модель-зависимых реконструкций, основанных на дистанционных либо стохастических подходах (особенно – популярной сейчас Байесовой филогении, см. [Templeton, 2009b]).

Восстановление сетей гаплотипов было проведено по методу «присоединения целочисленных соседних сетей» (Integer Neighbour-Joining Networks) с минимальным значением толерантности в программе popART v.1.7 [Leigh et al., 2015]. Хотя этот метод восстановления сети формирует более разветвлённый граф, чем другие алгоритмы, но в данном случае имеется возможность рассмотреть не только минимальный путь, но и альтернативные связи между узлами сети (гаплотипами).

Для уточнения таксономического статуса разных групп популяций *P. parva* были рассчитаны межгрупповые генетические расстояния. Нами были выбраны «простые» *p*-дистанции, как более предпочтительные для ДНК-баркодинга [Collins, Cruickshank, 2013]. При достаточно большом наборе данных достаточной длины последовательностей (который у нас и имеется) нет достоверной разницы в применении между «простыми» и скорректированными моделями замен, но последние, более сложные, имеют большую вариацию и менее удобны для сравнений разных наборов данных [Nei, Kumar, 2000].

Для расчёта приблизительного времени дивергенции между разными филогенетиче-

скими линиями были использованы два подхода оценки «молекулярных часов». Первый из них основывается на предположении об относительной равномерности накопления нуклеотидных замен в митогеноме. Несомненно, что для разных групп животных эта скорость будет сильно варьировать, и составляет от 1.77% за 1 миллион лет для костистых рыб в целом [Lessios, 2008] до 11% у тропических рифовых рыб [Eytan, Hellberg, 2010]. Последнее значение практически на порядок превосходит скорости замен для большинства животных. Это может быть связано с воздействием природных факторов (например, ультрафиолетового излучения или локальных гидрохимических особенностей), как это было показано для ракообразных [Hebert et al., 2002]. Другой, более популярный сейчас метод – восстановление филогении на основании коалесцентных моделей. Вычисление проводилось на всём наборе данных по уникальным гаплотипам *COI* для *P. parva* с аутгруппой *P. pumila* (последовательность извлечена из записи NCBI GenBank LC098280 [GenBank..., 2020]). Следует отметить, что использование разных параметров модели при «калибровке» «молекулярных часов» для одного и того же набора данных дают время расхождения таксонов с разницей от нескольких раз до порядка и более [Bolotov et al., 2016; Bekker et al., 2018]. Поэтому мы были вынуждены использовать различное время расхождения между видами *P. parva* и *P. pumila* – в среднем от 21 МЯ [Zhao et al., 2016] до 40 МЯ [Hardouin et al., 2018]. Это никак не влияет на топологию восстановленного дерева, однако существенно меняет датировку.

Восстановление филогении и расчёт времени дивергенции проводился в пакете программ BEAST2 v.2.6 [Bouckaert et al., 2019]. Наилучшая модель нуклеотидных замен (GTR+G) была определена по минимальному значению скорректированного информационного критерия Акайка в программе ModelFinder v.1.6 [Kalyaanamoorthy et al., 2017]. Всего было выполнено четыре независимых запуска BEAST2 по 10М поколений, в каждом анализе было отобрано каждое 10к дерево. Объединение файлов было проведено

в LogCombiner v.2.6 и преобразовано в единое дерево с помощью TreeAnnotator v.2.6. Программа Tracer v.1.7 была использована для подтверждения того, что все прогоны каждого анализа сходились к одинаковым апостериорным вероятностям и что эффективный размер выборки для каждого параметра был не менее 200. Деревья были визуализированы с помощью FigTree v.1.4, выведенные возрасты узлов были считаны с деревьев.

Детальная информация об использованных последовательностях, файл с выравниванием последовательностей, входящие файлы для вычислений сетей гаплотипов и восстановления филогении, графические файлы с высоким разрешением, а также другая вспомогательная информация доступна в репозитории Open Science Framework по адресу проекта [Pseudorasbora..., 2020].

Результаты

Все новые уникальные последовательности депонированы в GenBank (NCBI) под номерами MN947229 – MN947244 [GenBank..., 2020]. В ходе выполнения NCPA (дополнительные материалы [Pseudorasbora..., 2020]) выделены 4 клады (рис. 1, табл. 2). Клада «А» – самая гаплотипически разнообразная группа, объединяющая почти половину всего разнообразия изученных выборок амурского чебачка (табл. 2). Самый распространённый гаплотип соответствует гаплотипу A1, описанному в работе [Makhrov et al., 2013], и найденному в популяциях российской части бассейна р. Амур, северо-восточного Китая и бассейна Янцзы. На несколько замен от этого центрального гаплотипа отличаются разные недавно возникшие популяции Европы, Кавказа и Ближнего Востока (рис. 1). Другая, кла-

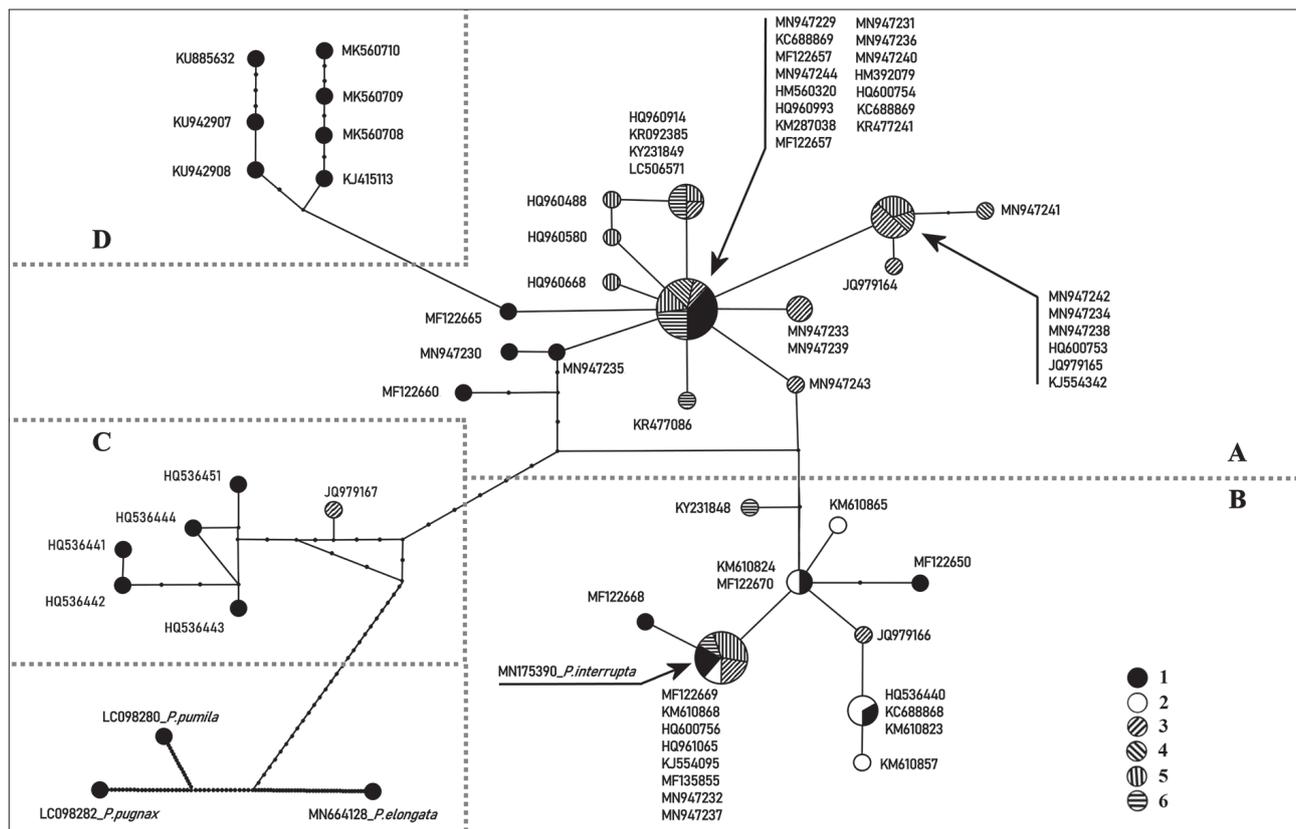


Рис. 1. Сеть гаплотипов для частичной последовательности гена *COI* мтДНК рода *Pseudorasbora* из разных частей ареала. Условные группы популяций выделены на основании клады высшего порядка NCPA. Представлены только уникальные гаплотипы для конкретных локаций. Буквенно-числовой код соответствует уникальной записи в международной базе GenBank (NCBI) [GenBank..., 2020]. Точки на ветвях показывают число нуклеотидных замен. А, В, С, D – клады митохондриальных гаплотипов. Гаплотипы, обнаруженные: 1 – в нативном ареале амурского чебачка; 2 – в Азии, за пределами нативного ареала; 3 – на Ближнем Востоке; 4 – на юге европейской части России; 5 – в других странах восточной Европы; 6 – в западной Европе.

Таблица 2. Генетическое разнообразие по локусу *COI* у амурского чебачка

Groups	N	S	Eta	s/n	h	Hd	Pi	Theta	D	Fs
Clade A	35	16	16	14/2	14	0.83	0.003	0.006	-1.92*	-9.23
Clade B	19	9	10	9/1	9	0.81	0.003	0.004	-1.046	-3.46
Clade C	6	13	13	13/0	6	1.0	0.008	0.009	-0.529	-2.08
Clade D	8	16	16	6/10	8	1.0	0.009	0.011	-0.142	-3.39
Total	68	56	60	47/13	37	0.94	0.011	0.019	-1.498*	-18.4

N – число последовательностей; S – число сегрегирующих (полиморфных) сайтов; Eta – общее число мутаций; s/n – число синонимичных и несинонимичных замен; h – число гаплотипов; Hd – гаплотипическое разнообразие; Pi – нуклеотидное разнообразие на сайт; Theta – значение theta-W [Watterson, 1975], вычисленное на каждый сайт; D – значение теста нейтральности Tajima [Tajima, 1989], * – значимо при $p < 0.05$; Fs – значение теста нейтральности Fu [Fu, 1997].

да «В», вероятно, тоже имеет китайское происхождение, её носители найдены в бассейне р. Янцзы. К этой кладе относятся гаплотипы из популяций юга Европы, Азербайджана, а также чужеродные популяции юга Китая (бассейны рек Брахмапутра и Салуин). Третья клада, «С», представляет собой сравнительно немногочисленную группу гаплотипов, на данный момент обнаруженных только в популяциях Южной Кореи и Западной Турции (где известна единственная находка представителя этой клады). Данная клада генетически наиболее удалена от остальных групп гаплотипов. В Южной Корее также встречаются гаплотипы, относящиеся к кладе «D». К

этой кладе также относятся гаплотипы, выявленные на о. Тайвань (рис. 2).

При анализе генетического разнообразия (табл. 2) для локуса *COI* у амурского чебачка наблюдается довольно высокое число полиморфных сайтов. Однако подавляющее число этих замен является синонимичными, а большая часть несинонимичных замен характерна только для азиатской клады «D». Если рассмотреть особенности транслируемой последовательности (см. дополнительные материалы [Pseudorasbora..., 2020]), то из всех несинонимичных замен можно отметить замещение неполярных на полярные аминокислотные остатки: в позиции 45 изолейцина на

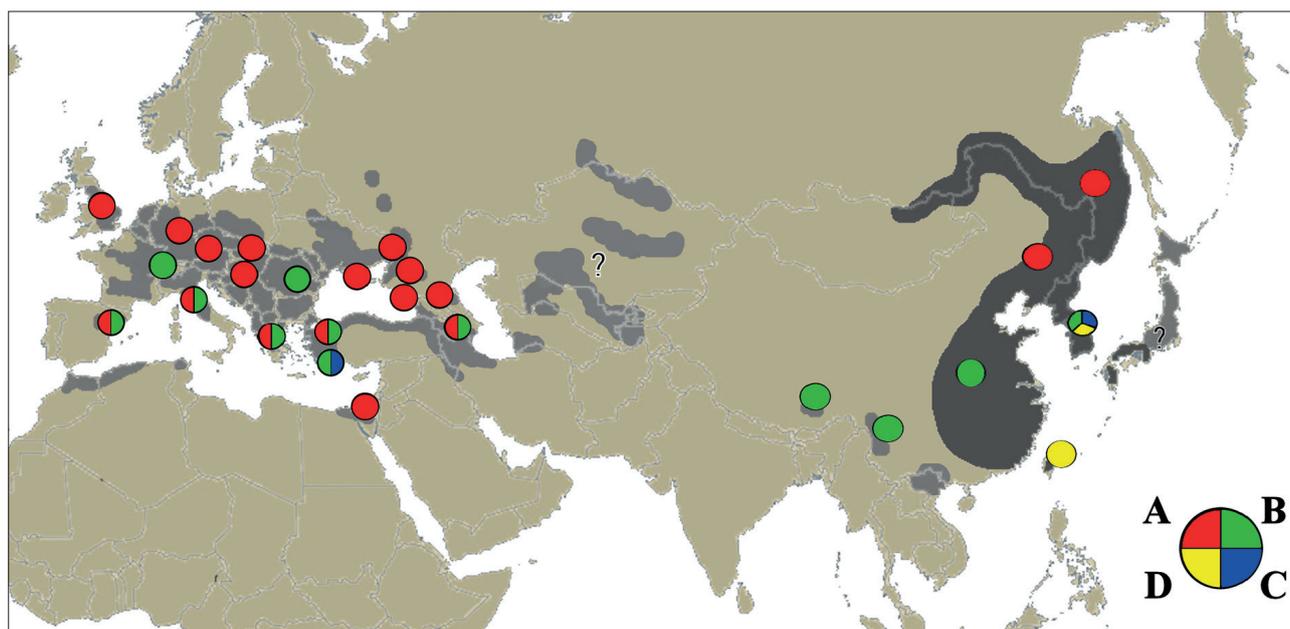


Рис. 2. Распространение клад гаплотипов *COI* амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в популяциях в нативном (показан тёмно-серым) и инвазионном (светло-серый) ареалах. А, В, С, D – клады митохондриальных гаплотипов.

Таблица 3. Генетические дистанции и возможное время дивергенции для рода *Pseudorasbora*

	A	B	C	D	<i>P. pumila</i>	<i>P. elongata</i>	<i>P. pugnax</i>	<i>P. interrupta</i>
A		0.93	2.86	0.99	10.13	13.47	10.68	0.91
B	0.53 / 1.98		2.92	1.65	10.05	13.20	11.03	0.22
C	1.63 / 6.18	1.66 / 6.15		3.29	9.85	12.36	10.98	2.91
D	0.56 / 3.04	0.94 / 3.42	1.88 / 6.84		10.22	13.63	10.93	1.65
<i>P. pumila</i>	5.77	5.73	5.61	5.83		12.38	6.95	10.10
<i>P. elongata</i>	7.68	7.52	7.05	7.77	7.06		14.23	13.26
<i>P. pugnax</i>	6.09	6.29	6.26	6.23	3.96	8.11		11.09
<i>P. interrupta</i>	0.52	0.13	1.66	0.94	5.76	7.56	6.32	

Над диагональю – «простые» *p*-дистанции, значения указаны в процентах. Под диагональю – возможное время дивергенции, значения указаны в миллионах лет. Расчёт времени дивергенции дан по скорости замен [Lessios, 2008], для клад *P. parva* (через разделитель «/») также приведено время дивергенции на основании стохастического подхода (коалесцентная модель «расслабленных» «молекулярных часов»).

аспарагин для клады «D» и в позиции 116 аланина на треонин для клады «B». Другие отмеченные мутации приводят к заменам функционально тождественных аминокислот и, по всей видимости, не влияют на конформацию полипептида. В целом же транслируемая последовательность крайне консервативна для всех представителей рода *Pseudorasbora*.

Генетические расстояния между филогенетическими линиями *P. parva* и другими видами рода *Pseudorasbora* приведены в таблице 3. Здесь также указано возможное время дивергенции этих групп. Кроме вероятного времени разделения между филогенетическими линиями амурского чебачка было рассчитано время дивергенции гаплотипов клады «C», обнаруженных в популяциях Кореи и Турции. В зависимости от метода расчёта «молекулярных часов», оно составляет от 0.8 до 3.0 миллионов лет, все нуклеотидные замены внутри этой группы являются синонимичными (рис. 3).

Обсуждение

Генетическая дивергенция чебачков. Генетическая дивергенция между кладами «A», «B» и «D» амурского чебачка относительно невелика (менее 1% замен). От этой совокупности более чем на 2% отличается клада «C», представленная гаплотипами из Южной Кореи (и единственным, несомненно, адвентивным гаплотипом из Западной Турции). Таким

образом, на территории Кореи имеются две филогенетические линии амурского чебачка, сильно отличающиеся (порядка 3% замен) друг от друга (табл. 3). Формально такой уровень соответствует лимиту, определяемому как межвидовой для большинства животных [Hebert et al., 2010].

К сожалению, какой-либо биологической характеристики этих рыб нет, поэтому нельзя оценить морфологические или другие различия между этими симпатрическими линиями. По данным [Jordan, Metz, 1913], *P. parva* с Корейского полуострова морфологически не отличались от чебачков из рек Японии. По современным данным [Kim, Park, 2002], амурский чебачок по всей Юго-Восточной Азии не имеет сколь-либо выраженных фенотипических форм.

В то же время, представители другого, относительно недавно описанного вида рода *Pseudorasbora*, *P. interrupta* [Xiao et al., 2007], на основании ДНК-баркодинга фактически не отличаются от амурских чебачков клады «B» (рис. 1, табл. 3) и лишь на 0.8% в целом по всему митохондриальному геному отличаются от *P. parva* [Li et al., 2019]. Такая «несогласованность» эволюции на молекулярном и фенотипическом уровне интересная, но не уникальная черта амурского чебачка. Например, у ряпушки (*Coregonus albula*) генетически значительно дивергировавшие линии могут даже входить в состав одной популя-

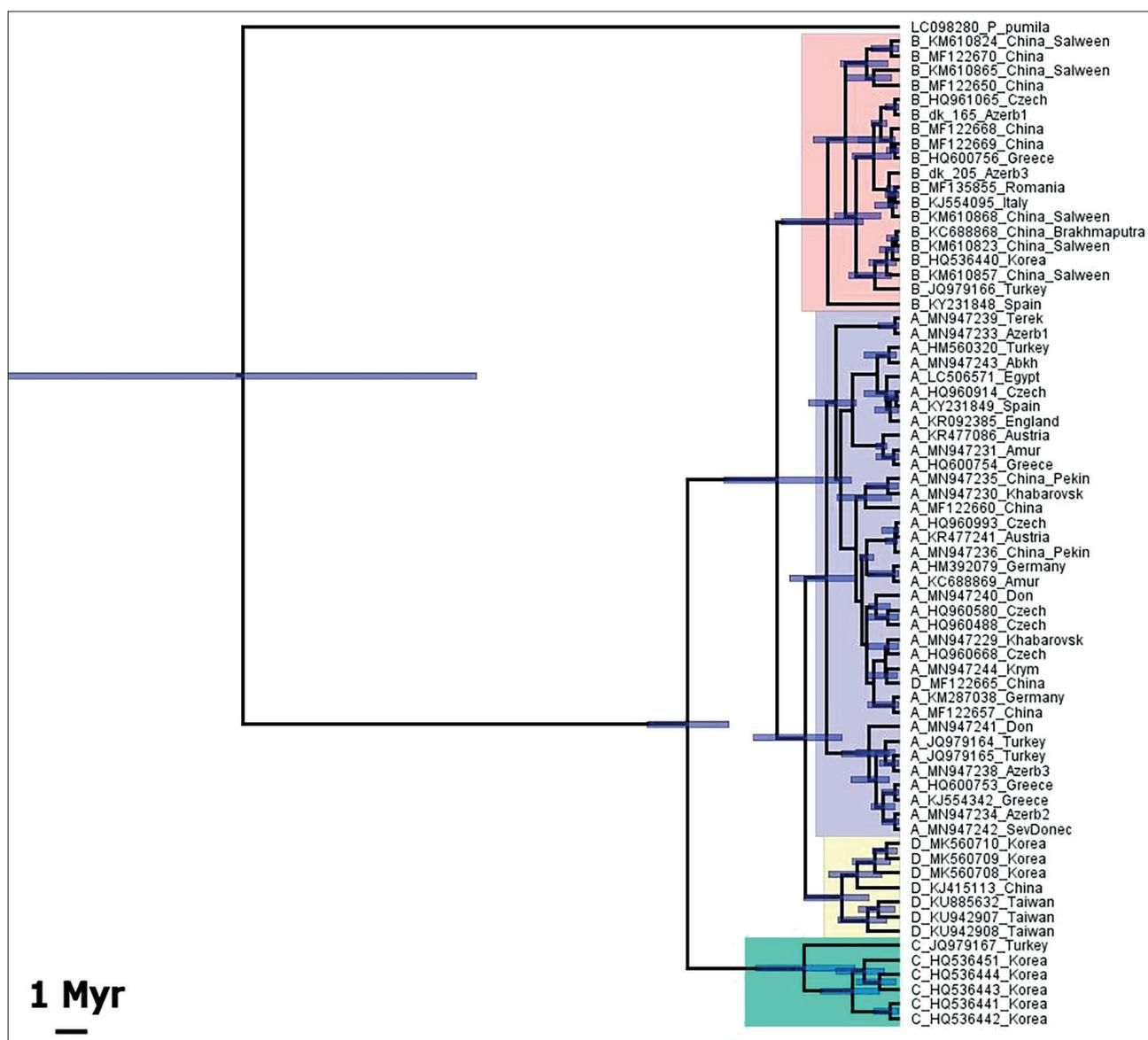


Рис. 3. Время дивергенции гаплотипов рода *Pseudorasbora* (по «молекулярным часам»). 1 Myr – один миллион лет.

ции [Borovikova, Artamonova, 2018]. В обзоре Фанка и Омланда [Funk, Omland, 2003] показано, что в 23% случаев виды животных не представлены на дендрограммах генетического сходства разными кластерами. Причиной этого могут быть, в частности, ошибки с определением вида и межвидовая гибридизация.

Необычные результаты получены при анализе генетического разнообразия клады «D» (табл. 2). Хотя обычно несинонимичные (ведущие к замене аминокислот) замены в анализируемом нами гене редки [Ward, Holmes, 2007], в ходе эволюции гаплотипов клады «D» произошло 10 несинонимичных и только 6 синонимичных нуклеотидных за-

мен. Поскольку данные о гаплотипах этой клады получены двумя разными научными группами, вероятность ошибки при секвенировании в данном случае невелика. Вероятно, в данном случае имела место быстрая адаптивная эволюция, связанная с освоением новых местообитаний. Недавно многочисленные несинонимичные нуклеотидные замены выявлены в ходе эволюции некоторых белков у байкальских амфипод и узконосых обезьян [Stolyarova et al., 2019].

Данные, приведённые в таблице 3, позволяют высказать предположение о минимум двух периодах дивергенции рода *Pseudorasbora*. В древний период, миллионы лет назад, образовались виды *P. pumila*, *P. pugnax*, *P. elongata*

и *P. parva*. Относительно недавно дивергировали филогенетические линии в пределах *P. parva* и появился *P. interrupta*. Однако, точная датировка этих событий по «молекулярным часам» сильно затруднена. В первую очередь нет сколько-нибудь однозначной оценки времени отделения японского вида *P. pumila*, который мог бы быть хорошим реперным видом. Так, реконструкция Чжао с соавторами [Zhao et al., 2016] предполагает время дивергенции в раннем миоцене, тогда как в работе Хардуина с соавторами [Hardouin et al., 2018] разделение этих филогенетических ветвей приходится на эоцен, а в исследовании Янга и Тчанга [Young, Tchang, 1936] делается заключение, что представители рода *Pseudorasbora* не встречались ранее миоцена. Косвенно это подтверждается геологическими событиями в Азиатско-Тихоокеанском регионе. Причиной дивергенции будущих японских эндемиков *P. pumila* и *P. pugnax*, вероятно, могли служить геологические процессы позднего миоцена, когда Япония начала изолироваться от материка [Maruyama et al., 1997].

Таким образом, более приемлемым является сценарий «калибровки» «молекулярных часов» до дивергенции между *P. parva* и *P. pumila* порядка 21 миллиона лет. Но даже такой биогеографический подход [Ho et al., 2015] для «калибровки» «молекулярных часов» не позволяет надеяться, что они всегда будут отражать реальное время дивергенции групп. Это показывает сравнение гаплотипов клады «С», обнаруженных в популяциях Кореи и Турции. Время дивергенции этих гаплотипов составляет минимум 0.8 миллиона лет, хотя амурский чебачок попал в азиатскую Турцию совсем недавно и обнаружен там только в 1996 г. [Wildekamp et al., 1997]. Очевидно, обнаруженный в Турции гаплотип распространён и в исходном ареале амурского чебачка, но его носители там ещё не выявлены.

Формирование естественного ареала амурского чебачка. Анализ сети гаплотипов (рис. 1) показывает, что клада «С», вероятно, очень древняя, поскольку гаплотипы этой группы близки к гипотетическим гаплотипам, соединяющим другие клады *P. parva* и другие виды рода *Pseudorasbora*. Действительно, распространение гаплотипов этой

клады, видимо, ограничено, и носит реликтовый характер.

Клады «В» и «D», судя по сети гаплотипов, произошли от клады «А». Скорее всего, дивергенция этих трёх клад началась в бассейне Янцзы, где найдены представители клады «А» и «В». Один из найденных в этом бассейне гаплотипов, MF122665, является вероятным предковым гаплотипом для клады «D», распространённой на Тайване и на Корейском полуострове.

Заселение амурским чебачком Тайваня вполне объяснимо. Фауна этого острова в целом близка к материковой, и обитающий здесь амурский чебачок не отличался от рыб из исторической части ареала [Oshima, 1919], так как до позднего голоцена Тайвань являлся частью материка [Lin, Dai, 2012; Nakazawa, Bae, 2018].

Корейского полуострова и Тайваня амурский чебачок клады «D» достиг, вероятно, по пресным водоёмам, существовавшим на осушенном шельфе Восточно-Китайского моря [Zhu et al., 2019]. Видимо, аналогично чебачку в этом регионе расселялся и ленок – на юге Корейского полуострова обитает тот же вид ленка, что и в бассейнах Янцзы и Хуанхэ – *Brachymystax tsinlingensis*, тогда как на севере этого полуострова обитает другой вид ленка, *B. lenok* [Jang et al., 2017].

В настоящее время в Восточной Азии продолжается экспансия амурского чебачка по водоёмам Тибета [Makhrov et al., 2013] и в Северном Вьетнаме [Karabanov, Kodukhova, 2013]. Видимо, основным вектором его инвазии здесь является преднамеренное расселение человеком, а центром происхождения, вероятно, служат водоёмы юго-восточного Китая (по крайней мере, в Тибете пока обнаружены только представители клады «В»). Происходит расселение амурского чебачка и по Японским островам, есть данные, что на север Японии проник не только *P. parva*, но и *P. pumila*, эндемик о. Хонсю [Hikita, 1964]. Вероятно, вселение амурского чебачка в Японию произошло из континентального Китая [Matsuzawa, Senou, 2008], однако нет точных данных по ДНК-баркодированию этих рыб.

Генетические особенности амурского чебачка из инвазионных популяций и

выявление регионов-доноров. В заселении Европы и запада Азии принимали участие представители трёх клад амурского чебачка – «А», «В» и «С» (единственный представитель последней обнаружен только на западе Турции [Keskin et al., 2013]) – это представлено на рис. 2.

Более ранние исследования генетического разнообразия амурского чебачка западной Европы и юго-западной Азии с использованием в качестве маркера другого митохондриального гена, кодирующего цитохром *b*, выявили участие в расселении двух филогенетических линий [Hardouin et al., 2018]. Филогенетическая линия I, выделенная в этом исследовании, судя по её распространению в популяциях Китая, видимо, соответствует выделенным намикладам «А»+«D», а линия II – кладе «В». Как и в нативном ареале, в западной Евразии представители линии I преобладают в северных популяциях, а представители линии II – в южных. Предполагается, что это – результат наличия минимум двух источников вселения [Hardouin et al., 2018]. В работе Бальтазар-Суарес с соавторами [Baltazar-Soares et al., 2020] выборки амурского чебачка из Словакии кластеризовались с выборкой из Хуанхэ, выборки из Турции – с выборкой из Янцзы, а выборки из Франции – образовывали отдельный кластер. Возможно, что выявленные нами три филогенетические линии амурского чебачка соответствуют трём этим кластерам.

Анализ литературы об интродукциях растительноядных рыб, с которыми амурский чебачок попал на запад Евразии [обзор: Самые опасные..., 2018], позволяет определить, хотя и с разной степенью вероятности, районы исходного ареала, откуда происходят представители трёх филогенетических линий, участвовавших в инвазии. Носители клады «В» почти наверняка происходят из бассейна р. Янцзы – в популяциях этого бассейна эта клада преобладает, и известно, что растительноядные рыбы из этого региона вселялись в Европу [Суховерхов, 1960; Banarescu, 1990] и Среднюю Азию [Борисова, 1972].

Вселение представителей клады «А», скорее всего, происходило из бассейна р. Амур. Известно, что в начале интродукции расти-

тельноядных рыб (в 1954–1957 гг.) их завезли из бассейна р. Амур (и из российской, и из китайской его частей) и содержали во многих прудовых хозяйствах европейской части СССР [Веригин, 1961; Кулакова, 1963], а также на Кубани [Бизяев, Мотенков, 1964]. Весьма вероятно, что представители этой клады распространены и в бассейне р. Хуанхэ, но никаких данных о вселении амурского чебачка из этого бассейна в Европу в литературе нет.

Сложнее всего объяснить проникновение в Турцию носителей клады «D». Однако, в литературе имеется сообщение о вселении на территорию бывшего СССР (в Казахстан) амурского чебачка вместе с личинками белого амура в 1958 г. из окрестностей китайского города Харбина [Серов, 1975]. Харбин расположен на правом притоке Амура, р. Сунгари, а эта река в недалёком геологическом прошлом входила в один бассейн с р. Ялу, по которой ныне проходит граница Китая и Северной Кореи [ссылки см.: Антонов, 2012]. Поэтому, вполне вероятно, что в популяциях амурского чебачка бассейна Сунгари имеются гаплотипы клады «D». В связи с этим важно отметить, что двустворчатые моллюски синанодонты (*Sinanodonta* spp.), которые, как и амурский чебачок, случайно интродуцированы и расселялись по Казахстану и России вместе с выращиваемыми в рыбоводных хозяйствах растительноядными рыбами, представлены в новом ареале не только исходно обитавшим в бассейне Янцзы видом *S. woodiana*, но и *S. lauta*, обнаруженным только в Японии, на Корейском полуострове и в нескольких водоёмах прилегающей части России [Kondakov et al., 2020a, 2020b]. Видимо, *S. lauta* обитает также и в бассейне Сунгари.

Таким образом, в формировании приобретённого ареала принимали участие представители трёх из четырёх известных филогенетических линий амурского чебачка, а не две линии, как предполагалось ранее [Baltazar-Soares et al., 2020]. Представители этих трёх линий происходят из разных частей естественного ареала амурского чебачка: российской части бассейна Амура, р. Сунгари в китайской части бассейна Амура, и р. Янцзы.

Это показывает, что способность адаптироваться к новым условиям – это свойство вида, а не отдельных филогенетических линий. Можно предполагать, что комплекс адаптаций, необходимых активно расселяющемуся виду, обеспечивают генетические системы, а не аллели отдельных генов.

В то же время, преобладание в северных областях как нативной, так и инвазионной частей ареала гаплотипов клады «А», а в южной – клады «В» предположительно может быть объяснено естественным отбором вследствие различий в адаптациях носителей этих групп гаплотипов к местным экологическим факторам, например, температурным условиям.

Заключение

Таким образом, генетические данные свидетельствуют об участии в формировании инвазионных популяций амурского чебачка представителей трёх клад митохондриальных гаплотипов, происходящих из трёх разных частей нативного ареала этого вида рыб. К настоящему времени только представители клады «А» имеют разнообразное широкое распространение на западе Евразии, тогда как представители клады «В» встречаются преимущественно в более южных районах (рис. 2). Конечно, география распределения гаплотипов в инвазионной части ареала, прежде всего, должна отражать историю инвазии, которая зависит от местонахождения точек начальной интродукции, а также векторов и коридоров последующего вторичного расселения [Reshetnikov, 2013; Snyder, Stepien, 2017]. Но нельзя исключить, что представители разных клад могут различаться по степени адаптированности к климатическим условиям, прежде всего к температурным характеристикам. На это может косвенно указывать не случайное географическое распространение «южной» клады «В» в инвазионной части ареала, а также высокая доля несинонимичных замен в ходе эволюции гаплотипов клады «D». Однако для проверки предположения о различиях в адаптивных способностях представителей разных клад необходимо проведение специального экологического исследования.

Благодарности

Авторы глубоко признательны В.С. Артамоновой, Е.И. Барабанщикову, Ю.Ю. Дгебуадзе, Ю.К. Куцоконь, Н.Дж. Мустафаеву, Т.Л. Опалевой (Кулевской), Б.И. Шефтелю и Фан Юню (Fang Yun) за помощь и содействие в сборе материала, И.Н. Болотову за обсуждение работы и указание важных литературных источников, Ю. Титовой за коррекцию английского языка, редактору и рецензентам за важные замечания, позволившие существенно улучшить текст статьи.

Финансирование работы

Д.П. Карабанов разработал концепцию статьи, собирал и обрабатывал материал, его работа финансировалась грантом РФФИ № 20-34-70020. Ю.В. Кодухова проводила обработку материала в рамках государственного задания ИБВВ РАН тема № ААА-А-А18-118012690102-9. А.Н. Пашков собирал материал на юге России и подбирал литературу, работа выполнена за счёт собственных средств автора. А.Н. Решетников участвовал в сборе материала в бассейне р. Дон, в обсуждении результатов, редактировании рукописи при поддержке гранта РФФИ № 16-14-10323. А.А. Махров участвовал в сборе материала в КНР, анализе данных (при поддержке гранта РФФИ № 20-54-53003 ГФЕН_а) и подготовке рукописи (в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН тема 6: Экология и биоразнообразие водных сообществ 0109-2018-0076 ААА-А-А18-118042490059-5).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Антонов А.Л. Влияние перестроек гидросети на формирование ареалов некоторых видов рыб в бассейне Амура и на сопредельных территориях // Известия

- Русского Географического общества. 2012. Т. 144. № 6. С. 30–37.
- Бизязев И.Н., Мотенков Ю.М. Результаты вселения амуров и толстолобиков в открытые водоёмы Азово-Кубанского района // Труды ВНИРО. 1964. Т. 55. С. 125–132.
- Борисова А.Т. Случайные вселенцы в водоёмах Узбекистана // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 1. С. 49–53.
- Веригин Б.В. Итоги работы по акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб и мероприятия по их дальнейшему освоению и изучению в новых районах // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1. № 4. С. 640–649.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Куцоконь Ю.К. Экспансия амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоёмы Евразии // Вестник зоологии. 2010. Т. 44. № 2. С. 115–124.
- Карпевич А.Ф. Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры // Избранные труды. Т. 2. М.: Памятники исторической мысли, 1998. 870 с.
- Кулакова А.М. Опыт перевозки белого амурского толстолобика для акклиматизации // Матер. всесоюз. совещ. по рыбохоз. освоению растительноядных рыб – белого амурского толстолобика (*Stenopharyngodon idella*) и толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*) в водоёмы СССР. Ашхабад: Изд-во АН Туркменской ССР, 1963. С. 70–75.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции? // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. № 3. С. 33–46.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Серов Н.П. Акклиматизация рыб в бассейне озера Балхаш // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 172–174.
- Суховерхов Ф.М. Опыт транспортировки и выращивания амуров и толстолобиков // Рыбное хозяйство. 1960. № 12. С. 15–22.
- Armstrong K.F., Ball S.L. DNA barcodes for biosecurity: invasive species identification // Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences. 2005. Vol. 360. No. 1462. P. 1813–1823.
- Baker H.G., Stebbins G.L. (eds.). The genetics of colonizing species. New-York; London: Academic Press, 1965. 588 p.
- Baltazar-Soares M., Blanchet S., Cote J., Tarkan A.S., Zahorska E., Gozlan R.E., Eizaguirre C. Genomic footprints of a biological invasion: introduction from Asia and dispersal in Europe of the topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) // Molecular Ecology. 2020. Vol. 29. No. 1. P. 71–85.
- Banarescu P.M. Zur ausbreitungsgeschichte von *Pseudorasbora parva* in Sudosteuroopa (Pisces, Cyprinidae) // Review Roumain de Biologie Animals. 1990. Vol. 35. No 1. P. 13–16.
- Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Haag C.R., Neretina T.V., Kotov A.A. Phylogeography of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) in Northern Eurasia: Evidence for a deep longitudinal split between mitochondrial lineages // PLoS One. 2018. Vol. 13. No. 3. e0194045.
- Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Bespalaya Y.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Bolotov N.N., Lyubas A.A. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny, biogeography and a subgeneric revision of the Margaritiferidae (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2016. Vol. 103. No. 1. P. 104–121.
- Borovikova E.A., Artamonova V.S. Morphological specificities of vendace (Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) population in Lake Pleshcheyevo (the Volga River basin): relationships of two phylogenetic lineages in a new zone of secondary contact // Organisms Diversity and Evolution. 2018. Vol. 18. No. 3. P. 355–366.
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchene S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., Kuhnert D., Maio N., Matschiner M., Mendes F.K., Muller N.F., Ogilvie H.A., DuPlessis L., Poppinga A., Rambaut A., Rasmussen D., Siveroni I., Suchard M.A., Wu C.-H., Xie D., Zhang C., Stadler T., Drummond A.J. BEAST 2.5 : An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // PLoS Computational Biology. 2019. Vol. 15. No. 4. e1006650.
- Collins R.A., Cruickshank R.H. The seven deadly sins of DNA barcoding // Molecular Ecology Resources. 2013. Vol. 13, No. 6. P. 969–975.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. No. 1. P. 431–449.
- Eytan R.I., Hellberg M.E. Nuclear and mitochondrial sequence data reveal and conceal different demographic histories and population genetic processes in Caribbean reef fishes // Evolution. 2010. Vol. 64. No. 12. P. 3380–3397.
- FishBase. World Wide Web electronic publication. 2020 / Eds. R. Froese, D. Pauly. // (www.fishbase.org). Accessed 12.05.2020.
- Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. Vol. 147. No. 2. P. 915–925.
- Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2003. Vol. 34. P. 397–423.
- GenBank (Электронный ресурс) // (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide). Accessed on 27.09.2020.
- Hanfing B. Understanding the establishment success of non-indigenous fishes: lessons from population genetics // Journal of Fish Biology. 2007. Vol. 71. Suppl. D. P. 115–135.
- Hardouin E.A., Andreou D., Zhao Y., Chevret P., Fletcher D.H., Britton J.R., Gozlan R.E. Reconciling the biogeography of an invader through recent and historic genetic patterns: the case of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* // Biological Invasions. 2018. Vol. 20. No. 8. P. 2157–2171.

- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R. Biological identification through DNA barcodes // Proc. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 270. P. 313–321.
- Hebert P.D.N., Remigio E.A., Colbourne J.K., Taylor D.J., Wilson C.C. Accelerated molecular evolution in halophilic Crustaceans // Evolution 2002. Vol. 56. No. 5. P. 909–926.
- Hebert P.D.N., Waard J.R., Landry J.-F. DNA barcodes for 1/1000 of the animal kingdom // Biology Letters. 2010. Vol. 6. No. 3. P. 359–362.
- Hikita T. On the recent distribution of two small cyprinid fishes, *Pseudorasbora parva pumila* (Miyadi) and *P. parva parva* (Temminck and Schlegel) in Hokkaido Island // Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery. 1964. No. 18. P. 113–116.
- Ho S.Y.W., Tong K.J., Foster C.S.P., Ritchie A.M., Lo N., Crisp M.D. Biogeographic calibrations for the molecular clock // Biology Letters. 2015. Vol. 11. No. 9. 2015.0194.
- Jang J.E., Kim J.H., Kang J.H., Baek Y., Wang J.-H., Lee H.-G., Choi J.-K., Choi J.-S., Lee H.J. Genetic diversity and genetic structure of the endangered Manchurian trout, *Brachymystax lenok tsinlingensis*, at its southern range margin: conservation implications for future restoration // Conservation Genetics. 2017. Vol. 18. No. 5. P. 1023–1036.
- Jordan D.S., Metz C.W. A catalog of the fishes known from the waters of Korea // Memoirs of the Carnegie Museum. 1913. Vol. 6. No. 1. P. 1–65+pls.1–10.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., Haeseler A., Jermiin L.S. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nature Methods. 2017. Vol. 14. No. 6. P. 587–589.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V. Stone Moroco *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae): new species in the ichthyofauna of Vietnam // Journal of Ichthyology. 2013. Vol. 53. No. 3. P.235–239.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Artaev O.N., Levin B.A. The topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Actinopterygii: Cyprinidae): A new species in the ichthyofauna of the Republic of Abkhazia // Inland Water Biology. 2016. Vol. 9. No. 1. P. 104–106.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Mustafayev N.J. Topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) – a new species in the ichthyofauna of Azerbaijan // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 2. P. 133–138.
- Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Slyn'ko Yu.V. New finds of Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temm. et Schl., 1846) in the European Part of Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1. No. 3. P. 156–158.
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // Briefings in Bioinformatics. 2019. Vol. 20. No. 4. P. 1160–1166.
- Keskin E., Agdamar S., Tarkan A.S. DNA barcoding common non-native freshwater fish species in Turkey: low genetic diversity but high population structuring // Mitochondrial DNA. 2013. Vol. 24. No. 3. P. 276–287.
- Kim I.-S., Park J.-Y. Freshwater fishes of Korea. Seoul: Kyo-Hak Publishing Co., 2002. 467 p.
- Koga K., Goto A. Genetic structures of allopatric and sympatric populations in *Pseudorasbora pumila pumila* and *Pseudorasbora parva* // Ichthyological Research. 2005. Vol. 52. No. 3. P. 243–250.
- Kondakov A.V., Bespalaya Yu.V., Vikhrev I.V., Konopleva E.S., Gofarov M.Yu., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. The Asian pond mussels rapidly colonize Russia: Successful invasions of two cryptic species to the Volga and Ob rivers // BioInvasions Records. 2020a. Vol. 9, iss. 3. P. 504–518.
- Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Bespalaya Yu.V., Gofarov M.Yu., Kabakov M.B., Tomilova A.A., Vinarski M.V., Bolotov I.N. Phylogeographic affinities, distribution and population status of the non-native Asian pond mussels *Sinanodonta lauta* and *S. woodiana* in Kazakhstan // Ecologica Montenegrina. 2020b. Vol. 27. P. 22–34.
- Konishi M., Hosoya K., Takata K. Natural hybridization between endangered and introduced species of *Pseudorasbora*, with their genetic relationships and characteristics inferred from allozyme analyses // Journal of Fish Biology. 2003. Vol. 63. No. 1. P. 213–231.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // Molecular Biology and Evolution. 2018. Vol. 35. No. 6. P. 1547–1549.
- Kvach Y., Kutsokon Y. The non-indigenous fishes in the fauna of Ukraine: a potentia ad actum // BioInvasions Records. 2017. Vol. 6. No. 3. P. 269–279.
- Lee C.E. Evolutionary genetics of the invasive species // Trends in Ecology and Evolution. 2002. Vol. 17. No. 8. P. 386–391.
- Leigh J.W., Bryant D., Nakagawa S. popART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. 2015. Vol. 6. No. 9. P. 1110–1116.
- Lessios H.A. The Great American Schism: divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2008. Vol. 39. No. 1. P. 63–91.
- Li C., Lin H.-D., Zhao J., The complete mitochondrial genome of *Pseudorasbora interrupta* and phylogeny of *Pseudorasbora* // Mitochondrial DNA, Part B. 2019. Vol. 4. No. 2. P. 3293–3294.
- Lin J., Dai L. Quaternary marine transgressions in eastern China // Journal of Palaeogeography. 2012. Vol. 1. No. 2. P. 105–125.
- Madden M.J.L., Young R.G., Brown J.W., Miller S.E., Frewin A.J., Hanner R.H. Using DNA barcoding to improve invasive pest identification at U.S. ports-of-entry // PLoS One. 2019. Vol. 14. No. 9. e0222291.
- Makhrov A.A., Artamonova V.S., Karabanov D.P. Finding of topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) in the Brahmaputra River basin (Tibetan Plateau, China) // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. Vol. 4. No. 3. P. 174–179.

- Maruyama S., Isozaki Y., Kimura G., Terabayashi M. Paleogeographic maps of the Japanese Islands: Plate tectonic synthesis from 750 Ma to the present // *Island Arc*. 1997. Vol. 6. No. 1. P. 121–142.
- Matsuzawa Y., Senou H. *Alien Fishes of Japan*. Tokyo: Bun-ichi Co. Ltd., 2008. 157 p.
- Nakazawa Y., Bae C.J. Quaternary paleoenvironmental variation and its impact on initial human dispersals into the Japanese Archipelago // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2018. Vol. 512. No. 1. P. 145–155.
- Nei M., Kumar S. *Molecular evolution and phylogenetics*. New York: Oxford University Press, 2000. XIV+333 p.
- Nichols J.T., *The fresh-water fishes of China*. New York: American Museum of Natural History, 1943. XXXVI+322 p.
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28. No. 8. P. 1166–1167.
- Oshima M. Contributions to the study of the fresh water fishes of the island of Formosa // *Annals of the Carnegie Museum*. 1919. Vol. 12. No. 2–4. P. 169–328.
- Pseudorasbora parva* phylogeography (Электронный документ) // (<https://osf.io/xhcq7/>). Accessed on 27.09.2020.
- Reshetnikov A.N. Spatio-temporal dynamics of the expansion of rotan *Perccottus glenii* from West-Ukrainian centre of distribution and consequences for European freshwater ecosystems // *Aquatic Invasions*. 2013. Vol. 8. No. 2. P. 193–206.
- Roman J., Darling J.A. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. No. 9. P. 454–464.
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sanchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sanchez-Gracia A. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // *Molecular biology and evolution*. 2017. Vol. 34. No. 12. P. 3299–3302.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Brown J.H., Bruno J.F., Dawson M.N., Gaines S.D., Grosberg R.K., Hastings A., Holt R.D., Mayfield M.M., O'Connor M.I., Rice W.R. Ecological and evolutionary insights from species invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. No. 9. P. 465–471.
- Simon A., Britton R., Gozlan R., Oosterhout C., Volckaert F.A.M., Hanfling B. Invasive cyprinid fish in Europe originate from the single introduction of an admixed source population followed by a complex pattern of spread // *PloS One*. 2011. Vol. 6. No. 6. e18560.
- Simon A., Gozlan R.E., Britton R., J., Oosterhout C., Hanfling B. Human induced stepping-stone colonisation of an admixed founder population: the spread of topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) in Europe // *Aquatic Sciences*. 2015. Vol. 77. No. 1. P. 17–25.
- Snyder M.R., Stepien, C.A. Genetic patterns across an invasion's history: a test of change versus stasis for the Eurasian round goby in North America // *Molecular Ecology*. 2017. Vol. 26. No. 4. P. 1075–1090.
- Stolyarova A.V., Bazykin G.A., Neretina T.V., Kondrashov A.S. Bursts of amino acid replacements in protein evolution // *R. Soc. open sci.* 2019. Vol. 6: 181095.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. Vol. 123. No. 3. P. 585–595.
- Templeton A.R. Statistical hypothesis testing in intraspecific phylogeography: Nested clade phylogeographical analysis vs. approximate Bayesian computation // *Molecular Ecology*. 2009a. Vol. 18. No. 2. P. 319–331.
- Templeton A.R. Why does a method that fails continue to be used? The answer // *Evolution*. 2009b. Vol. 63. No. 4. P. 807–812.
- Ward R.D., Hanner R., Hebert P.D.N. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL // *Journal of Fish Biology*. 2009. Vol. 74. No. 2. P. 329–356.
- Ward R.D., Holmes B.H. An analysis of nucleotide and amino acid variability in the barcode region of cytochrome *c* oxidase I (*coxI*) in fishes // *Molecular Ecology Notes*. 2007. Vol. 7. P. 899–907.
- Watterson G.A. On the number of segregating sites in genetical models without recombination // *Theoretical Population Biology*. 1975. Vol. 7. No. 2. P. 256–276.
- Wildekamp R.H., Van Neer W., Kucuk F., Unlusayi M. First record of the eastern Asiatic gobionid fish *Pseudorasbora parva* from the Asiatic part of Turkey // *Journal of Fish Biology*. 1997. Vol. 51. No. 4. P. 858–861.
- Williford D., Deyoung R.W., Honeycutt R.L., Brennan L.A., Hernandez F. Phylogeography of the bobwhite (*Colinus*) quails // *Wildlife Monographs*. 2016. Vol. 193. No. 1. P. 1–49.
- Xiao Z., Lan Z.-H., Chen X.-L. A new species of the genus *Pseudorasbora* from Guangdong Province, China (Cypriniformes, Cyprinidae) // *Acta Zootaxonomica Sinica*. 2007. Vol. 32. No. 4. P. 977–980.
- Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu M.E. The non-cosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: Insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) (Crustacea, Onychopoda) // *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18. No. 24. P. 5161–5179.
- Yang J., He S., Freyhof J., Witte K., Liu H. The phylogenetic relationships of the Gobioninae (Teleostei: Cyprinidae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences // *Hydrobiologia*. 2006. Vol. 553. No. 1. P. 255–266.
- Young C.C., Tchang T.L. Fossil fishes from the Shanwang series of Shantung // *Bulletin of the Geological Society of China*. 1936. Vol. 15. No. 2. P. 197–205.
- Zhao J., Xu D., Zhao K., Diogo R., Yang J., Peng Z. The origin and divergence of Gobioninae fishes (Teleostei: Cyprinidae) based on complete mitochondrial genome sequences // *Journal of Applied Ichthyology*. 2016. Vol. 32. No. 1. P. 32–39.
- Zhu W., Zhong K., Fu X., Chen C., Zhang M., Gao S. The formation and evolution of the East China Sea Shelf Basin: a new view // *Earth-Science Reviews*. 2019. Vol. 190. No. 1. P. 89–111.

“JOURNEY TO THE WEST”: THREE PHYLOGENETIC LINEAGES CONTRIBUTED TO THE INVASION OF STONE MOROKO, *PSEUDORASBORA PARVA* (ACTINOPTERYGII: CYPRINIDAE)

© 2020 Karabanov D.P.^{a,*}, Kodukhova Yu.V.^{a,**}, Pashkov A.N.^{b,***},
Reshetnikov A.N.^{c,****}, Makhrov A.A.^{c,*****}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,
Borok Yaroslavl Region 152742, Russia;

^b Krasnodar Department of the Azov-Black Sea Branch of the VNIRO (AzNIIRKh), Krasnodar 350000, Russia;

^c Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Russia;

e-mail: *dk@ibiw.ru; **jukod@ibiw.ru; ***apashkov@mail.ru; ****anreshetnikov@yandex.ru;
*****makhrov12@mail.ru

The stone moroko (or topmouth gudgeon), *Pseudorasbora parva*, is one of the most successful invasive species in the fresh waters of Europe and some regions of Asia. We analyzed the diversity of the mitochondrial *COI* gene in the genus *Pseudorasbora* and, especially, in populations of *P. parva* from its native range (the Far East) and areas of recent dispersal. Four phylogenetic lineages of stone moroko were identified within its native range, and three of them contributed to the dispersal within more western regions of Eurasia. One of these lineages was initially distributed in the north of China and the Far East of Russia, the second one was in southern China, the third one was in the Korean Peninsula and, probably, in the adjacent regions of China. Geographical distribution of *COI* lineages suggests three donor regions of stone moroko invasions into more western regions of Eurasia: the basin of the Yangtze River, the northern (Russian) part of the Amur River basin, and the Sungari River basin (right tributary of the Amur in the territory of China).

Key words: biological invasions, phylogeography, “molecular clock”, fish, topmouth gudgeon.