

ВСТРЕЧНАЯ ИНВАЗИЯ ДЕВЯТИИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*PUNGITIUS PUNGITIUS*) И МАЛОЙ ЮЖНОЙ КОЛЮШКИ (*PUNGITIUS PLATYGASTER*) (GASTEROSTEIDAE) В ВОДОЁМАХ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

© 2025 Артамонова В.С.¹, Гайдученко Е.С.², Кулиш А.В.^{3,4}, Медведев Д.А.¹, Охременко Ю.И.², Петровский А.Б.¹, Решетников А.Н.¹, Семенов Д.Ю.⁵, Спицын В.М.⁶, Махров А.А.^{1*}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Москва, Россия, e-mail: valar99@mail.ru, medvedeva_tmb@mail.ru, meph@bk.ru, anreshetnikov@yandex.ru, makhrov12@mail.ru

² Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», 220072, г. Минск, Беларусь, e-mail: gajduchenko@tut.by, okhremenko.yulia@yandex.by

³ Керченский государственный морской технологический университет, 298309, г. Керчь, Республика Крым, Россия, e-mail: andreykulish1972@mail.ru

⁴ Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, 298188, Курортное, Феодосия, Республика Крым, Россия

⁵ Ульяновский государственный университет, 432017, г. Ульяновск, Россия, e-mail: perchsdj@list.ru

⁶ ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврова УрО РАН (ФИЦКИА УрО РАН), 163020, г. Архангельск, Россия, e-mail: spitsyn.v.m.91993@yandex.ru

*автор для переписки

Поступила в редакцию 16.05.2025. После доработки 21.07.2025. Принята к публикации 15.08.2025

С помощью анализа нуклеотидного разнообразия митохондриального гена *COI* показано, что девятииглая колюшка вселилась в бассейн Днепра из бассейна Балтийского моря, а в бассейн Волги – из этого же бассейна (Балтийского моря) или, что менее вероятно, – из бассейна Белого моря. Видимо, эти вселения произошли недавно по каналам, построенным в конце XVIII – начале XIX века. Анализ литературы показывает, что в бассейнах рек Волги и Днепра в настоящее время широко распространены как девятииглая колюшка, так и близкородственный вид – малая южная колюшка, расселившаяся с юга. В обоих бассейнах ареалы этих двух видов рыб теперь перекрываются, и в этих регионах вероятно возникновение гибридных зон.

Ключевые слова: рыбы, расселение, чужеродные виды, гибридизация, Чёрное море, Каспийское море.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-011-025

Введение

Представители семейства колюшковые (Gasterosteidae Pietsch, 1978) – небольшие рыбки, широко распространённые и достигающие во многих водоёмах высокой численности [монографии: Зюганов, 1991; Bell, Foster, 1994; Раерке, 1996]. Благодаря быстрому образованию морфологически и генетически отличающихся экологических форм, трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) стала эволюционной «супер-моделью» [обзоры: Braithwaite, Odling-Smee, 1999; Gibson, 2005; Hendry et al., 2009; Reid

et al., 2021; Aguirre et al., 2022; Махров и др., 2025], а благодаря способности к резкому подъёму численности она может служить также экологической моделью, в том числе для анализа инвазий [Лайус и др., 2020; Makhrov et al., 2025]. Девятииглая колюшка (*Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758)) – зарождающаяся эволюционная модель [Merilä, 2013; Недолужко и др., 2025] и, как мы полагаем, перспективный объект экологических исследований, в том числе изучения процессов расселения.

Девятииглая колюшка занимает огромный ареал в северных районах Евразии и Север-

ной Америки. В Европе распространена от бассейна р. Луара до р. Печора, включая бассейны Белого и Балтийского морей. Встречается в бассейне р. Рона [обзоры: Андрияшев, 1954; Зюганов, 1991; Раерке, 2002b]. Известно, что девятииглая колюшка широко распространилась в Понто-Каспийском бассейне во второй половине XX века после строительства многочисленных водохранилищ на Волге и Днепре. «Однако, современная численность популяций и пути проникновения колюшек в эти водохранилища требуют тщательного изучения и специального исследования» (“However, the current status of populations and the ways of penetration of sticklebacks into these reservoirs require careful verification and a separate study”) [Karabanov et al., 2018, p. 74].

Решение этих проблем затрудняется тем, что в Понто-Каспийском бассейне обитает родственный нативный вид – малая южная колюшка, *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) [обзор: Раерке, 2002a]. В первой половине XX века этот вид был распространён только в низовьях рек, в частности обитал от устья Днепра до города Днепропетровск [Белинг, 1935], а в Волге встречался только вблизи устья [Кесслер, 1870]. Но теперь особи этого вида активно расселяются вверх по этим рекам [обзоры: Полищук, 1977; Жукинский и др., 2007; Слынько и др., 2010; Слынько, Терещенко, 2014; Семенченко и др., 2022].

Поскольку виды рода *Pungitius* d’Annone, 1760 сходны морфологически, есть сложности в определении, какой вид встречается в той или иной водной системе. Например, для притоков среднего течения р. Днепр (рек Рось, Супой, Сула) М.А. Полтавчук [1976] указывает *P. pungitius*. Однако в сводке Ю.В. Мовчана [1988] указано, что в этих реках обитает *P. platygaster*. К сожалению, генетические исследования, которые могли бы прояснить видовой статус и пути происхождения популяций колюшек Волги и Днепра, пока охватывают в основном нативные популяции представителей рода *Pungitius* Понто-Каспийского бассейна [Denys et al., 2018; Esmaeili et al., 2023; Gabrielczak et al., 2025].

Целью настоящей работы стал генетический анализ популяций обоих видов *Pungitius* Понто-Каспийского бассейна, включая попу-

ляции бассейнов рек Волги и Днепра, а также обзор современного распространения этих видов в этих бассейнах.

Материал и методика

Сбор и анализ материала. Рыб отлавливали с помощью разноразмерных мерёж и сачков. Информация о локалитетах сбора проб и количестве проанализированных образцов представлена на рис. 1 и в табл. 1. Пойманную рыбу целиком фиксировали в 96%-м этаноле (объём этанола не менее чем в 5 раз превышал объём рыбы), на следующий день производили замену спирта.

Выделение ДНК и амплификация частичной последовательности митохондриального гена COI. ДНК выделяли из фрагмента мышечной ткани фиксированных рыб с помощью коммерческого набора реактивов «ДНК-Экстран-2» (ООО «Синтол», Москва) в соответствии с рекомендациями фирмы-изготовителя.

ПЦР-продукт, содержащий частичную последовательность митохондриального гена *COI* (*COX1*, *MT-COI*), получали с использованием праймеров, специфичных для представителей рода *Pungitius*: *COI-Pung F*: 5'-tcaaccaatcacaagaatcggcac-3' и *COI-Pung R*: 5'-taaacctcagggtggccaagaatca-3'. Амплификацию проводили в 20 мкл однократного буфера для амплификации, поставляемого в комплекте с Taq ДНК полимеразой (компания «Сибэнзим», Россия). Смесь содержала также 2 mM MgCl₂, 200–300 нг тотальной клеточной ДНК, по 200 нмоль каждого из четырёх дезоксирибонуклеотидов, по 10 пмоль прямого и обратного праймеров и 0,7–0,8 ед. Taq ДНК полимеразы. Программа амплификации включала этап первоначальной денатурации ДНК – +95°, 4 мин, 31 цикл амплификации фрагмента ДНК – +95°, 30 с, +54°, 30 с, +72°, 45 с, а также этап конечной элонгации цепи – +72°, 5 мин.

Секвенирование ПЦР-продукта. Полученный ПЦР-продукт пересаждали в мягких условиях, добавляя к пробе ацетат аммония до конечной концентрации 0,125 M и этанол до 70%. Смесь оставляли на 20 мин при комнатной температуре, а затем центрифугировали 20 мин при 13 000 об/мин (центри-

фуга Eppendorf 5415 R). Осадок промывали 70%-м охлаждённым этанолом, высушивали, перерастворяли в деионизованной воде и определяли концентрацию ДНК в растворе с использованием спектрофотометра нано EzDrop 1000. В реакцию секвенирования брали около 30 нг ПЦР-продукта и 8 пмоль соответствующего праймера. Каждый образец секвенировали дважды – как с прямого, так и с обратного праймера. Реакцию проводили с использованием набора реагентов для циклического секвенирования по Сэнгеру NovaDye Terminator Cycle Sequencing Kit (v3.1) («ДжинКвест», Россия) с последующим анализом продуктов на секвенаторе ABI

PRISM 3500xL Applied Biosystems Межинститутского центра коллективного пользования «Геном» ИМБ РАН.

Анализ результатов секвенирования и построение сети гаплотипов для частичных последовательностей COI мтДНК. Результаты секвенирования анализировали с использованием специализированного редактора BioEdit v. 7.2.5 [Hall, 1999]. Для перевода нуклеотидных последовательностей в аминокислотные использовали опцию “Translate in selected frame (permanent)” с применением генетического кода митохондрий. Для построения сети гаплотипов частичных последовательностей COI мтДНК использовали

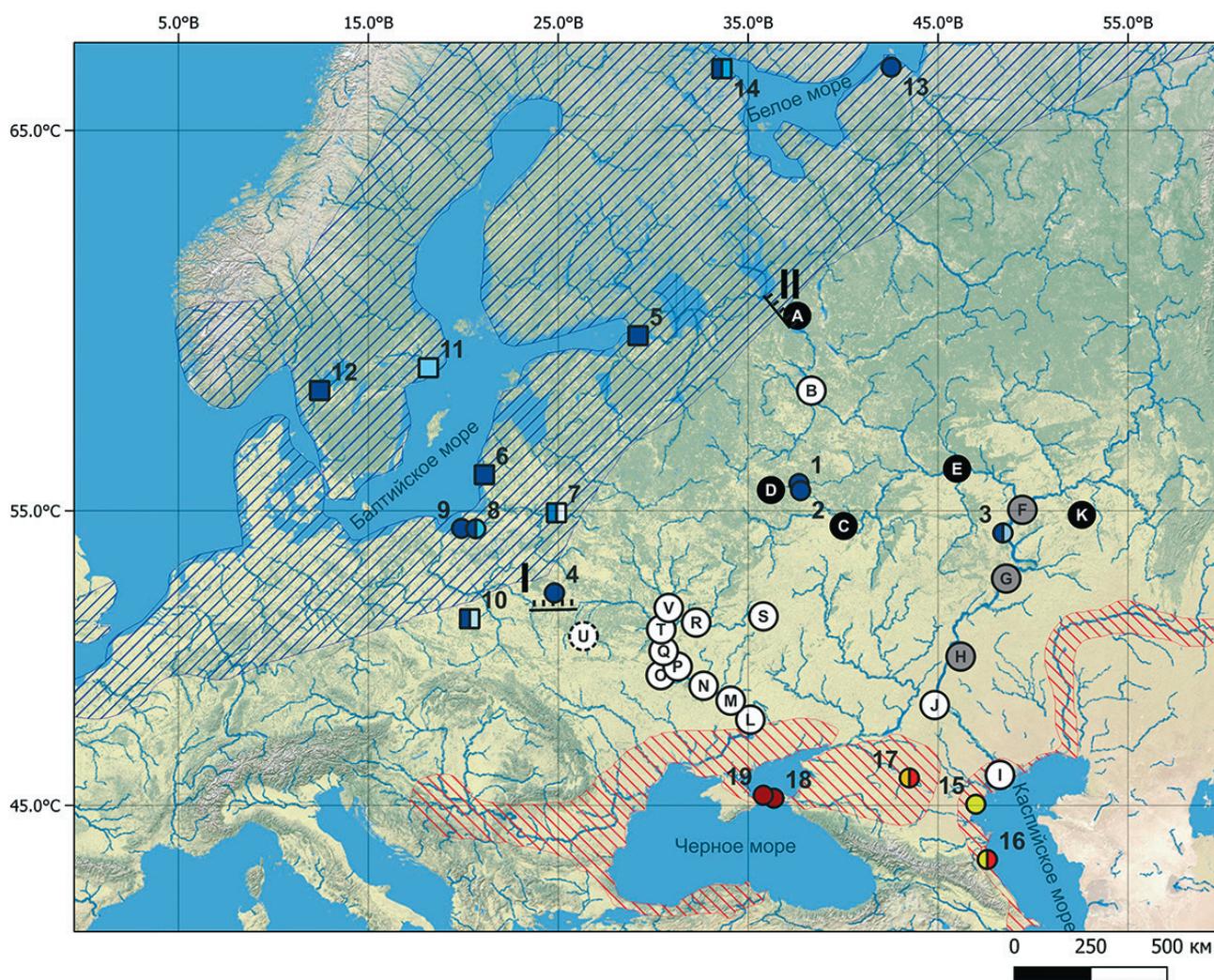


Рис. 1. Нативный ареал *Pungitius pungitius* (выделен синей штриховкой) и *P. platygaster* (выделен красной штриховкой) с указанием нумерации мест сбора материала в соответствии с табл. 1: места сбора нашего материала обозначены кружками без букв; места сбора проб из NCBI GenBank – квадратами, окраска их соответствует обнаруженным в выборках гаплотипам (см. табл. 1); красным цветом обозначен гаплотип S1, оранжевым – S2, жёлтым – S3; вишнёвым – S4, синим – N1, голубым – остальные гаплотипы; кружками с буквами обозначены недавно заселённые водоёмы (табл. 2–4), кружками чёрными – места находок *P. pungitius*, белыми – места находок *P. platygaster*, серыми – места недавних находок обоих видов; белым кружком с пунктиром обозначена р. Горынь, где видовая принадлежность колюшки не совсем ясна; I – Днепровско-Бугский канал; II – Мариинский канал.

Таблица 1. Изученные популяции рыб *Rungtius ringtius* и *P. platygaster* и обнаруженные в них варианты последовательности COI мтДНК

Вид	Регион	Популяция	Координаты	Номер на карте	Гаплотип	Номер GenBank	Число особей	Ссылка
<i>P. ringtius</i>	Бассейн Волги	Москва, национальный парк «Лосиный остров», старица р. Яуза	55.818650 N, 37.680105 E	1	N1	PV422847	3	Собственные данные
				2	N1	PV422848	2	Собственные данные
				3	N1 N3	PV422849 PV444648	1 3	Собственные данные Собственные данные
	Бассейн Днепра	Беларусь, р. Ясельда (бассейн Припяти)	52.420481 N, 24.801272 E	4	N1	PV444649	4	Собственные данные
				5	N1	MF123520	1	Denys et al., 2018
	Бассейн Балтийского моря	Латвия	56.0807 N, 21.1135 E	6	N1	MF123525, MF123518, MF123481, MF125459	4	Denys et al., 2018
				7	N4 N8	MF123515 MF123549	1 1	Denys et al., 2018 Denys et al., 2018
		Калининградская область, бассейн р. Майская	54.445251 N, 20.660200 E	8	N1 N2	PV444430 PV444431	1 2	Собственные данные Собственные данные
				9	N1	PV444650	1	Собственные данные
		Польша, р. Висла	51.5746 N, 20.3389 E	10	N1 N5	MF 123544 MF123498	1 1	Denys et al., 2018 Denys et al., 2018
				11	N7	KJ128594	1	Ericson et al., 2020
		Швеция	58.4922 N, 12.4369 E	12	N1	KJ128593	1	Ericson et al., 2020
				13	N1	PV444651	2	Собственные данные
		Бассейн Белого моря	Республика Карелия, оз. Кривое	66.3477 N, 33.6167 E	14	N1 N6	MF123490.1 MF123467	1 1

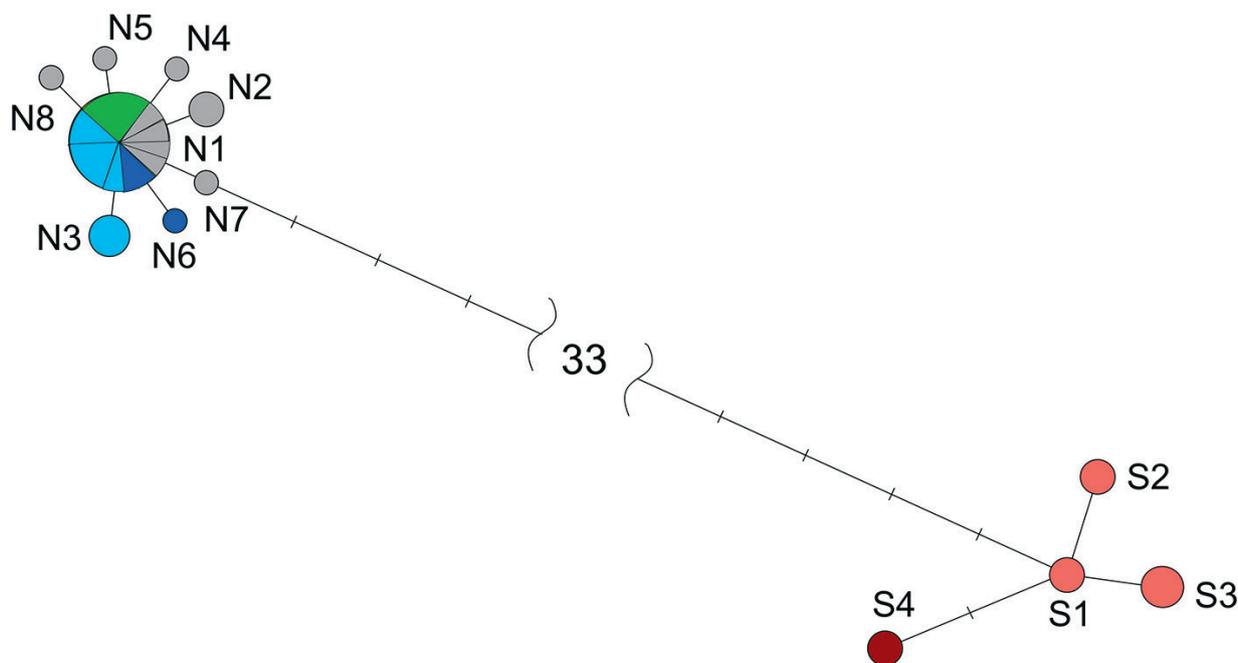


Рис. 2. Медианная сеть, включающая изученные гаплотипы колюшек рода *Pungitius*: голубым цветом обозначены гаплотипы, обнаруженные в бассейне Волги; тёмно-синим – в бассейне Белого моря; серым – в бассейне Балтийского моря; зелёным – в бассейне Днепра; розовым – в бассейне Каспийского моря и в Маныче; тёмно-красным – в Крыму.

Таблица 2. Находки девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) в бассейне Волги

Регион	Водоём	Обозначение на рис. 1	Первое обнаружение (год)	Ссылка
Вологодская область	р. Кема (бассейн оз. Белое)	(А)	?	Яковлев и др., 2001
Рязанская область	р. Ока	(С)	1968–1969	Бабушкин, 1990; Иванчев, Иванчева, 2010
Москва и Московская область	р. Москва и притоки	(D)	1970-е	Ziuganov, Gomeluk, 1985, p. 242; Цепкин, Соколов, 1987, 1998; Фокина, Касумян, 2003; Михайлова, Касумян, 2015
Чувашская Республика, Нижегородская область	Чебоксарское водохранилище и притоки	(E)	2003	Морева, Клевакин, 2022, и ссылки в этой работе
Ульяновская и Самарская области	Куйбышевское водохранилище и притоки	(F)	1995	Назаренко, Арефьев, 1997; Евланов и др., 1998; Абрамов и др., 2002; Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе; Зусмановский и др., 2008; Семенов, 2010; Шакирова, Северов, 2014
Самарская область	Притоки Саратовского водохранилища	(G)	1993	Варлаков, 1992; Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе
г. Саратов	Бассейн Волгоградского водохранилища	(H)	?	Завьялов и др., 2007
Республика Татарстан	Бассейн р. Кама	(K)	2008	Аськеев и др., 2010

В бассейне Днепра этот вид встречается значительно реже. В 1905 году одна особь поймана вблизи деревни Видибор, в бассейне Припяти, на современной территории Беларуси [Грацианов, 1907]. Длительное время этот вид в бассейне Днепра не отмечался, но в 1985 году девятииглая колюшка обнаружена в р. Ясельда (бассейн Припяти) и с тех пор была отмечена в нескольких других притоках Припяти на территории Беларуси [Ризевский, 2017]. В водоёмах Украины этот вид обнаружен совсем недавно, в 2020–2023 годах, в двух небольших притоках Днепра в окрестностях Киева [Gabrielczak et al., 2025]. В р. Днепр в пределах Российской Федерации (в Смоленской области) не выявлено никаких видов колюшек [Быков, 2017].

Распространение *Pungitius platygaster* в бассейнах Днепра и Волги. Сведения о поимках малой южной колюшки в бассейне Волги приведены в табл. 3, в бассейне Днепра – в табл. 4, карта современного распространения вида – на рис. 1. Поскольку колюшка из р. Ясельда в бассейне Припяти генетически идентифицирована нами как *P. pungitius*, есть вероятность, что в р. Горынь, также распо-

ложенной в бассейне Припяти, тоже обитает этот вид, а не *P. platygaster*.

Обсуждение

Пути вселения девятииглой колюшки в Понто-Каспийский бассейн. Выполненный нами генетический анализ подтверждает наличие девятииглой колюшки в бассейнах Волги и Днепра. Многие чужеродные виды этих регионов, например ротан *Perccottus glenii* [Решетников, 2009] и амурский чебачок *Pseudorasbora parva* [Карабанов и др., 2020], происходят с Дальнего Востока – района нативного распространения девятииглой колюшки. Однако обнаруженные нами в популяциях девятииглой колюшки Понто-Каспийского бассейна гаплотипы идентичны или близки к гаплотипам, распространённым в популяциях этого вида бассейнов Балтики и Белого моря, относятся к Baltic subclade, по терминологии Denys et al. [2018]; в других частях нативного ареала девятииглой колюшки гаплотипы этой группы не выявлены. Это подтверждает проникновение девятииглой колюшки в бассейны Днепра и Волги с севера.

В популяциях девятииглой колюшки бассейна Понто-Каспия отмечены гаплотипы,

Таблица 3. Находки малой южной колюшки в бассейне Волги

Регион	Водоём	Обозначение на рис. 1	Первое обнаружение (год)	Ссылка
Вологодская, Ярославская, Тверская области	Рыбинское водохранилище	(В)	?	Слынько и др., 2000; Яковлев и др., 2001
Республики Чувашия, Марий Эл, Татарстан, Ульяновская и Самарская области	Куйбышевское водохранилище	(F)	2004–2012	Шакирова, Северов, 2014
			?	Слынько и др., 2000
Саратовская, Самарская и Ульяновская области	Саратовское водохранилище и притоки	(G)	2004, 2005	Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе
			?	Слынько и др., 2000
			1998	Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе
Саратовская и Волгоградская области	Волгоградское водохранилище	(H)	1998	Завьялов и др., 2007, и ссылки в этой работе; Слынько и др., 2000
Астраханская область	Волго-Ахтубинская пойма	(I)	?	Слынько и др., 2000
Астраханская область	Дельта Волги	(J)	Часть исходного ареала вида	Кесслер, 1870

Таблица 4. Находки малой южной колюшки в бассейне Днепра

Регион	Водоём	Обозначение на рис. 1	Год самой ранней поимки	Ссылка
Днепропетровская область	р. Днепр (Днепро-вское водохранилище и притоки)	(L)	Отмечена еще в начале XX в., обитает до настоящего времени	Белинг, 1935; Амброз, 1956; Христов, Кочет, 2008; Мовчан, Романь, 2014;
Днепропетровская, Полтавская, Кировоградская области	Каменское, или Днепродзержинское, водохранилище и притоки	(M)	1953–1959	Беляев и др., 1965; Щербак, 1989; Мовчан, Романь, 2014; Zymarioieva et al., 2023
Полтавская, Черкасская, Киевская области	Кременчугское водохранилище и притоки	(N)	Вторая половина XX в.	Щербак, 1989; Мовчан, Романь, 2014; Романь и др., 2017; Куцоконь и др., 2024
Черкасская, Киевская области	р. Рось	(O)	Вторая половина XX в.	Куцоконь, 2010
Черкасская, Киевская области	Каневское водохранилище и притоки	(P)	Вторая половина XX в.	Щербак, 1989; Сытник и др., 2012; Мовчан, Романь, 2014; Prychepa et al., 2021
Киевская область	Озёра на территории г. Киев	(Q)	?	Худяш и др., 2020
Черниговская область	Бассейн р. Десна	(R)	Вторая половина XX в.	Ткаченко и др., 2008; Вобленко, Шешурак, 2010; Сытник и др., 2012; Roman, 2015
Курская область (Россия)	р. Сейм в бассейне Десны	(S)	2009	Жердева и др., 2013; Быков, 2020
Киевская, Черниговская области	Киевское водохранилище	(T)	Вторая половина XX в.	Щербак, 1989
Ровенская область	р. Горынь (бассейн Припяти)	(U)	?	Гроховська и др., 2012
Гомельская область (Беларусь)	Основное русло Днепра	(V)	2007–2008	Ризевский и др., 2009

которые не выявлены в популяциях бассейнов Балтийского и Белого морей. Этот факт позволил высказать предположение о естественном происхождении популяций девятиглай колюшки бассейна Днепра [Gabrielczak et al., 2025]. Однако, по нашему мнению, гаплотипы, известные сейчас только в популяциях бассейна Понто-Каспия, могут присутствовать и в популяциях бассейна Балтийского моря, но не обнаружены из-за недостаточной изученности генетического разнообразия девятиглай колюшки бассейна Балтики.

Точно определить пути вселения на имеющемся у нас ограниченном материале затруднительно, но, поскольку у девятиглай колюшки бассейна Днепра обнаружен гаплотип N1, более вероятно ее происхождение от по-

пуляции бассейна Вислы, где этот гаплотип найден, чем от популяции Немана, где этот гаплотип не обнаружен. Реки Западный Буг (бассейн Вислы) и Припять (бассейн Днепра) соединены Днепро-Бугским каналом, функционирующим с перерывами с 1783 года [Малыхина, 2010]. Этот канал является частью так называемого Центрально-Европейского инвазионного коридора, по которому предполагается трансбассейновое самораспространение чужеродных гидробионтов [Vij de Vaate et al., 2002].

Важно отметить, что девятиглая колюшка не была отмечена в верхней части бассейна р. Волга в ходе ихтиологических исследований, проводившихся в XIX веке [Озерецковский, 1817; Кесслер, 1870; Варпа-

ховский, 1886], а также в первой половине и в середине XX века [Дрягин, 1933; Пермитин, 1964 и многие другие]. В то же время было высказано мнение, что это нативный вид, ранее не обнаруженный ихтиологами из-за малых размеров и обитания в малых водоёмах [обзор: Морева, Клевакин, 2022]. Это мнение послужило основанием для включения девятииглой колюшки в Красные книги некоторых регионов [Новиков, 2008]. С этой точкой зрения совпадают взгляды, изложенные в статье Е.А. Цепкина и Л.И. Соколова [1998, с. 37]: «В последние годы необычайно быстро стала распространяться по всей Москве-реке девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*, прежде обитавшая лишь в небольших заболоченных озерах, расположенных в самых верховьях реки и непосредственно с ней не соединявшихся».

Однако есть прямое указание на недавнее вселение девятииглой колюшки в бассейн Волги: «В 1970-х гг. *P. pungitius* была случайно вселена в верхнюю часть бассейна Волги (Московская область, река Сходня)» (“In the 1970’s *P. pungitius* was accidentally introduced to the upper Volga basin (Moscow region, the Skhodnya River)” [Ziuganov, Gomeluk, 1985, p. 242]. В то же время Г.М. Бабушкин [1990, с. 92] пишет, что девятииглая колюшка появилась в пойме Оки (на территории Рязанской области) уже в 1968–1969 годах, т.е. вселение в р. Сходня было, видимо, не единственным.

Высоковероятно вселение девятииглой колюшки в Белое озеро в верхней части бассейна Волги из Онежского озера, относящегося к бассейну Балтики, по Мариинскому каналу, который построен в начале XIX века [Истомина, 1982]. Этот канал соединяет р. Вытегра (приток Онежского озера) и р. Ковжа (приток Волги), являясь «водным путём» между бассейнами Балтийского и Каспийского морей. В Вытегорском водохранилище, через которое проходит канал, девятииглая колюшка обитает [Коновалов и др., 2015].

Видимо, девятииглая колюшка вселялась в бассейн р. Волга в разное время и разными способами, вселение шло с севера. В то же время большинство других видов рыб, а также водных беспозвоночных, пересекавших водораздел Понто-Каспийского бассейна с

бассейнами Балтики и Белого моря, расселялись в противоположном направлении, с юга на север [Bij de Vaate et al., 2002; Слынько и др., 2010; Махров и др., 2020; Copilaş-Ciocianu et al., 2023]. Одно из немногих исключений – родственный вид, трехиглая колюшка, вселившаяся в бассейны Волги и Днепра из бассейна Балтийского моря [Bardukov et al., 2025]. Вселение и широкое расселение девятииглой колюшки в Понто-Каспийском бассейне показывает, что этот вид весьма экологически пластичен, что, к примеру, обуславливает его широкое распространение в Арктике [Андрияшев, 1954; Зюганов, 1991]. Можно предположить, что девятииглая колюшка имеет южное происхождение и относительно недавно вселилась в Арктику – как это ранее показано для трехиглой колюшки (Artamonova et al., 2022).

Расселение малой южной колюшки по северной части Понто-Каспийского бассейна и возможность гибридизации с девятииглой колюшкой в этом регионе. Вид *P. platygaster* исходно населял прибрежные районы Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей и низовья впадающих в них рек, в том числе Днепра и Волги. Этот вид был отмечен также в бассейне Дуная в районе Белграда и в р. Урал вверх до Магнитогорска и Оренбурга [Раерке, 2002а]. В последние годы отмечено сокращение ареала малой южной колюшки как в бассейне Дуная [Stefanov, Trichkova, 2011], так и в бассейне Урала [Корляков, 2019].

Однако расширение распространения вида отмечено в бассейнах многих других рек Понто-Каспийского бассейна – в бассейне Кубани [Абрамчук и др., 2018], Дона [Денщик, Самчук, 1990; Слынько, Тютин, 2009], Южного Буга [Мовчан и др., 2002], Днестра и Прута [Булат и др., 2019], в водоёмах Крыма [Мовчан, 2011; Карпова, 2016], в искусственных водных системах Северного Кавказа [Козлов, Киреева, 2007] и, как показано выше, в бассейне Волги и Днепра.

Перекрытие ареалов малой южной колюшки и девятииглой колюшек в бассейне Волги может привести к их гибридизации. Экспериментально получены три поколения фертильных гибридов и возвратные гибри-

ды этих видов [Ziuganov, Gomeluk, 1985], т.е. весьма вероятно образование обширных гибридных зон колюшек рода *Pungitius* в бассейнах Волги и Днепра.

Успешная гибридизация девятииглой и малой южной колюшек – необычное явление и заслуживает специального исследования, поскольку эти два вида дивергировали очень давно и должны были иметь существенную репродуктивную изоляцию. Ископаемые находки колюшек рода *Pungitius*, датированные миоценом, известны как в бассейнах современных Чёрного и Каспийского морей [Schwarzhan, 2017], так и в бассейне Северного Ледовитого океана, в Западной Сибири [Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1964], т.е. колюшки этих бассейнов полностью или частично были географически изолированы многие миллионы лет и теоретически должны были накопить генетические различия, достаточные для возникновения постзиготической репродуктивной изоляции.

Заключение

Таким образом, два вида колюшек рода *Pungitius* активно расселяются по Понто-Каспийскому бассейну. Расселение аборигенного вида, малой южной колюшки, достаточно легко объяснимо как проявление хорошо известной тенденции расширения ареалов понто-каспийских видов. Успешное расселение по бассейнам рек Днепр и Волга девятииглой колюшки, исходный ареал которой находится на севере Евразии и Северной Америки, скорее всего, объясняется южным происхождением предков этого вида.

Благодарности

Авторы искренне благодарны Д.П. Карбанову и О.Л. Макаровой за сбор проб на побережье Каспийского моря. Авторы глубоко признательны В.В. Зюганову, В.П. Иванчеву и Н.-Ж. Раерке за подаренные книги, которые были очень полезны при подготовке статьи.

Финансирование работы

Исследования на территории г. Москва поддержаны грантом Департамента природопользования и охраны окружающей среды

города Москвы (проект № 2-СГ/24), исследования в бассейне Северного Ледовитого океана – ФНИР № 125022002728-9, в Крыму – темой государственного задания Карадагской научной станции – природного заповедника РАН – филиала ИнБЮМ РАН «Изучение фундаментальных характеристик морских гидробионтов, обеспечивающих их функционирование в экосистемах и служащих основой их рационального использования и сохранения» (проект № 124030100100-0), в Калмыкии – государственной темой «Водные сообщества: биоразнообразие, инвазии, структура и сохранение», № 1022061400194-8-1.6.19, на территории Беларуси исследования выполнены в рамках темы ГПНИ № 70 «Генетический полиморфизм и биоресурсная разнокачественность популяций основных промысловых видов рыб Беларуси 2021–2023 гг.».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Протокол исследования был одобрен комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (заключение № 103 от 12.09.2024).

Вклад авторов

А.В.С., Г.Е.С., М.Д.А., К.А.В., О.Ю.И. – сбор материала и проведение генетического анализа; П.А.Б., Р.А.Н., С.Д.Ю., С.В.М. – сбор материала и анализ литературы, М.А.А. – планирование работы.

Литература

- Абрамов К.В., Алеев Ф.Т., Михеев В.А., Назаренко В.А. О рыбах-вселенцах в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах // Природа Симбирского Поволжья. Вып. 3. / ред. О.Е. Бородина. Ульяновск: Ульяновский областной краеведческий музей, 2002. С. 187–191.
- Абрамчук А.В., Пашинова Н.Г., Москул Г.А. Биоразнообразие ихтиофауны Закубанских рек (бассейн реки Кубань) // Рыбное хозяйство. 2018. № 5. С. 64–67.
- Амброс А.И. Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепро-ско-Бугского лимана. Киев: Изд-во АН УССР, 1956. 408 с.
- Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.

- Аськеев О.В., Аськеев И.В., Ананин А.Н., Тишин Д.В. Обнаружение девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) в бассейне р. Камы (г. Нижнекамск, Республика Татарстан) // Поволжский экологический журнал. 2010. № 1. С. 103–106.
- Бабушкин Г.М. Рыбы // Животный мир Рязанской области. Рязань: Рязан. пед. ин-т, 1990. 125 с.
- Беляев Л.Д., Галинский В.Л., Никитин В.Ф., Левин Е.Б. Молодь рыб Днепродзержинского водохранилища и условия ее питания // Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны Европейской части СССР: мат. Зоол. совещ. Кишинев: Б.и., 1965. С. 154–160.
- Белинг Д.О. Днепр и его рыбные богатства (на украинском языке). Киев: Изд-во Всеукраинской академии наук, 1935. 164 с.
- Булат Д.Е., Булат Д.Е., Тодераш И.К., Усатый М.А., Зубкова Е.И., Унгуряну Л.Н., Фулга Н.И., Крепис О.И., Шаптефрац Н.Г. Чужеродные виды рыб Республики Молдова // Евразийский союз ученых (ЕСУ). 2019. Т. 7, № 64. С. 9–18.
- Быков А.Д. Рыбное население р. Сейм в границах Курской области // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2020. № 6. С. 4–14.
- Быков А.Д., Митенков Ю.А., Меньшиков С.И., Соловьёв И.Н. Современное состояние ихтиофауны реки Днепр в границах Смоленской области // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18, № 1. С. 65–76.
- Варлаков А.Д. Девятииглая колюшка – новый вид ихтиофауны Самарской области // Самарская лука. Бюлл. 1992. № 3-92. С. 194–195.
- Варпаховский Н. Очерк ихтиологической фауны Казанской губернии. СПб.: Тип. Императорской академии наук, 1886. 70 с.
- Вобленко А.С., Шешурак П.Н. Позвоночные животные гидрологического заказника «Озеро Трубин» и его ближайших окрестностей (Черниговская область, Украина) // Экосистемы болот и озёр Белорусского Поозерья и сопредельных территорий: современное состояние, проблемы использования и охраны: мат. Международной научной конференции, Витебск, 16–17 декабря 2010 г. / ред. В.Я. Кузьменко. Витебск: ВГУ им. П.М. Машерова, 2010. С. 139–141.
- Грацианов В.И. Заметка о коллекции рыб Минской экспедиции // Труды студенческого кружка для исследования русской природы, состоящего при Московском Императорском университете. 1907. Кн. 3. С. 147–151.
- Гроховська Ю.Р., Воловик Г.П., Кононцев С.В., Мошинский В.С., Мандигра М.С., Мосницький В.О. Кадастр ихтиофауны Ровенской области (на украинском языке). Ровно: Дока центр, 2012. 200 с.
- Денщик В.А., Самчук Н.Д. Находки многоиглой колюшки южной *Pungitius platygaster platygaster* (Kessler) – в бассейне Северского Донца // Вестник зоологии (Vestnik zoologii). 1990. № 6. С. 39.
- Дрягин П.А. О рыбных ресурсах Белого озера // Известия ГосНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 40–65.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Жердева С.В., Чернышев А.А., Дмитриева Е.Л., Ситкова О.В. Исследование малоизученных видов рыб Курской области (*Alburnoides bipunctatus bipunctatus* (Bloch, 1782), *Alburnoides bipunctatus rossicus* Berg, 1924, *Leuciscus danilewskii* Kessler, 1877, *Pungitius platygaster* Kessler, 1859) // Учёные записки: электронный научный журнал Курского государственного университета. 2013. № 4 (28).
- Жукинский В.Н., Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщение 2. Лучепёрые рыбы // Гидробиол. журн. 2007. Т. 43, № 4. С. 3–24.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В., Шашуловский В.А., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Малинина Ю.А., Ермолин В.П., Якушев Н.Н., Мосолова Е.Ю. Рыбы севера Нижнего Поволжья: в 3 кн. Кн. 1: Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратовского университета, 2007. 208 с.
- Зусмановский Г.С., Бородин О.В., Абрамов К.В. Колюшка девятииглая // Красная книга Ульяновской области / ред. Е.А. Артемьева. Ульяновск: Артишок, 2008. С. 374–375.
- Зюганов В.В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука, 1991. 261 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. Рязань: Голос губернии, 2010. 292 с.
- Истомина Э.Г. Водные пути России во второй половине XVIII – начале XIX века. М.: Наука, 1982. 277 с.
- Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В., Пашков А.Н., Решетников А.Н., Махров А.А. «Путешествие на Запад»: в инвазии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) участвуют представители трёх филогенетических линий // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 81–95. (Karabanov D.P., Kodukhova Yu.V., Pashkov A.N., Reshetnikov A.N., Makhrov A.A. “Journey to the West”: Three Phylogenetic Lineages Contributed to the Invasion of Stone Moroko, *Pseudorasbora parva* (Actinopterygii: Cyprinidae) // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12. P. 67–78.)
- Карпова Е.П. Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 47–60.
- Кесслер К.Ф. Об ихтиологической фауне реки Волги // Труды С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. 1870. Т. 1, вып. 2. С. 236–310.
- Козлов В.И., Киреева И.Ю. Сохранение биоразнообразия ихтиофауны в связи с расселением рыб при создании ирригационных систем // Рыбное хозяйство. 2007. № 1. С. 94–95.
- Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л. Распространение новых видов рыб по судоходным водным путям в водоёмах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 53–66.
- Корляков К.А. Ихтиофауна Челябинской области: ревизия 2008–2018 гг. // Экология, природопользование и ресурсы Урала. 2019. № 2. С. 4–9.

- Куцоконь Ю.К. Распространение и морфо-биологические особенности чужеродных видов рыб в бассейне р. Рось (приток р. Днепр) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 1. С. 19–29. (Kutsokon Yu.K. Distribution and Morphological and Biological Traits of Alien Fish Species in the Ros River Basin (Tributary to the Dnieper) // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. Vol. 1, No. 2. P. 106–113.)
- Куцоконь Ю.К., Шух А.Е., Романь А.М., Щербатюк М.М. Современный состав ихтиофауны реки Чугмак (бассейн Сули) (на украинском языке) // Вісник Черкаського університету. 2024. № 1. С. 72–78.
- Лайус Д.Л., Головин П.В., Зеленская А.Е., Демчук А.С., Доргам А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С., Мурзина С.А., Полякова Н.В., Рыбкина Е.В., Юрцева А.О. Трехиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме // Сибирский экологический журнал. 2020. № 2. С. 167–183. (Lajus D.L., Golovin P.V., Zelenskaia A.E., Demchuk A.S., Dorgham A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Murzina S.A., Polyakova N.V., Rybkina E.V., Yurtseva A.O. Threespine Stickleback of the White Sea: Population Characteristics and Role in the Ecosystem // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, No. 2. P. 132–145.)
- Лебедев В.Д. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопросы ихтиологии. 1959. Вып. 12. С. 28–69.
- Малыхина Л.Ю. Днепровско-Бугский канал: история строительства и перспективы культурно-туристского использования // Архитектурное наследие Прибужского региона. Сохранение и культурно-туристское использование: сб. научных трудов II Международной научно-практической конференции, Брест, Республика Беларусь, 29–30 апреля 2010 г. / ред. Н.Н. Власюк. Брест: БрГТУ, 2010. С. 149–156.
- Махров А.А., Бардуков Н.В., Артамонова В.С. Механизмы формообразования при изменении среды обитания у трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) принципиально отличаются от механизмов видообразования внутри рода *Gasterosteus* // Сибирский экологический журнал. 2025. № 2. С. 153–164. (Makhrov A.A., Bardukov N.V., Artamonova V.S. Mechanisms of Diversification during Changes in Habitat in the Three-Spine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) Are Fundamentally Different from the Mechanisms of Speciation within the Genus *Gasterosteus*) // Contemporary Problems of Ecology. 2025. Vol. 18, No. 2. P. 151–159.)
- Махров А.А., Винарский М.В., Гофаров М.Ю., Дворянкин Г.А., Новосёлов А.П., Болотов И.Н. Фаунистические обмены между бассейнами Северного Ледовитого океана и Каспия: История и современные процессы // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 10. С. 1124–1139. (Makhrov A.A., Vinarski M.V., Gofarov M.Yu., Dvoryankin G.A., Novoselov A.P., Bolotov I.N. 2021. Faunal Exchanges between the Basins of the Arctic Ocean and the Caspian Sea: Their History and Current Processes // Biology Bulletin. Vol. 48, No. 7. P. 892–906.)
- Михайлова Е.С., Касумян А.О. Вкусовые предпочтения и пищевое поведение девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* трех географически удаленных популяций // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 5. С. 541–564.
- Мовчан Ю.В. Фауна Украины: в 40 т. Т. 8: Рыбы. Вып. 3: Бьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузневые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибневые. Киев: Наукова думка, 1988. 368 с.
- Мовчан Ю.В. Рыбы Украины (на украинском языке). Киев: НАН Украины, 2011. 444 с.
- Мовчан Ю.В., Паньков А.В., Рабцевич Ю.Е. Находки новых видов рыб в среднем и верхнем течении Южного Буга (на украинском, русском и английском резюме) // Vestnik zoologii. 2002. Т. 36, № 5. С. 85–88.
- Мовчан Ю.В., Романь А.М. Современный состав ихтиофауны бассейна Среднего Днепра (фаунистический очерк) // Збірник праць Зоологічного музею. 2014. № 45. С. 25–45.
- Морева О.А., Клевакин А.А. О необходимости занесения колюшки девятииглой (*Pungitius pungitius*) в Красную книгу Нижегородской области // Редкие виды живых организмов Нижегородской области: сб. рабочих мат. Комиссии по Красной книге Нижегородской области. Вып. 5 / ред. С.В. Бакка. Нижний Новгород: Мининский университет, 2022. С. 142–148.
- Назаренко В.А., Арефьев В.Н. Ихтиофауна малых рек Ульяновской области. Ульяновск: Дом печати, 1997. 120 с.
- Недолужко А.В., Шарко Ф.С., Расторгуев С.М. Межродовая геномная интрогрессия повышает адаптивный потенциал у девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) // Acta Naturae. 2025. Т. 17, № 1. С. 110–113. (Nedoluzhko A.V., Sharko F.S., Rastorguev S.M. Intergeneric Introgression Enhances the Adaptive Potential of Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius*) // Acta Naturae. 2025. Vol. 17, No. 1. P. 110–113.)
- Новиков А.В. Рыбы реки Волга в региональных «Красных книгах»: анализ ситуации // Рыбное хозяйство. 2008. № 3. С. 78–83.
- Озерецковский Н. Путешествие на озеро Селигер. СПб.: Тип. Императорской академии наук, 1817. 192 с.
- Пермитин И.Е. Ихтиофауна реки Оки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 32. С. 208–216.
- Полищук В.В. Состав, географические особенности и генезис гидрофауны водоёмов Украины: дис. ... д-ра биол. наук. В 3 т. Киев: Институт гидробиологии АН УССР, 1977. 320 с. + Прил. (431 с.), Прил. (614 с.).
- Полтавчук М.А. О рыбном населении малых рек Лесостепи среднего Приднепровья Украинской ССР // Сб. трудов Зоологического музея. Киев. 1976. № 36. С. 43–53.
- Решетников А.Н. Современный ареал ротана *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 22–35.
- Ризевский В.К. Морфометрические параметры девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) из водоёмов бассейна Чёрного моря // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. 2017. № 4. С. 33–39.

- Ризевский В.К., Плюта М.В., Лещенко А.В., Ермолаева И.А., Новик И.В. Новые виды рыб в фауне Беларуси // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2009. Т. 53, № 3. С. 95–97.
- Романь А., Куцоконь Ю., Подобайло А. Ретроспективный анализ современного состава ихтиофауны бассейнов рек Вильшанка и Тясмин (на украинском языке) // Biol. Stud. 2017. Vol. 11, No. 2. P. 125–136.
- Семенов Д.Ю. Динамика видовой разнообразия круглоротых и рыб Куйбышевского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, № 6. С. 790–795.
- Семенченко В.П., Липинская Т.П., Бычкова Е.И., Ризевский В.К. Инвазионные процессы в водных экосистемах Беларуси. Минск: Беларуская навука, 2022. 204 с.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 74–89. (Slynko Yu.V., Dgebuadze Yu.Yu., Novitskiy R.A., Kchristov O.A. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian basin: composition, vectors, invasion routes, and rates // Russ. J. Biol. Invasions. 2011. Vol. 2, No. 1. P. 49–59.)
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Список рыбообразных и рыб бассейна р. Волга // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги / ред. В.Н. Яковлев. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 252–277.
- Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Изд-во Полиграф-Плюс, 2014. 328 с.
- Слынько Ю.В., Тютин А.В. Расширение ареала малой южной колюшки (*Pungitius platygaster* (Kessler, 1859): Gasterosteidae, Osteichthyes) в бассейне р. Дон // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 45–49.
- Сытник Ю.М., Шевченко П.Г., Новицкий Р.А., Подобайло А.В., Салий С.М. Видовой состав ихтиофауны верхнего участка Каневского водохранилища и устьевой акватории р. Десна (на украинском, русское резюме) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2012. Вип. 20, т. 2. С. 80–88. (Sytnik Y.M., Shevchenko P.G., Novitskiy R.A., Podobaylo A.V., Salyi S.M. Ichthyofauna species of the Upper Kaniv reservoir and mouth area of the Desna river (in Ukrainian, Summary in English) // Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. 2012. Vol. 20, No. 2. P. 80–88.)
- Ткаченко В.О., Ситник Ю.М., Соляник О.В., Салий С.М., Борбат М.О. Современный состав ихтиофауны р. Десна в границах Украины (на украинском языке) // Рибогосподарська наука України. 2008. № 3. С. 46–52.
- Фокина Е.С., Касумян А.О. Сравнение вкусовых предпочтений у разных поколений популяции девятиглай колюшки *Pungitius pungitius* (Gasterosteiformes) // Доклады Академии наук. 2003. Т. 389, № 4. С. 570–573.
- Христов О.О., Кочет В.М. Характеристика ихтиофауны реки Днепр в районе города Днепропетровск (на украинском языке) // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2008. Т. 16, № 2. С. 186–193.
- Худяш Ю.М., Причепа М.В., Потрохов О.С., Зінковський О.Г., Горбатюк Л.О., Коваленко Ю.О., Медовник Д.В. Воздействие экологических условий некоторых озёр г. Киева на состав ихтиофауны (на украинском языке) // Рибогосподарська наука України. 2020. № 1. С. 28–43.
- Шакирова Ф.М., Северов Ю.А. Видовой состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 2014. Т. 54, № 5. С. 520–532.
- Штылько Б.А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геолого-разведочн. объединения НКТП СССР. 1934. Вып. 359. С. 1–96.
- Щербак Г.И. (ред.). Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1989. 248 с.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. Об изменениях ихтиофауны среднего течения Москвы-реки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 58–63.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И. Об интенсивном расселении девятиглай колюшки *Pungitius pungitius* (L.) в бассейне Москвы-реки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1998. № 3. С. 37–39.
- Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 10–22.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоёмов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги / ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 52–69.
- Aguirre W.E., Reid K., Rivera J., Heins D.C., Veeramah K.R., Bell M.A. Freshwater Colonization, Adaptation, and Genomic Divergence in Threespine Stickleback // Integrative and Comparative Biology. 2022. Vol. 62, No. 2. P. 388–405.
- Artamonova V.S., Bardukov N.V., Aksenova O.V., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Kirillova E.A., Koulishev A.V., Lajus D.L., Malyutina A.M., Pashkov A.N., Reshetnikov S.I., Makhrov A.A. Round-the-World Voyage of the Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): Phylogeographic Data Covering the Entire Species Range // Water. 2022. Vol. 14. 2484.
- Bardukov N.V., Bugakov A.A., Gajduchenko H.S., Koulishev A.V., Makhrov A.A., Panfiliy A., Pashkov A.N., Petrushkiewa D.S., Reshetnikov A.N., Reshetnikov S.I., Semenov D.Yu., Artamonova V.S. Pathways of invasion of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) into the basins of the Black and Caspian seas // Hydrobiologia. 2025. Vol. 852. P. 2455–2470.
- Bell M.A., Foster S.A., eds. The evolutionary biology of the threespine stickleback. New York, Tokyo: Oxford University Press, 1994. 571 p.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174.

- Braithwaite V. A., Odling-Smee L. The paradox of the stickleback: different yet the same // Trends in Ecology and Evolution. 1999. Vol. 14, No. 12. P. 460–461.
- Copilaș-Ciocianu D., Šidagytė-Copilas E., Son M.O., Morhun H., Macher J.N., Arbačiauskas K. Genetic diversity of Ponto-Caspian amphipods throughout the invaded Baltic and native NW Black Sea donor ranges: does introduction mode matter? Hydrobiologia. 2023. Vol. 850. P. 3061–3076.
- Denys G.P.J., Persat H., Dettai A., Geiger M.F., Freyhof J., Fesquet J., Keith P. Genetic and morphological discrimination of three species of ninespined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848) // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2018. Vol. 56. P. 77–101.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series. 1999. vol. 41. P. 95–98.
- Hendry A.P., Bolnick D.I., Berner D., Peichel C.L. Along the speciation continuum in sticklebacks // J. Fish Biology. 2009. Vol. 75. P. 2000–2036.
- Ericson P.G.P., Zuccon D., Nyström Edmark V. A DNA key to Swedish vertebrates – final report // Reports from the Swedish Museum of Natural History. 2020. Vol. 2. P. 1–31.
- Esmaili H.R., Sayyadzadeh G., Abbasi K. New Morphological and Molecular Data on the Southern Ninespine Stickleback, *Pungitius platygaster* (Gasterosteidae) from Southern Caspian Sea Basin // Journal of Ichthyology. 2023. Vol. 63, No. 6. P. 1062–1071.
- Gabrielczak H., Kutsokon Yu., Yuryshynets V., Kvach Yu. Morphological and Molecular Evidence of the Presence of the Ninespined Stickleback *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) Within Ukrainian Gasterosteids, Including New mtDNA Haplotypes — Which Issue for Fish Conservation in Ukraine? // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2025. Vol. 35: e70150
- Gibson G. The synthesis and evolution of a supermodel // Science. 2005. Vol. 307. P. 1890–1891.
- Karabanov D.P., Pavlov D.D., Bazarov M.I., Borovikova E.A., Gerasimov Yu.V., Kodukhova Yu.V., Smirnov A.K., Stolbunov I.A. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005-2017) // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. 2018. Iss. 82 (85). P. 67–80.
- Lehner B., Grill G. Global river hydrography and network routing: baseline data and new approaches to study the world's large river systems // Hydrological Processes. 2013. Vol. 27, No. 15. P. 2171–2186.
- Makhrov A.A., Houle E.Y.K., Hendry A.P., Derry A.M., Lajus D.L. Widespread evidence for rapid recent changes in global range and abundance of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Fish and Fisheries. 2025. Vol. 26, iss. 1. P. 65–82.
- Merilä J. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research // Ann. N. Y. Acad. Sci. 2013. Vol. 1289. P. 18–35.
- QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System (Version 3.40.0) [Computer software]. Open Source Geospatial Foundation Project. 2025. Retrieved from <http://qgis.org>
- Paepke H.-J. Die Stichlinge: Gasterosteidae. Magdeburg: Westarp-Wiss, 1996. 176 p.
- Paepke H.-J. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 5/III. *Gasterosteidae* / Eds. P.M. Bănărescu, H.-J. Paepke. Wiebelsheim: AU-LA-Verlag, 2002a. P. 267–276.
- Paepke H.-J. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) // The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 5/III. *Gasterosteidae* / Eds. P.M. Bănărescu, H.-J. Paepke. Wiebelsheim: AU-LA-Verlag, 2002b. P. 278–299.
- Prychepa M., Hrynevych N., Kovalenko Yu., Vodanitskyi O., Svitelskyi M., Khomiak O., Prysiazhniuk N., Ishchuk O., Sliusarenko A., Kunovskii J., Mihalskiy O., Heiko L., Trofymchuk A., Gutyj B., Levkivska N. Diversity of aquatic animals in water bodies Opechen' (Dnipro floodplain, Ukraine) // Ukrainian Journal of Ecology. 2021. Vol. 11, No. 3. P. 285–291.
- Reid K., Bell M.A., Veeramah K.R. Threespine Stickleback: A Model System For Evolutionary Genomics // Annu. Rev. Genom. Hum. Genet. 2021. Vol. 22. P. 357–383.
- Roman A.M. Fish fauna of the Oster river basin (Desna river basin, Ukraine) – recent data // Studia Biologica. 2015. Vol. 9, No. 3–4. P. 129–136.
- Schwarzchans W. A review of otoliths collected by W. Weiler from the Badenian of Romania and by B. Strashimirov from Badenian equivalents of Bulgaria // Cainozoic Research. 2017. Vol. 17. P. 167–191.
- Stefanov T., Trichkova T. Southern Ninespine Stickleback *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) // Red Data Book of the Republic of Bulgaria. Volume 2. Animals / Ed. V. Golemanski. Sofia: IBEI – BAS & MOEW, 2011. P. 108.
- Ziuganov V.V., Gomeluk V.Ye. Hybridization of two forms of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius* and *P. platygaster*, under experimental conditions and an attempt to predict the consequences of their contact in nature // Environmental Biology of Fishes. 1985. Vol. 13, No. 4. P. 241–251.
- Zymarioieva A., Bondarev D., Kunakh O., Svenning J.-C., Zhukov O. Which Fish Benefit from the Combined Influence of Eutrophication and Warming in the Dnipro River (Ukraine)? // Fishes. 2023. Vol. 8. 14.

COUNTER-SPREAD INVASION OF NINE-SPINED STICKLEBACK (*PUNGITIUS PUNGITIUS*) AND SOUTHERN NINE-SPINED STICKLEBACK (*PUNGITIUS PLATYGASTER*) (GASTEROSTEIDAE) IN THE WATER BODIES OF THE PONTO-CASPIAN BASIN

© 2025 Artamonova V.S.¹, Gajduchenko H.S.², Koulish A.V.^{3,4}, Medvedev D.A.¹, Okhremenko Yu.I.², Petrovskiy A.B.¹, Reshetnikov A.N.¹, Semenov D.Yu.⁵, Spitsyn V.M.⁶, Makhrov A.A.^{1*}

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 119071 Moscow, Russia; e-mail: valar99@mail.ru, medvedevda_tmb@mail.ru, meph@bk.ru, anreshetnikov@yandex.ru, makhrov12@mail.ru

²Scientific and Practical Center for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus, 220072 Minsk, Belarus; e-mail: gajduchenko@tut.by, okhremenko.yulia@yandex.by

³Kerch State Maritime Technological University, 298309 Kerch, Russia;

⁴Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences – Branch of the Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, 298188 Kurortnoe, Feodosia, Russia; e-mail: andreykulish1972@mail.ru

⁵Ulyanovsk State University, 432017 Ulyanovsk, Russia; e-mail: perchsdj@list.ru

⁶N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 163020, Nikolsky Ave. 20, Arkhangelsk, Russia; e-mail: spitsyn.v.m.91993@yandex.ru

*Corresponding author

Using the analysis of the diversity of the mitochondrial gene *COI*, it was revealed that the nine-spined stickleback invaded the Dnieper basin from the Baltic Sea basin and invaded the Volga basin from the same basin (the Baltic Sea) or, less likely, from the White Sea basin. Apparently, these migrations occurred recently via canals built in the late 18th – early 19th centuries. Literature analysis confirms that both the nine-spined stickleback and the closely related species, the southern nine-spined stickleback, which has spread from the south, are now widespread in the Volga and Dnieper basins. In both basins, the ranges of these two fish species now overlap and hybrid zones are likely emerge in those areas.

Keywords: fishes, colonization, alien species, hybridization, Black Sea, Caspian Sea.