

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Российской академии наук

*На правах рукописи*

**Бардуков Николай Владимирович**

**ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА ТРЕХИГЛОЙ  
КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS*)**

Специальность: 1.5.13 – «ихтиология»

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук  
ведущий научный сотрудник  
Артамонова Валентина Сергеевна

Москва, 2026

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1.1. Систематическое положение вида <i>Gasterosteus aculeatus</i> .....	11
1.2. Биология вида.....	12
1.2.1. Общая характеристика и отличительные особенности трехиглой колюшки.....	12
1.2.2. Окраска трехиглой колюшки.....	14
1.2.3. Особенности брачного поведения <i>G. aculeatus</i> .....	15
1.2.4. Половая и возрастная структура популяций трехиглой колюшки.....	15
1.3. Отличия представителей вида <i>G. aculeatus</i> от представителей других видов рода <i>Gasterosteus</i> .....	17
1.4. Ареал трехиглой колюшки.....	19
1.4.1. Общая характеристика ареала трехиглой колюшки.....	19
1.4.2. Расселение трехиглой колюшки на современном этапе.....	20
1.4.3. Факторы, способствующие росту численности и появлению новых популяций трехиглой колюшки.....	21
1.5. Генетические механизмы, способствующие адаптации <i>G. aculeatus</i> к различным условиям окружающей среды.....	24
1.6. Современные представления о формировании ареала трехиглой колюшки.....	26
1.6.1. Происхождение трехиглой колюшки, палеонтологические свидетельства.....	26
1.6.2. Филогеография трехиглой колюшки.....	28
1.6.2.1. Хронология исследований филогеографии трехиглой колюшки.....	28
1.6.2.2. Современная модель формирования ареала <i>G. aculeatus</i> .....	30
Заключение по обзору литературы.....	33
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	35
2.1. Сбор проб для генетических исследований и характеристика изученного материала... ..	35
2.2. Генетические локусы, выбранные для филогеографических исследований.....	36
2.3. Выделение ДНК.....	37
2.4. Выполнение полимеразной цепной реакции (ПЦР).....	37
2.5. Электрофорез в агарозном геле.....	39
2.6. Подготовка ПЦР-продукта к процедуре секвенирования.....	40
2.7. Отбор последовательностей мтДНК трехиглой колюшки в международной базе данных NCBI для последующего анализа.....	43
2.8. Изучение филогенетических связей между популяциями трехиглой колюшки.....	48
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	49
3.1. Полиморфизм участков генов <i>COI</i> и <i>cyt b</i> мтДНК для исследованных образцов <i>G. aculeatus</i> .....	49

3.2. Медианная сеть гаплотипов для частичной последовательности гена <i>COI</i> мтДНК.....	50
3.3. Медианная сеть гаплотипов для гена <i>cyt b</i> .....	56
3.4. Распределение представителей различных филогенетических линий <i>COI</i> и <i>cyt b</i> по ареалу.....	61
3.5. Обнаружение некоторых гаплотипов в нехарактерных для них локальностях.....	63
3.6. Уточнение происхождения черноморских образцов трехиглой колюшки с гаплотипами гена <i>COI</i> , относящимися к американо-тихоокеанской филогенетической линии.....	64
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ.....	73
4.1. Реконструкция путей расселения трехиглой колюшки по ареалу.....	73
4.2. Определение наиболее древних популяций трехиглой колюшки Европы.....	74
4.3. Происхождение филогенетических линий трехиглой колюшки от общего предка.....	75
4.4. Миграция трехиглой колюшки из Паратетиса в Атлантический океан.....	76
4.5. Формирование европейского кластера гаплотипов трехиглой колюшки.....	77
4.6. Проникновение носителей гаплотипов будущей американо-тихоокеанской линии в бассейн Тихого океана.....	78
4.7. Рассмотрение иных возможных вариантов происхождения трехиглой колюшки разных регионов и обоснование концепции, представленной в работе.....	80
4.8. Палеогеографические изменения, повлиявшие на распространение филогенетических линий трехиглой колюшки.....	83
4.8.1. Изменение водоразделов в Палеоевропе.....	83
4.8.2. Влияние процесса постепенного исчезновения Паратетиса на формирование современных черноморских линий трехиглой колюшки.....	84
4.8.3. Влияние Манычского пролива на формирование филогенетических линий трехиглой колюшки Черного и Каспийского морей.....	87
4.8.4. Влияние отступления последнего ледника на распространение трансатлантической линии трехиглой колюшки.....	88
4.9. Трансформация ареала трехиглой колюшки под влиянием антропогенных факторов...	89
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	92
ВЫВОДЫ.....	95
СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	96
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	113
Приложение 1.....	113
Приложение 2.....	134

## ВВЕДЕНИЕ

Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) – исключительно популярный объект для изучения микроэволюционных, экологических и популяционных процессов. Вид характеризуется огромным амфибореальным ареалом, но численность отдельных популяций очень сильно различается. Это связано, в том числе, с тем, что трехиглая колюшка способна очень быстро размножаться, создавая огромные популяции, а затем за короткое время почти бесследно исчезать даже в крупных водоемах на многие десятилетия. Сейчас, в период подъема численности, во многих водных экосистемах Северного полушария *G. aculeatus* играет системообразующую роль. Она является наиболее многочисленным видом рыб, например, в Белом море (Ivanova et al., 2016), где за последние 25 лет численность этого вида возросла на 3–4 порядка (Лайус и др., 2020). Не удивительно поэтому, что экологическим аспектам при изучении трехиглой колюшки исследователи уделяют самое пристальное внимание.

Однако мощные вспышки численности – вовсе не единственный и, пожалуй, даже не главный фактор, способствующий формированию обширного ареала вида. В случае трехиглой колюшки ключевую роль играет ее способность всего за несколько поколений образовывать чисто пресноводные популяции (Bell, 2001; Terekhanova et al., 2014; Roberts Kingman et al., 2021; Aguirre et al., 2022), которые теряют способность нереститься в морской воде (Зюганов, 1991).

При этом складывается впечатление, что мы вживую наблюдаем процесс образования новых пресноводных видов, и совсем не случайно именно трехиглая колюшка была выбрана исследователями в качестве объекта для изучения микроэволюционных процессов (Gibson, 2005; Reid et al., 2021; Peichel, Marques, 2017; Barrett, 2010). Парадокс, однако, заключается в том, что как морские, так и пресноводные формы (которые хорошо различаются морфологически) отмечены среди палеонтологических находок возрастом как минимум 10 млн. лет (Bell, 1994; Сычевская, Гречина, 1981; Bell, Naglund, 1982). Однако, вопреки всему, к образованию новых видов наличие у древней колюшки различных морфологических форм так и не привело. Более того, генетическими методами в настоящее время убедительно показано, что пресноводные популяции каждый раз происходят от морских заново, причем варианты генов, характерные для пресноводных колюшек, изредка встречаются и в морских популяциях (Gibson, 2005; Terekhanova et al., 2019). При этом быстрые адаптации к жизни в пресной воде возможны, судя по всему, благодаря уникальному устройству генома *G. aculeatus*: гены, отвечающие за адаптацию к тем или иным условиям внешней среды,

образуют кластеры, и потому обычно наследуются совместно (Jones et al., 2012; Terekhanova et al., 2014, 2019).

Совершенные генетические механизмы, способствующие быстрому формированию адаптаций для жизни как в пресной, так и в морской воде, позволили трехиглой колюшке сформировать огромный ареал и активно расширять его в периоды подъема численности, как это происходит в настоящее время. При этом, однако, современное расширение ареала *G. aculeatus* нередко связывают с деятельностью человека.

В то же время, сама история формирования этого ареала является, пожалуй, наиболее слабым местом в исследованиях вида. Наиболее распространенная гипотеза предполагает расселение колюшки северным путем – из Тихого океана в Атлантический через Арктику. При этом оценки, сделанные на основе молекулярно-генетических данных в соответствии с концепцией молекулярных часов, говорят о том, что тихоокеанская и атлантическая линии этого вида разделились не ранее 260 тыс. лет назад (Orti et al., 1994). Однако этому противоречат палеонтологические находки из бассейна Атлантики, где трехиглая колюшка обитала, как минимум 1,9 млн. лет назад (Bell, Foster, 1994). А находка в бассейне современного Черного моря и вовсе отодвигает момент проникновения колюшки в Европу, как минимум, до 12,65 млн. лет назад (Schwarzhan, 2017), что сопоставимо с древностью тихоокеанских находок этого вида. Это противоречие пытаются объяснить полным вымиранием ранних атлантических популяций, однако наличие в Тихом океане двух чрезвычайно сильно дивергировавших друг от друга филогенетических линий трехиглой колюшки, также как и присутствие обособленных линий в бассейнах Средиземного и Черного морей объяснить в рамках господствующей теории весьма затруднительно.

Между тем, только понимание процессов расселения в предыдущие периоды, что вполне возможно при использовании современных молекулярно-генетических методов в сочетании с палеогеографическими реконструкциями, позволит понять особенности современного расселения трехиглой колюшки. А это, в свою очередь, даст возможность делать надежные прогнозы относительно ее численности и рационально использовать огромную биомассу *G. aculeatus* в периоды более или менее долговременного подъема этого показателя.

Вот почему **цель настоящей работы** была сформулирована следующим образом: **описать процесс формирования современного ареала *G. aculeatus*, используя молекулярно-генетические данные с учетом палеогеографических реконструкций, а также оценить вклад антропогенных процессов в формирование ареала.**

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. Путем изучения последовательностей двух митохондриальных генов трехиглых колюшек из разных частей ареала реконструировать процесс расселения вида.
2. Учитывая данные палеогеографических исследований, оценить возможный период формирования ареала и его отдельных частей.
3. Выявить источники повторного заселения трехиглой колюшкой регионов, где данный вид не обнаруживали более 100 лет, а также оценить степень перемешивания различных филогенетических линий вида в результате деятельности человека.

### **Научная новизна**

На основании молекулярно-генетических данных получены свидетельства расселения трехиглой колюшки южным путем (вероятнее всего, в период олигоцена) из района современного Дальнего Востока. Показано, что наиболее вероятным путем проникновения вида на территорию современной Европы и далее в Атлантику следует считать расселение по системе пресных и соленых водоемов, существовавших в районе современной пустыни Гоби, в океан Паратетис, охватывавший бассейны современных Каспийского, Черного и Средиземного морей. Далее, как свидетельствуют палеогеографические реконструкции, *G. aculeatus* пересекла Атлантику и достигла побережья Северной Америки, обогнув которую с севера, вернулась в Тихий океан, чем и объясняется наличие в его водах двух филогенетически неродственных линий вида. Также на основании анализа распределения по ареалу различных гаплотипов *cyt b* и *COI* получены новые факты, свидетельствующие о древнем происхождении южных эндемичных европейских популяций трехиглой колюшки. Для Понто-Каспийского бассейна показано сосуществование в пределах одной популяции носителей двух филогенетических линий *G. aculeatus* – аборигенной, состоящей из двух хорошо дифференцированных филогенетических ветвей и европейской, вселившейся в данный регион в недавнем прошлом.

### **Практическая значимость**

Проведенное исследование показало преимущество изучения полиморфизма последовательностей гена *cyt b* по сравнению с последовательностями гена *COI* для выявления связей между филогенетическими линиями, представленными в различных популяциях трехиглой колюшки в масштабе всего ареала. Эта информация может быть полезна молекулярно-генетическим лабораториям, выполняющим подобные исследования для видов, имеющих сходные филогеографические и экологические особенности.

Полученные данные, в том числе, о возможности сосуществования представителей различных филогенетических линий в составе единой популяции, открывают возможности для изучения причин колебаний численности трехиглой колюшки, что важно для прогнозов, позволяющих планировать промысел и рыбопереработку с целью получения рыбной муки, входящей в состав кормов для рыб ценных видов.

Данные о южном происхождении европейских популяций трехиглой колюшки позволяют понять причины относительной теплолюбивости этого вида, что отражается в росте численности и расширении ареала северных популяций в периоды потепления климата. Эти данные также позволяют раскрыть пути распространения некоторых паразитов рыб.

### **Теоретическая значимость**

Полученные результаты позволяют поднять вопрос о пересмотре представлений о путях формирования ареала трехиглой колюшки и некоторых других видов гидробионтов. Сопоставление характера кластеризации филогенетических линий из разных участков ареала с палеогеографическими реконструкциями позволяет выдвинуть гипотезу о проникновении трехиглой колюшки в Европу южным путем по системе древних водоемов, наиболее значимым из которых следует считать океан Паратетис.

### **Методы исследования**

В работе выполнен филогеографический анализ для вида *G. aculeatus*, основанный на сопоставлении данных палеогеографических работ с результатами филогенетических построений. Основными генетическими маркерами служили частичные последовательности митохондриальных генов, типично используемых в филогеографических исследованиях – цитохрома *b* и цитохромоксидазы *I*. Генетические взаимоотношения выстраивали с помощью медианных сетей гаплотипов в соответствии с алгоритмом «Median Joining». В анализ включены как образцы трехиглой колюшки, хранящиеся в коллекции лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН, так и отобранные в международной базе данных NCBI «GenBank» нуклеотидные последовательности генов *G. aculeatus*. Работа с биоматериалом включала следующие этапы: выделение ДНК, выполнение полимеразной цепной реакции, секвенирование по Сэнгеру и анализ результатов. Секвенирование выполнено в ЦКП «Геном» (Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН), все остальные этапы – на базе лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН.

## Основные положения, выносимые на защиту

1. Проникновение трехиглой колюшки в Европу с территории Дальнего Востока происходило южным путем через водоемы на территории современной пустыни Гоби и океан Паратетис.

2. В настоящее время в Понто-Каспийском бассейне обитает трехиглая колюшка, относящаяся к двум филогенетическим группам – более молодой европейской и более древней – черноморской. При этом возможно сосуществование представителей разных групп в составе одной популяции. Представители европейской группы проникли в этот бассейн недавно, в результате хозяйственной деятельности человека.

## Апробация работы

По теме данной работы опубликованы три статьи в рецензируемых журналах. Результаты исследования доложены на четырех конференциях, опубликованы тезисы и материалы соответствующих докладов.

## Список работ, опубликованных по теме исследования

1. Artamonova, V.S. Round-the-world voyage of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): phylogeographic data covering the entire species range / V.S. Artamonova, N.V. Bardukov, O.V. Aksenova, T.S. Ivanova, M.V. Ivanov, E.A. Kirillova, A.V. Koulish, D.L. Lajus, A.M. Malyutina, A.N. Pashkov, S.I. Reshetnikov, A.A. Makhrov // Water. – 2022. – Vol. 14, No. 16. – P. 2484.

2. Bardukov, N.V. Pathways of invasion of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) into the basins of the Black and Caspian seas / N.V. Bardukov, A.A. Bugakov, H.S. Gajduchenko, A.V. Koulish, A.A. Makhrov, A. Panfiliy, A.N. Pashkov, D.S. Petrushkieva, A.N. Reshetnikov, S.I. Reshetnikov, D.Yu. Semenov, V.S. Artamonova // Hydrobiologia. – 2025. – Vol. 852, No. 8-9. – P. 2455-2470.

3. Махров, А.А. Механизмы формообразования при изменении среды обитания у трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) принципиально отличаются от механизмов видообразования внутри рода *Gasterosteus* / А.А. Махров, Н.В. Бардуков, В.С. Артамонова // Сибирский экологический журнал. – 2025. – № 2. – С. 153-164.

## Материалы и тезисы конференций

1. Артамонова, В.С. Происхождение и пути расселения трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Европы / В.С. Артамонова, Н.В. Бардуков, А.В. Кулиш, А.А. Махров, Д.Л. Лайус // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение,

восстановление, рациональное использование: материалы II Международной научно-практической конференции (Керчь, 27–30 мая 2020 г.). – Севастополь: ИТ «АРИАЛ», 2020. – С. 253-256.

2. Артамонова, В.С. Значение древнего моря Паратетис в формировании амфибореальной и арктической пресноводной и солоноватоводной фауны / В.С. Артамонова, И.Н. Болотов, М.В. Винарский, Н.В. Бардуков, А.А. Махров // Академику Л. С. Бергу – 145 лет (Бендеры, 19 мая 2021 г.). – Бендеры: Есо-TIRAS, 2021. – С. 282-285.

3. Махров, А.А. Волны вселения холодноводных гидробионтов в Европу (через Тетис, Паратетис и Арктику) / А.А. Махров, В.С. Артамонова, Н.В. Бардуков, И.Н. Болотов, М.В. Винарский // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: материалы Международной научной конференции, посвящённой 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий» (Севастополь, 13–18 сентября 2021 г.). – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021. – С. 477-478.

4. Бардуков, Н.В. Устойчивость трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) как вида на протяжении 30 миллионов лет, за которые она обогнула земной шар: данные палеонтологии и филогеографии / Н.В. Бардуков, А.А. Махров, В.С. Артамонова // Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея (Москва, 17–20 октября 2022 г.). – Москва: ГДМ, 2022. – С. 253-255.

5. Бардуков, Н.В. Антропогенные факторы, влияющие на расселение трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) по Понто-Каспийскому бассейну: анализ с применением молекулярно-генетических данных / Н.В. Бардуков, Е.С. Гайдученко, А.В. Кулиш, А.А. Махров, А.Н. Пашков, Д.Ю. Семенов, Д.С. Петрушкиева, А.А. Бугаков, А. Панфилий, В.С. Артамонова // Актуальные проблемы охраны животного мира в Беларуси и сопредельных регионах: материалы II Международной научно-практической конференции (Минск, 11–14 октября 2022 г.) / Национальная академия наук Беларуси, Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам». – Минск: А.Н. Вараксин, 2022. – С. 48-52.

6. Махров, А.А. Механизмы, способствующие быстрому формообразованию у трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), принципиально отличаются от процессов видообразования и ведут к его торможению / А.А. Махров, Н.В. Бардуков, В.С. Артамонова // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: материалы IV Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 30-летию юбилею

Байкальского музея СО РАН (пос. Листвянка, Иркутская область, 25–29 сентября 2023 г.) / отв. ред. Е.П. Зайцева. – Иркутск: Издательство ИГУ, 2023. – С. 77-79.

7. Артамонова, В.С. Гидробионты Паратетиса и их потомки как модельный объект для изучения закономерностей изменения скорости молекулярной эволюции / В.С. Артамонова, Н.В. Бардуков, А.А. Махров // Чтения памяти В.И. Жадина: материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием), посвящённой 130-летию со дня рождения (Москва, 20–24 апреля 2026 г.). – Москва: ИИЕТ РАН, 2026. – С. 13-14.

### **Благодарности**

Особую благодарность выражаю своему научному руководителю, к.б.н., в.н.с. лаборатории водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН Артамоновой Валентине Сергеевне, а также к.б.н., с.н.с. лаборатории водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН Махрову Александру Анатольевичу. Также благодарю коллег, любезно предоставивших образцы трехиглой колюшки для проведения исследований: Аксенову О.В., Алексееву Я.И., Бермана Д.И., Болотова И.Н., Вихрева И.В., Гайдученко Е.С., Головина П.В., Дворянкина Г.А., Иванова М.В., Иванову Т.С., Кириллову Е.А., Кулиша А.В., Лайуса Д.Л., Макарову О.Л., Малютину А.М., Пашкова А.Н., Решетникова А.Н., Рыбкину Е.В., Семенова Д.Ю., Спицына В.М., Эриксона Р.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Систематическое положение вида *Gasterosteus aculeatus*

Трехиглая колюшка – рыба небольшого размера, принадлежащая к семейству *Gasterosteidae*, роду *Gasterosteus*, к которому помимо нее относятся еще два вида (Рисунок 1). Впервые вид *Gasterosteus aculeatus* был описан Карлом Линнеем в 1758-м году. Информации о типовом экземпляре трехиглой колюшки в литературе нет, синтипы этого вида хранятся в коллекции Линнеевского общества в Лондоне, причем в статье Higuchi et al. (2014) есть их фотографии и этикетки, но место сбора на этикетках не указано. Точно определить место сбора типа и синтипов *Gasterosteus aculeatus* по литературным данным не удастся, так что приходится ограничиваться указанием самого К. Линнея, что они собраны в Европе (Miller, Hubbs, 1969).

Систематическое положение трехиглой колюшки представлено на Рисунке 1, где указаны также таксоны, родственные данному объекту на уровне видов и родов.

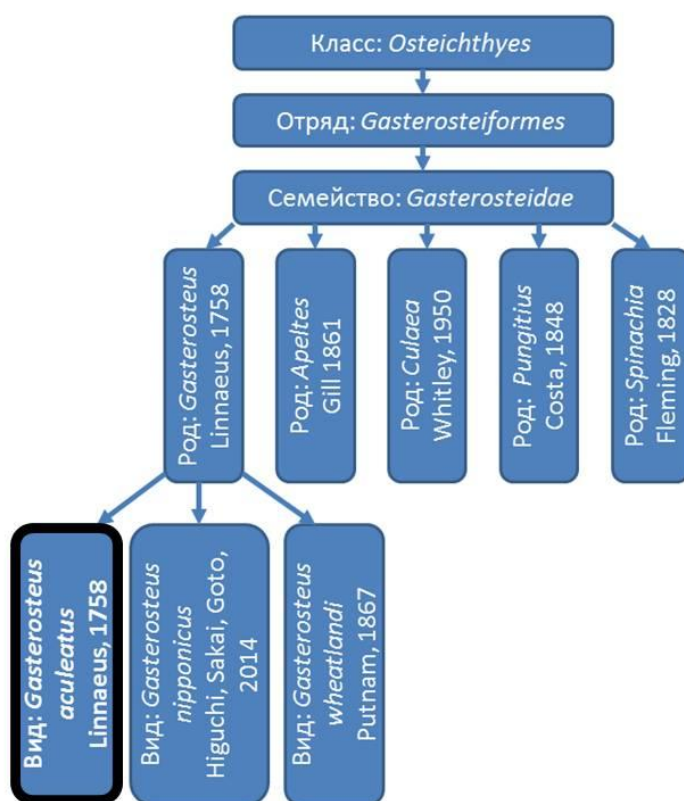


Рисунок 1 Систематическое положение вида *Gasterosteus aculeatus* (Зюганов, 1991; Решетников, 2002; Higuchi et al., 2014).

Согласно современным представлениям, род *Gasterosteus* включает три вида: трехиглую колюшку *Gasterosteus aculeatus*, чернопятнистую колюшку *Gasterosteus wheatlandi* и японскую колюшку *Gasterosteus nipponicus*. Сам вид *G. aculeatus* некоторыми исследователями иногда рассматривался как комплекс близких видов (*Gasterosteus*

*aculeatus* species complex). Данная точка зрения сформировалась благодаря наличию большого количества морфологических форм трехиглой колюшки, а также из-за того, что на разных участках ареала популяции обитают в совершенно различных условиях (Зюганов, 1991).

## 1.2. Биология вида

### 1.2.1. Общая характеристика и отличительные особенности трехиглой колюшки

Трехиглая колюшка (Рисунок 2) – рыба, распространенная в Северном полушарии, отличающаяся огромным амфибореальным ареалом, высоким разнообразием морфологических форм, а также способностью выживать и размножаться как в пресной, так и в соленой воде. Общая длина тела у половозрелых особей составляет от 5 до 8 см, в редких случаях – до 13 см (Moodie, 1972; Зюганов, 1991), масса не превышает 9 г (Решетников, 2002). Тело веретенообразной формы, сжатое с боков, сужается к хвостовому стеблю. Число жаберных тычинок – от 18 до 27; число позвонков – 14–15 туловищных и 18–19 хвостовых (Решетников, 2002).

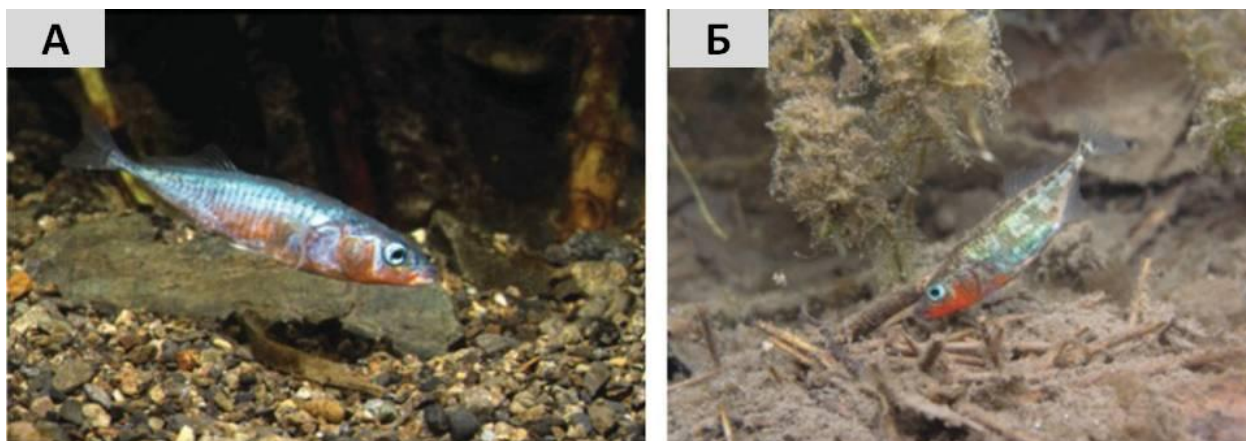


Рисунок 2. Трехиглая колюшка: А – морская форма (самец в брачном наряде), Б – пресноводная форма (самец в брачном наряде), фотографии из работы (Reichel, Marques, 2017).

У трехиглых колюшек конечный рот, при этом они относительно короткорылы. По типу питания – эврифаги, пищей для них служит зоопланктон, фитопланктон, бентос. Трехиглые колюшки обладают желудком хищного (окуневого) типа (Зюганов, 1991). Глаза достаточно крупные, зрение играет в их жизни значительно бóльшую роль, чем обоняние. Важным отличительным признаком трехиглой колюшки, как и всех остальных рыб семейства *Gasterosteidae*, является отсутствие чешуи, вместо которой на их теле имеются костные пластины (от 0 до 35 пластин (Решетников, 2002)), которые располагаются в один ряд вдоль боковой линии рыбы. На хвостовом стебле пластины имеют хорошо выраженный гребень. Сливаясь между собой, они образуют киль.

Пластины имеют структуру и происхождение, общие с дермальными костями (Penczak, 1961). По наличию на теле пластин можно выделить несколько морф, которые удается систематизировать, получив следующую упрощенную классификацию: *trachurus* (форма с наибольшим числом пластин) → *semiarmatus* (форма с промежуточным числом пластин) → *leiurus* (форма с отсутствием большинства пластин) → *hologymna* (форма с полным отсутствием пластин) (Рисунок 3), при этом морские популяции представлены преимущественно формой *trachurus*, жилые пресноводные – *leiurus* (Зюганов, 1991).

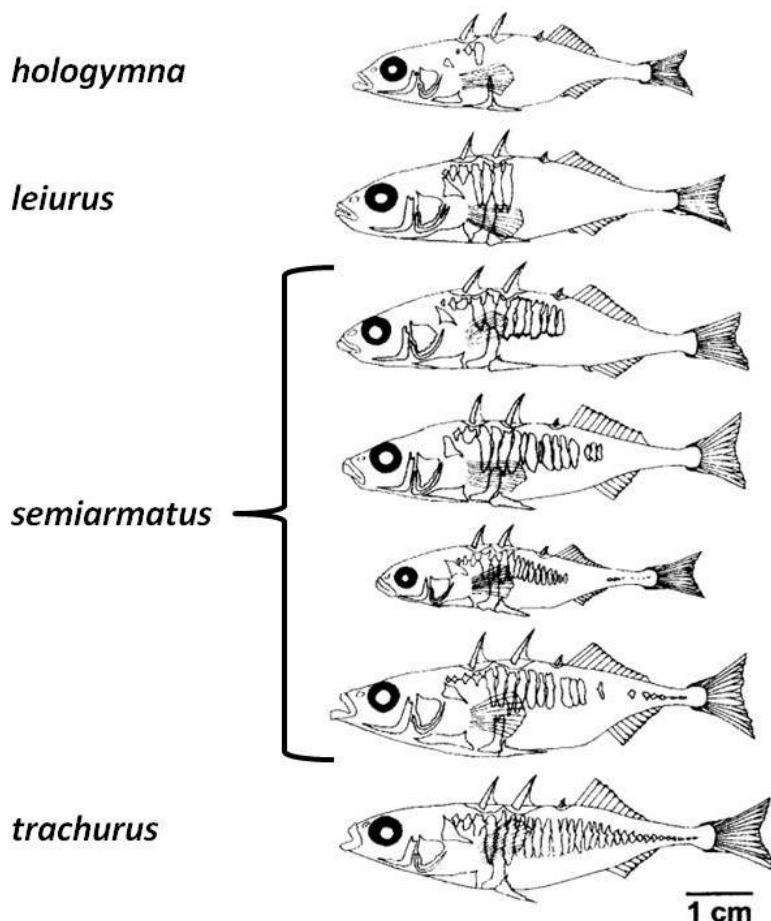


Рисунок 3. Морфологические формы трехиглой колюшки, различающиеся по числу пластин: *hologymna*, *leiurus*, *semiarmatus*, *trachurus*. Иллюстрация (с дополнениями) взята из статьи (Bell, 2001), классификация форм дана по монографии В.В. Зюганова (Зюганов, 1991).

Набор плавников у трехиглой колюшки полный, но брюшные плавники преобразованы в колючки. Перед спинным плавником находятся три (в редких случаях две или четыре) крупные колючки, представляющие собой модифицированный первый спинной плавник (Зюганов, 1991).

Помимо колючек, защитные приспособления трехиглой колюшки включают в себя спинные костные пластины, расположенные рядом с тремя спинными колючками, а также

брюшной щит, образованный сращенными тазовыми костями. Восходящие отростки тазовых костей налегают на боковые костные пластины, что повышает жесткость панциря рыбы (Зюганов, 1991). (Описание защитных структур дано для морфологической формы *trachurus*, обладающей наиболее полным их набором).

### 1.2.2. Окраска трехиглой колюшки

В зависимости от особенностей среды обитания, окраска трехиглой колюшки может варьировать в значительных пределах. Цвет рыб, принадлежащих к разным популяциям, также может иметь весьма существенные различия. Так, представители пресноводных популяций, обитающие в густо заросших водоемах с темной водой, окрашены в темные цвета от зеленого до коричневого с верхней стороны тела и в светлые серебристо-серые – с нижней, бока рыбы покрыты темными пятнами. Морская форма имеет иной окрас – черновато-серый или синий верх головы и спины, светлый серебристо-серый низ и бока (Зюганов, 1991). В период нереста в окраске рыб сильно выражен половой диморфизм: окраска самца становится значительно ярче, низ головы, горло и брюшная часть приобретают насыщенный красный цвет, глаза окрашиваются в синий цвет. Популяции могут различаться цветовыми формами брачного наряда самцов (Рисунок 4).

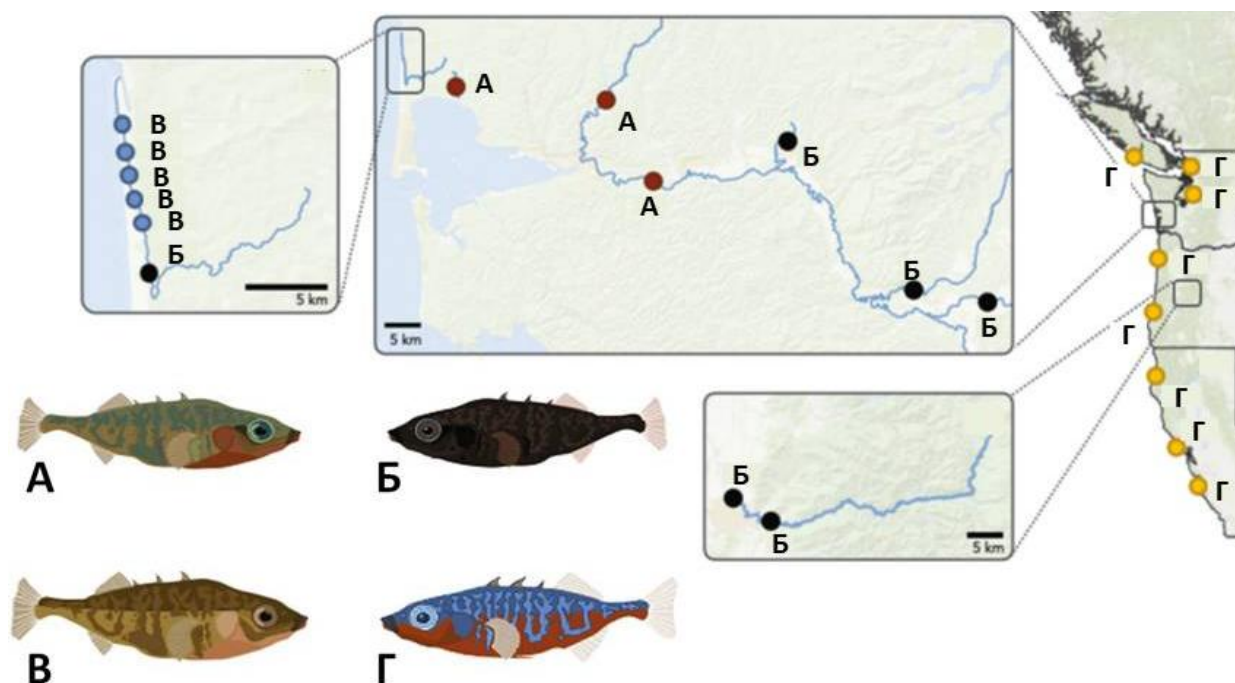


Рисунок 4. Цветовые формы брачного наряда самцов трехиглой колюшки на примере популяций западного побережья США: А – красная жилая форма; Б – черная жилая форма; В – жилая форма ручья Коннор Крик; Г – морская форма (иллюстрация из статьи Jenck et al., 2022).

### **1.2.3. Особенности брачного поведения *G. aculeatus***

Яркая окраска самцов играет значительную роль в брачном поведении трехиглых колюшек. В этот период самец, как правило, проявляет ярко выраженную территориальность: он выбирает участок на нерестилище, который активно охраняет и на котором впоследствии строит гнездо. В качестве нерестилищ трехиглые колюшки предпочитают выбирать участки глубиной до полутора метров. Обычно это мелководья с прогретой и относительно прозрачной водой, с наличием естественных преград, отделяющих нерестилище от остальной части водоема. Для них характерны, как правило, мягкий грунт, наличие отмершей растительности; большое количество планктона и бентоса, относительно низкое содержание кислорода. На таких участках, как правило, понижена плотность хищных рыб и хищных беспозвоночных. Обычно нерестилищами становятся эстуарии рек, литоральная зона моря с каменистыми грядами, прибрежные зоны ручьев и озер (Гомелюк, 1978; Зюганов, 1991). Гнездо, представляющее собой туннель с входом и выходом, самец трехиглой колюшки строит на дне из растительного материала, используя в качестве клея секрет, выделяемый почками. После завершения строительства гнезда, при виде самки самец исполняет танец ухаживания и ведет самку к гнезду, внутри которого она откладывает икру. После этого самец оплодотворяет икру и прогоняет самку. Ритуал может повторяться – в построенном гнезде самец способен инкубировать икру, полученную от 6–7 самок (Зюганов, 1991). С помощью грудных плавников самец создает необходимый для развития икры водообмен. При этом он охраняет гнездо не только в период инкубации икры (порядка 1–2 недель), но и некоторое время после выклева личинок (около недели). В течение всего этого промежутка времени ярко окрашенный самец проявляет агрессию, нападает как на представителей своего вида, так и на других рыб и беспозвоночных, оказывающихся рядом с гнездом. Инстинкт самосохранения у самцов в этот период притупляется, и они в большей степени, чем самки оказываются подверженными нападению со стороны хищных рыб.

### **1.2.4. Половая и возрастная структура популяций трехиглой колюшки**

Отмечено, что число самцов на нерестилищах в среднем примерно в 2 раза меньше числа самок (Мухомедияров, 1966; Aneer, 1973; Hagen, Gilberton, 1973; Kynard, 1978; Wootton, 1984; Arnold et al., 2003; Пичугин и др., 2003; Saat, Turovski, 2003; Niksirat et al., 2010; Patimar et al., 2010; Yershov, Sukhotin, 2015; Ivanova et al., 2016; Rollins et al., 2017; Golovin et al., 2019; Лайус и др., 2020). Уменьшение доли самцов в популяциях трехиглой колюшки некоторые исследователи связывают с их повышенной агрессивностью и яркой окраской в нерестовый период, хорошо заметной для хищников (Huntingford et al., 1994,

Velando et al., 2017). Однако, в научной литературе рассматриваются и другие гипотезы, которые теоретически способны объяснить повышенную долю самок: гиногенетическое происхождение части потомства (Dean et al., 2019), высокая посленерестовая смертность самцов (самец не питается в период ухода за потомством) (Демчук и др., 2018), преимущественное заражение самок и самцов паразитами разных видов (Reimchen, Nosil, 2001; Arnold et al., 2003). В то же время, нами было показано (Артамонова и др., 2021), что соотношение полов в выборках эмбрионов трехиглой колюшки соответствует 1:1, хотя уже в выборках поздних сеголеток доля самцов на некоторых нерестилищах падает до 34%. Это обстоятельство исключает, по крайней мере, гипотезу о гиногенетическом происхождении части потомства и заставляет обратить самое пристальное внимание на процессы, происходящие на этапе ухода молоди с нерестилищ.

Возраст полового созревания трехиглой колюшки зависит от конкретной популяции и составляет от одного до двух лет. Согласно экспериментам В.В. Зюганова, этот признак обусловлен, в первую очередь, не генетическими, а экологическими факторами, основными из которых являются наличие кормовой базы и конкуренции за нее. К таким выводам автор пришел, наблюдая за трехиглой колюшкой Кандалакшского залива Белого моря, интродуцированной в изолированные пресноводные карьеры. Представители нативной популяции нерестились начиная с возраста двух лет, интродуцированной – с года (Зюганов, 1991). В то же время, в этих работах автор не обсуждает проблему, связанную с переходом колюшки к пресноводному образу жизни, а изменение среды обитания может оказывать на сроки созревания производителей не меньшее влияние, чем кормовая база.

Отдельные представители трехиглой колюшки могут доживать до 4–5 лет, однако, такое долгожительство характерно для рыб не во всех популяциях. Представители северных популяций живут, как правило, дольше, в то время как популяции трехиглой колюшки, обитающие на юге ареала, в бассейнах Черного и Средиземного морей, являются короткоцикловыми – рыбы созревают за один год и погибают почти сразу после нереста (Мухомедияров, 1966; Crivelli, Britton, 1987).

Авторы некоторых работ отмечают тенденцию к большей продолжительности жизни у представителей полнощитковой формы (Paerke, 1996; Kara, Quignard, 2019). Однако, эта закономерность, видимо, не является общей – существуют как популяции бесщитковых колюшек, представители которых живут более 3-х лет (Craig-Bennett, 1931), так и популяции, состоящие из полнощитковых рыб, в большинстве своем погибающих сразу после нереста (Van Mullem, Van der Vlught, 1964).

### 1.3. Отличия представителей вида *G. aculeatus* от представителей других видов рода *Gasterosteus*

Как упоминалось выше, род *Gasterosteus* включает в себя три морфологически близких вида: *G. aculeatus*, *G. nipponicus* и *G. wheatlandi* (Рисунок 5).

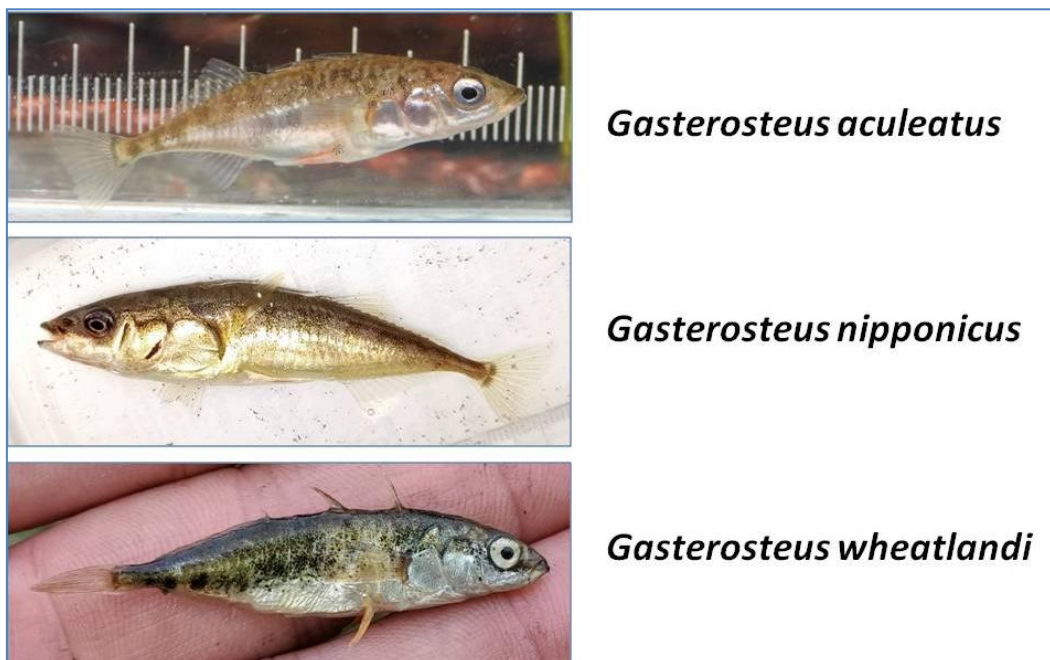


Рисунок 5. Современные виды рода *Gasterosteus* (фотографии взяты с ресурса: <https://www.inaturalist.org>).

В отличие от *G. aculeatus*, имеющей огромный амфибореальный ареал, два других вида распространены локально – *G. wheatlandi* встречается только на Атлантическом побережье Северной Америки, а *G. nipponicus* – только на Японских островах и прилегающих территориях. Несмотря на фенотипическое сходство с *G. aculeatus*, признаки, характерные именно для этих видов, объективно существуют. Чернопятнистая колюшка отличается от трехиглой относительно более мелкими размерами (до 4 см, трехиглая – 5–8 см), отсутствием кия, брачной окраской самца (Зюганов, 1991). Японская колюшка имеет некоторые отличия по строению костных пластин, но в целом фенотипически очень сходна с трехиглой. Существуют различия в образе жизни видов – чернопятнистая колюшка обитает исключительно в морской воде, японская – ведет проходной или эстуарный образ жизни (Higuchi et al., 2014). Таким образом, ни один из этих видов не способен занимать весь спектр местообитаний, характерных для трехиглой колюшки. Репродуктивная изоляция между видами обеспечивается за счет полового поведения, но, что более важно, между видами существует и постзиготическая репродуктивная изоляция (хотя и неполная), которую обеспечивает наличие хромосомных перестроек – слияние Y-хромосомы с одной из аутосом, произошедшее как у *G. nipponicus*

(слияние с 9-ой хромосомой), так и у *G. wheatlandi* (слияние с 12-ой хромосомой) (Sardell et al., 2021).

Эксперименты по гибридизации показали, что самцы – потомки самок японской колюшки (*G. nipponicus*) и самцов трехиглой (*G. aculeatus*) колюшки стерильны. В то же время, самцы в реципрокном скрещивании и самки в обоих вариантах скрещивания фертильны (Kitano et al., 2007). Более того, полногеномный анализ рыб из природных популяций показал наличие интрогрессии митохондриальной ДНК между видами (Ravinet et al., 2018, 2021).

Гибриды самок *G. aculeatus* и самцов *G. wheatlandi*, как и реципрокные гибриды, нежизнеспособны (Hendry et al., 2009).

Заметим также, что внутри вида *G. aculeatus* отсутствует строгая репродуктивная изоляция между представителями географически удаленных популяций. Согласно аквариумным опытам, проведенным В.В. Зюгановым, особи трехиглой колюшки полнощитковой формы *trachurus*, выловленные на Камчатке, успешно скрещивались с особями аналогичной формы, пойманными в Белом море. Однако беломорская и камчатская малощитковые жилые формы оказались репродуктивно изолированы по отношению друг к другу (Зюганов, 1988, 1991).

#### 1.4. Ареал трехиглой колюшки

Современный ареал трехиглой колюшки представлен на Рисунке 6. И он воистину огромен.

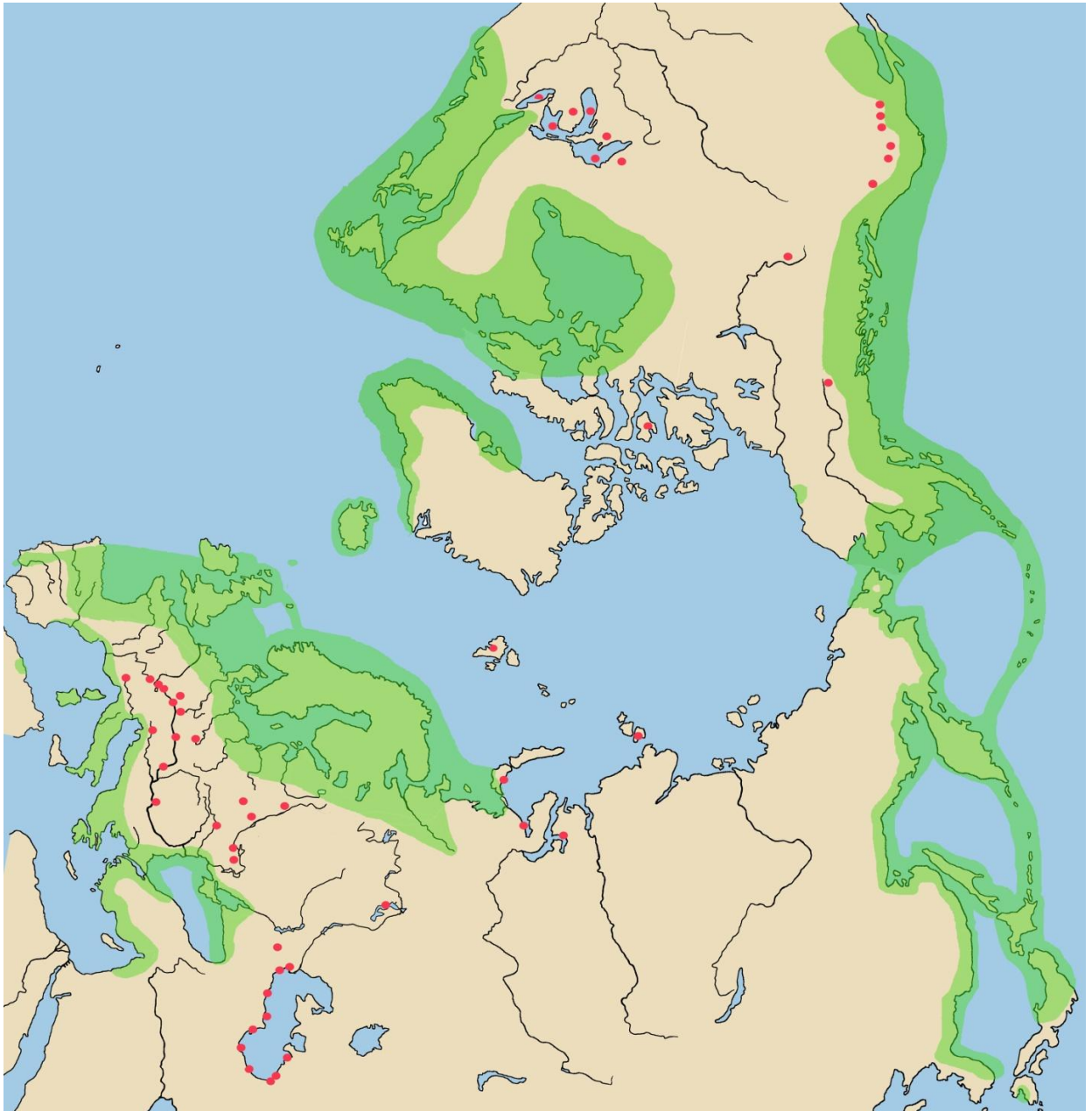


Рисунок 6. Современный ареал *G. aculeatus*. Зеленым цветом обозначен исторический ареал трехиглой колюшки, красными точками – находки популяций вида в водоемах, где он ранее не обнаруживался либо вымер к началу XX века (Makhrov et al., 2025).

##### 1.4.1. Общая характеристика ареала трехиглой колюшки

Вид обитает в Северном полушарии в бассейнах трех океанов – Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого. В Европе популяции трехиглой колюшки распространены от Новой Земли, Белого моря, Кольского полуострова, Исландии и Балтики до Средиземного, Черного и Каспийского морей, а на атлантическом побережье

Северной Америки представители вида встречаются от Гренландии до Нью-Йорка. В бассейне Тихого океана и на прилегающей акватории Северного Ледовитого океана на Евразийском континенте трехиглая колюшка населяет прибрежные воды от Берингова пролива до окрестностей города Пусана (Южная Корея) и острова Кюсю (Япония), обитает на Курильских островах. По побережью Северной Америки вид распространен от Аляски до Южной Калифорнии (Зюганов, 1991; Позняк, 2005). Исторически сложившаяся область распространения трехиглой колюшки выделена на карте зеленым цветом (Рисунок 6). При этом на всем своем ареале *G. aculeatus* образует как морские, так и пресноводные популяции.

Однако ареал трехиглой колюшки – активно развивающаяся система, на которую оказывают влияние динамические процессы, протекающие как в морских, так и в пресноводных популяциях. И в настоящее время ареал активно трансформируется (места обнаружения новых популяций трехиглой колюшки обозначены на Рисунке 6 красными точками), чему способствует целый ряд причин.

#### **1.4.2. Расселение трехиглой колюшки на современном этапе**

Для популяций трехиглой колюшки характерны хорошо прослеживаемые волны численности, что особенно отчетливо видно на примере морских популяций (Зюганов, 1991). Всплеск численности трехиглой колюшки сейчас отмечается, например, в Белом море. При этом периоды подъема и спада численности в данном регионе прекрасно задокументированы ихтиологами. Началом систематических наблюдений за трехиглой колюшкой в Белом море можно считать конец XIX века – в этот период отмечена очень высокая численность данного вида (Тарнани, 1891). Этот пик численности продолжался до начала 1950-х годов. Однако, начиная с 1952-го года, численность популяции стала резко падать, и затем, вплоть до середины 1990-х годов, *G. aculeatus* встречался в Белом море лишь единично. Восстановление популяции произошло по историческим меркам практически мгновенно – с 1997-го года отмечалось увеличение ее численности, а всего через 10 лет она стала самым многочисленным видом Белого моря (Ivanova et al., 2016).

Происходящий в настоящее время подъем численности характерен не только для трехиглой колюшки Белого моря, но и для других северных популяций данного вида. Итогом этого явления стала экспансия *G. aculeatus* в регионы, где вид ранее не был отмечен (Рисунок 6). Например, трехиглая колюшка была найдена на острове Западный Шпицберген (бассейн Гренландского моря). Отмечено ее присутствие в Карском море – в заливе Абросимова (архипелаг Новая Земля), Байдарацкой губе, Тазовской губе, на острове Октябрьской революции (архипелаг Северная земля, побережье Карского моря)

(обзор: Makhrov et al., 2025) – расширение ареала *G. aculeatus* произошло практически до границ моря Лаптевых. Таким образом, сейчас, в начале XXI века, мы можем наблюдать не только выход многих северных популяций трехиглой колюшки на пиковую численность, но и увидеть общую закономерность в расширении морского ареала этого вида на север и северо-восток (для трехиглой колюшки бассейна Северного Ледовитого океана).

Однако, вид *G. aculeatus* способен образовывать новые популяции и в южных регионах. Так, не отмечавшаяся в Каспийском море с конца XIX-го века (Кесслер, 1877; Казанчеев, 1981; Зюганов, 1991), трехиглая колюшка с 1990-х гг. стала активно распространяться в этом водоеме и заселила его весь, за исключением прибрежной зоны на территории Казахстана (Berdyev, 1992; Sal'nikov, 1998; Kiabi et al., 1999; Позняк, 2005).

В современный период происходит также и экспансия пресноводной формы трехиглой колюшки. В конце XX–начале XXI в. было найдено множество ранее неизвестных пресноводных популяций этого вида (Рисунок 6). Как можно видеть, относительно недавно пресноводная форма трехиглой колюшки стала встречаться во множестве речных бассейнов: Роны, Рейна, Дуная, Одера, Днестра, Днепра, Волги (обзор: Makhrov et al., 2025). Этот процесс затронул и тихоокеанский регион – новые пресноводные популяции трехиглой колюшки отмечены как на Западном побережье Северной Америки, так и в Японии. Впрочем, японские популяции находятся в исторических границах ареала вида (Mori, Takamura, 2004; Adachi et al., 2012; Hosoki et al., 2019; обзор: Makhrov et al., 2025), в то время как новые находки трехиглой колюшки в Северной Америке позволяют говорить о небольшом расширении ареала вглубь континента (Miller, Hubbs, 1969; Moyle, 1976; Crossman, 1991; Koketsu, 2004; Nelson, Harris, 1987; Nelson, Paetz, 1992; обзор: Makhrov et al., 2025).

#### **1.4.3. Факторы, способствующие росту численности и появлению новых популяций трехиглой колюшки**

Расширение ареала трехиглой колюшки принято связывать с различными антропогенными факторами, ключевые из которых мы и рассмотрим.

Глобальное потепление. Изменение климата, которое, как считается, вызвано деятельностью человека (Forster et al., 2024), привело к существенным экологическим проблемам. Известно, что данному процессу в наибольшей степени подвержены экосистемы, расположенные в высоких широтах. Трансформация экосистем северных широт, происходящая в наши дни, создает местообитания, пригодные для жизни

трехиглой колюшки в бассейне Северного Ледовитого океана. При этом северная граница ареала данного вида, судя по всему, не раз смещалась как в сторону относительно более высоких, так и низких широт. Например, палеонтологические данные свидетельствуют, что трехиглая колюшка обитала ранее на северной окраине Гренландии. Соответствующая находка была сделана в формации Кап-Копенгаген, расположенной в северо-восточной части полуострова Земля Пири, при этом возраст отложений составлял около 2–2,5 млн. лет (Fredskild, Røen, 1982; Bennike, 1997). Современный ареал трехиглой колюшки даже сейчас, в период потепления климата, проходит заметно южнее (Рисунок 6).

Другое следствие потепления климата и связанных с этим событий – снижение численности или даже вымирание популяций трехиглой колюшки на южном краю ареала вида – в Испании, Италии, Японии (Kitano, Mori, 2016; Vila, et al. 2017; Sharda, Argenti, 2018; обзор: Makhrov et al., 2025).

Строительство каналов, объединяющих различные водные системы. Строительство человеком водных транспортных путей – объединение бассейнов крупных водоемов при помощи каналов – повлекло за собой возникновение целой сети инвазионных коридоров, по которым началось активное расселение гидробионтов. Так, в России с помощью Волго-Балтийского водного пути были соединены бассейны Балтийского и Каспийского морей, а Волго-Донской канал объединил Азово-Черноморский бассейн с Каспийским. Строительство гидротехнических сооружений в европейских странах также привело к объединению крупных речных систем, что позволило создать транспортную сеть, объединяющую северные и южные моря. Например, бассейн Северного моря был соединен с черноморским при помощи канала, соединяющего реки Рейн (через реку Майн) и Дунай (Людвигс-канал, нем. Ludwig-Donau-Main-Kanal). Канал работал с 1846-го по 1950-й год. С 1992-го года вместо него работает параллельный канал Рейн-Майн-Дунай (нем. Rhein-Main-Donau-Kanal (RMD)). Каналы Одер-Шпрее (с 1891 года, нем. Oder-Spree-Kanal) и Одер-Хафель (с 1914 года, нем. Oder-Havel-Kanal (ОНК)) соединяют бассейн Северного моря с Балтийским бассейном. Река Рона, впадающая в Средиземное море, соединена сетью каналов с Рейном (впадает в Северное море), Мозелем (приток Рейна), Маасом (впадает в Северное море), Сенной (впадает в пролив Ла-Манш), Луарой (впадает в Бискайский залив). Таким образом, благодаря развитию речного судоходства и строительству сети каналов, к настоящему моменту созданы прекрасные условия для расселения гидробионтов, способных переносить пребывание в пресной воде, а трехиглая колюшка – прекрасный образец вида, соответствующего этому критерию.

В целом, этот вид – отличный пример гидробионта, который способен выдержать максимально широкий диапазон условий внешней среды, что очень полезно при освоении новых местообитаний. Однако, попав в конкретный водоем с характерным для него значительно более узким диапазоном условий, колюшка проигрывает в конкурентной борьбе местным видам рыб, выработавшим в процессе эволюции соответствующий набор адаптаций (McPhail, 1994). Более того, отмечены случаи, когда при вселении в водоем, уже населенный колюшкой, хищника, например, щуки или окуня, популяция колюшки резко сокращала численность или даже полностью исчезала (Patankar et al., 2006; обзор: Makhrov et al., 2025).

С этой особенностью трехиглой колюшки – адаптироваться к широкому диапазону абиотических условий, но плохо приспосабливаться к биотическим – хорошо согласуется локализация недавно выявленных новых пресноводных популяций этого вида. Большинство из них обнаружено в верхнем течении рек, где кроме колюшки почти или полностью отсутствуют другие рыбы (Рисунок 6).

В низовьях крупных рек, наиболее заселенных многочисленными видами рыб, популяций трехиглой колюшки, как правило, не обнаруживают. Исключением из этого правила можно считать факт появления популяций трехиглой колюшки в Великих озерах Северной Америки (Roth et al., 2012).

Вселение трехиглой колюшки напрямую человеком. Во многих случаях формирование новых популяций трехиглой колюшки происходит непосредственно по вине человека. Подобные факты вселений, о которых известно из научной литературы, можно разделить на три категории: проникновение колюшки в водоем вместе с рыбопосадочным материалом ценных видов рыб, расселение трехиглой колюшки вместе с балластными водами, а также вселение этого вида аквариумистами.

Первый тип вселения можно проиллюстрировать примером популяции трехиглой колюшки японского озера Кусяро (расположено в префектуре Хоккайдо), в которое она попала из Северной Америки в качестве сорной рыбы вместе с рыбопосадочным материалом лососевых рыб (Adachi et al., 2012).

Способность выживать в балластных водах многих видов рыб подробно описана в статье (Wonham et al., 2000). При этом максимальный известный срок нахождения живой трехиглой колюшки в балластных водах составлял 21 день, что, несомненно, позволяет этой рыбке преодолевать таким способом гигантские расстояния.

Благодаря интересному нерестовому поведению и яркой окраске, этот вид рыб одно время был относительно популярен в среде аквариумистов. Существует мнение, что

в ряде случаев новые популяции трехиглой колюшки формировались благодаря выпускам этой рыбы в водоемы аквариумистами (Lenhardt et al., 2011). Предполагается, что именно так трехиглая колюшка попала в бассейн Дуная (Balon, 1967).

Таким образом, мы видим, что на процессы, связанные с трансформацией ареала трехиглой колюшки, важнейшее влияние оказывает именно деятельность человека, как в глобальном масштабе (потепление климата), так и в отдельных конкретных случаях (например, выпуск аквариумных рыб в естественную среду). В то же время, ареал трехиглой колюшки, судя по всему, и раньше представлял собой весьма динамичную систему, что доказывают палеонтологические находки вне границ ее современного ареала, однако не исключено, что скорость этих изменений в последнее время существенно выросла именно под воздействием антропогенного фактора.

#### **1.5. Генетические механизмы, способствующие адаптации *G. aculeatus* к различным условиям окружающей среды**

Трехиглая колюшка обладает исключительными физиологическими свойствами, позволяющими ей адаптироваться к самым разнообразным условиям, и в особенности – к изменениям уровня солености воды.

Представители всех родов семейства *Gasterosteidae* в той или иной степени обладают эвригалинностью, но наиболее развит этот признак именно у трехиглой колюшки (Хлебович, 1968; Зюганов, 1991). Хорошим примером, демонстрирующим великолепную систему осморегуляции *G. aculeatus*, является существование популяции этого вида в озере лиманного происхождения Текиргел, расположенном в Румынии на берегу Черного моря и отличающегося исключительно высокой соленостью воды (около 80 промилле). Нативная популяция трехиглой колюшки этого озера была выделена в эндемичный подвид, который, впрочем, к настоящему времени считается исчезнувшим по причине гибридизации с инвазивной колюшкой, попавшей сюда по каналам ирригационной системы (Băcescu, Mayer, 1956; Bănărescu, 1994). Другую крайность представляют многочисленные пресноводные популяции, которые встречаются во многих частях ареала *G. aculeatus* (Рисунок 6).

Способность к быстрой адаптации популяций трехиглой колюшки к жизни в воде с различными показателями солености имеет под собой прочную генетическую основу, представляющую особый интерес.

Быстрое образование пресноводных форм у трехиглой колюшки происходит за счет действия отбора (Roberts Kingman et al., 2021b). Известно, что в морских популяциях

этого вида сохраняется низкая частота аллелей, отвечающих за адаптацию к пресной воде (Schluter et al., 2009). Это соотношение частот поддерживается благодаря ограниченному, но все же имеющему место потоку генов между морскими и пресноводными популяциями (Schluter et al., 2009). При формировании новой популяции, образованной вследствие проникновения представителей трехиглой колюшки морского происхождения в водоем с пресной водой, начинает действовать интенсивный отбор, направленный на увеличение частот «пресноводных» аллелей (Roberts Kingman et al., 2021b).

В геноме *G. aculeatus* при помощи анализа SNP были обнаружены кластеры генов, частоты аллелей которых различаются в морских и пресноводных популяциях. Эти кластеры, названные островками дивергенции (divergence island, DI) разбросаны по хромосомам трехиглой колюшки и, судя по всему, служат надежным механизмом ускоренной адаптации популяции к меняющимся условиям солености воды (Terekhanova et al., 2014).

При исследовании генетических особенностей пресноводных популяций *G. aculeatus*, обитающих в озерах вблизи Белого моря, было найдено 65 островков дивергенции, многие из которых дополнительно сгруппированы между собой – отмечено, как минимум, 12 таких «архипелагов» (Terekhanova et al., 2019). Интересно, однако, что при образовании отдельно взятой пресноводной популяции могут быть задействованы не все из этих локусов. Так, для беломорских популяций общим оказался 21 островок из 65 (Terekhanova et al., 2019). Интересной особенностью этих островков дивергенции является характерная для большинства из них сниженная скорость рекомбинации. Примечательно, что некоторые из этих островков у представителей пресноводной формы расположены в инверсиях – эту особенность имеют островки дивергенции, расположенные в 1-ой, 11-ой и 21-ой хромосомах (Terekhanova et al., 2019).

Присутствие в геноме островков дивергенции, наличие которых служит эффективным механизмом адаптации к меняющимся условиям внешней среды, не уникально само по себе, оно отмечено и у других видов (Bradbury et al., 2013, Malinsky et al., 2015). Однако, рассматривая геном трехиглой колюшки, можно говорить о чрезвычайно развитом механизме адаптации за счет именно кластерного расположения соответствующих генов в геноме *G. aculeatus*, причем такая структуризация генома – явление, судя по всему, очень древнее. Так, по оценкам ученых, наиболее древний из островков дивергенции сформировался не менее 8 млн. лет назад (Nelson, Cresko, 2018.), что во многом объясняет отлаженность генетических систем адаптации у трехиглой колюшки.

## 1.6. Современные представления о формировании ареала трехиглой колюшки

### 1.6.1. Происхождение трехиглой колюшки, палеонтологические свидетельства

Большинство исследователей сходятся во мнении, что древним центром происхождения рода *Gasterosteus* является северная часть Тихого океана. В этом регионе отмечен наивысший уровень генетического разнообразия у представителей вида *G. aculeatus* (Bell, Foster, 1994).

Палеонтологическая летопись подкрепляет эту точку зрения множеством доказательств, демонстрирующих присутствие отпечатков морфологически сходных видов в отложениях начиная со среднего миоцена, причем находками окаменелых останков трехиглой колюшки насыщено как азиатское, так и североамериканское побережье северной части Тихого океана. Это косвенно подтверждает гипотезу о тихоокеанском происхождении трехиглой колюшки и рода *Gasterosteus* в целом.

Наиболее древние ископаемые отпечатки, характерные для вида, отнесенного к роду *Gasterosteus*, были найдены в Калифорнии и имеют возраст порядка 16 млн. лет. Морфологические особенности данных образцов неизвестны, поскольку в отложениях присутствуют только шипы брюшных плавников колюшек (Reynolds, 1991; Bell, Reynolds, 2010; Bell, 1994).

В зависимости от места нахождения, возраста образца, наличия или отсутствия щитков, а также принадлежности к морской либо к пресноводной форме, было выделено несколько видов трехиглых палео-колюшек, обитавших в Тихоокеанском регионе:

*G. apodus* – США, штат Невада, пресноводные плиоценовые отложения. Редукция костных пластин, первой спинной колючки и тазового пояса. Морфологические особенности не выходят за пределы изменчивости *G. aculeatus*. (Mural, 1973).

*G. doryssus* – США, штат Невада, плиоценовые пресноводные отложения. Сниженное число лучей в спинном плавнике (Hay, 1907; Jordan, 1908).

*G. aculeatus* – США, Южная Калифорния. Морская полнощитковая форма, позднемиоценовые отложения, отнесена к современному виду несмотря на морфологическую особенность – немного сдвинут спинной плавник (в отличие от современных трехиглых колюшек, он расположен точно над анальным) (Bell, 1977).

*G. kamoensis* – Япония, префектура Ниигата, верхнемиоценовые морские отложения. Полнощитковая форма, 4 спинные колючки, размер тела относительно крупнее, чем у современных *G. aculeatus* (Nazarkin et al., 2013).

*G. abnormis* – Россия, о. Сахалин, морские среднемиоценовые отложения. Полнощитковая форма, количество пластин несколько больше, чем у современной *G. aculeatus* (Сычевская, Гречина, 1981).

*G. orientalis* – Россия, Камчатка, среднемиоценовые пресноводные отложения. Удлиненное рыло, 4 спинные колючки, один из образцов обладал промежуточным числом щитков (фенотип – *semiarmatus*) (Сычевская, Гречина, 1981).

Можно заметить, что ископаемые виды рода *Gasterosteus* имеют небольшие морфологические отличия от современного *G. aculeatus*, такие как вариации числа лучей в спинном плавнике, частота встречаемости особей с двумя или четырьмя колючками, некоторое смещение спинного плавника относительно анального, небольшие изменения в пропорциях тела. Тем не менее, большинство этих отличий находится в пределах морфологической изменчивости современной трехиглой колюшки (Зюганов, 1991), что говорит об исключительном постоянстве морфологических характеристик рыб рода *Gasterosteus*. Особенно интересно, что морфологические формы, свойственные современной трехиглой колюшке, сформировались уже при появлении самого рода *Gasterosteus* и сохранились до настоящего момента.

Долгое время считалось, что древние популяции рыб рода *Gasterosteus* существовали только в бассейне Тихого океана, а проникновение представителей этого рода в бассейн Атлантического океана могло произойти относительно недавно – не ранее 1,9 млн. лет назад (Bell, Foster, 1994) ввиду отсутствия палеонтологических доказательств обратного. Древнейшие находки трехиглых колюшек в бассейне Северного ледовитого океана также достаточно «молоды» и имеют возраст порядка 2–2,5 млн. лет (Bennike, 1997). Однако, в относительно недавней работе (Schwarzhan, 2017) описана находка отолита рыбы, принадлежащей к роду *Gasterosteus* возрастом 12,65–13,4 млн. лет в отложениях океана Паратетис. К сожалению, морфологические особенности этой рыбы неизвестны, а сама находка нуждается в дальнейшем подтверждении, поскольку был найден всего один такой отолит. Несмотря на то, что этот образец моложе наиболее древних тихоокеанских отпечатков на 2–3 млн. лет, он имеет огромное значение, и, если будут получены дополнительные доказательства нахождения представителей рода *Gasterosteus* в данный временной период в Паратетисе, то эти сведения сами по себе должны внести значительные коррективы в понимание истории формирования ареала рыб, принадлежащих данному роду.

## 1.6.2. Филогеография трехиглой колюшки

### 1.6.2.1. Хронология исследований филогеографии трехиглой колюшки

Генетические исследования, посвященные теме филогеографии трехиглой колюшки, проводятся с конца XX-го века. Отправной точкой для работ по данной тематике можно считать 1992 год, когда была опубликована статья, описывающая результаты аллозимного полиморфизма у особей *G. aculeatus* из популяций Японии, западной и восточной части Северной Америки, а также Европы (Naglund et al., 1992). Авторы обнаружили, что все исследованные образцы трехиглой колюшки делятся на две сильно дифференцированные клады. Первая состоит из рыб, пойманных в Европе, Америке, а также некоторых особей из Японии. Внутри первой клады удалось выделить две ветви – атлантическую, в которую вошли европейские образцы, американские с восточного побережья Северной Америки, а также, что удивительно, часть японских образцов, и тихоокеанскую ветвь, состоящую из образцов с Западного побережья Америки и некоторых японских образцов. Вторая, сильно дивергировавшая клада, включала только образцы из Японии.

Таким образом, уже на основании белкового полиморфизма были определены основные филогенетические линии трехиглой колюшки, о которых речь пойдет далее. Однако, следует также обратить внимание и на то, что морфологически очень сходная *G. nipponicus* была выделена в отдельный вид на 22 года позже публикации вышеупомянутой работы (Higuchi et al., 2014), поэтому, существует небольшая вероятность включения представителей этого вида во вторую японскую кладу, наиболее обособленную от всех остальных образцов.

Дальнейшие исследования велись уже при помощи ДНК-маркеров, и следующим важным этапом можно считать сравнение последовательностей митохондриального гена *cyt b* у представителей трехиглой колюшки из популяций, обитающих в районах американского и азиатского побережий Тихого и Атлантического океанов, проведенное Orti в 1994 году (Orti, 1994).

Филогения, построенная на основании данных о полиморфизме митохондриального гена *cyt b*, хорошо дополнила и подтвердила выводы, полученные в работе, посвященной изучению аллозимов. Так же, как и в работе (Naglund et al., 1992), здесь были выявлены две сильно дивергировавшие друг от друга линии, одна из которых включала только тихоокеанские образцы, другая же состояла из гаплотипов, распространенных как в бассейне Тихого океана (только побережье Северной Америки), так и Атлантического (у побережий Америки и Европы). Другими словами, было показано

близкое родство атлантических популяций и одной из тихоокеанских ветвей, что позволило выдвинуть предположение об относительно недавнем происхождении современных атлантических популяций трехиглой колюшки от этой тихоокеанской линии (Orti, 1994).

Примечательно, что, несмотря на принципиальные отличия митохондриальной ДНК от биохимических маркеров, как по характеру наследования, так и по особенностям полиморфизма, оба исследования демонстрируют согласующиеся результаты. Сравнение филогенетических дендрограмм, представленных в работах Haglund et al. (1992) и Orti et al. (1994), показано на рисунке 7 (А и Б). Впрочем, тихоокеанская линия отделяется от атлантической даже при использовании генетических маркеров, традиционно не используемых в филогенетических исследованиях, например по полиморфизму гена эктодисплазина (*EDA*), играющего роль в формировании у трехиглой колюшки костных пластин (Colosimo et al., 2005).

Далее последовала серия филогенетических и филогеографических работ, выполненных на традиционных ДНК-маркерах – микросателлитных локусах (Mäkinen et al., 2006; Cano et al., 2008; DeFaveri et al., 2012; Ravinet et al., 2014; Vila et al., 2017) и митохондриальных генах (Mäkinen and Merilä, 2008; Cano et al., 2008; DeFaveri et al., 2012; Ravinet et al., 2014; Sanz et al., 2015; Vila et al., 2017).

В целом было уточнено деление представителей *G. aculeatus* на филогенетические группы, причем были выделены и новые линии – черноморская (Mäkinen and Merilä, 2008), адриатическая (Cano et al., 2008; DeFaveri et al., 2012), а также подтверждено происхождение пресноводных популяций от морских (Mäkinen et al., 2006; Liu et al., 2016).

Неким итогом можно считать масштабное филогеографическое исследование мировых популяций трехиглой колюшки (Fang et al., 2018), выполненное суммарно на 8079 SNP-маркерах, выявленных с помощью секвенирования методом RAD-seq (Restriction site associated DNA).

Работы, проведенные в разные временные промежутки с использованием кардинально различающихся молекулярных маркеров (белки-аллозимы, мтДНК, микросателлиты, SNP) в основном не противоречили друг другу, а напротив – обладали уточняющим характером (Рисунок 7 А, Б, В).

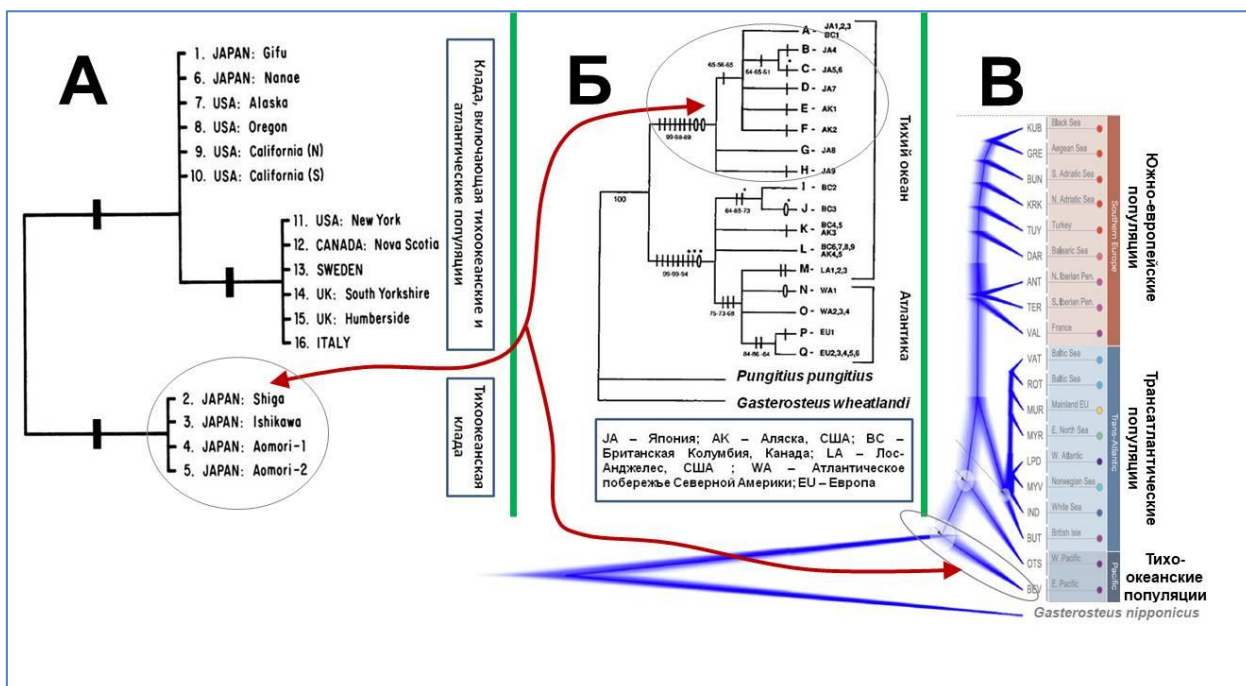


Рисунок 7. Сопоставление филогенетических деревьев, представленных в работах по изучению полиморфизма белков-аллозимов (А) (Haglund et al., 1992), митохондриального гена *cyt b* (Б) (Orti et al., 1994) и ядерных SNP-маркеров (В) (Fang et al., 2020) в популяциях трехиглой колюшки. Красными стрелками обозначена обособленная тихоокеанская филогенетическая группа трехиглой колюшки.

Взаимодополняющий характер проведенных работ позволил выявить некие общие закономерности филогенетических связей между популяциями трехиглой колюшки и выстроить схему расселения *G. aculeatus* по современному ареалу.

### 1.6.2.2. Современная модель формирования ареала *G. aculeatus*

Современные представления о формировании ареала трехиглой колюшки наиболее полно изложены в работах (Fang et al., 2018, 2020).

Авторы этих работ на основании молекулярных данных постарались восстановить пути расселения трехиглой колюшки, а также определить предполагаемые временные промежутки (Fang et al., 2020), в которые совершались наиболее значимые глобальные миграции *G. aculeatus* – заселение азиатской части Тихого океана, проникновение вида в Атлантический океан через Северный Ледовитый океан, повторное заселение севера Европы и североамериканского атлантического побережья.

Согласно выстроенной схеме формирования ареала *G. aculeatus* (Рисунок 8), предковая популяция обитала в районе тихоокеанского побережья Северной Америки, что соответствует наиболее древним палеонтологическим находкам рыб этого рода (Reynolds, 1991; Bell, Reynolds, 2010; Bell, 1994). Опираясь на расчеты, проведенные по методу молекулярных часов, расселение всех современных филогенетических линий трехиглой

колюшки из предковой североамериканской популяции началось относительно недавно (если сравнивать с палеонтологической историей рода *Gasterosteus*) (Orti et al., 1994; Mäkinen and Merilä, 2008; Fang et al., 2018; Fang et al., 2020). Этот процесс, согласно данным указанных авторов, укладывается во временной промежуток от 36,9 до 346,5 тыс. лет назад, и, в любом случае, начался не ранее 1,25 млн. лет назад (при альтернативном методе калибровки молекулярных часов) (Fang et al., 2020). Интересно, что оценки, приведенные ранее, в работе (Mäkinen and Merilä, 2008) на основании полиморфизма митохондриального гена *cyt b* и гипервариабельного локуса *D-loop*, определили интервал расхождения основных филогенетических линий трехиглой колюшки в районе 130–170 тыс. лет назад, что вполне укладывается в пределы, установленные по массиву SNP-маркеров (Fang et al., 2020), если основываться на концепции молекулярных часов. В этот временной период (от 36,9 до 346,5 тыс. лет назад) должна была сформироваться современная линия, обитающая сейчас в районе азиатского побережья Тихого океана. Инвазия трехиглой колюшки в Северный Ледовитый океан с последующим движением вдоль северного побережья Евразии, выходом в воды Атлантики и дальнейшим заселением бассейна Средиземного моря, согласно концепции молекулярных часов, произошла во временной интервал между 29,5 и 226,6 тыс. лет назад (Fang et al., 2020) (Рисунок 8).

Во время максимума последнего оледенения средиземноморский регион не был покрыт ледником и, согласно описываемой в работах Fang et al. (2018, 2020) модели, здесь могли сохраниться доледниковые популяции *G. aculeatus*. Действительно, исследователи, изучавшие средиземноморские популяции трехиглой колюшки, отмечают их уникальные генетические особенности. Мнение о древнем происхождении этих линий высказано в нескольких работах (Mäkinen et al., 2006; Cano et al., 2008; DeFaveri et al. 2012). Макинен с соавторами указывают на возникновение средиземноморских популяций в течение плейстоцена (Mäkinen et al., 2006), результаты работы Sanz et al. (2015) говорят о доледниковом происхождении популяций трехиглой колюшки в Адриатическом море. Впрочем, обсуждается и возможность множественных вселений трехиглой колюшки в средиземноморский регион (Vila et al., 2017).

Северные европейские и атлантические североамериканские популяции *G. aculeatus* должны были исчезнуть во время максимума последнего оледенения, поэтому, согласно Fang et al. (2018), после отступления ледников из этих регионов, произошло повторное заселение трехиглой колюшкой севера Европы и западной части Атлантического океана из популяций, сохранившихся южнее (Рисунок 8). Расчеты в соответствии с концепцией молекулярных часов показали, что эти процессы могли

происходить в интервале от 11,3 до 95,2 тыс. лет назад (Fang et al., 2020). Соответственно, авторы статьи делают вывод, что значение нижней возможной границы (95,2 тыс. лет назад) определено некорректно, т.к. возвращение колюшки в северную Атлантику после ее вымирания в этом регионе во время ледникового периода должно было произойти уже после максимума последнего оледенения (Fang et al., 2020). Представленная модель предполагает полное вымирание древних филогенетических линий трехиглой колюшки как в Атлантическом, так и в Тихом океанах, что хорошо соотносится с выводами предыдущих исследований – мнение о вымирании древних атлантических популяций трехиглой колюшки уже высказывалось при анализе митохондриальной ДНК популяций этого вида рыб (Orti et al., 1994) (Рисунок 8).

Таким образом, к настоящему времени в научной литературе сформировалось устойчивое представление о характере расселения трехиглой колюшки по современному ареалу и основных временных этапах, соответствующих наиболее значимым миграциям.

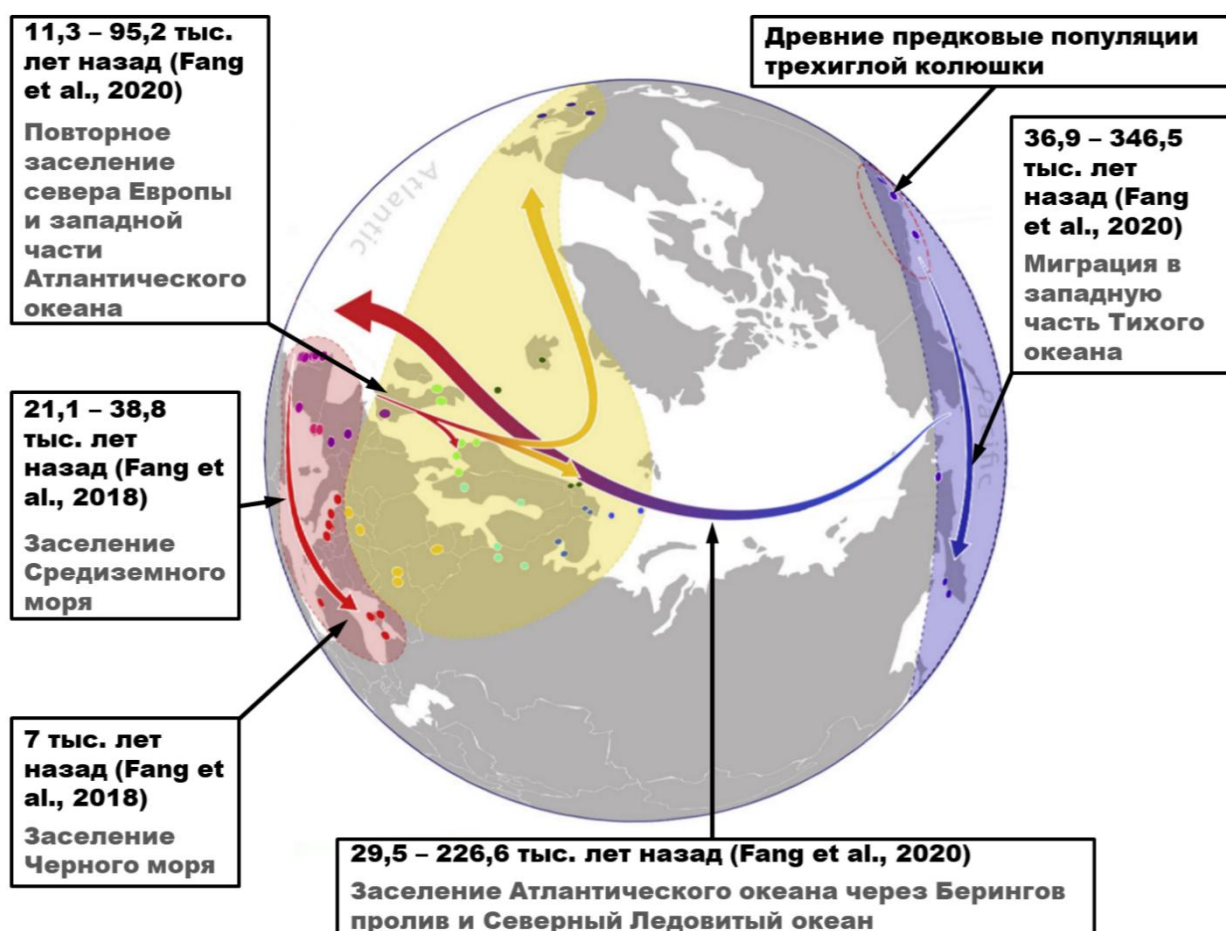


Рисунок 8. Современные представления о формировании ареала трехиглой колюшки. Данная схема представлена в работе Fang et al. (2018), уточненные датировки расхождения филогенетических линий взяты из публикации Fang et al. (2020).

## Заключение по обзору литературы

Имеющиеся в настоящее время данные позволяют утверждать следующее. Трехиглая колюшка – это вид, обладающий сложным для рыб поведением, уникальными адаптациями к различным условиям окружающей среды, возможностью жить и размножаться как в соленой, так и в пресной воде (Зюганов, 1991). Популяции *G. aculeatus* заселили местообитания в разных климатических зонах – от арктических морей до субтропиков (обзор: Makhrov et al., 2024). За миллионы лет эволюции рода *Gasterosteus* сформировалась особая структура генома трехиглой колюшки, которая позволяет благодаря наличию кластеров адаптивных аллелей всего за несколько поколений образовывать морфологические формы, отличающиеся от исходной (Terekhanova et al., 2014, 2019; Aguirre et al., 2022). Физиологические, генетические и поведенческие особенности позволили трехиглой колюшке достичь впечатляющей численности и заселить огромные пространства в Северном полушарии (Зюганов, 1991).

Однако, отличные адаптационные качества трехиглой колюшки плохо сочетаются с гипотезами, лежащими в основе современных филогеографических моделей, согласно которым на большей части палео-ареала (в Атлантике, Европе и даже в азиатско-тихоокеанском регионе) должно было произойти полное вымирание древних популяций этого вида (Orti et al., 1994; Mäkinen and Merilä, 2008; Fang et al., 2018; Fang et al., 2020). Можно, конечно, предположить, что древние представители трехиглых колюшек не обладали набором адаптаций, который мы наблюдаем сейчас, однако, как минимум, разнообразие морфологических форм, соответствующих современным, наблюдается в палеонтологической летописи на протяжении миллионов лет (Bell, 1994; Сычевская, Гречина, 1981; Bell, Haglund, 1982).

Можно заметить также, что современные популяции *G. aculeatus* испытывают влияние долговременных волн численности, однако, к масштабным вымираниям этот процесс не приводит (Зюганов, 1991). Максимум – страдают популяции, обитающие на краю ареала (обзор: Makhrov et al., 2025). Поэтому вывод об относительно недавнем происхождении (по отношению к возрасту палеонтологических находок) всех атлантических, североевропейских и особенно азиатско-тихоокеанских популяций трехиглой колюшки выглядит не очень обоснованным. Палеонтологические находки древних представителей трехиглой колюшки противоречат принятой в научной литературе интерпретации генетических данных, используемых для построения модели формирования ареала данного вида.

Можно выделить и другие противоречия:

1. Как показывают многочисленные филогенетические исследования, в Тихом океане сосуществуют две генетически сильно дивергировавшие линии (что особенно хорошо заметно по гаплогруппам мтДНК) (Orti, 1994). Тем не менее, причины, послужившие формированию этих двух митохондриальных линий *G. aculeatus*, в настоящее время не выяснены, а филогеографические схемы расселения трехиглой колюшки данный факт не объясняют. Более того, в данном регионе отсутствуют какие-либо промежуточные гаплотипы мтДНК, которые указывали бы на происхождение одной филогенетической линии от другой.

2. Отмеченная в нескольких работах высокая дивергенция средиземноморских линий трехиглой колюшки (Mäkinen et al., 2006; Cano et al., 2008; DeFaveri et al. 2012; Vila et al., 2017) наводит на мысли о гораздо более продолжительном существовании *G. aculeatus* в этом регионе, чем это принято считать сейчас.

3. Объяснения не находит и существующая в настоящее время зоогеографическая аномалия, заключающаяся в заражении атлантических популяций трехиглой колюшки, обитающих у побережья Дании и Германии, паразитом *Magnibursatus caudofilamentosa* (Gibson, Køie, 1991; Zander, 2007), тогда как другие представители рода *Magnibursatus* распространены в Черном и Средиземном морях, а также в Бискайском заливе (Kostadinova et al., 2003; Kostadinova, Gibson, 2009). В остальных северных популяциях трехиглой колюшки данный паразит выявлен не был.

Таким образом, ряд обозначенных выше несоответствий позволяет усомниться в правильности концепции формирования современного ареала вида *G. aculeatus* – популярного модельного объекта эволюционных и экологических исследований, утвердившейся в научной литературе.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1. Сбор проб для генетических исследований и характеристика изученного материала

Материалом для исследования служили особи *G. aculeatus* из природных популяций. Лов трехиглой колюшки осуществляли в нерестовой сезон в местах нереста. Орудиями лова служили сачки и мережи, обтянутые мелкоячеистой делью (размер ячеек не более 3 x 3 мм). Пойманных рыб фиксировали в 96% этаноле в соотношении 1:5 с последующей заменой спирта через 1–3 суток. Всего было исследовано 246 образцов, собранных в 53-х локальностях. Информация о географических координатах мест лова трехиглой колюшки и количестве образцов в каждой выборке приведены в Таблице 1. Детальная информация о каждом образце представлена в Приложении 1.

Таблица 1. Характеристика выборок *G. aculeatus*, изученных в работе

№ п/п	Кол-во образцов	Координаты		Сборщик проб
		Широта	Долгота	
1	2	41.8568	48.5668	Макарова О.Л.
2	23	44.6777	37.5630	Артамонова В.С., Махров А.А.
3	24	44.7302	37.5622	Артамонова В.С., Махров А.А.
4	10 (1)*	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.
5	8	44.7940	37.4688	Артамонова В.С., Махров А.А.
6	2	44.9474	37.3112	Артамонова В.С., Махров А.А.
7	5	45.2625	35.8986	Кулиш А.В.
8	4	45.2694	36.3428	Артамонова В.С., Махров А.А., Бардуков Н.В., Кулиш А.В.
9	10 (2)*	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.
10	1	45.3427	37.4753	Пашков А.Н.
11	2	45.3560	36.4394	Кулиш А.В., Артамонова В.С., Махров А.А.
12	1	45.3575	36.4522	Кулиш А.В., Артамонова В.С., Махров А.А.
13	2	45.3721	37.5552	Пашков А.Н.
14	2	45.8493	33.9317	Кулиш А.В.
15	5 (1)*	45.8817	33.8061	Кулиш А.В.
16	3	46.5197	42.3822	Артамонова В.С., Махров А.А.
17	1	49.1990	-122.5575	Аксенова О.В.
18	1	50.3222	143.7890	Кириллова Е.А.
19	2	50.4166	143.6026	Кириллова Е.А.
20	2 (1)*	52.0800	25.9284	Гайдученко Е.С.
21	8 (1)*	52.8243	158.1663	Аксенова О.В.
22	3	52.9184	156.5071	Болотов И.Н.
23	4	53.6479	30.2773	Гайдученко Е.С.
24	2	53.7079	48.9527	Семенов Д.Ю.
25	1	54.2387	28.5187	Гайдученко Е.С.
26	5	54.7476	25.2813	Решетников А.Н.
27	3	54.9633	166.4612	Малютина А.М.
28	1	56.1466	161.8049	Лайус Д.Л.
29	4 (2)*	58.3526	-134.5262	Ericksen R.
30	4	59.5703	151.3248	Берман Д.И.
31	9 (1)*	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Кол-во образцов	Координаты		Сборщик проб
		Широта	Долгота	
32	1	61.8663	34.5513	Махров А.А.
33	1	62.3386	44.2902	Спицын В.М.
34	2 (1)*	64.6406	38.1456	Дворянкин Г.А.
35	3	64.7136	38.1837	Иванова Т.С., Иванов М.В.
36	11	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.
37	3	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.
38	10	64.7801	40.4554	Вихрев И.В.
39	3	64.9029	36.6053	Головин П.В.
40	4	64.9485	36.7435	Головин П.В.
41	7	65.0350	35.6791	Алексеева Я.И., Махров А.А.
42	4	65.0411	35.6386	Алексеева Я.И., Махров А.А.
43	1	65.0777	35.5212	Алексеева Я.И., Махров А.А.
44	1	66.2956	33.3635	Артамонова В.С., Махров А.А., Лайус Д.Л.
45	5	66.2977	33.6274	Артамонова В.С., Махров А.А., Лайус Д.Л.
46	17	66.3137	33.6420	Артамонова В.С., Лайус Д.Л., Махров А.А.
47	5	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.
48	2	66.5334	33.0953	Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Иванов М.В.
49	4	66.7189	32.8578	Артамонова В.С., Махров А.А.
50	1	67.8818	44.1985	Макарова О.Л.
51	1	68.2689	59.9486	Макарова О.Л.
52	1	68.3163	59.6813	Макарова О.Л.
53	5	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.

\* В скобках указано количество образцов, для которых, помимо последовательностей *COI* и *cyt b* была изучена также последовательность между этими генами (всего 10 образцов), подробное описание данного участка мтДНК приводится в разделе 2.4.

## 2.2. Генетические локусы, выбранные для филогеографических исследований

Результаты, полученные в ходе выполнения данной работы, должны были снять ряд вопросов, касающихся формирования ареала *G. aculeatus*. Поскольку исследование имело выраженную филогеографическую направленность, в качестве маркеров были выбраны частичные последовательности митохондриальных генов *COI* и *cyt b*. Выбор митохондриальных маркеров был обусловлен практически полным отсутствием рекомбинации в мтДНК, и, как следствие, последовательным накоплением мутаций в ней (Avisе, 2000), что позволяло оценить не только степень филогенетической близости исследуемых групп, но и определить, в какой последовательности происходило их разделение.

Кроме того, как было описано в Главе 1, трехглая колюшка обладает гигантским ареалом, и различные популяции *G. aculeatus* могут быть удалены друг от друга на тысячи километров, поэтому в работе изучали участки мтДНК, характеризующиеся умеренным полиморфизмом различной степени – *cyt b* и *COI*. Это связано с тем, что в локусе *cyt b* нуклеотидные замены происходят, как правило, со сравнительно более высокой частотой

и потому данный локус лучше подходит для выявления межпопуляционной дифференциации генетически близких популяций. В то же время, локус *COI* обычно характеризует вид как единое целое или иногда позволяет выявить внутри вида отдельные филогенетические линии или даже подвиды, возникшие в результате долговременной географической изоляции.

### 2.3. Выделение ДНК

Выделение ДНК из образцов ткани (участков кожных покровов, мышц спины или плавников) производили с помощью набора реагентов «ДНК-Экстран-2» (НПК «Синтол», Россия) согласно инструкции фирмы-производителя. Данный коммерческий набор работает по принципу солевой экстракции, которая включает следующие основные этапы: 1 – лизис клеточных структур раствором, содержащим поверхностно-активные вещества с добавлением фермента протеиназы *K*, гидролизующей пептидные связи; 2 – осаждение гидролизованных белков солевым раствором и последующее удаление их из лизата путем центрифугирования; 3 – осаждение ДНК раствором, содержащим изопропиловый спирт; 4 – отмывка ДНК от солей и следов изопропилового спирта раствором, содержащим этиловый спирт; 5 – высушивание и растворение образцов ДНК.

### 2.4. Выполнение полимеразной цепной реакции (ПЦР)

Условия для ПЦР были следующими. Во всех случаях для приготовления реакционной смеси использовали 10-ти кратный буфер В-34 для *taq* ДНК-полимеразы производства фирмы Fermentas (Литва). ПЦР-смесь содержала 75 mM Трис-НСl, 20 mM (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 0,1% Tween 20, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, концентрация каждого из dNTP составляла 2,5 mM, а также в реакцию добавляли 10 пкМ каждого из двух праймеров (олигонуклеотиды были синтезированы НПК «Синтол», Россия). Финальный объем реакционной смеси составлял 20 мкл. В каждую пробирку вносили 0,7–1,0 ед. *Taq* ДНК-полимеразы (ООО «СибЭнзайм», Россия) и около 300–700 нг ДНК исследуемого образца. Реакцию выполняли в амплификаторе «Терцик» (ООО «ДНК-Технология», Россия). Для предотвращения испарения на поверхность ПЦР-смеси наносили 12 мкл минерального масла (MP Biomedicals, США).

Характеристика праймеров, использованных для амплификации участков генов *COI* и *cyt b* приведена в Таблице 2, а температурно-временные условия ПЦР – в Таблице 3.

Таблица 2. Последовательности праймеров, применявшихся для амплификации частичных последовательностей генов *COI* и *cyt b*

Ген	Название праймера	Последовательность праймера (5'→3')	Длина ампликона, п.о.	Литературный источник
<i>COI</i>	FishF1	TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC	708	Ward et al., 2005
	FishR1	TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA		
<i>cyt b</i>	<i>cyt b</i> F	ATGAAACTTTGGTTCCCTCC	1069	Mäkinen, Merilä, 2008
	<i>cyt b</i> R	CGCTGAGCTACTTTTGCATGT		

Таблица 3. Температурно-временные режимы ПЦР для амплификации исследуемых участков генов *COI* и *cyt b*

№ этапа	Стадия ПЦР	Температура, °C		Время, сек		Число циклов	
		<i>COI</i>	<i>cyt b</i>	<i>COI</i>	<i>cyt b</i>	<i>COI</i>	<i>cyt b</i>
1	Первичная денатурация	+95	+95	180	180	1	1
2	Денатурация	+95	+95	30	30	31	35
	Отжиг праймеров	+54	+58	30	30		
	Элонгация	+72	+72	45	45		
3	Финальная элонгация	+72	+72	300	300	1	1

Для ограниченного числа образцов (Таблица 1) была выполнена амплификация последовательности длиной 9926 нуклеотидов между генами *cyt b* и *COI*, которая соответствует участку мтДНК, расположенному с 6017-го по 14597-й нуклеотид митохондриального генома трехглазой колюшки. Нумерация нуклеотидов соответствует референсной последовательности NC\_041244.1, NCBI «GenBank». Рассмотренный участок содержит последовательности следующих генов: *COI* (частичная последовательность), *COX2*, *ATP8*, *ATP6*, *COX3*, *ND3*, *ND4L*, *ND4*, *ND5*, *ND6*, *cyt b* (частичная последовательность). С этой целью изучаемую последовательность разбили на 17 перекрывающихся участков, которые амплифицировали с помощью специально разработанных праймеров, приведенных в Таблице 4.

Состав смеси для ПЦР и температурно-временные параметры (за исключением температуры отжига праймеров, которая составляла +60 °C) соответствовали тем, которые применяли для участка гена *cyt b*.

Таблица 4. Праймеры для амплификации 17-ти перекрывающихся последовательностей мтДНК трехиглой колюшки на участке между генами *COI* и *cyt b*

Название праймера	Последовательность (5'→3')
F1-GA-seq-6017-6038*	TCTGATCTGTTCTCATCACTGC
R1-GA-seq-6618-6641	AAGCCTGCAATAATAGCAAATACG
F2-GA-seq-6523-6545	ACAGGCATTGTTCTTGCCAATTC
R2-GA-seq-7177-7199	GAAATCCTAGTTGTGAGGGATTG
F3-GA-seq-7075-7098	GTCACCTTCTTCATAAGACACTAG
R3-GA-seq-7711-7732	TGATGCAATGAAGGCTGTTTGG
F4-GA-seq-7574-7597	CTTATAGAAACAGACCATCGAATG
R4-GA-seq-8204-8226	AGAAATCGGTTGCTTGTTTCATCG
F5-GA-seq-8086-8107	GAACTTGACCATGACCTTAAGC
R5-GA-seq-8681-8705	CAAGAAGGGTGAGTAAAAATAGTAC
F6-GA-seq-8472-8492	TAGGTCACCTTCTCCCAGAAG
R6-GA-seq-9076-9097	CAAGACTAGCGTGGTAAAAAGC
F7-GA-seq-8887-8910	TTCCAATCCACAACCTTAATAAGC
R7-GA-seq-9511-9532	GGAAAAGTCACACAACGTCTAC
F8-GA-seq-9361-9382	TCTTCCTTCTTTGTTGCCACAG
R8-GA-seq-9974-9998	CTTAAACTAACTTCCTATTCAGCTC
F9-GA-seq-9846-9866	CCTTCTCCTTCCATTACCATG
R9-GA-seq-10440-10462	ATGTTAAGCTAAACACGGCGATG
F10-GA-seq-10281-10301	TTCTAGTCGCTGCTGCACGAA
R10-GA-seq-10917-10940	CAACTTGCTCACCATAGTTTATCC
F11-GA-seq-10793-10814	TATTTTATACCCTCGCAGGCTC
R11-GA-seq-11433-11453	GGTAATCCAAGGTTTGCAAGG
F12-GA-seq-11288-11309	TTATAATTGCCACGGACTTGC
R12-GA-seq-11915-11937	TTTACTCCTGCTTGGATTTGCAC
F13-GA-seq-11812-11832	AAGACTGCTAATCTCCGCGAC
R13-GA-seq-12454-12474	TATACTACGGCTTGAAGAGCG
F14-GA-seq-12331-12353	GGCTATACTTACCCTTGTTACAG
R14-GA-seq-13002-13024	GATGTCTTGTTTCATCATTGAGGC
F15-GA-seq-12779-12801	ACCATCTGCTTATGTTTAGGAGC
R15-GA-seq-13468-13489	CTGTTTAGCAGTAAGTGAGGCT
F16-GA-seq-13324-13346	ACTAGCATGAGGCAGCATTATTG
R16-GA-seq-13951-13971	TGGTATGAGGTGTCATGGGTC
F17-GA-seq-13844-13863	AGGGCCCATGCACTAAGAAC
R17-GA-seq-14577-14597	CCGTAATTTACATCTCGGCAG

\* Курсивом в названии праймеров выделены цифры, указывающие места локализации этих праймеров в референсном геноме *G. aculeatus* NC\_041244.1, представленном в базе данных NCBI «GenBank»).

## 2.5. Электрофорез в агарозном геле

Качество ПЦР-продукта определяли методом горизонтального электрофореза в 1,5 %-ом агарозном геле (Маниатис и др., 1984) в Трис-боратном буфере (1xTBE: 89 мМ Трис, 89 мМ борная кислота, 2 мМ ЭДТА, pH≈8,3). Перед нанесением в лунки геля ПЦР-продукт смешивали с 40 %-ым раствором сахарозы, содержащим также 0,025 % красителя бромфенолового синего (Маниатис и др., 1984) в пропорции 1 часть (по объему)

окрашенного раствора сахарозы и 2–3 части ПЦР-продукта. С целью оценки длин полученных ампликонов в одну из лунок геля вносили двунитевой маркер молекулярных масс М 27, который содержал 10 фрагментов от 100 пар оснований до 1000 с шагом в 100 п.о. и два дополнительных фрагмента длиной 1500 и 3000 п.о. (ООО «СибЭнзайм», Россия). Электрофорез проводили при силе тока в 90–100 мА и напряжении 110–120 В, процесс останавливали после того, как краситель мигрировал в геле на расстояние около 2,5 см в сторону положительно заряженного электрода. Окрашивание ДНК после процедуры электрофореза проводили в растворе бромистого этидия (концентрация бромистого этидия составляла 0,5 мкг на 1 мл дистиллированной воды) в течение 15–25 минут с последующими двумя-тремя отмытками геля от излишков бромистого этидия в дистиллированной воде. Для проведения отмытки гель на 5–10 минут помещали в кювету с дистиллированной водой, после чего воду сливали и повторяли процедуру заново. Дополнительно гель после отмыток 3–4 раза ополаскивали дистиллированной водой. Для визуализации результатов электрофореза использовали систему гель-документирования SYNGENE InGenius LHR Gel Doc Imaging System (SYNGENE, Великобритания), длина волны зондирующего излучения составляла 365 нм.

Пригодным для пересадения и дальнейшего изучения последовательности считали ПЦР-продукт, четко визуализирующийся в агарозном геле при воздействии УФ-излучения и соответствующий расчетной длине. Важным критерием считали также отсутствие выраженной неспецифичной амплификации (Рисунок 9).

## **2.6. Подготовка ПЦР-продукта к процедуре секвенирования**

Секвенирование образцов выполняли в Центре коллективного пользования «Геном» (г. Москва, ул. Вавилова, д. 32, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН).

Подготовку ПЦР-продуктов производили в соответствии с требованиями, указанными на сайте ЦКП «Геном» (<http://www.genome-centre.ru/preparation.html>).

Очистку ПЦР-продукта перед выполнением реакции секвенирования осуществляли следующим образом. К 20-ти мкл ПЦР-продукта добавляли 9,4 мкл дистиллированной воды, 3 мкл 5М раствора ацетата аммония и 87,6 мкл 96 %-го этилового спирта. В случае пересадения нескольких образцов одновременно, вначале готовили рабочий раствор – дистиллированную воду, раствор ацетата аммония и этиловый спирт смешивали в указанной пропорции в отдельной емкости. Затем в пробирку с 20 мкл ПЦР-продукта вносили 100 мкл рабочего раствора. Полученную смесь перемешивали на шейкере и оставляли на 20 минут при комнатной температуре ( $\approx 25$  °С), после чего

центрифугировали 20 минут при 13000 об/мин и удаляли супернатант при помощи пипетки или водоструйного насоса. Осадок промывали путем добавления 500 мкл 70%-го охлажденного этанола с последующим центрифугированием в течение 5 минут при 13000 об./мин. и удалением спирта с использованием пипетки или водоструйного насоса. Осадок высушивали в термостате при +65°C, затем растворяли очищенный ПЦР-продукт в 15-ти мкл деионизированной воды, после чего производили измерение концентрации переосажденного ПЦР-продукта при помощи спектрофотометра EzDrop 1000 (Blue-Ray Biotech, Тайвань) либо на агарозном геле – методом визуального сравнения светимости в геле известного количества (по объему) ПЦР-продукта, окрашенного с раствором бромистого этидия, со светимостью линейной ДНК, количество которой было известно. В данном случае калибровочные растворы получали на основе плазмиды pBR322 (ООО «СибЭнзайм», Россия), обладающей исходной концентрацией 200 нг ДНК в 1 мкл. Плазмиду линейаризовали проводя реакцию с эндонуклеазой рестрикции Pst I (ООО «СибЭнзайм», Россия). Затем путем разбавления раствора плазмиды деионизированной водой готовили серию калибровочных растворов, с концентрациями 100 нг/мкл, 50 нг/мкл, 25 нг/мкл, 12,5 нг/мкл, 6,25 нг/мкл, 3,125 нг/мкл, 1,6 нг/мкл, и 0,8 нг/мкл. В серию лунок геля вносили по 2 мкл калибровочного раствора. Таким образом, получали 8 количественных стандартов: 200, 100, 50, 25, 12,5, 6,25, 3,125 и 1,6 нг ДНК. Поскольку длина плазмиды pBR322 составляет 4361 п.о., что значительно больше размеров тестируемых ПЦР-продуктов, процедуру электрофореза запускали сразу после внесения в лунки геля калибровочных растворов, содержащих ДНК плазмиды. После того, как краситель бромфеноловый синий мигрировал в сторону положительного полюса на расстояние примерно равное 1,5–2 см, электрофорез останавливали, в оставшиеся лунки вносили по 2 мкл тестируемых ПЦР-продуктов и запускали процесс электрофореза снова, как и в первом случае, дожидаясь миграции красителя на 1,5–2 см. После обработки геля раствором бромистого этидия сравнивали интенсивность свечения ПЦР-продукта и контрольных образцов с известным количеством ДНК (Рисунок 9).

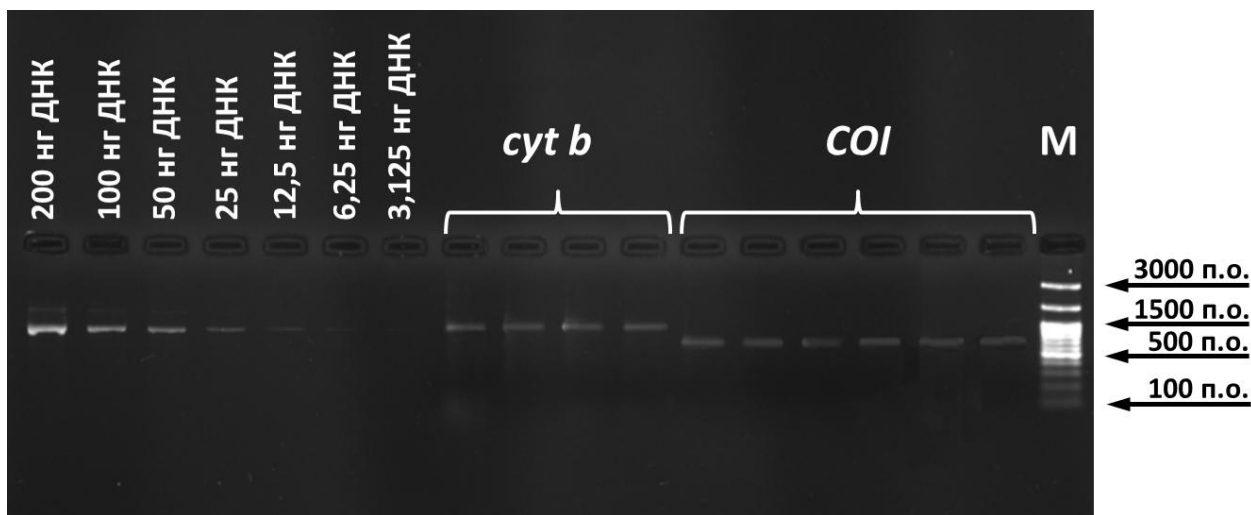


Рисунок 9. Оценка количества и качества ПЦР-продукта после проведения процедуры пересаживания. В левой части рисунка показана калибровочная серия с известным содержанием ДНК. Крайняя правая лунка – маркер молекулярных масс M27, который вносили в гель одновременно с тестируемыми образцами.

Пробы подготавливали к секвенированию следующим образом. В чистую пробирку добавляли аликвоту пересаженного ПЦР-продукта, содержащую 20 нг ДНК в случае, когда требовалось секвенировать фрагмент гена *COI*, а также любой из 17-ти участков митохондриального генома, расположенных между генами *COI* и *cyt b*. В случае фрагмента гена *cyt b* в реакцию секвенирования брали 40 нг ДНК. В ту же пробирку вносили 3,2 пкМ праймера. Количество праймера и ДНК, необходимое для проведения реакции секвенирования соответствовало рекомендациям, изложенным на сайте ЦКП «Геном» (<http://www.genome-centre.ru/preparation.html>). Полученную смесь высушивали в твердотельном термостате при температуре +60°C. Подготовленную пробу передавали в ЦКП «Геном» для проведения сотрудниками организации реакции секвенирования с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 и последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer (<http://www.genome-centre.ru/info.html>). Во всех случаях секвенирование осуществляли как с прямого, так и с обратного праймера (F и R).

Результаты секвенирования сотрудники ЦКП «Геном» предоставляли в виде файлов формата «.ab1», содержащих хроматограммы, полученные в автоматическом режиме. Графики секвенированных последовательностей просматривали визуально в специализированном редакторе BioEdit v7.0.9.0 (<https://thalljscience.github.io/>).

Всего в рамках данной работы было выполнено секвенирование 498-ми ПЦР-продуктов, которые представляли собой фрагменты генов *COI*, *cyt b* или соответствовали одному из участков, расположенных между ними. В Международную базу данных NCBI

«GenBank» были депонированы 144 последовательности ДНК. Подробные сведения об этих последовательностях приведены в Приложении 1.

Депонирование последовательностей в базу данных «GenBank» производили на сайте NCBI с помощью сервиса «Submission Portal» (<https://submit.ncbi.nlm.nih.gov/>). В случае частичных последовательностей *cyt b* и участка между генами *cyt b* и *COI* длиной 9926 нуклеотидов использовали инструмент «BankIt» (<https://submit.ncbi.nlm.nih.gov/about/bankit/>), а для загрузки последовательностей *COI* – инструмент «GenBank» (<https://submit.ncbi.nlm.nih.gov/about/genbank/>) в соответствии с инструкцией, приведенной на сайте.

## **2.7. Отбор последовательностей мтДНК трехиглой колюшки в международной базе данных NCBI для последующего анализа**

К сравнению с полученными в ходе работы последовательностями были добавлены нуклеотидные последовательности участков мтДНК *G. aculeatus*, секвенированные сторонними авторами и представленные в международной базе данных NCBI «GenBank» (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>). Поисковый запрос включал латинское название вида «*Gasterosteus aculeatus*» и обозначения целевых генов – цитохромоксидазы I («*cytochrome oxidase subunit I*», «*cytochrome c oxidase I*», «*COI*», «*COXI*») и цитохрома b («*cytochrome b*», «*cytb*», «*cyt b*»). Найденные в базе данных NCBI «GenBank» последовательности были сгруппированы в условные выборки по географическому принципу, характеристики которых приведены в Таблице 5. Дополнительно из базы данных NCBI «GenBank» было загружено 12 нуклеотидных последовательностей, соответствующих частичным последовательностям генов *COI* и *cyt b* чернопятнистой колюшки (*G. wheatlandi*): LC108095.1 (*cyt b*, гаплотип WET), KX145525.1 (*COI*, гаплотип WET1), EU524067.1 (*COI*, гаплотип WET2), EU524641.1 (*COI*, гаплотип WET2), EU524642.1 (*COI*, гаплотип WET2), KC015400.1 (*COI*, гаплотип WET2), KX145133.1 (*COI*, гаплотип WET2), KX145257.1 (*COI*, гаплотип WET2), KX145275.1 (*COI*, гаплотип WET2), KX145313.1 (*COI*, гаплотип WET2), EU524640.1 (*COI*, гаплотип WET3), KX145597.1 (*COI*, гаплотип WET4). Данные последовательности использовали для формирования аутгрупп при выполнении филогенетического анализа представителей трехиглой колюшки (*G. aculeatus*). Детальная информация о каждой из отобранных последовательностей приведена в Приложении 1.

Найденные последовательности каждого из генов были выравнены в программе BioEdit, и в последующую работу были взяты только участки ДНК, общие для всех последовательностей, для чего у некоторых из них были частично удалены нуклеотиды

как с 3'-, так и с 5'-конца. Это же касалось и последовательностей, секвенированных в настоящей работе. Итоговая длина последовательности изучаемого участка гена *COI* составила 609 нуклеотидов (с 5549-го по 6157-й нуклеотид для референсной последовательности митохондриального генома трехиглой колюшки NC\_041244.1), а участка *cyt b* – 963 нуклеотида (с 14512-го по 15474-й нуклеотид).

Дополнительно из базы NCBI «GenBank» были загружены 6 полных митохондриальных геномов *G. aculeatus* (Таблица 6, Приложение 1) по принципу принадлежности генов *COI* и *cyt b* к определенным филогенетическим линиям: трансатлантической, американо-тихоокеанской, а также к европейскому кластеру. Полный митохондриальный геном трехиглой колюшки средиземноморской линии найти в базе данных NCBI «GenBank» не удалось. Для проведения филогенетических исследований найденные геномы были добавлены к выборке секвенированных в рамках данной работы последовательностей участка мтДНК между генами *COI* и *cyt b* длиной 9926 п.о. Для построения медианных сетей гаплотипов были отобраны только участки митохондриальных геномов, соответствующие фрагменту митохондриального генома, секвенированному в данной работе (участку длиной 9926 п.о.).

Таблица 5. Характеристика выборок образцов *G. aculeatus* из работ сторонних авторов, использованных в настоящем исследовании

№ выборки*	Число образцов**	№ в NCBI	Ген	Широта	Долгота	Источник
54	6	AB094611; B094612	<i>cyt b</i>	35.1148	135.9826	Watanabe et al., 2003
55	6	AB094614	<i>cyt b</i>	35.2024	136.1223	Watanabe et al., 2003
56	6	AB094606; AB094607; AB094608	<i>cyt b</i>	35.2392	136.5842	Watanabe et al., 2003
57	6	AB094613	<i>cyt b</i>	35.2589	136.2259	Watanabe et al., 2003
58	1	LC533353	<i>cyt b</i>	35.3302	136.2709	Nakamura et al. (не опубликовано)
59	3	AB094627; AB094622; AB094616	<i>cyt b</i>	35.4540	132.9871	Watanabe et al., 2003
60	1	AB094609	<i>cyt b</i>	35.4721	136.5825	Watanabe et al., 2003
61	3	AB094610	<i>cyt b</i>	35.5645	136.7027	Watanabe et al., 2003
62	6	AB094615	<i>cyt b</i>	35.9835	136.4818	Watanabe et al., 2003
63	4	KR862842; KR862848; KR862849; KR862850	<i>COI</i>	36.5239	15.1781	Denys et al., 2015
64	1	AY116004	<i>cyt b</i>	36.7900	-119.4000	Roe et al., 2002
65	6	KJ553329; KJ553405; KJ553461; KJ553493; KJ553494; KJ553560	<i>COI</i>	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014
66	3	KJ553479 KJ553561 KJ553628	<i>COI</i>	37.2444	29.5298	Geiger et al., 2014
67	3	KJ553372; KJ553513; KJ553630	<i>COI</i>	37.2775	33.4480	Geiger et al., 2014
68	2	AB094623	<i>cyt b</i>	37.5275	139.9338	Watanabe et al., 2003
69	2	KJ201014	<i>cyt b</i>	37.6400	-8.6100	Sanz et al., 2015
70	2	KJ553506; KJ553578	<i>COI</i>	38.8298	22.4495	Geiger et al., 2014
71	5	KJ553361; KJ553409; KJ553467; KJ553532; KJ553563	<i>COI</i>	39.2183	20.9023	Geiger et al., 2014

Таблица 5. Продолжение

№ выборки	Число образцов	№ в NCBI	Ген	Ширина	Долгота	Источник
72	5	KJ553335; KJ553404; KJ553499; KJ553568; KJ553654	<i>COI</i>	39.2823	20.5435	Geiger et al., 2014
73	4	AB094617	<i>cyt b</i>	39.3597	141.9094	Watanabe et al., 2003
74	28	KJ201015	<i>cyt b</i>	40.6700	0.5900	Sanz et al., 2015
75	1	AF356079	<i>cyt b</i>	40.6967	-74.0255	Wilson et al., 2001
76	3	KJ553470; KJ553622; KJ553629	<i>COI</i>	41.3304	13.4297	Geiger et al., 2014
77	6	KJ553330; KJ553336; KJ553460; KJ553484; KJ553603; KJ553623	<i>COI</i>	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014
78	24	KJ201011	<i>cyt b</i>	41.8600	3.0800	Sanz et al., 2015
79	20	KJ201010	<i>cyt b</i>	41.9400	2.8300	Sanz et al., 2015
80	23	KJ201012; KJ201013	<i>cyt b</i>	41.9500	3.0100	Sanz et al., 2015
81	4	HM590669	<i>cyt b</i>	42.0016	9.4055	Lucek et al., 2010
82	1	KJ553385	<i>COI</i>	42.0390	19.4923	Geiger et al., 2014
83	3	KR862805; KR862806 KR862807	<i>COI</i>	42.0540	-8.5930	Denys et al., 2015
84	2	EF525437; EF525438	<i>cyt b</i>	42.0667	-7.7167	Mäkinen, Merilä, 2008
85	5	EF525464; EF525465; EF525466; EF525467; EF525468	<i>cyt b</i>	42.2333	19.1000	Mäkinen, Merilä, 2008
86	3	KR862855; KR862856; KR862858	<i>COI</i>	42.2450	47.8932	Denys et al., 2015
87	2	KR862816; KR862818	<i>COI</i>	42.5470	3.0470	Denys et al., 2015
88	2	KR862817; KR862827	<i>COI</i>	42.8590	2.9580	Denys et al., 2015
89	6	EF525458; EF525459; EF525460; EF525461	<i>cyt b</i>	42.9167	2.9167	Mäkinen, Merilä, 2008
90	14	AB094618; AB094619; AB094620; AB094621; AB094624; AB094625; AB094626	<i>cyt b</i>	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003
91	1	KJ553312	<i>COI</i>	43.0575	17.5102	Geiger et al., 2014
92	1	KJ553600	<i>COI</i>	43.0594	17.5930	Geiger et al., 2014
93	1	KJ553538	<i>COI</i>	43.0994	17.7147	Geiger et al., 2014
94	6	EF525469; EF525470; EF525471	<i>cyt b</i>	43.1000	17.7167	Mäkinen, Merilä, 2008
95	3	KR862837; KR862838; KR862861	<i>COI</i>	43.2001	40.3077	Denys et al., 2015
96	1	GU440325	<i>COI</i>	43.4470	145.9430	Hastings, Burton (не опубликовано)
97	3	KR862779; KR862785; KR862793	<i>COI</i>	43.4998	-1.2395	Denys et al., 2015
98	3	KR862773; KR862788; KR862792	<i>COI</i>	43.5456	4.5669	Denys et al., 2015
99	2	AB678416; AB678418	<i>cyt b</i>	43.6177	144.3292	Adachi et al., 2012
100	3	KR862839; KR862840; KR862857	<i>COI</i>	43.6214	7.1010	Denys et al., 2015
101	1	KJ553504	<i>COI</i>	43.6232	7.0964	Geiger et al., 2014
102	6	EF525462; EF525463	<i>cyt b</i>	43.9167	5.0500	Mäkinen, Merilä, 2008
103	3	KR862774; KR862795; KR862814	<i>COI</i>	43.9200	5.1257	Denys et al., 2015
104	3	KR862799; KR862800; KR862801	<i>COI</i>	43.9403	5.0361	Denys et al., 2015
105	10	EF525440; EF525441; EF525442; EF525443; EF525444; EF525445; EF525446; EF525447	<i>cyt b</i>	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008
106	6	EF525450; EF525455	<i>cyt b</i>	44.5667	33.4667	Mäkinen, Merilä, 2008
107	2	KC015396; KC015398	<i>COI</i>	44.5960	-63.9880	McCusker et al., 2013
108	1	KC015400	<i>COI</i>	44.6900	-63.2280	McCusker et al., 2013
109	3	EF525432; EF525450; EF525454	<i>cyt b</i>	44.8394	33.6153	Mäkinen, Merilä, 2008
110	3	EF525400; EF525436	<i>cyt b</i>	44.9333	4.8833	Mäkinen, Merilä, 2008
111	1	KR862853	<i>COI</i>	44.9513	4.9351	Denys et al., 2015
112	2	KR862794; KR862831	<i>COI</i>	45.0911	-0.4675	Denys et al., 2015
113	1	KR862783	<i>COI</i>	45.2412	-0.5790	Denys et al., 2015
114	4	EF525450; EF525451; EF525456; EF525457	<i>cyt b</i>	45.3000	37.3500	Mäkinen, Merilä, 2008

Таблица 5. Продолжение

№ выборки	Число образцов		Ген	Широта	Долгота	Источник
115	1	KJ553426	<i>COI</i>	45.3380	13.6230	Geiger et al., 2014
116	5	EF525472; EF525473; EF525474	<i>cyt b</i>	45.3333	13.6500	Mäkinen, Merilä, 2008
117	2	KR862859	<i>COI</i>	45.3707	47.9076	Denys et al., 2015
118	1	KJ553518	<i>COI</i>	45.3830	4.7524	Geiger et al., 2014
119	3	EF525452	<i>cyt b</i>	45.4241	29.3614	Mäkinen, Merilä, 2008
120	3	EF525400; EF525426	<i>cyt b</i>	45.4500	4.7667	Mäkinen, Merilä, 2008
121	3	KR862841; KR862844; KR862844	<i>COI</i>	45.6790	0.1707	Denys et al., 2015
122	1	KR862829	<i>COI</i>	45.7514	5.7837	Denys et al., 2015
123	3	EF525399; EF525426	<i>cyt b</i>	45.8333	5.2500	Mäkinen, Merilä, 2008
124	4	EF525414; EF525415; EF525416	<i>cyt b</i>	45.8333	-1.2000	Mäkinen, Merilä, 2008
125	5	EF525475; EF525476	<i>cyt b</i>	45.8833	13.1000	Mäkinen, Merilä, 2008
126	1	KC015395	<i>COI</i>	45.9290	-62.5460	McCusker et al., 2013
127	2	EF525400; EF525400	<i>cyt b</i>	45.9667	5.3000	Mäkinen, Merilä, 2008
128	2	EF525433	<i>cyt b</i>	46.0333	4.0667	Mäkinen, Merilä, 2008
129	1	KC015397	<i>COI</i>	46.0600	-63.5300	McCusker et al., 2013
130	3	EF525450; EF525453	<i>cyt b</i>	46.2167	33.6833	Mäkinen, Merilä, 2008
131	1	JQ354102	<i>COI</i>	46.2400	-123.4270	Elz et al. (не опубликовано)
132	1	LC108095	<i>cyt b</i>	46.2666	-64.5833	Takahashi et al., 2016
133	4	EU524631; EU524633; EU524634; EU524635	<i>COI</i>	46.7700	-71.3600	Hubert et al., 2008
134	2	KR862822; KR862828	<i>COI</i>	46.7903	-1.8555	Denys et al., 2015
135	1	KR862825	<i>COI</i>	46.9574	-1.7589	Denys et al., 2015
136	1	EF525414	<i>cyt b</i>	46.9667	-1.8167	Mäkinen, Merilä, 2008
137	2	KR862775; KR862797	<i>COI</i>	47.1339	5.1804	Denys et al., 2015
138	2	KR862823; KR862824	<i>COI</i>	47.2437	3.2596	Denys et al., 2015
139	6	KX145133; KX145257; KX145275; KX145313; KX145525; KX145597	<i>COI</i>	47.2629	-65.0474	Schoelincq et al. (не опубликовано)
140	1	KJ553624	<i>COI</i>	47.3137	5.0293	Geiger et al., 2014
141	6	EF525441	<i>cyt b</i>	47.4500	3.6500	Mäkinen, Merilä, 2008
142	3	KR862846; KR862847; KR862854	<i>COI</i>	47.5809	5.4066	Denys et al., 2015
143	1	KJ553427	<i>COI</i>	47.5919	5.3958	Geiger et al., 2014
144	2	KR862777; KR862796	<i>COI</i>	47.7470	7.2366	Denys et al., 2015
145	4	EU524067; EU524640; EU524641; EU524642	<i>COI</i>	48.0200	-69.3500	Hubert et al., 2008
146	4	EU524636; EU524637; EU524638; EU524639	<i>COI</i>	48.1200	-70.2700	Hubert et al., 2008
147	3	KR862781; KR862786; KR862812	<i>COI</i>	48.1638	7.4502	Denys et al., 2015
148	3	EF525427	<i>cyt b</i>	48.2333	5.2833	Mäkinen, Merilä, 2008
149	3	KR862778; KR862790; KR862791	<i>COI</i>	48.6436	7.7040	Denys et al., 2015
150	2	KR862780; KR862784	<i>COI</i>	48.6511	5.3493	Denys et al., 2015
151	2	KR862811; KR862830	<i>COI</i>	48.6537	1.2017	Denys et al., 2015
152	5	AB678412; AB678413; AB678414; AB678415; AB678417	<i>cyt b</i>	49.0150	-122.7790	Adachi et al., 2012
153	2	KR862782; KR862789	<i>COI</i>	49.1934	3.5241	Denys et al., 2015
154	1	EU524066	<i>COI</i>	49.4200	-67.3000	Hubert et al., 2008
155	2	KR862769; KR862772	<i>COI</i>	49.4422	2.8454	Denys et al., 2015
156	3	KR862798; KR862813; KR862832	<i>COI</i>	49.4558	6.0794	Denys et al., 2015
157	2	KR862821; KR862826	<i>COI</i>	49.7422	2.0166	Denys et al., 2015
158	3	KR862776; KR862787; KR862815	<i>COI</i>	49.8931	1.7047	Denys et al., 2015
159	2	KR862819; KR862820	<i>COI</i>	50.2980	2.8630	Denys et al., 2015
160	2	EF525432	<i>cyt b</i>	50.3166	29.0667	Mäkinen, Merilä, 2008
161	1	KR862808	<i>COI</i>	50.4070	-4.7789	Denys et al., 2015

Таблица 5. Продолжение

№ выборки	Число образцов		Ген	Ширина	Долгота	Источник
162	2	EF525391; EF525432	<i>cyt b</i>	50.7667	27.3667	Mäkinen, Merilä, 2008
163	2	EF525405; EF525430	<i>cyt b</i>	50.8833	4.7333	Mäkinen, Merilä, 2008
164	1	KR862810	<i>COI</i>	51.4680	-1.0855	Denys et al., 2015
165	1	KR862809	<i>COI</i>	51.6010	-1.1185	Denys et al., 2015
166	1	EF525401	<i>cyt b</i>	51.6333	12.8167	Mäkinen, Merilä, 2008
167	3	EF525408; EF525429	<i>cyt b</i>	51.6667	0.1500	Mäkinen, Merilä, 2008
168	2	EF525412; EF525418	<i>cyt b</i>	51.9333	7.1833	Mäkinen, Merilä, 2008
169	1	KR862843	<i>COI</i>	52.2818	-6.9653	Denys et al., 2015
170	6	EF525398; EF525420; EF525429	<i>cyt b</i>	52.8833	8.4333	Mäkinen, Merilä, 2008
171	4	EF525391; EF525417	<i>cyt b</i>	52.9167	23.5667	Mäkinen, Merilä, 2008
172	3	EF525402; EF525403	<i>cyt b</i>	53.6301	18.7404	Mäkinen, Merilä, 2008
173	3	EF525395; EF525423	<i>cyt b</i>	54.3667	19.8500	Mäkinen, Merilä, 2008
174	3	EF525391; EF525424	<i>cyt b</i>	54.6333	25.3500	Mäkinen, Merilä, 2008
175	3	EF525391; EF525413; EF525419	<i>cyt b</i>	54.9667	12.2833	Mäkinen, Merilä, 2008
176	7	EF525441	<i>cyt b</i>	55.7874	-5.0890	Mäkinen, Merilä, 2008
177	1	HM590667	<i>cyt b</i>	56.0886	8.2313	Lucek et al., 2010
178	6	EF525391; EF525407; EF525428	<i>cyt b</i>	57.0226	-2.3825	Mäkinen, Merilä, 2008
179	5	KR862770; KR862771; KR862802; KR862803; KR862804	<i>COI</i>	57.5620	-7.3164	Denys et al., 2015
180	2	KR862851; KR862852	<i>COI</i>	58.1957	6.5100	Denys et al., 2015
181	3	EF525397; EF525406	<i>cyt b</i>	58.7333	5.5167	Mäkinen, Merilä, 2008
182	3	EF525394; EF525410; EF525425	<i>cyt b</i>	59.8333	23.2000	Mäkinen, Merilä, 2008
183	1	KJ628012	<i>cyt b</i>	60.1200	25.1100	Wang et al., 2015
184	3	EF525391; EF525406	<i>cyt b</i>	60.3167	5.3667	Mäkinen, Merilä, 2008
185	2	EF525411; EF525431	<i>cyt b</i>	61.4333	35.8000	Mäkinen, Merilä, 2008
186	5	EF525404; EF525439; EF525448; EF525449	<i>cyt b</i>	62.0833	-6.5833	Mäkinen, Merilä, 2008
187	4	KR862833; KR862834; KR862835; KR862836	<i>COI</i>	64.2693	-18.8569	Denys et al., 2015
188	1	EF525391	<i>cyt b</i>	65.2557	-18.3333	Mäkinen, Merilä, 2008
189	3	EF525392; EF525393; EF525421	<i>cyt b</i>	66.2333	37.1500	Mäkinen, Merilä, 2008
190	1	HQ712385	<i>COI</i>	68.5110	-167.9230	Mecklenburg et al., 2011
191	1	HQ712384	<i>COI</i>	69.0070	-167.0400	Mecklenburg et al., 2011
192	3	EF525391; EF525396; EF525435	<i>cyt b</i>	69.3333	18.7667	Mäkinen, Merilä, 2008
193	2	EF525391	<i>cyt b</i>	69.5500	27.3333	Mäkinen, Merilä, 2008
194	3	EF525391; EF525409; EF525434	<i>cyt b</i>	69.9667	27.9667	Mäkinen, Merilä, 2008
195	3	EF525392; EF525393; EF525422	<i>cyt b</i>	74.9667	37.1333	Mäkinen, Merilä, 2008

\* Нумерация выборок в таблицах 1 и 5 сквозная и соответствует нумерации выборок в Приложении 1.

\*\* Число образцов приведено в соответствии с данными авторов; по этой причине количество номеров в NCBI «GenBank» совпадает с числом образцов не во всех случаях.

Таблица 6. Характеристика митохондриальных геномов, отображенных в базе данных NCBI «GenBank», с целью изучения последовательности между генами *COI* и *cyt b* длиной 9926 п.о.

№ п/п	№ в NCBI	Локус	Широта	Долгота	Источник
1	OL404937	<i>COI</i> → <i>cyt b</i>	44.0031	-123.9960	Dziedzic, не опубликовано
2	OM736816	<i>COI</i> → <i>cyt b</i>	46.9443	-90.8213	Maloy et al., не опубликовано
3	MW856891	<i>COI</i> → <i>cyt b</i>	46.9443	-90.8213	Maloy et al., не опубликовано
4	MW856890	<i>COI</i> → <i>cyt b</i>	46.9443	-90.8213	Maloy et al., не опубликовано
5	MN122917	<i>COI</i> → <i>cyt b</i>	56.0439	12.6080	Margaryan, не опубликовано
6	MH205729	<i>COI</i> → <i>cyt b</i>	61.6146	-149.7573	Jiang et al., 2018

## 2.8. Изучение филогенетических связей между популяциями трехиглой колюшки

Основным инструментом при анализе полученных последовательностей стало построение медианных сетей гаплотипов для локусов *cyt b* и *COI* митохондриальной ДНК. Изучение филогенетических связей проводили в программах PopART 1.7. (Leigh et al., 2015) и Network 10.2.0.0. (<https://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>) в соответствии с алгоритмом «Median Joining» (Bandelt et al., 1999) по отдельности для последовательностей *COI* и *cyt b*. Этот же метод применяли и для более точного разделения отдельных филогенетических линий трехиглой колюшки по протяженному участку митохондриального генома, расположенному между данными генами.

С целью подтверждения генетической кластеризации, полученной на медианных сетях, для каждого локуса (*COI*, *cyt b*, межгенный фрагмент длиной 9926 п.о.) в программе MEGA (Version 11.0.13, <https://www.megasoftware.net/>) были построены дендрограммы филогенетических взаимоотношений. В опциях программного обеспечения указывали метод построения деревьев «Neighbor-Joining». Расчет генетических дистанций производили согласно модели «Tamura-Nei».

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 3.1. Полиморфизм участков генов *COI* и *cyt b* мтДНК для исследованных образцов *G. aculeatus*

В исследовании были использованы образцы трехиглой колюшки из разных частей ареала. Характеристики образцов, для которых были изучены последовательности участков митохондриальных генов *COI* и *cyt b*, приведены в Приложении 1. Всего для частичной последовательности гена *COI* были изучены участки мтДНК 54-х представителей трехиглой колюшки из 36-ти локаций, а в случае гена *cyt b* – участки мтДНК 155-ти образцов из 46-ти локаций (см. Приложение 1).

Все эти последовательности были помещены в Международную базу данных NCBI «GenBank», где им были присвоены номера, которые приведены в Приложении 1. К сравнению были также добавлены последовательности, депонированные в международную базу данных NCBI «GeneBank» другими исследователями, в том числе 150 (для особей *G. aculeatus* из 72-х популяций) в случае гена *cyt b* и 162 (для рыб из 70-ти популяций) для *COI* (Приложение 1, Таблица 5).

Стандартные показатели генетического разнообразия, рассчитанные для участков *COI* и *cyt b* трехиглой колюшки, представлены в таблицах 7 и 8.

Таблица 7. Характеристики генетического разнообразия трехиглой колюшки, изученной в работе, для частичной последовательности гена *COI* мтДНК

Показатель	Значение
Количество последовательностей	205
Длина анализируемого участка, п.о.	609
Число полиморфных сайтов, S:	60
Общее число мутаций, Eta	61
Число гаплотипов, h	56
Гаплотипическое разнообразие, Hd	0,872
Нуклеотидное разнообразие, Pi	0,00757
Среднее число нуклеотидов, дифференцирующих гаплотип, k	4,609

Таблица 8. Характеристики генетического разнообразия трехиглой колюшки, изученной в работе, для частичной последовательностей участка гена *cyt b* мтДНК

Показатель	Значение
Количество последовательностей	305
Длина анализируемого участка, п.о.	963
Число полиморфных сайтов, S:	132
Общее число мутаций, Eta	142
Число гаплотипов, h	122
Гаплотипическое разнообразие, Hd	0,9425
Нуклеотидное разнообразие, Pi	0,01300
Среднее число нуклеотидов, дифференцирующих гаплотип, k	12,519

Сравнение данных, представленных в таблицах 7 и 8, позволяет говорить о существенно более высоком полиморфизме гена *cut b* по сравнению с геном *COI* у трехиглой колюшки, изученной в работе, даже с учетом разницы в длинах последовательностей и количестве исследованных образцов. Это различие выражается в числе полиморфных сайтов, числе возможных замен на сайт, количестве гаплотипов, степени отличия гаплотипов между собой, а также в общем нуклеотидном разнообразии.

### **3.2. Медианная сеть гаплотипов для частичной последовательности гена *COI* мтДНК**

Медианная сеть для частичной последовательности гена *COI* представлена на Рисунке 10, а дерево филогенетических взаимоотношений – на Рисунке 11. Географическая локализация объектов исследования представлена на карте (Рисунок 12), цветом показана принадлежность изученных образцов к той или иной группе гаплотипов, обозначенных соответствующим цветом на сети гаплотипов и дендрограмме (Рисунки 10, 11).

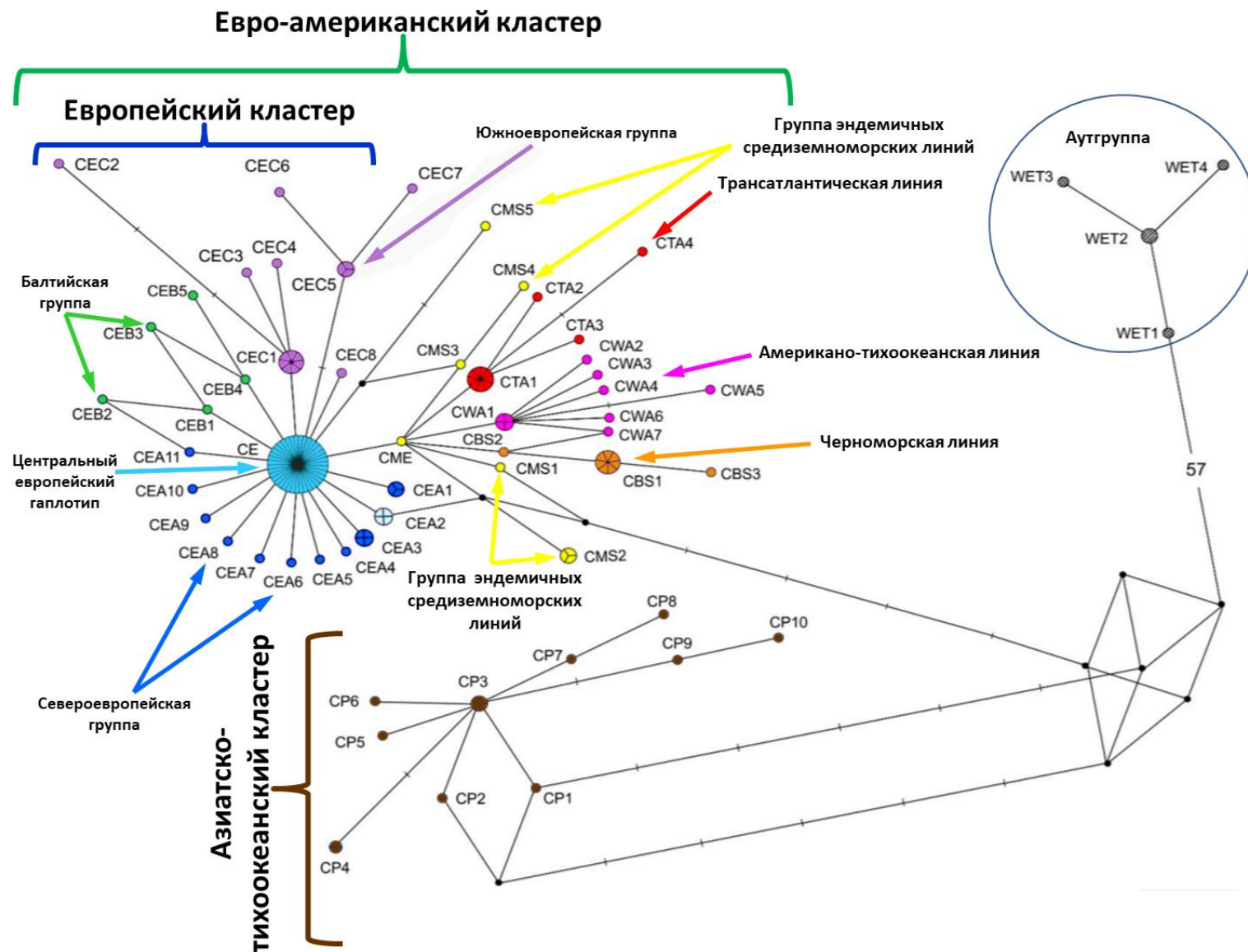


Рисунок 10. Медианная сеть гаплотипов, построенная на основании данных для частичной последовательности гена *COI* мтДНК.

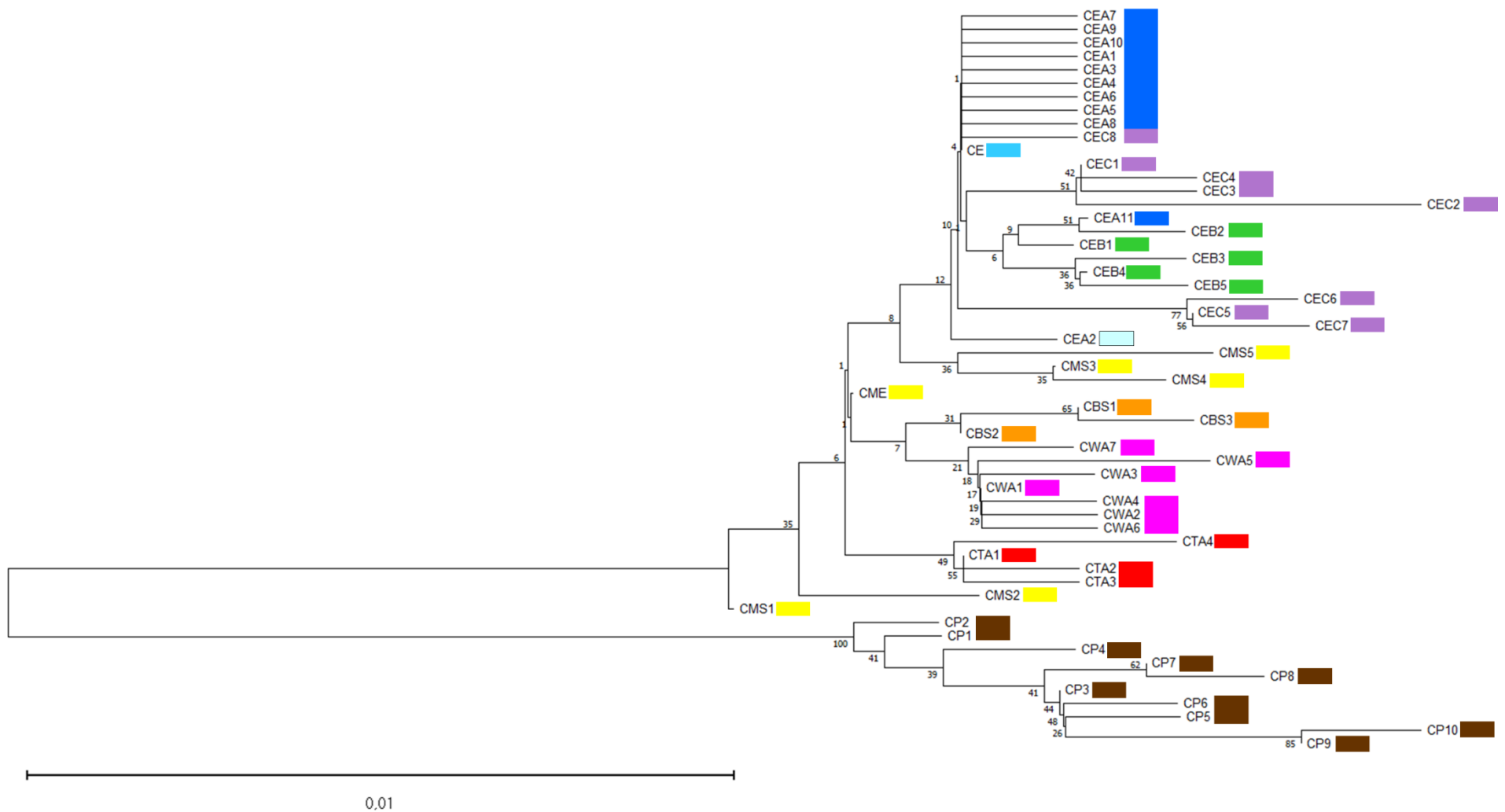


Рисунок 11. Дендрограмма филогенетических взаимоотношений, построенная на основании полиморфизма частичной нуклеотидной последовательности гена *COI*

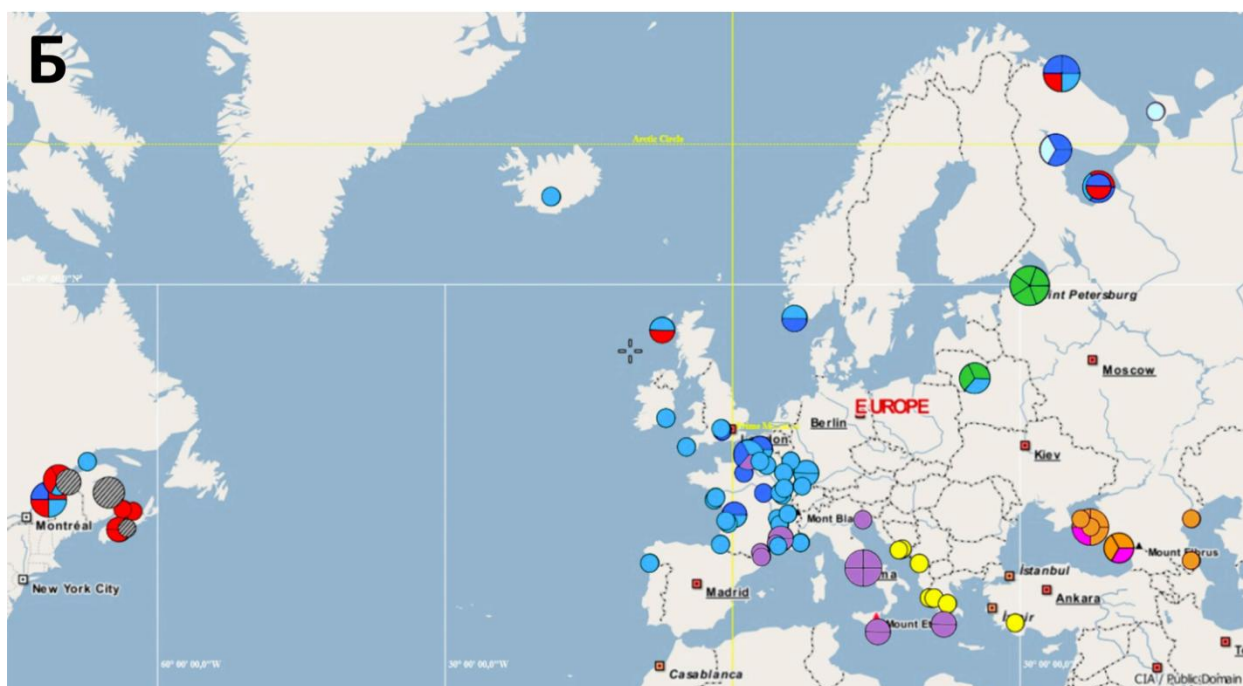
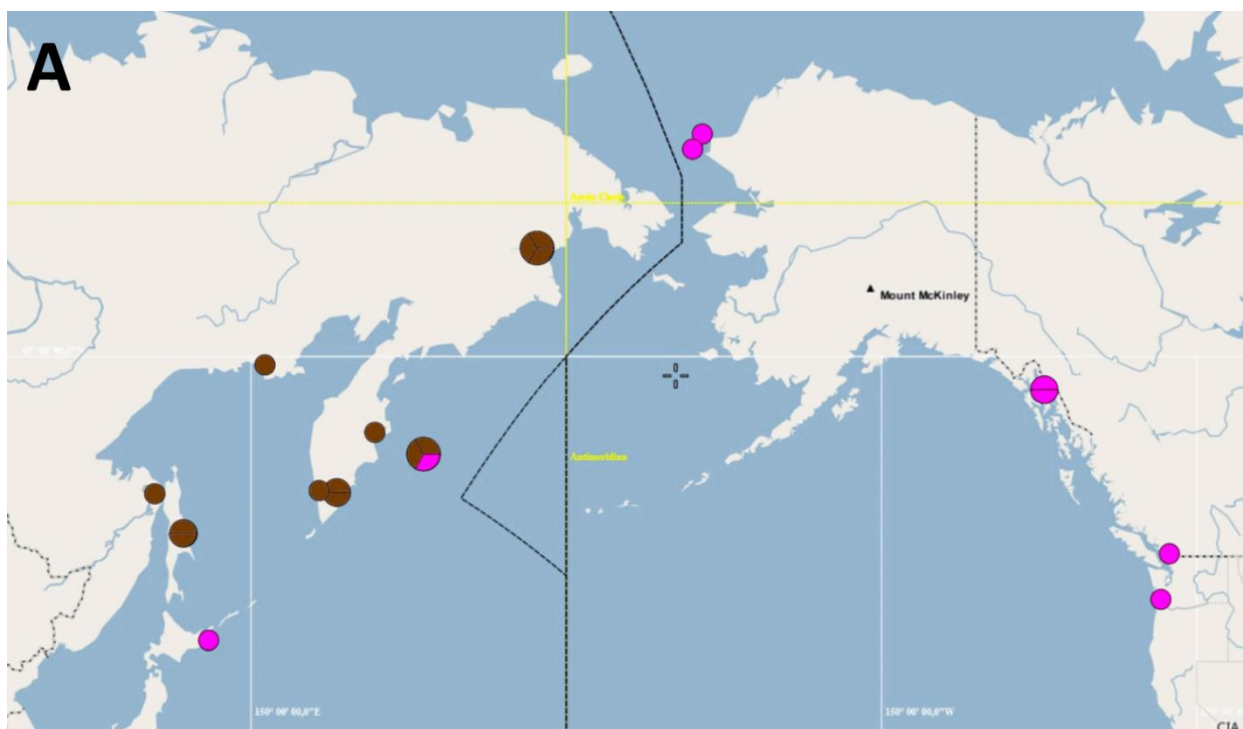


Рисунок 12. Географическая локализация мест поимок трехиглых колюшек, частичные нуклеотидные последовательности гена COI для которых были использованы при построении медианной сети гаплотипов: А – бассейн Тихого океана, Б – бассейны Атлантического и Северного Ледовитого океанов.

Медианная сеть гаплотипов частичной последовательности гена COI. Рисунок 10 наглядно демонстрирует, что все гаплогруппы трехиглых колюшек делятся на два сильно дивергировавших кластера, разделенных 14-ю нуклеотидными заменами. Один из кластеров включает только гаплогруппы, несущие гаплотипы, характерные для большинства азиатско-тихоокеанских представителей *G. aculeatus*, поэтому его можно

условно назвать азиатско-тихоокеанским (СР, коричневый цвет), второй же включает в себя все остальные гаплогруппы трехиглых колюшек, – их носители обитают преимущественно в бассейнах Атлантического и Северного Ледовитого океанов, но локально их обнаруживают и в Тихом океане, преимущественно на побережье Северной Америки. Этот кластер можно условно назвать евро-американским.

Как было отмечено выше, азиатско-тихоокеанский кластер отделяет от евро-американского 14 нуклеотидных замен, и что характерно, от центральной части линии, разделяющей кластеры, отходит ветвь, ведущая к аутгруппе – *G. wheatlandi*, ее длина составляет 57 нуклеотидных замен. Таким образом, аутгруппа в этом случае оказывается равноудаленной от двух крупных кластеров гаплотипов *G. aculeatus*.

На рассматриваемой сети гаплотипов хорошо видно, что наиболее близкими к гаплотипам азиатско-тихоокеанского кластера оказываются гаплотипы отдельных эндемичных линий (СМЕ, СМS1) средиземноморской группы, которая на Рисунке 10 обозначена желтым цветом.

Особое внимание обращает на себя гаплотип СМЕ (носители которого были обнаружены в реликтовом озере Скадар), расположенный в точке, от которой берут начало все основные филогенетические линии евро-американского кластера. При этом гаплотипы средиземноморских эндемичных линий весьма разнообразны, что свидетельствует о неоднородности популяций рассматриваемой группы, а также об их давней изоляции друг от друга.

Интересно, что филогенетическая линия, которую формируют образцы черноморского происхождения (СBS, оранжевый цвет), выглядит при этом достаточно консолидированной в отличие от средиземноморской группы гаплотипов: все гаплотипы, относящиеся к ней, происходят друг от друга. Однако, наряду с этим, среди рыб черноморского региона были обнаружены три особи, которые оказались носителями гаплотипов линии, представители которой распространены практически исключительно в бассейне Тихого океана у побережья Северной Америки (американо-тихоокеанская линия СWA, обозначена темно-розовым цветом, рисунки 10, 12). Одна из рыб была поймана в устье реки Сукко (гаплотип СWA1) и две – в реке Бзыбь (гаплотипы СWA1 и СWA5).

Все обнаруженные гаплотипы, образующие трансатлантическую линию (СТА, обозначены красным цветом), представители которой распространены в Северном полушарии по обе стороны Атлантического океана, происходят от широко распространенного гаплотипа СТА1, который отличается от средиземноморского СМЕ одной нуклеотидной заменой.

Также всего одной нуклеотидной заменой от средиземноморского гаплотипа СМЕ отделен гаплотип СЕ (обозначен голубым цветом) – центральный гаплотип крупного европейского кластера (гаплотипы кластера окрашены в разные оттенки синего и зеленого, а также в сиреневый цвет), подразделяющегося на группы СЕА (североевропейская группа, гаплотипы выделены синим цветом), СЕВ (балтийская группа, гаплотипы окрашены зеленым цветом) и СЕС (южноевропейская группа, гаплотипы окрашены сиреневым цветом) по принадлежности их носителей к определенным географическим районам. От гаплотипа СЕ, широко распространенного у трехиглых колюшек, обитающих в Европе и на атлантическом побережье Северной Америки, происходят многочисленные гаплотипы группы СЕА, обнаруженные у рыб, пойманных в морях, принадлежащих к бассейнам Атлантического и Северного Ледовитого океанов, каждый из которых отличается от СЕ единственной нуклеотидной заменой.

Отдельно выделяется гаплотип СЕА2 (обозначен бледно-голубым цветом), который также как и СМЕ, теоретически может быть предковым для европейского кластера, но с другой стороны – может являться и производным от гаплотипа СЕ.

Несколько бóльшая степень дифференциации характерна для гаплотипов, распространенных в Балтийском море (СЕВ, обозначены зеленым цветом) и пресных водоемах, относящихся к его бассейну (Рисунок 10). Здесь обитают трехиглые колюшки – носители гаплотипов, уникальных для данного региона, которые относятся к трем филогенетическим линиям.

Представители южноевропейской группы гаплотипов СЕС (обозначена сиреневым цветом) характеризуются обширным распространением: преимущественно обитают в водоемах средиземноморского бассейна (например, в бассейне реки Роны), но локально встречаются и на севере Европы – в реках, впадающих в Северное море. Все гаплотипы группы СЕС происходят от европейского гаплотипа СЕ и отделяются от него на 1–4 нуклеотидные замены.

Формально, от основного европейского гаплотипа СЕ может происходить также гаплотип СМ5, обнаруженный в средиземноморском регионе, а также и средиземноморские гаплотипы СМ3 и СМ4, отличающиеся от него двумя и тремя нуклеотидными заменами соответственно. Однако, для всех указанных гаплотипов более вероятен альтернативный вариант, который связывает данные гаплотипы как раз с эндемичными филогенетическими линиями, распространенными в бассейне Средиземного моря (см. Рисунок 10), и такой вариант трактовки полученных результатов представляется более убедительным.

Дендрограмма филогенетических взаимоотношений, построенная на основании полиморфизма частичной последовательности *COI*. Цветовые обозначения линий гаплотипов трехиглой колючки на дендрограмме генетических взаимоотношений (Рисунок 11) полностью аналогичны принятым на медианной сети (Рисунок 10). Кластеризация на представленной дендрограмме в значительной степени соответствует медианной сети: все гаплотипы разделяются на два сильно дифференцированных кластера, один из которых включает только азиатско-тихоокеанские гаплотипы, а другой – все остальные. Примечательно, что от ветви, ведущей к евро-американскому кластеру, вначале отделяются эндемичные средиземноморские линии (CMS1, CMS2). Обращает на себя внимание и расположение гаплотипа СМЕ, который, как и на медианной сети, наиболее близок к предковому для целого ряда линий: трансатлантической, черноморской, американо-тихоокеанской. Североευропейские гаплотипы СЕА находятся на периферии дендрограммы и обладают признаками филогенетически молодой группы. Таким образом, дендрограмма генетических взаимоотношений и медианная сеть гаплотипов гена *COI* в значительной степени дублируют друг друга. Однако кластеризация филогенетических линий, относящихся к средиземноморскому региону на сети гаплотипов, позволяет представить более надежную трактовку происхождения каждой из них.

### **3.3. Медианная сеть гаплотипов для гена *cyt b***

Сеть гаплотипов для частичной нуклеотидной последовательности гена *cyt b* трехиглых колючек представлена на Рисунке 13, дендрограмма филогенетических взаимоотношений – на Рисунке 14. Географическая локализация образцов, для которых было выполнено данное исследование, представлена на Рисунке 15. Точки сбора образцов обозначены теми же цветами, что и гаплотипы на медианной сети и дендрограмме, обнаруженные в данной локальности.

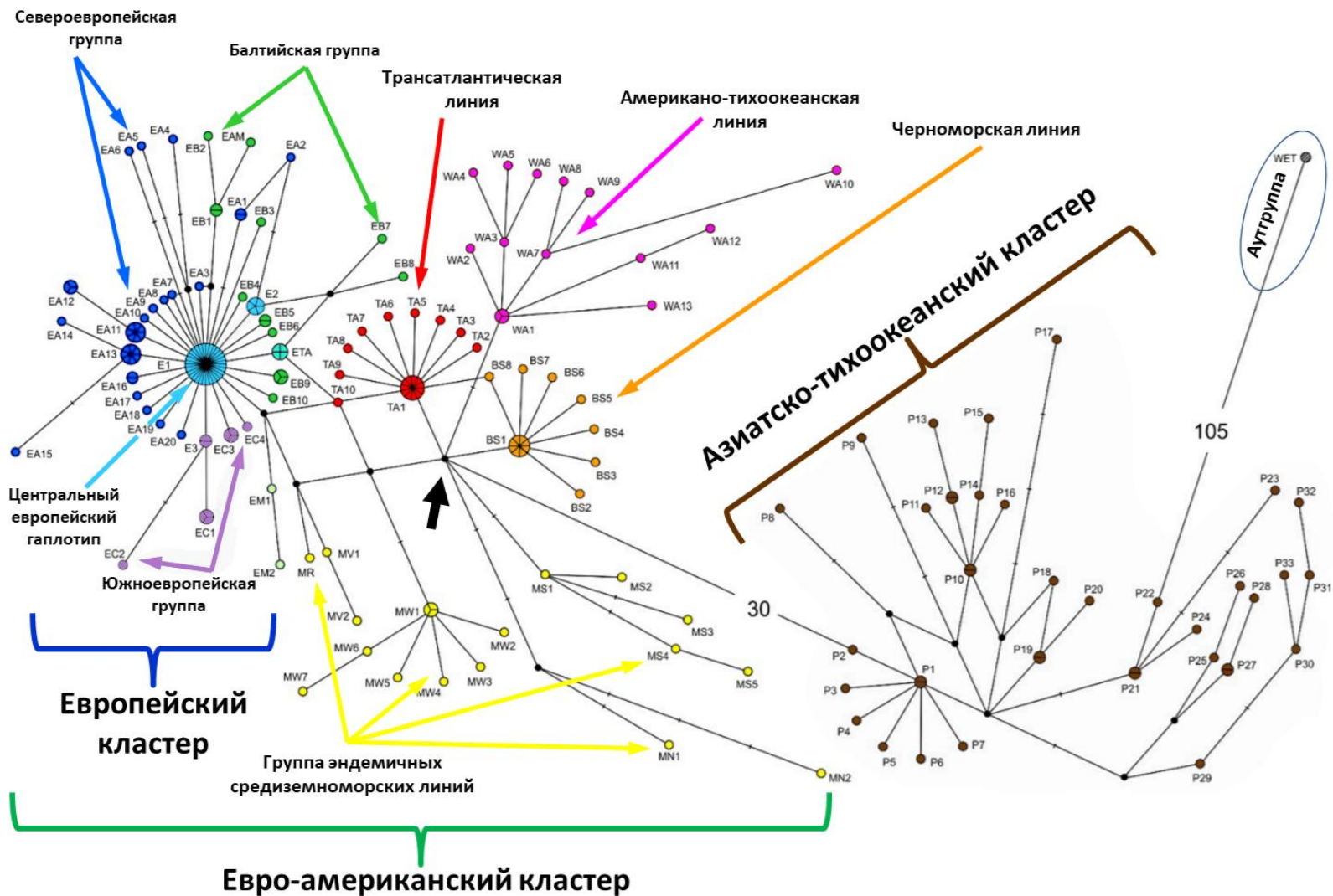


Рисунок 13. Медианная сеть гаплотипов для частичной нуклеотидной последовательности гена *cyt b*. Черной стрелкой указан наиболее вероятный предковый гаплотип для большинства филогенетических линий евро-американского кластера, который в настоящем исследовании не найден или вообще отсутствует в современных популяциях.

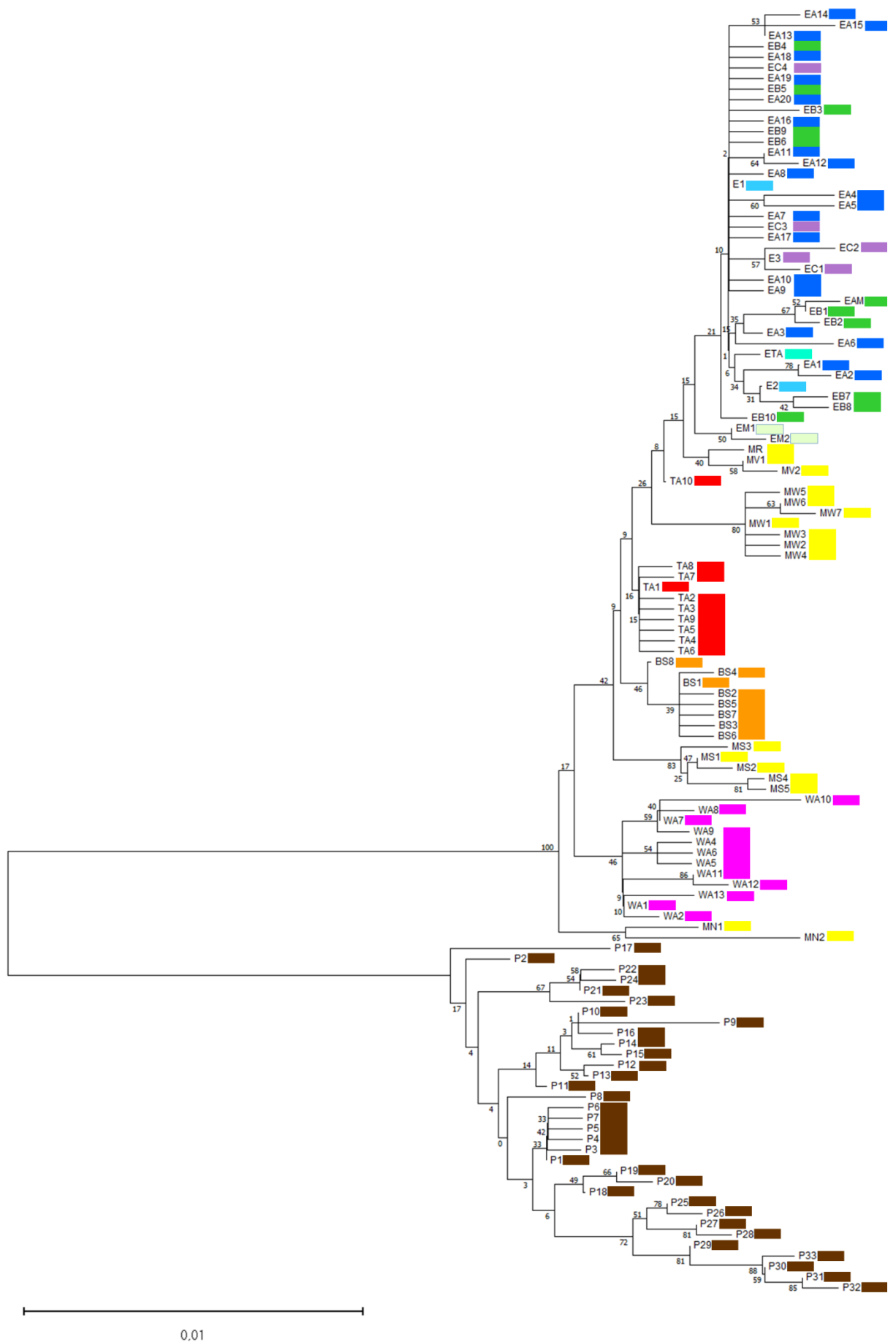


Рисунок 14. Дендрограмма филогенетических взаимоотношений, построенная на основании полиморфизма частичной нуклеотидной последовательности гена *cyt b*.

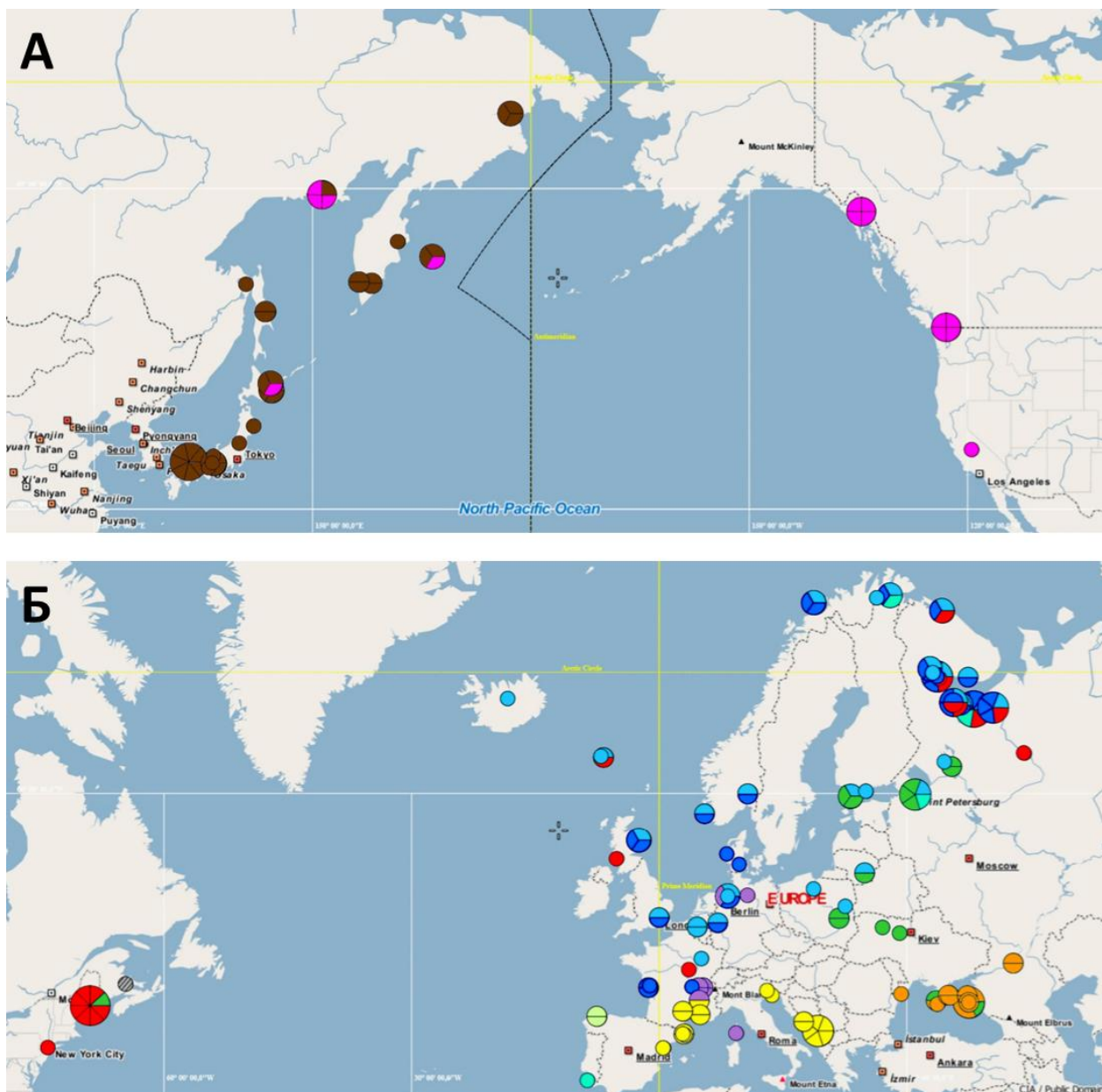


Рисунок 15. Географическая локализация мест поимок трехиглых колючек, частичные последовательности гена *cut b* которых были использованы при построении медианной сети гаплотипов: А – бассейн Тихого океана, Б – бассейны Атлантического и Северного Ледовитого океанов.

*Медианная сеть гаплотипов частичной последовательности гена cut b.* На данной схеме группы гаплотипов, относящиеся к тому или иному региону, имеют следующие обозначения. Гаплотипы азиатско-тихоокеанского кластера обозначены как «Р» (коричневый цвет), гаплотипы группы эндемичных средиземноморских линий – «MN», «MS», «MR», «MW», «MV» (желтый цвет), гаплотипы трансатлантической линии – «ТА» (красный цвет), черноморской линии – «BS» (оранжевый цвет), гаплотипы североευропейской группы – «ЕА» (синий цвет), европейские гаплотипы балтийского региона – «ЕВ» (зеленый цвет), гаплотипы южноевропейской группы – «ЕС» (сиреневый цвет). Гаплотипы европейского кластера «Е1» и «Е2», обладающие широким

распространением в различных регионах севера Европы выделены голубым цветом. Гаплотипы, относящиеся к американо-тихоокеанской линии, относящейся, в свою очередь, к евро-американскому кластеру, имеют обозначение «WA» (темно-розовый цвет).

Характерно, что кластеризация гаплотипов трехиглых колюшек основных филогенетических линий для *cyt b* очень сходна с таковой для гаплотипов *COI* (рисунки 10, 13). Однако схема, построенная для частичных последовательностей гена *cyt b*, представляется более детальной. Прежде всего, обращает на себя внимание существенно более выраженная дифференциация линий, вызванная относительно более высокой скоростью нуклеотидных замен в последовательности гена *cyt b* по сравнению с *COI*, контрастнее выделяются разветвленные линии (группы линий), обладающие длительной эволюционной историей – линии азиатско-тихоокеанского кластера, средиземноморские эндемичные линии и, в меньшей степени – американо-тихоокеанская линия. Кроме того, в случае *cyt b*, точка, от которой отходит линия, ведущая к аутгруппе, располагается в центральной части азиатско-тихоокеанского кластера, а не на ветви, соединяющей евро-американский и азиатско-тихоокеанский кластеры, как это происходит в случае медианной сети гаплотипов для *COI*.

Существенным отличием является отсутствие в современных популяциях общего предкового гаплотипа для филогенетических линий евро-американского кластера. Этот гаплотип восстановлен медианной сетью и отмечен стрелкой на Рисунке 13. Также как и в случае *COI*, от данного гаплотипа отделяется несколько филогенетических линий: черноморская (BS), трансатлантическая (TA), а также две эндемичные линии, относящиеся к средиземноморской группе (MN, MS). К тому же «базовый» гаплотип европейского кластера E1 отделен от предкового гаплотипа сильнее, чем в случае *COI* – на 4 нуклеотидные замены.

При этом также, как и в случае с *COI*, кластер европейских гаплотипов (E, который включает подгруппы EA, EB и EC) расположен на периферии сети гаплотипов, что говорит об его относительно недавнем происхождении. Гаплотип E1, согласно представленным результатам для *cyt b*, мог возникнуть либо отделившись от трансатлантической линии, либо – от гаплотипа, близкого к предковому для средиземноморских линий (MV или MR) и линии EM (бледно-зеленый цвет), представители которой обитают в настоящее время в районе Бискайского залива. В свою очередь, согласно представленной схеме, эндемичная линия EM с равной вероятностью может происходить как от гаплотипа E1 европейского кластера, так и от

трансатлантической или одной из средиземноморских линий (MV или MR). Последнее представляется наиболее обоснованным.

Дендрограмма филогенетических взаимоотношений, построенная на основании полиморфизма частичной последовательности *cyt b*. Филогенетическое дерево (Рисунок 14) подтверждает принципиальную схему кластеризации, полученную для данного локуса на медианной сети гаплотипов – изученные образцы образуют два сильно обособленных кластера – тихоокеанский и евро-американский. Внутри евро-американского кластера отчетливо выражен реликтовый характер средиземноморской линии MN (р. Неретва, бассейн Адриатического моря). Согласно представленной дендрограмме, обособление эндемичных средиземноморских линий, американо-тихоокеанской, черноморской и трансатлантической должно было произойти раньше, чем формирование европейского кластера, расположенного на периферии филогенетического дерева.

Последовательность формирования основных кластеров, линий и групп гаплотипов обладает принципиальным сходством на дендрограммах генетических взаимоотношений и медианных сетях гаплотипов для двух изученных митохондриальных генов – *COI* и *cyt b*. Тем не менее, медианные сети обладают тремя важными преимуществами: более наглядным прослеживанием очередности возникновения филогенетических линий, выбором из двух и более представленных вариантов наиболее вероятного исходя из географического принципа, а также возможностью реконструкции предковых гаплотипов. По этим причинам дальнейшее обсуждение результатов будет основываться преимущественно на анализе медианных сетей.

#### **3.4. Распределение представителей различных филогенетических линий *COI* и *cyt b* по ареалу**

Данные, представленные на рисунках 12А и 15А, показывают, что в бассейне Тихого океана обитают представители только двух филогенетических линий – носители гаплотипов кластера CP/P (*COI/cyt b*) и филогенетической линии CWA/WA (*COI/cyt b*). При этом трехиглая колюшка с гаплотипами CP/P, согласно данным, представленным на этих рисунках, встречается только на тихоокеанском побережье Евразии, а представители линии CWA/WA обнаруживаются на западном побережье Северной Америки и изредка присутствуют в отдельных дальневосточных популяциях.

Представители всех остальных филогенетических линий, как это хорошо видно на рисунках 12Б и 15Б, обитают в бассейнах Атлантического и Северного Ледовитого океанов. При этом особенно интересно то, что гаплотипы, относящиеся к средиземноморским филогенетическим линиям (CMS для *COI* и MS, MN, MW, MV, MR

для *сyt b*) распространены узко-локально, и часто их носители обитают в пределах лишь одной пресноводной системы (Приложение 1). Аналогичным образом, гаплотипы, относящиеся к черноморской линии (CBS/BS), встречаются только у колюшки Понто-Каспийского бассейна.

Полную противоположность черноморской и средиземноморским линиям представляют трансатлантическая филогенетическая линия (СТА/ТА) и эволюционно молодой европейский кластер SE/E: их носители встречаются по обе стороны Атлантического океана. Характерной особенностью трансатлантической линии является то, что относящиеся к ней гаплотипы доминируют в североамериканских популяциях восточного побережья и вполне обычны для колюшки Европейского Севера России, обитающей в бассейнах Белого и Баренцева морей. Кроме того, они встречаются в популяциях Британских островов и в бассейне реки Сены, впадающей в Ла-Манш.

Рыбы с гаплотипами, относящимися к кластеру SE/E, обитают преимущественно на территории Европы, но различные варианты последовательностей распределены по этой части ареала трехиглой колюшки неравномерно. Структура аналогичных кластеров для двух изученных митохондриальных локусов такова, что большинство гаплотипов отличаются от гаплотипов SE (в случае *COI*) и E1 (в случае *сyt b*) лишь на одну нуклеотидную замену (рисунки 10, 13). Неудивительно поэтому, что носители гаплотипов SE и E1 встречаются в подавляющем большинстве популяций трехиглой колюшки Европы (Приложение 1). Характерно, что в случае *сyt b* широкое распространение получил и еще один гаплотип – E2, который представлен в популяциях трехиглой колюшки, обитающих в бассейнах Северного, Балтийского и Белого морей (Приложение 1).

На Рисунке 12Б представлено распределение по ареалу гаплотипов, относящихся к разным филогенетическим линиям для *COI*, «базовый» гаплотип SE обозначен голубым цветом, как и на медианной сети для этого гена (Рисунок 10), а бледно-голубым цветом выделен гаплотип SEA2, который, как и средиземноморский гаплотип CME, является гаплотипом, от которого, теоретически, может вести свое происхождение кластер SE.

Аналогичным образом, на медианной сети гаплотипов для гена *сyt b* (Рисунок 13) и карте, на которой продемонстрировано распределение по ареалу гаплотипов, относящихся к разным филогенетическим линиям этого гена (Рисунок 15Б), голубым цветом обозначены гаплотипы E1 и E2, которые встречаются у колюшки из разных морских бассейнов, и их невозможно отнести к конкретной подгруппе EA, EB или EC. Бирюзовым цветом на медианной сети (Рисунок 13) и карте (Рисунок 15Б) выделен гаплотип ETA, который является связующим звеном между транс-атлантической линией ТА и

европейским кластером E: этот гаплотип был обнаружен на юге Португалии, в бассейне Ладожского озера, а также в бассейнах Белого и Баренцева морей, то есть его также, как и гаплотипы E1 и E2, невозможно отнести к числу гаплотипов, относящихся к подгруппам EA, EB или EC.

### 3.5. Обнаружение некоторых гаплотипов в нехарактерных для них локальностях

*Атлантическое побережье Северной Америки.* Обнаружено, что представители трехиглой колюшки с гаплотипами, относящимися к кластеру SE/E, присутствуют не только в Европе, но и в Северной Америке, хотя и гораздо реже, чем носители гаплотипов трансатлантической линии. В случае частичной последовательности гена *COI*, в различных популяциях колюшки восточного побережья Северной Америки регулярно обнаруживается «базовый» для европейского кластера гаплотип SE, а кроме него в одной из популяций был выявлен также уникальный гаплотип SEA9, отличающийся от SE на одну нуклеотидную замену (Рисунок 10, Приложение 1). В случае частичной последовательности *cyt b* у колюшки атлантического побережья Северной Америки обнаружен уникальный гаплотип EAM, относящийся к ветви, входящей в группу EB европейского кластера (Рисунок 13, Приложение 1).

*Черноморский бассейн.* У нескольких представителей трехиглой колюшки, выловленных в водоемах черноморского бассейна, по крайней мере, в четырех популяциях, были зарегистрированы гаплотипы *cyt b*, относящиеся к группе EB, носители которых распространены в бассейне Балтики (EB5, EB9; Приложение 1).

Однако, наиболее странным фактом оказалось обнаружение носителей гаплотипов гена *COI* CWA1 и CWA5 (KR862861.1, KR862838.1; представлены в работе Denys et al., 2015), относящихся, согласно построенной в настоящей работе медианной сети, к американо-тихоокеанской филогенетической линии. При анализе собственных данных у одной из рыб реки Сукко (OK349512.1) также был обнаружен гаплотип CWA1, принадлежащий к данной филогенетической линии (Приложение 1). В свою очередь, на сети гаплотипов для гена *cyt b* видно, что варианты последовательностей, относящиеся к американо-тихоокеанской линии, среди черноморских образцов не обнаруживаются.

Выявленное несоответствие для образцов из черноморского региона по двум митохондриальным генам (*COI* и *cyt b*) потребовало проведения дополнительного исследования для уточнения происхождения рыб, обладающих гаплотипами гена *COI*, характерными для американо-тихоокеанской линии. С этой целью выборка представителей трехиглой колюшки, обитающих в водоемах Понто-Каспийского бассейна, была расширена (рисунки 16, 17, Приложение 1), а также была значительно

увеличена длина исследуемой последовательности для образцов с нетипичными гаплотипами и контрольных последовательностей. Теперь она охватывала весь район между генами *COI* и *cyt b* и включала дополнительно 9 генов: *COX2*, *ATP8*, *ATP6*, *COX3*, *ND3*, *ND4L*, *ND4*, *ND5*, *ND6*. Длина изученного района составила в этом случае 9926 нуклеотидов, 492 из которых (4,96 %) оказались полиморфными, причем 50 однонуклеотидных замен (10,16 % от общего количества замен) были несинонимичными (Таблица 9, Приложение 2).

### **3.6. Уточнение происхождения черноморских образцов трехиглой колюшки с гаплотипами гена *COI*, относящимися к американо-тихоокеанской филогенетической линии**

Увеличение количества сравниваемых последовательностей (Приложение 1) генов *COI* и *cyt b* для образцов трехиглой колюшки, обитающей в водоемах Понто-Каспийского бассейна, позволило получить результаты, представленные на Рисунке 18. На рисунках 16 и 17 показано распределение в бассейне Понто-Каспия гаплотипов частичных последовательностей двух митохондриальных генов. Цвета точек в каждой локальности на обеих картах, как и ранее, соответствуют цветам гаплотипов на медианных сетях, выявленных в данной локальности (рисунки 10 и 13) и обнаруженных у рыб, пойманных в данной точке. Подробная информация об образцах, проанализированных в данном разделе работы, содержится в Приложении 1.

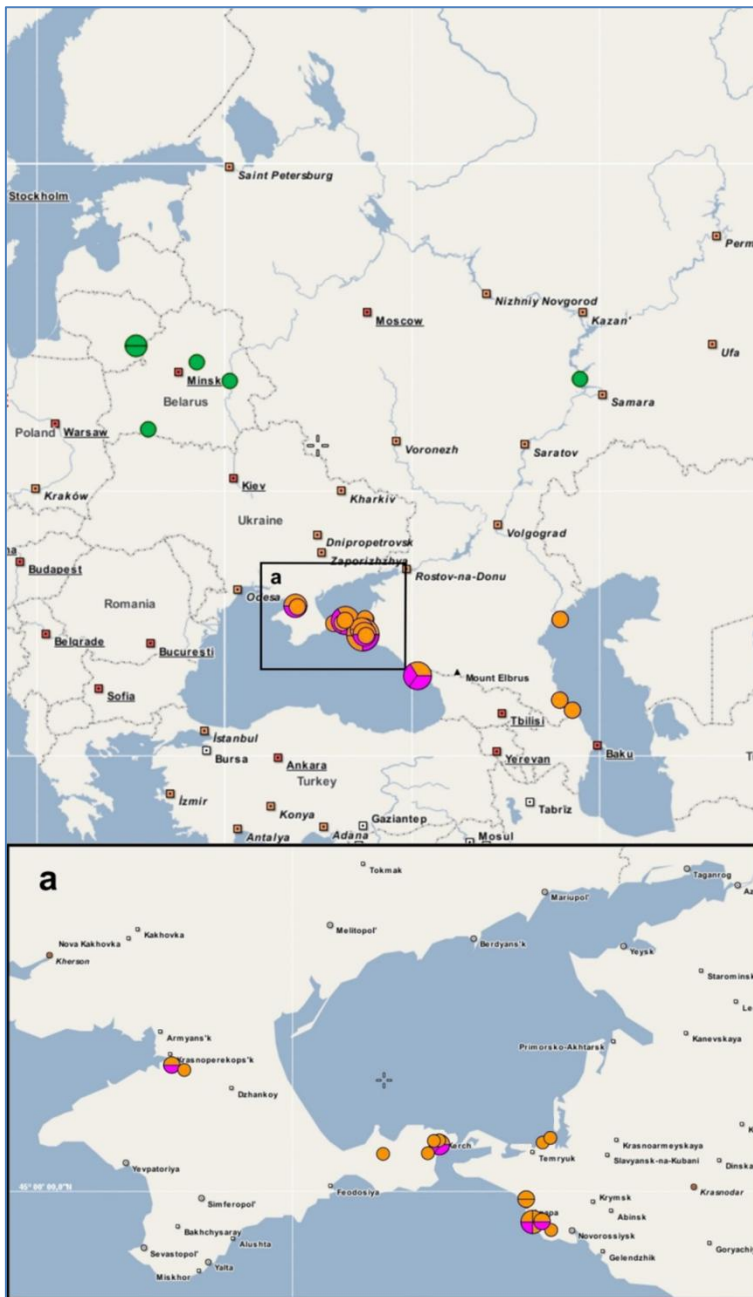


Рисунок 16. Распределение гаплотипов гена *COI*, относящихся к разным филогенетическим линиям, в популяциях трехиглой колюшки Понто-Каспия и прилегающей водной системе бассейна Балтики.

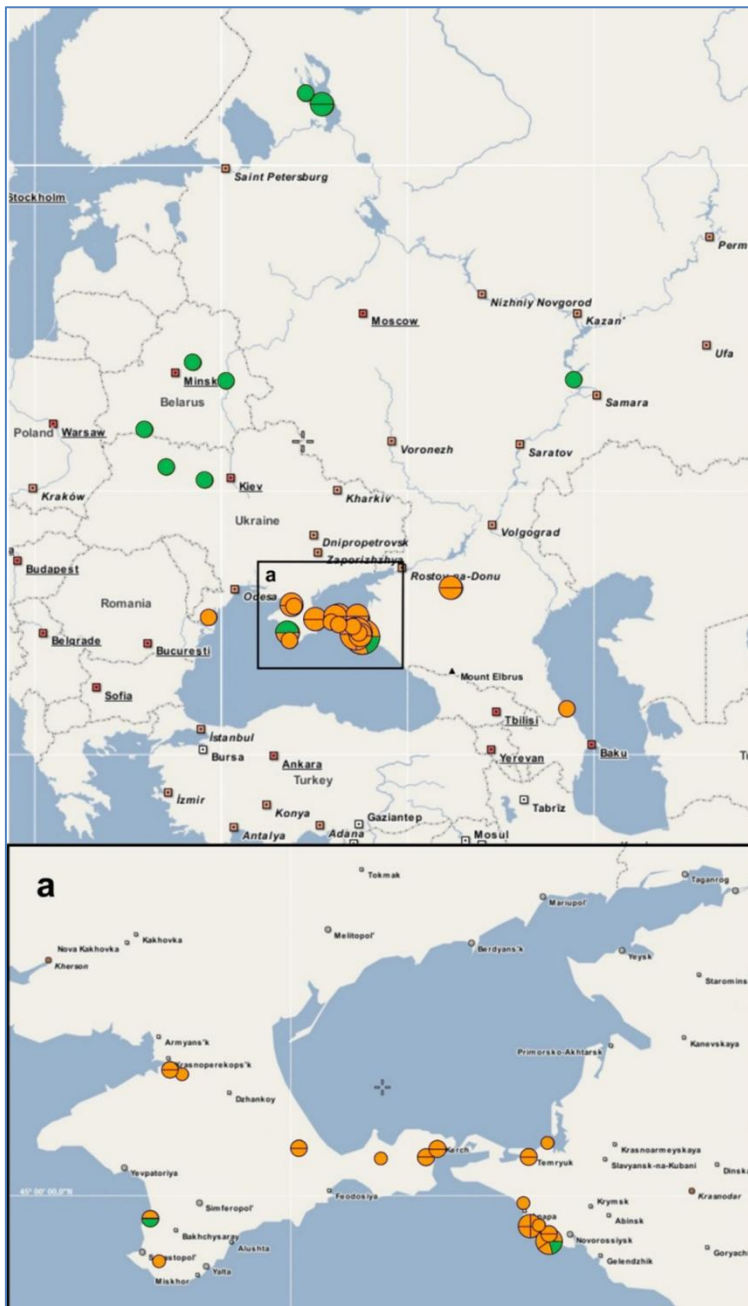


Рисунок 17. Распределение гаплотипов, относящихся к разным филогенетическим линиям гена *cyt b*, в популяциях трехиглой колюшки Понто-Каспия и прилегающих водных системах бассейна Балтики.

Анализ распределения гаплотипов *cyt b* мтДНК (Рисунок 17) показывает, что в бассейне Черного моря наряду с типично-черноморскими гаплотипами встречаются также гаплотипы, имеющие балтийское происхождение. При этом в бассейне Днепра, впадающего в Черное море, у трехиглой колюшки были выявлены только балтийские, но не черноморские гаплотипы. В то же время, в Каспийском море и Пролетарском водохранилище (расположено на месте пролива, существовавшего еще 10–15 тыс. лет назад между бассейнами Черного и Каспийского морей) выявлены только гаплотипы *cyt b*, относящиеся к черноморской филогенетической линии. В то же время в Волге, самой

крупной реке бассейна Каспийского моря, обнаруживаются исключительно балтийские гаплотипы. Отметим также, что распределение гаплотипов *COI* мтДНК (Рисунок 16) в данном случае подтверждает вывод о том, что для трехиглой колюшки Каспийского моря характерны гаплотипы, относящиеся к черноморской филогенетической линии, а для колюшки из бассейна Волги – к балтийской группе европейского кластера, то есть данные для двух изученных последовательностей не противоречат друг другу.

Особое внимание было уделено изучению образцов из бассейна Черного моря, которые на основании последовательности *COI* мтДНК по формальным признакам относились к американо-тихоокеанской линии. Были рассмотрены три основные причины, благодаря которым в Черноморском бассейне могли появиться рыбы с нехарактерными для региона американо-тихоокеанскими гаплотипами гена *COI*. В первую очередь, это антропогенное влияние (попадание трехиглой колюшки в Черное море вместе с балластными водами, вселение колюшки в данный регион вместе с рыбопосадочным материалом рыб ценных видов и т.д.), во-вторых, параллельная эволюция некоторых участков мтДНК, вызвавшая их случайное сходство у отдаленных филогенетических линий, и, наконец, рекомбинация участка мтДНК, включающей область гена *COI*, у одной из черноморских линий вида.

Проведенный анализ частичной последовательности *cyt b* мтДНК показал, что по данному локусу все изученные образцы относятся к черноморской линии (Приложение 1), поэтому для того, чтобы определить к какому филогенетическому кластеру, черноморскому или американо-тихоокеанскому, следует относить последовательности мтДНК этих образцов, а также подтвердить или опровергнуть возможное событие рекомбинации в локусах *COI* (или *cyt b*), для представителей всех выявленных ранее филогенетических линий были изучены последовательности мтДНК, расположенные между последовательностями генов *COI* и *cyt b* (участок с 5549-го по 15474-й нуклеотид согласно референсной последовательности NCBI «GenBank» NC\_041244.1). На основании этих данных, а также последовательностей, представленных в Международной базе данных GenBank (Таблица 10) были построены медианная сеть гаплотипов (Рисунок 18) и дендрограмма генетических взаимоотношений (Рисунок 19), а также изучен общий уровень полиморфизма участка мтДНК, расположенного между генами *COI* и *cyt b* (Таблица 11). Диапазон значений генетических дистанций между сравниваемыми образцами представлен в Таблице 12. В анализируемых участках мтДНК удалось обнаружить большое количество однонуклеотидных замен (Таблица 11, Приложение 2),

маркирующих филогенетические линии, что существенно повысило надежность данных, представленных на медианной сети.

Следует обратить внимание, что уровень полиморфизма в кодирующих участках исследуемых генов, а также количество несинонимичных замен и их доля по отношению к синонимичным существенно отличалась для различных анализируемых последовательностей (Таблица 9).

Таблица 9. Характеристики полиморфизма для кодирующих участков генов трехиглой колюшки, расположенных в митохондриальной ДНК между генами *COI* и *cyt b*

Ген	Начало локуса (номер нуклеотида по NC_041244.1)	Конец локуса (номер нуклеотида по NC_041244.1)	Длина локуса, п.о.	всего замен	Всего замен на 100 п.о.	Несинонимичных замен, всего	Несинонимичных замен на 100 п.о.	% несинонимичных замен
<i>COI</i>	5549	7014	1466	77	5,2524	1	0,0682	1,2987
<i>COX2</i>	7172	7862	691	20	2,8944	0	0	0
<i>ATP8</i>	7938	8105	168	7	4,1667	2	1,1905	28,571
<i>ATP6</i>	8096	8779	684	33	4,8246	2	0,2924	6,0606
<i>COX3</i>	8779	9563	785	31	3,949	2	0,2548	6,4516
<i>ND3</i>	9634	9982	349	14	4,0115	2	0,5731	14,286
<i>ND4L</i>	10052	10348	297	15	5,0505	1	0,3367	6,6667
<i>ND4</i>	10342	11722	1381	83	6,0101	8	0,5793	9,6386
<i>ND5</i>	11939	13777	1839	123	6,6884	19	1,0332	15,447
<i>ND6</i>	13774	14295	522	40	7,6628	9	1,7241	22,5
<i>cyt b</i>	14371	15474	1104	49	4,4384	4	0,3623	8,1633
<i>Фрагмент целиком</i>	5549	15474	9926	492	4,9567	50	0,5037	10,1626

Таблица 10. Характеристика образцов трехиглой колючки, отобранных для построения сети гаплотипов на основании полиморфизма участка мтДНК с 5549-го по 15474-й нуклеотид (нумерация нуклеотидов дана по референсному митохондриальному геному *G. aculeatus* NC\_041244.1)

Название образца	Номер в GenBank	Гаплотип COI	Гаплотип cyt b	Широта	Долгота	Сборщик проб (для образцов, исследованных в данной работе) / литературный источник (для образцов из GenBank)	Место сбора проб
CPJ-CBS-BS	OR885701	CBS1	BS1	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава
CPCH-CWA-BS	OR885702	CWA9	BS13	45.8817	33.8061	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 2
CPJ-CWA-BS	OR885703	CWA9	BS1	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В..	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава
BSS-CWA-BS	OR885704	CWA1	BS9	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, устье реки Сукко (впадает в Черное море)
AL2-CWA-WA	OR885705	CWA3	WA6	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	Тихоокеанское побережье США, залив Аляска
AL1-CWA-WA	OR885706	CWA2	WA1	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	Тихоокеанское побережье США, залив Аляска
KP-CP-P	OR885707	CP9	P14	52.8243	158.1663	Аксенова О.В.	Россия, п-ов Камчатка, ручей вблизи от Верхне-Паратунских горячих источников, бассейн р. Паратунка
LL-CE-E	OR885708	CEB9	E2	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, оз. Ладога, бухта Петрокрепость
DNP-CE-E	OR885709	CE	E1	52.0800	25.9284	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, р. Пина, бассейн р. Днепр
UNA-CTA-TA	OR885710	CTA1	TA1	64.6406	38.1456	Дворянкин Г.А.	Россия, Унская губа, Белое море, вблизи д. Луда
GL1-CTA-TA	OM736816	CTA1	TA1	46.9443	-90.8213	Не опубликовано, авторы депонированной в NCBI последовательности: Maloy A.P., Coombs J.A. and Bartron M.L.; 02-FEB-2022	США, штат Висконсин, Бейфилд-Каунти, оз. Верхнее
AL-CE-E	MH205729	CE	E1	61.6146	-149.7573	Jiang et al., 2018	США, штат Аляска, боро Матануска-Суситна, г. Хьюстон, озеро Бэр Поу
GL2-CTA-TA	MW856891	CTA1+1	TA1	46.9443	-90.8213	Не опубликовано, авторы депонированной в NCBI последовательности: Maloy A.P., Coombs J.A. and Bartron M.L.; 01-APR-2021	США, штат Висконсин, Бейфилд-Каунти, оз. Верхнее
EU-CE-E	MN122917	CE+1	E1	56.0439	12.6080	Не опубликовано, автор депонированной в NCBI последовательности: Margaryan A.; 30-JUN-2019	Дания, пролив Эресунн, г. Хельсингер
GL-CE-E	MW856890	CE+1	E1+2	46.9443	-90.8213	Не опубликовано, авторы депонированной в NCBI последовательности: Maloy A.P., Coombs J.A. and Bartron M.L.; 01-APR-2021	США, штат Висконсин, Бейфилд-Каунти, оз. Верхнее
PO-CWA-WA	OL404937	CWA1	WA1+1	44.0031	-123.9960	Не опубликовано, автор депонированной в NCBI последовательности: Dziedzic E.H.; 05-NOV-2021	Тихоокеанское побережье США, штат Орегон, округ Лэйн, р. Сюслоу

Таблица 11. Характеристики генетического разнообразия образцов трехиглой колючки, относящихся к различным филогенетическим линиям, для участка мтДНК длиной 9926 нуклеотидов (с 5549-го по 15474-й нуклеотид по референсному митохондриальному геному *G. aculeatus* NC\_041244.1)

Показатель	Значение
Число последовательностей	16
Длина анализируемого участка, п.о.	9926
Число полиморфных сайтов, S:	499
Общее число мутаций, Eta	505
Число гаплотипов, h	16
Гаплотипическое разнообразие, Hd	1,000
Нуклеотидное разнообразие, Pi	0,00915
Среднее число нуклеотидов, дифференцирующих гаплотип, k	90,833

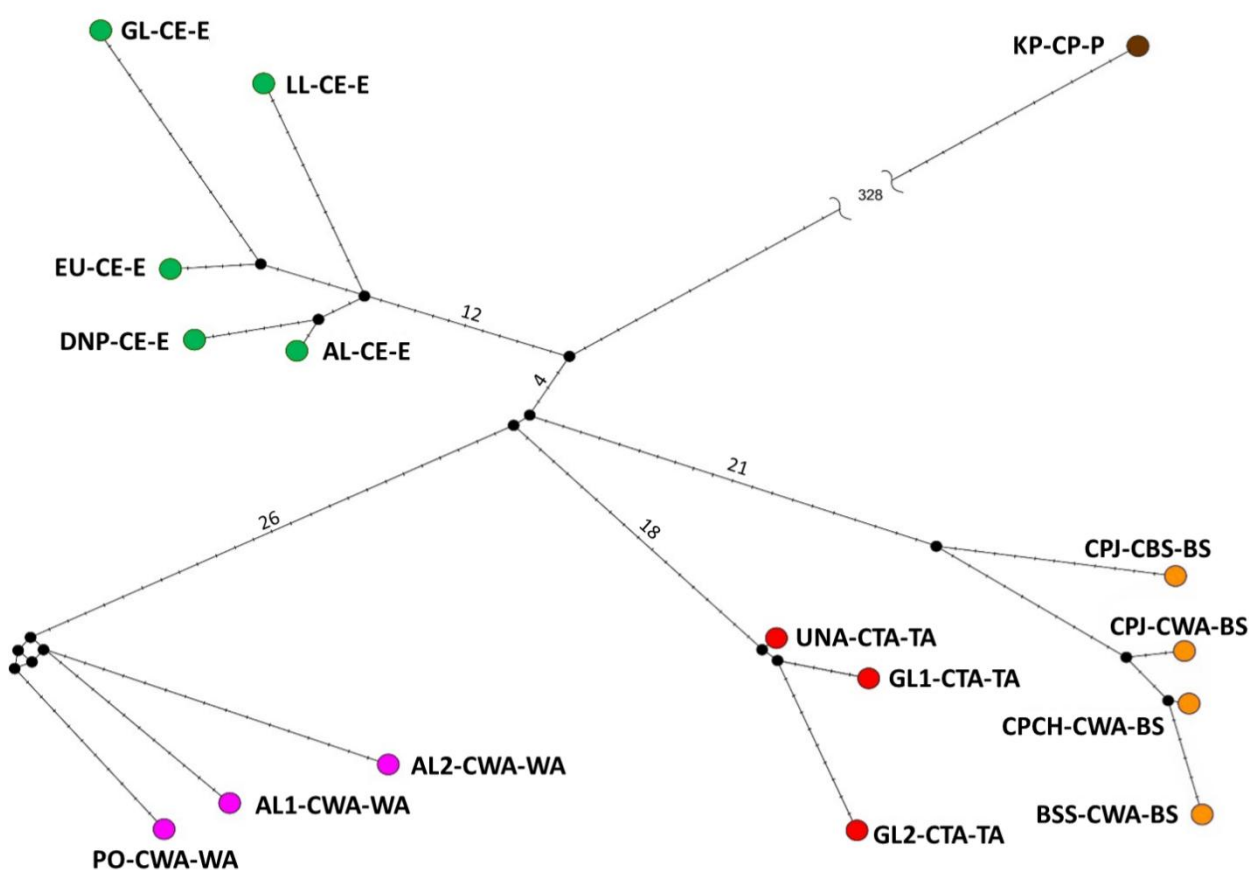


Рисунок 18. Медианная сеть гаплотипов трехиглой колючки для последовательности мтДНК, расположенной между генами *COI* и *cyt b*. Цветом обозначена принадлежность гаплотипов к разным филогенетическим линиям: черноморской (оранжевый цвет), трансатлантической (красный цвет), американо-тихоокеанской (темно-розовый цвет), а также азиатско-тихоокеанскому (коричневый цвет) и европейскому (зеленый цвет) кластерам. Характеристики представленных образцов приведены в Таблице 10.

Построенная сеть гаплотипов показывает, что сходные последовательности *COI* мтДНК у представителей американско-тихоокеанской и черноморской линий имеют независимое происхождение (результат параллельной эволюции) и, соответственно, частичная последовательность *COI* не может служить надежным маркером при филогеографических исследованиях трехиглой колюшки. Напротив, частичная последовательность *cyt b* мтДНК оказалась пригодной для филогенетического анализа и была использована при анализе расселения трехиглой колюшки в Понто-Каспийском бассейне. Сравнение межгенных последовательностей для представителей разных филогенетических линий (между генами *COI* и *cyt b*) отвергает гипотезу о наличии рекомбинантного участка в мтДНК, затронувшего ген *COI* и появившегося в прошлом при возможном контакте линии CWA с линией CBS.

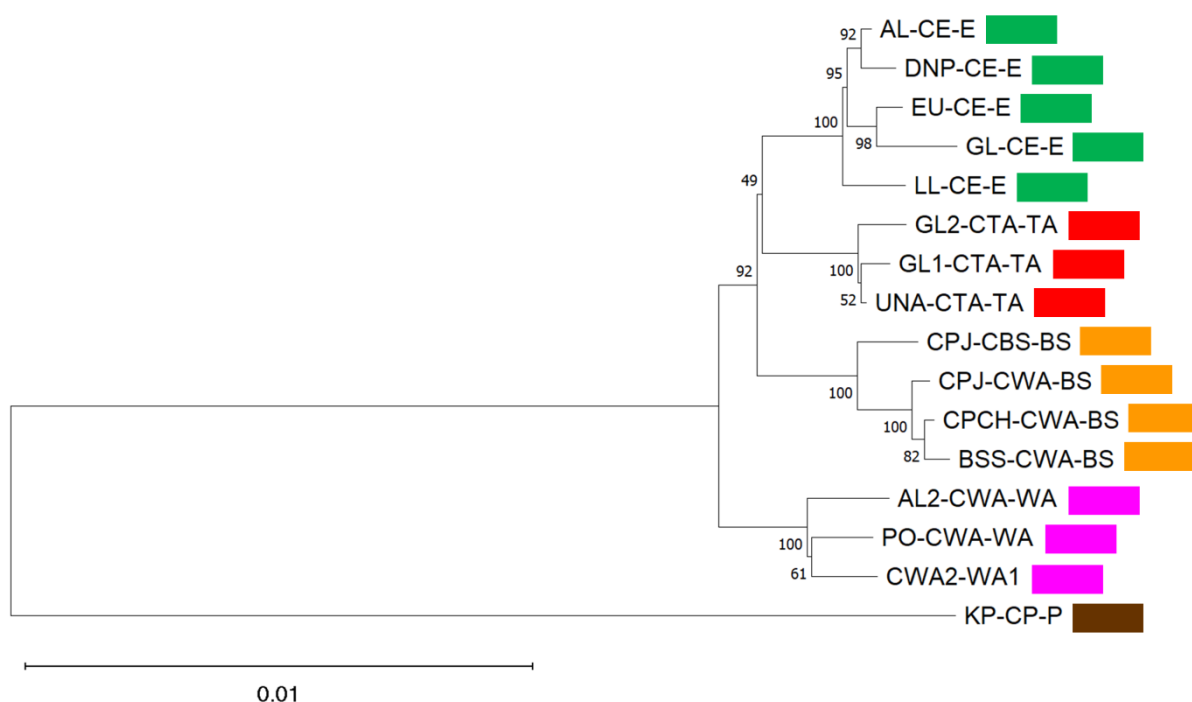


Рисунок 19. Дендрограмма генетических взаимоотношений образцов трехиглой колюшки, построенная на основании полиморфизма локуса длиной 9926 п.о. Цветовые обозначения филогенетических линий соответствуют обозначениям на медианной сети, (Рисунок 18).

Филогенетическое дерево (Рисунок 19), основанное на полиморфизме локуса мтДНК длиной 9926 п.о., также свидетельствует о принадлежности образцов CPCH-CWA-BS, CPJ-CWA-BS и BSS-CWA-BS (Таблица 10) к черноморской линии гаплотипов трехиглой колюшки, что дополнительно подтверждает результаты, полученные при построении медианной сети.

Таблица 12. Генетические дистанции между образцами трехиглой колючки, рассчитанные на основании полиморфизма локуса длиной 9926 п.о.

Сравниваемые образцы	DNP-CE-E	GL-CE-E	EU-CE-E	LL-CE-E	AL-CE-E	GL1-CTA-TA	GL2-CTA-TA	UNA-CTA-TA	PO-CWA-WA	AL2-CWA-WA	AL1-CWA-WA	CPCH-CWA-BS	BSS-CWA-BS	CPJ-CWA-BS	CPJ-CBS-BS
GL-CE-E	0,0030	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EU-CE-E	0,0021	0,0021	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LL-CE-E	0,0023	0,0035	0,0024	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AL-CE-E	0,0009	0,0027	0,0016	0,0018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GL1-CTA-TA	0,0052	0,0064	0,0053	0,0055	0,0047	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GL2-CTA-TA	0,0055	0,0067	0,0056	0,0058	0,0050	0,0015	-	-	-	-	-	-	-	-	-
UNA-CTA-TA	0,0047	0,0059	0,0048	0,0050	0,0041	0,0007	0,0012	-	-	-	-	-	-	-	-
PO-CWA-WA	0,0065	0,0077	0,0066	0,0068	0,0060	0,0064	0,0067	0,0059	-	-	-	-	-	-	-
AL2-CWA-WA	0,0068	0,0082	0,0071	0,0073	0,0063	0,0067	0,0070	0,0062	0,0030	-	-	-	-	-	-
AL1-CWA-WA	0,0067	0,0079	0,0068	0,0070	0,0062	0,0064	0,0067	0,0059	0,0025	0,0029	-	-	-	-	-
CPCH-CWA-BS	0,0063	0,0075	0,0062	0,0066	0,0058	0,0062	0,0065	0,0057	0,0071	0,0074	0,0071	-	-	-	-
BSS-CWA-BS	0,0066	0,0078	0,0065	0,0069	0,0061	0,0065	0,0068	0,0060	0,0073	0,0077	0,0074	0,0007	-	-	-
CPJ-CWA-BS	0,0062	0,0074	0,0061	0,0063	0,0057	0,0061	0,0064	0,0056	0,0070	0,0073	0,0070	0,0007	0,0012	-	-
CPJ-CBS-BS	0,0060	0,0072	0,0059	0,0061	0,0055	0,0057	0,0060	0,0052	0,0070	0,0073	0,0068	0,0027	0,0030	0,0026	-
KP-CP-P	0,0362	0,0373	0,0363	0,0357	0,0357	0,0361	0,0364	0,0358	0,0358	0,0358	0,0360	0,0368	0,0370	0,0370	0,0367

## ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

### 4.1. Реконструкция путей расселения трехиглой колюшки по ареалу

Сопоставление особенностей сетей гаплотипов для двух митохондриальных генов трехиглой колюшки с учетом распределения носителей этих гаплотипов по современному ареалу вида позволяет построить модель расселения трехиглой колюшки и проследить пути формирования ею современного ареала. При этом, основываясь на известных в настоящее время палеогеографических реконструкциях, представляется возможным оценить древность тех или иных событий, связанных с расселением вида. Реконструированная схема расселения представлена на Рисунке 20. Далее приведено обоснование данной схемы, а также возможные варианты альтернативных трактовок имеющих данных с указанием причин, по которым они представляются крайне маловероятными.

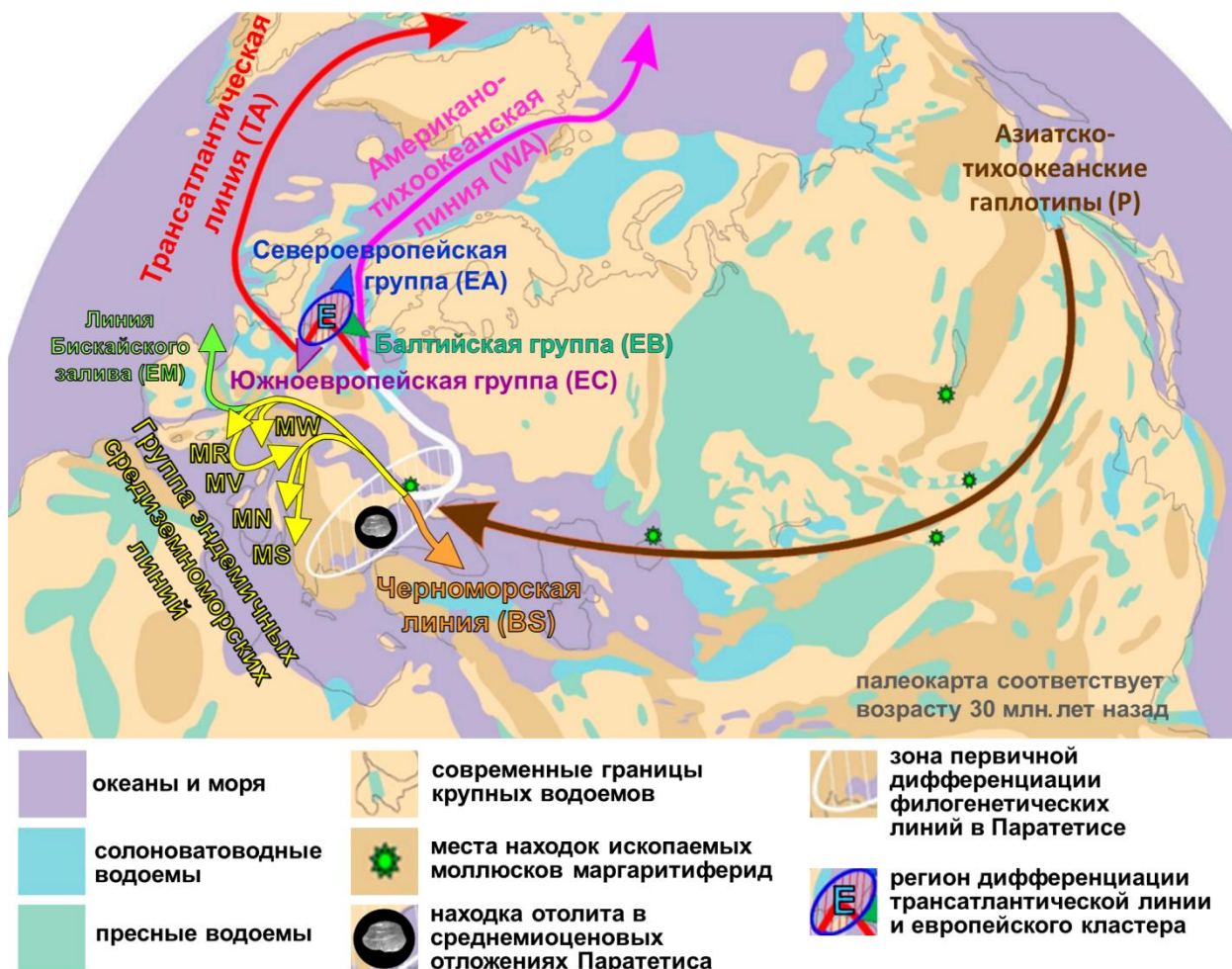


Рисунок 20. Схема формирования ареала вида *G. aculeatus*. Палеогеографическая карта соответствует возрасту 30 млн. лет назад. Фиолетовым цветом обозначены океаны и моря; голубым – солоноватые водоемы; бирюзовым – пресноводные водоемы; бежевым – равнины; коричневым – горы. Темные линии обозначают современные границы крупных водоемов (Казьмин, Натапов, 1998). Зелеными звездочками обозначены места находок

ископаемых моллюсков маргаритиферид (Artamonova et al., 2021). Заштрихованные области – предполагаемые зоны начальных стадий обособления филогенетических линий: белый цвет – зона первичной дифференциации филогенетических линий в Паратетисе; красная заштрихованная область в синем овале – регион дифференциации трансатлантической линии и европейского кластера. Цветовые обозначения: коричневый – гаплотипы азиатско-тихоокеанского кластера (P); желтый – группа эндемичных средиземноморских линий (M); бледно-зеленый – эндемичная линия Бискайского залива (EM); оранжевый – черноморская линия (BS); темно-розовый – американо-тихоокеанская линия (WA); красный – трансатлантическая линия (TA); зеленый, синий, сиреневый – филогенетические линии европейского кластера (E). Линии европейского кластера (E) образуют три основные группы: те, что связаны с бассейнами Атлантического и Северного Ледовитого океанов (EA, североευропейская группа, синий), бассейном Балтийского моря (EB, балтийская группа, зеленый) и бассейном Средиземного моря (EC, южноевропейская группа, сиреневый).

#### 4.2. Определение наиболее древних популяций трехиглой колюшки Европы

Регион, откуда начинается расселение трехиглой колюшки на приведенной схеме (Рисунок 20) – тихоокеанское побережье Азии. Как уже было упомянуто в Главе 1.6.1., большинство исследователей сходятся на том, что трехиглая колюшка как вид происходит из бассейна Тихого океана; эта точка зрения опирается, в частности, на палеонтологические находки (обзоры: Bell, Foster, 1994; Nazarkin et al., 2013). Сети гаплотипов для частичных последовательностей генов *COI* и *cyt b* также хорошо согласуются с этой гипотезой, и при этом дают все основания считать, что наиболее древними из всех существующих в настоящее время филогенетических линий трехиглой колюшки являются линии кластера CP/P. Расхождение основных кластеров должно было произойти в далеком прошлом, о чем говорит накопление большого количества нуклеотидных замен, разделяющих евро-американскую и тихоокеанскую группы, но характер радиации гаплотипов в крупном европейском кластере SE соответствует таковой у филогенетически молодых групп (рисунки 10, 13). Согласно представленным данным (рисунки 12, 15), представители линий CP/P обитают в настоящее время вдоль тихоокеанского побережья Евразии, но, судя по сведениям, имеющимся в литературе, трехиглая колюшка, относящаяся к этим линиям, сохранилась и в некоторых жилых популяциях на западном побережье Северной Америки (O'Reilly et al., 1993; Orti et al., 1994; Deagle et al., 1996; Thompson et al., 1997; Johnson, Taylor, 2004; Lescak et al., 2015).

И здесь следует особо подчеркнуть, что, принимая за «точку отсчета» последовательности *COI* и *cyt b*, относящиеся к азиатско-тихоокеанскому кластеру (CP и P на рисунках 10 и 13), мы тем самым определяем направление, в котором происходило пошаговое преобразование последовательностей данных генов по мере расселения вида в пределах его современного ареала.

Рассматривая медианную сеть гаплотипов, построенную на основании последовательностей гена *COI* (Рисунок 10), можно видеть, что наиболее филогенетически близкими к азиатско-тихоокеанскому кластеру, а значит и наиболее древними из европейских, являются линии средиземноморской группы. Сеть гаплотипов для гена *cyt b* (Рисунок 13) демонстрирует, что наиболее молодыми из всех являются гаплотипы, относящиеся к северным и центральным европейским линиям (кластер E), находящиеся на периферии. Данные факты позволяют считать, что распространение трехиглой колюшки шло с юга на север Европы (Рисунок 20), а не наоборот, как это было принято считать до недавнего времени (Orti et al., 1994; Mäkinen and Merilä, 2008; Fang et al., 2018; Fang et al., 2020).

Соответственно, возникает вопрос – каким образом трехиглая колюшка могла оказаться в древних водных системах юга Европы, откуда и началось ее расселение на север? На приведенной схеме палеореконструкции (Рисунок 20) этот путь проходит из района современного Охотского моря через цепочку солоноватоводных палеоводоемов, где, судя по палеонтологическим находкам, в ту пору обитали предки современных жемчужниц. Двигаясь на Запад по каскаду этих древних водоемов, трехиглая колюшка неизбежно должна была достичь крупнейшего на континенте водоема – Паратетиса, расселяясь по которому и проникла в различные водные системы Европы. Об этом свидетельствует находка отолита рыбы рода *Gasterosteus*, описанного в работе (Schwarzjans, 2017), который был найден в среднемиоценовых отложениях Паратетиса.

#### **4.3. Происхождение филогенетических линий трехиглой колюшки от общего предка**

На схеме расселения трехиглой колюшки обозначена зона, заштрихованная белыми черточками, где, судя по всему, происходила дифференциация линий вида на будущие средиземноморскую, черноморскую группы, а также линии, вышедшие в Атлантический океан (Рисунок 20). Согласно представленной реконструкции, в данном регионе должны были обитать рыбы, которые обладали неким гаплотипом, предковым для целого ряда филогенетических линий. Рассматривая сеть гаплотипов для гена *COI* (рисунок 10), можно заметить, что непосредственно от предковой последовательности, которая до сих пор встречается в средиземноморских популяциях (гаплотип СМЕ, популяция реликтового озера Скадар) происходят американо-тихоокеанская, трансатлантическая, черноморская, а также, как минимум, две средиземноморские линии.

Сеть гаплотипов, построенная на основании последовательностей гена *cyt b*, обладает большей детализацией, но при этом демонстрирует совершенно аналогичный порядок формирования линий трехиглой колюшки, относящихся к бассейну

Атлантического океана, за исключением того, что общий предковый гаплотип восстановлен алгоритмом построения медианных сетей и в настоящее время нигде не обнаружен. Видно, что непосредственно от предкового гаплотипа произошли трансатлантическая, американо-тихоокеанская, черноморская и, как и в случае с геном *COI*, как минимум две средиземноморские линии. При этом остальные средиземноморские линии последовательно происходят друг от друга: наблюдается выраженная тенденция к постепенной трансформации последовательности гена *cyt b* путем накопления последовательных нуклеотидных замен по мере географической дифференциации линий и их продвижения в сторону Атлантики. При этом хорошо видно, что отдельные филогенетические линии средиземноморской группы обособляются и больше не контактируют друг с другом – именно поэтому на медианных сетях гаплотипов можно наблюдать (рисунки 10, 13) протяженные ветви, ведущие к средиземноморским гаплотипам.

Что касается европейских линий, то на сетях гаплотипов (кластер Е для гена *cyt b*; кластер SE, для гена *COI*; рисунки 10, 13) хорошо видно, что они являются эволюционно более молодыми и происходят либо от трансатлантической линии (сеть гаплотипов для последовательности гена *cyt b*, Рисунок 13), либо от одной из средиземноморских линий (рисунки 10, 13).

#### **4.4. Миграция трехиглой колюшки из Паратетиса в Атлантический океан**

Как упоминалось выше, американо-тихоокеанская, трансатлантическая и черноморская линии в соответствии с филогенетическими реконструкциями ведут свое начало от той же общей предковой последовательности, что и группа средиземноморских линий. Но если эндемичная линия, распространенная в бассейне Черного моря, до сих пор обитает примерно в том районе, где она и возникла, то американо-тихоокеанская и трансатлантическая линии, имеющие, как видно на медианных сетях гаплотипов для двух изученных митохондриальных генов (рисунки 10, 13), независимое происхождение, достигли западного и восточного побережья Северной Америки соответственно (рисунки 12, 15).

Такое распространение представителей филогенетических линий, имеющих общего предка, говорит о том, что предковый гаплотип данных линий (и в случае *COI*, и в случае *cyt b*) был, судя по всему, очень широко распространен в популяциях колюшки, населявшей Паратетис. Зона обитания рыб с этим гаплотипом могла простирается вплоть до района современного водораздела между бассейнами Днепра и Вислы, куда доходил один из наиболее крупных заливов Паратетиса. Более того, в некоторые исторические

эпохи, в том числе, 30 млн. лет назад, Паратетис и Атлантику разделяла лишь зона мелководных лагун, периодически затопляемых морем (Казьмин, Натапов, 1998), то есть колюшка Паратетиса имела прямой выход в Атлантику в районе современного Северного моря.

Далее, можно сделать обоснованный вывод, что проникновение трехиглой колюшки будущей американо-тихоокеанской линии в водоемы западного побережья североамериканского континента произошло в эпоху, когда Гренландия еще была частью Северной Америки. Только данное предположение позволяет объяснить тот факт, что две филогенетические линии колюшки, распространившиеся по разные стороны континента, не перемешались. Более того, независимое происхождение линий СТА/ТА и CWA/WA от общего предка, обитавшего в заливе Северного моря, некогда смыкавшегося с Паратетисом, указывает на то, что расселение трехиглой колюшки вдоль восточного и западного побережья Северной Америки происходило в разное время.

В настоящее время представители трехиглой колюшки, обладающие гаплотипами линии CWA/WA, не встречаются в бассейне Атлантического океана. Скорее всего, они были вытеснены представителями более современных линий – сначала трансатлантической, а затем и теми, которые относятся к европейскому кластеру. Судя по всему, подобный процесс вытеснения более древних филогенетических линий более современными имеет место и в современных популяциях севера России, где представители более древней трансатлантической линии имеют мозаичное распространение при абсолютном доминировании в регионе особей, несущих европейские гаплотипы (рисунки 12, 15, Приложение 1).

#### **4.5. Формирование европейского кластера гаплотипов трехиглой колюшки**

Согласно медианным сетям гаплотипов, европейские линии должны были произойти от предка, филогенетически близкого либо к трансатлантической (Рисунок 13), либо к средиземноморской (Рисунок 10) линии. Место предполагаемого отделения европейского кластера от предковой линии на схеме расселения обозначено красной заштрихованной областью в синем овале (Рисунок 20) – как хорошо видно на рисунках 12 и 15, носители гаплотипов европейского кластера трехиглой колюшки решительно преобладают в бассейнах Северного и Балтийского морей, причем именно в этом районе наиболее часто встречаются «базовые» гаплотипы SE и E1 для *COI* и *сyt b* соответственно, что позволяет идентифицировать данную область как центр происхождения всего европейского кластера. Есть все основания предполагать, что слабая дифференциация популяций бассейнов Северного и Балтийского морей связана с тем, что

еще в начале плейстоцена (от 2,6 до 0,8 млн. лет назад) Балтийского моря не было, а в Северное море впадала большая «Балтийская река» (Gibbard, 1988), то есть две современные водные системы были частями единого бассейна.

Интересно, что носители гаплотипов трансатлантической линии здесь не встречаются: на европейской части ареала они обитают чуть западнее – на Фарерских островах, на западном побережье Шотландии, в притоке Сены, впадающей в Ла-Манш (рисунки 12, 15). Отсюда напрашивается вывод о том, что на Атлантическое побережье Северной Америки представители трансатлантической линии проникли, обогнув район современных Британских островов с запада, после чего они попали в своеобразную «ловушку» между современной материковой частью Американского континента и Гренландией, которая в своей северной части соединялась с Северной Америкой еще три миллиона лет назад (Torsvik et al., 2002). Нельзя исключить и того, что носители гаплотипов трансатлантической линии СТА/ТА были когда-то распространены и в Северном море, но впоследствии их вытеснили рыбы с гаплотипами, относящимися к эволюционно более молодому кластеру СЕ/Е.

#### **4.6. Проникновение носителей гаплотипов будущей американо-тихоокеанской линии в бассейн Тихого океана**

Как уже упоминалось и как хорошо видно на рисунках 12 и 15, в бассейне Тихого океана широко распространены две сильно дивергировавшие филогенетические линии трехиглой колюшки. При этом стоит обратить внимание, что носители гаплотипов кластера Р/СР преобладают в популяциях азиатского побережья, и отмечены в некоторых жилых популяциях американского побережья Тихого океана. Напротив, носители гаплотипов американо-тихоокеанской филогенетической линии WA/CWA, генетически значительно более близкой к гаплотипам, распространенным в бассейне Атлантического океана, доминируют в популяциях, распространенных вдоль американо-тихоокеанского побережья, а в азиатской части Тихого океана встречаются редко (O'Reilly et al., 1993; Orti et al., 1994; Deagle et al., 1996; Thompson et al., 1997; Taylor, McPhail, 1999; Watanabe et al., 2003; Johnson, Taylor, 2004; Lescak et al., 2015, 2017; Rezansoff et al., 2015; Richmond et al., 2015; Strobel et al., 2016).

При этом характерно, что в бассейне Тихого океана не было обнаружено гаплотипов с нуклеотидными последовательностями «промежуточными» между гаплотипами двух сильно дивергировавших линий, а это свидетельствует в пользу того, что две филогенетические линии из Тихого океана не происходят друг от друга непосредственно. Более того, как хорошо видно на Рисунке 10, американо-тихоокеанская

линия CWA (относящиеся к ней гаплотипы обозначены темно-розовым цветом) происходит от одного из гаплотипов, обнаруженного у колюшки бассейна Средиземного моря, причем от этого гаплотипа, прямо или опосредовано, ведут свое начало все филогенетические линии колюшки за исключением линий кластера CP/P.

Такая структура сети гаплотипов делает практически невероятным происхождение колюшки бассейна Атлантики от колюшки бассейна Тихого океана, принадлежащей к линии WA/CWA, как предположили Orti et al. (1994). Гораздо более разумно предположить, что колюшка будущей американо-тихоокеанской линии WA/CWA проникла на запад североамериканского континента 5–2 млн. лет назад с территории современной Европы, что подтверждается палеогеографическими реконструкциями (Torsvik et al., 2002). Как уже было отмечено выше, около 30 млн. лет назад один из самых крупных заливов Паратетиса имел прямую связь с Атлантикой в районе современного Северного моря, и здесь когда-то, судя по всему, были широко распространены носители гаплотипа CME гена *COI*, от которого, прямо или косвенно произошли все филогенетические линии трехиглой колюшки, возникшие в Паратетисе. Гренландия долгое время, до конца третичного периода, была частью североамериканского континента (Torsvik et al., 2002), и, видимо, расселение трехиглой колюшки шло на север вдоль ее восточного побережья.

Палеонтологические свидетельства существования популяций трехиглой колюшки в Гренландии присутствуют: на крайнем северо-востоке, в местности Кап-Копенгаген (Кар Кøbenhavn), обнаружены ископаемые останки данного вида (Fredskild, Røen, 1982). При этом O. Bennike (1997) отмечает, что возраст отложений, где найдена колюшка, составляет 2–2,5 миллиона лет, хотя сам автор и выражает некоторый скепсис по поводу сделанной им находки, поскольку не было обнаружено других останков вида, несмотря на интенсивные поиски. Согласно приведенной в настоящей работе реконструкции, наиболее вероятно то, что палеонтологические находки в Гренландии относятся к предкам линии WA/CWA и маркируют путь ее вселения в воды Тихого океана.

Исследования палеоклиматологов показывают, что в температурный оптимум среднего плиоцена (3,264–3,025 млн. лет назад) в Северный Ледовитый океан проникали теплые воды из Атлантического океана, что вело к существенному снижению количества льда в Арктике (Rahaman et al., 2020). Таким образом, в этот период предки колюшки, относящейся к американо-тихоокеанской линии WA/CWA, могли свободно мигрировать из Атлантического океана в Северный Ледовитый вместе с водами, образующими теплое течение, а затем проникнуть в Тихий океан. Впоследствии эти рыбы расселялись вдоль его восточного побережья, постепенно вытесняя колюшку, принадлежащую к древним

линиям кластера P/CP. Не случайно носители гаплотипов этого древнего кластера на североамериканском континенте имеют распространение, характерное для реликтовых форм: они встречаются преимущественно в озерах (O'Reilly et al., 1993; Orti et al., 1994; Deagle et al., 1996; Thompson et al., 1997; Johnson, Taylor, 2004; Lescak et al., 2015).

Нельзя исключить, что и на азиатском побережье Тихого океана в настоящий момент идет вытеснение носителей гаплотипов CP/P колюшкой, относящейся к американо-тихоокеанской линии CWA/WA.

В пользу данной точки зрения свидетельствуют и результаты исследования разнообразия митохондриального гена *COI* паразита трехиглой колюшки, *Gyrodactylus arcuatus*: в европейских выборках выявлен 131 гаплотип этого гена, а в выборках с западного и восточного побережий Тихого океана – один и тот же единственный гаплотип. Авторы этого исследования (Lumme et al., 2016) полагают, что данный вид паразита является исходно европейским, и это предположение становится особенно реалистичным, если считать, что *Gyrodactylus arcuatus* попал в Тихий океан из Атлантического вместе со своим хозяином, трехиглой колюшкой.

Как показано в обзорных работах, переселения гидробионтов из Атлантического океана в Тихий происходили в периоды потепления климата в Арктике неоднократно, хотя и реже, чем переселения в обратном направлении (Vermeij et al., 2019; Laakkonen et al., 2021). В частности, из Атлантического океана на восточное побережье Тихого океана вселился предок северного морского слона, *Mirounga angustirostris*. Причем характерно, что предки этого вида, относящиеся к роду *Pachyphoca*, обитали в миоцене в Паратетисе (Koretsky, Rahmat, 2013).

Таким образом, есть все основания считать, что трехиглая колюшка за миллионы лет обогнула Земной шар, двигаясь в западном направлении, и достигла своей родины – бассейна Тихого океана, где до этого момента длительное время обитали только носители гаплотипов, относящихся к кластеру P/CP.

#### **4.7. Рассмотрение иных возможных вариантов происхождения трехиглой колюшки разных регионов и обоснование концепции, представленной в работе**

Представленная реконструкция подтверждается множеством вышеизложенных фактов и теоретических построений. Однако, некоторые утверждения все же могут вызвать дополнительные вопросы. В первую очередь – это отсутствие палеонтологических свидетельств существования вида, морфологически сходного с современной трехиглой колюшкой 30 млн. лет назад – в тот промежуток времени, когда,

согласно палеогеографическим картам, должен был существовать водный путь, соединявший Тихий океан с Паратетисом.

В защиту представленной реконструкции можно указать на то, что благоприятные условия для сохранения трехиглой колюшки в палеонтологической летописи в определенные периоды существования вида могли не сложиться в тех местах, где обитали древние популяции. И, кроме того, палеонтологи работали пока еще далеко не во всех регионах, где могли сохраниться свидетельства существования вида. Следует, разумеется, учитывать и то, что, когда речь идет об очень древних периодах, степень сохранности биологических объектов, тем более таких мелких, как трехиглая колюшка, падает во много раз, и находку хоть одного такого объекта или даже небольшой его части следует считать большой удачей для исследователей.

Также представляется весьма вероятным, что дальнейшие палеогеографические исследования сделают возможным составление более точных карт древних водоемов, существовавших между Тихим океаном и Паратетисом, и это позволит скорректировать представленный путь расселения трехиглой колюшки, как в географическом аспекте, так и во временном.

Причины, препятствовавшие расселению трехиглой колюшки северным путем. Устоявшаяся в научных кругах точка зрения предполагает проникновение трехиглой колюшки из Тихого океана в Европу и Атлантический океан именно северным путем (Münzing, 1963; Orti et al., 1994; Mäkinen and Merilä, 2008; Fang et al., 2018, 2020). Однако такие представления не соответствуют фактам, появившимся в настоящее время в распоряжении исследователей. Согласно палеогеографическим исследованиям (Hall et al., 2023), Берингов пролив впервые открылся около 5,5 млн. лет назад, и только после этого начался процесс обмена фаунами гидробионтов между Тихим, Северным Ледовитым и Атлантическим океанами. Однако, судя по всему, трехиглая колюшка проникла в Паратетис значительно раньше (находка отолита, обнаруженного на территории современной Болгарии, датирована 12,65–13,4 млн. лет, Schwarzhans, 2017). Конечно, теоретически, трехиглая колюшка могла пересечь Берингию по цепочке пресных водоемов, задолго до открытия пролива. Данный вариант не противоречит отсутствию обмена фаунами между Северным Ледовитым и Тихим океанами, однако, пройти данный путь колюшка должна была в весьма сжатые сроки, поскольку буквально за несколько поколений обитания в пресном водоеме популяция теряет способность к размножению в морской воде. Более того, пройдя на Запад по северному побережью Евразии, трехиглая колюшка должна была впоследствии мигрировать на юг и оказаться в заливе Паратетиса,

находившегося к северо-востоку от района современного Каспийского моря. При этом путь из Северного Ледовитого океана в Паратетис должен был сопровождаться длительным нахождением популяции-вселенца в пресноводной системе водоемов, что в свою очередь, должно было оказать критическое воздействие на способность вида расселяться в Паратетисе. Таким образом, принимая во внимание имеющиеся палеогеографические реконструкции и особенности биологии трехиглой колюшки, можно отнести гипотезу о вселении данного вида в Паратетис северным путем к разряду крайне маловероятных.

О возможности проникновения трехиглой колюшки в Паратетис южным путем через Индийский океан. Водный путь, соединяющий Паратетис с Тихим океаном через Индийский океан действительно существовал, однако, в случае трехиглой колюшки, являющейся относительно холодолюбивым видом, данный путь расселения можно считать практически невероятным. В пользу этого говорит, в частности то, что современные южные средиземноморские популяции трехиглой колюшки обитают преимущественно в холодных ручьях и в относительно теплое Средиземное море не выходят (Mäkinen, Merilä, 2008, Makhrov et al., 2025). Более того, никаких зарегистрированных свидетельств вселения видов рыб, тяготеющих к умеренному климату, из Тихого океана в Атлантику через Индийский океан в научной литературе найти не удалось.

Причины, по которым в представленной реконструкции не был применен метод «молекулярных часов». Общепринятая модель расселения трехиглой колюшки базируется на определении временных этапов дивергенции основных филогенетических линий при помощи метода «молекулярных часов» (Fang et al., 2018; Fang et al., 2020). В настоящей работе подобные расчеты не проводились по нескольким причинам.

Во-первых, анализ протяженного участка мтДНК, расположенного между генами *COI* и *cyt b* наглядно демонстрирует, что митохондриальные гены трехиглой колюшки подвержены действию отбора, причем в разных филогенетических линиях идет направленный отбор по разным генам (Приложение 2). Таким образом, неравномерная скорость эволюции одних и тех же генов мтДНК в разных линиях *G. aculeatus* позволяет говорить о нецелесообразности использования данной методики ввиду высокой вероятности не нейтрального характера закрепления мутаций.

Во-вторых, расчеты, сделанные на основе «молекулярных часов», даже в случае корректно выполненной калибровки, не позволяют определить точный временной

промежуток формирования филогенетических линий, а напротив, выдают диапазон значений, отличающихся примерно на 1 порядок (Fang et al., 2020).

В этой связи в настоящей работе был сделан упор на анализе медианных сетей и определении последовательных изменений в мтДНК (за счет отсутствия рекомбинаций), приводивших к поочередному генетическому обособлению тех или иных филогенетических линий. Ввиду отказа от применения метода «молекулярных часов» время дивергенции линий было оценено на основании датировок известных палеогеографических событий, способствующих либо не противоречащих формированию генетической дифференциации.

#### **4.8. Палеогеографические изменения, повлиявшие на распространение филогенетических линий трехиглой колюшки**

##### **4.8.1. Изменение водоразделов в Палеоевропе**

Процесс формирования современного облика Европы был связан с геологическими изменениями, неоднократно приводившими к сдвигам линий водоразделов. Согласно палеореконструкциям, во временной промежуток от 2 до 15 млн. лет назад (обзоры: Ziegler, Fraefel, 2009; Winterberg, Willett, 2019) смена водных бассейнов неоднократно происходила в регионе, расположенном к северу от Альп. В разные периоды времени данная территория относилась к бассейнам Роны, Дуная и Рейна (обзоры: Ziegler, Fraefel, 2009; Winterberg, Willett, 2019), благодаря чему создавались условия для миграции рыб между речными бассейнами, относящимися к разным морям. Эти события хорошо объясняют особенности распространения гаплотипов трехиглой колюшки, относящейся к южноевропейской группе ЕС/СЕС, европейского филогенетического кластера Е/СЕ. На картах распределения гаплотипов хорошо видно, что особи трехиглой колюшки, несущие варианты мтДНК, относящиеся к группе ЕС/СЕС (сиреневый цвет), встречаются на севере современной Европы в бассейне реки Эльба, и повсеместно распространены на юге – в бассейне реки Рона, впадающей в Средиземное море (Mäkinen, Merilä, 2008).

Здесь можно теоретически рассмотреть и предположение об антропогенном воздействии – вселении трехиглой колюшки с гаплотипами данной линии вместе с рыбопосадочным материалом в новые для нее бассейны, либо о ее распространении по системе каналов, соединяющих эти бассейны. Однако, данный регион обладает зоогеографическими особенностями, подтверждающими именно описанную версию о сдвигах линий водоразделов: в бассейне Роны встречаются нехарактерные для средиземноморского региона типично северные рыбы – представители родов *Salvelinus* и *Coregonus* (Berg, 1932), а в популяциях кумжи (*Salmo trutta*) бассейнов Дуная, Рейна и

Роны встречаются гаплотипы *COI*, относящиеся к одной и той же филогенетической линии (Артамонова и др., 2020). Аналогичным образом, в популяциях девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) Роны встречаются рыбы с гаплотипами *COI*, относящимися к североевропейской группе, которые характерны для колюшки из популяций бассейнов Рейна и Балтики (Denys et al., 2018). В популяции европейского хариуса (*Thymallus thymallus*) Роны отмечены гаплотипы *D-loop* мтДНК, сходные с гаплотипами, выявленными в популяции этого вида из верхнего Рейна (Persat et al., 2016). Таким образом, уместно предположить, что также как и девятииглая колюшка, хариус, кумжа, гольцы и сиги, трехиглая колюшка вселилась в бассейн Роны из бассейна Рейна во время одного из событий смены линии водоразделов.

Гаплотипы группы ЕС/СЕС широко распространены в водоемах, относящихся к бассейну Средиземного моря (рисунки 12, 15), и популяции, включающие носителей данных гаплотипов, доходят до водоемов юга Италии, а также встречаются в Греции на полуострове Пелопоннес. Вероятнее всего, такое далекое продвижение на юг популяций трехиглой колюшки этой филогенетической группы стало возможным в плейстоцене, в конце одного из ледниковых периодов. Сток рек, текущих с севера и впадающих в Средиземное море усилился, воды моря стали более прохладными, что и позволило популяциям трехиглой колюшки выйти из рек в море, мигрировать до острова Корсика, а затем двигаться вдоль Апеннинского полуострова, достичь Сицилии и южного побережья Пелопоннеса. Указанный путь расселения подтверждается характером распространения в данных регионах представителей трехиглой колюшки, обладающих гаплотипами, относящимися к группе ЕС/СЕС (рисунки 12, 15, Приложение 1).

#### **4.8.2. Влияние процесса постепенного исчезновения Паратетиса на формирование современных черноморских линий трехиглой колюшки**

Представленная реконструкция (Рисунок 20) предполагает проникновение трехиглой колюшки в Паратетис в далеком прошлом, что подтверждается находкой отолита, принадлежащего рыбе рода *Gasterosteus*, обитавшей в Паратетисе на территории современного черноморского побережья Болгарии порядка 12,65–13,4 млн. лет назад (Schwarzans, 2017).

В этой связи следует заострить внимание на особенностях филогенетической кластеризации черноморских гаплотипов трехиглой колюшки, относящихся к линиям CBS (оранжевый цвет) и CWA (темно-розовый цвет). Данные, полученные для участка *COI* у особей *G. aculeatus* из черноморских популяций, позволяли предположить наличие инвазивной линии, попавшей сюда с тихоокеанского побережья Америки неизвестным

путем (Рисунок 10), хотя, в свою очередь, медианная сеть, полученная для последовательностей гена *cut b*, не выявила каких-либо чужеродных тихоокеанских гаплотипов в Черном море (Рисунок 13).

Изучение последовательности протяженного фрагмента мтДНК, расположенного между генами *cut b* и *COI*, позволило говорить о том, что сходство последовательностей гена *COI* у особей трехиглой колюшки с тихоокеанского побережья Америки и некоторых представителей, пойманных в бассейне Черного моря, является следствием конвергентной эволюции (Рисунок 18), а кластеризация на медианной сети, полученная на основании данных для частичных последовательностей гена *COI*, в случае черноморских линий оказалась чисто формальным показателем, не имеющим отношения к реальной дифференциации филогенетических линий.

Проанализируем причины, повлекшие за собой ошибочную кластеризацию черноморских гаплотипов с американо-тихоокеанскими на полученной сети гаплотипов. Для этого необходимо детально рассмотреть дифференциацию не только анализируемого для большинства образцов участка *COI* длиной 609 нуклеотидов, но и оставшегося фрагмента цитохромоксидазы *I*, а также других генов, расположенных между локусами *COI* и *cut b* (Приложение 2). Основной анализируемый участок гена *COI* содержал в общей сложности 60 полиморфных сайтов (Таблица 7) и имел сниженное нуклеотидное разнообразие по сравнению с большинством других генов, в том числе, с частичной последовательностью *cut b* (таблицы 8, 11). Отсутствие достаточного количества замен в фрагменте *COI* длиной 609 нуклеотидов между американо-тихоокеанской и черноморской линиями и наличие, судя по всему, независимо возникшей в этих двух линиях замены  $A \rightarrow G$  (нуклеотид № 5610 согласно референсной последовательности NC\_041244.1, см. Приложение 2) не позволило получить объективную картину разделения филогенетических линий. Однако, как видно на выравнивании последовательностей участка митохондриальной ДНК длиной 9926 нуклеотидов у представителей трехиглой колюшки разных филогенетических линий (Приложение 2), последовательность гена *COI* в целом дифференцируется достаточно хорошо – все без исключения черноморские образцы хорошо отличаются от американо-тихоокеанских и, безусловно, филогенетически ближе друг к другу, чем к любому представителю линии CWA. Однако основная часть замен, маркирующих расхождение этих линий, расположена вне основного анализируемого участка гена *COI* (Приложение 2). Рассматривая на представленном выравнивании (Приложение 2) генетическую дифференциацию линий трехиглой колюшки (за исключением средиземноморской линии, митохондриальный геном которой найти в базе данных NCBI не удалось) можно с уверенностью утверждать, что отсутствие

выраженных генетических различий на протяженном участке гена *COI* между филогенетическими линиями, обладающими значительной дивергенцией по другим локусам мтДНК, не является уникальной характеристикой данного гена. Результаты, полученные для участка между локусами *COI* и *cyt b*, демонстрируют неравномерность эволюции одних и тех же генов и их участков в разных филогенетических линиях трехиглой колюшки (Таблица 9, Приложение 2). Например, трансатлантическая линия разительно отличается от всех неазиатских линий последовательностью гена *ND3* (4 фиксированные замены), при этом черноморская, европейская и американо-тихоокеанская линии по последовательности данного гена слабо дифференцированы друг от друга. Нуклеотидные последовательности соседнего гена *ND4L* практически не различаются у той же трансатлантической, черноморской и европейской линий, а вот американо-тихоокеанская линия дивергировала от них и обладает фиксированной нуклеотидной заменой (Приложение 2). Ген *COX2* подвергся наибольшим изменениям у черноморской линии, менее значительным – у линий европейского кластера, а трансатлантическая и американо-тихоокеанская линии по последовательности этого гена практически неотличимы друг от друга. Короткий ген *ATP8* (всего 168 нуклеотидов, Таблица 9) весьма эффективно демонстрирует дифференциацию всех 5-ти линий, представленных на выравнивании. При этом часть замен, характеризующих изученные линии – несинонимичные. Очевидны и отличия в скорости накопления нуклеотидных замен в последовательностях одних и тех же генов в случае разных филогенетических линий трехиглой колюшки. Поэтому, для минимизации вероятности ошибок при анализе филогенетических взаимоотношений между популяциями трехиглой колюшки необходимо параллельно анализировать несколько генов, например, как это было сделано в настоящей работе – *COI* и *cyt b*. В данном случае кластеризация филогенетических линий на основании данных о полиморфизме частичной последовательности *cyt b* стала хорошим контролем. По сравнению с данными, полученными для частичной последовательности гена *COI*, данные для *cyt b* отличались более высокой точностью, детализацией, а также не допускали ошибочной трактовки филогенетических связей между черноморской и американо-тихоокеанской линиями.

Нуклеотидные последовательности *cyt b*, а также генов, расположенных между этим локусом и *COI*, демонстрируют как обособленность черноморских трехиглых колюшек от представителей всех остальных филогенетических линий, так и выраженную дифференциацию двух ветвей, составляющих общую черноморскую линию (Рисунок 18, Приложение 2). Весьма вероятно, что причиной наблюдаемых филогенетических особенностей черноморских гаплотипов стало приспособление популяций этого региона к

процессам постепенного высыхания и распада Паратетиса на группы водоемов меньшего размера. После исчезновения Паратетиса в котловинах современных Черного и Каспийского морей, а также в бассейне Дуная, существовали крупные водоемы, то обособлявшиеся друг от друга, то соединявшиеся между собой (обзор: Yanina, 2014). Частые изменения формы, солености и температуры воды этих водоемов способствовали образованию эндемичных видов и даже родов гидробионтов (Audzijonyte et al., 2006; Невеская и др., 2009; Levin et al., 2019; Wesselingh et al., 2019; Артамонова и др., 2020; Bolotov et al., 2022; Marin, Palatov, 2023, etc.), а потому нет ничего удивительного в появлении двух различных филогенетических линий трехиглой колюшки в данном регионе.

#### **4.8.3. Влияние Манычского пролива на формирование филогенетических линий трехиглой колюшки Черного и Каспийского морей**

Все особи трехиглой колюшки, происходящие непосредственно из Каспийского моря, имеют в настоящее время типично черноморские гаплотипы, характерные для линий BS/CBS.

Общность черноморских и каспийских гаплотипов свидетельствует либо о недавнем вселении в Каспий (где вид давно исчез) трехиглой колюшки из Черного моря, либо о существовании в недавнем прошлом единой популяции на территории этих водоемов. В пользу первого предположения говорит отсутствие выявленных эндемичных гаплотипов трехиглой колюшки в Каспийском море, а в пользу второго – относительно недавнее существование (10–15 тысяч лет назад) Манычского пролива, соединявшего Черное и Каспийское моря (Yanina, 2014).

Рассмотрим возможность инвазии трехиглой колюшки в Каспий в историческое время. Согласно имеющимся данным, трехиглая колюшка отсутствовала в Каспийском море в конце XIX – начале и середине XX века (обзоры: Кесслер, 1877; Казанчев, 1981; Зюганов, 1991), а в Пролетарском водохранилище, расположенном в Кумо-Манычской впадине на месте древнего Манычского пролива, как минимум до 1953-го года (Сыроватская, 1954). Таким образом, представители трехиглой колюшки, несущие типичные черноморские гаплотипы, могли проникнуть в Пролетарское водохранилище через Невинномысский канал, по которому в 1948 году вода из бассейна Кубани начала поступать в бассейн Западного Маныча (Воронцов, 1950). Из бассейна западного Маныча колюшка могла проникнуть в восточный Маныч, который относится уже к бассейну Каспия, благодаря существованию до 1970 года бифуркации реки Калаус (Базелюк, 2007).

С другой стороны, гипотеза о существовании единой Понто-Каспийской популяции трехиглой колюшки во время соединения Черного и Каспийского морей через Манычский пролив также выглядит достаточно убедительной. Основным аргументом в пользу именно этой точки зрения является то, что наблюдаемое современное расселение трехиглой колюшки по Каспию началось с его южной части (Бердыев, 1992; Сальников, 1998; Зарбалиева и др., 2016). Как было описано в главе 1.4.2., *G. aculeatus* – вид, исключительно склонный к долговременным волнам численности, поэтому, несмотря на отмечавшееся отсутствие трехиглой колюшки непосредственно в Каспийском море (что могло соответствовать состоянию глубокого спада численности), она вполне могла сохраниться в каком-либо прибрежном солоноватоводном водоеме и, после поднятия уровня Каспия начиная с 1978-го года (Островская и др., 2020), дать новую вспышку численности.

#### **4.8.4. Влияние отступления последнего ледника на распространение трансатлантической линии трехиглой колюшки**

Представленные карты распространения гаплотипов трехиглой колюшки (рисунки 12, 15) демонстрируют разрыв ареала носителей гаплотипов, принадлежащих к трансатлантической линии. Так, гаплотипы группы ТА/СТА характерны для многих особей, обитающих в районе Атлантического побережья Северной Америки, Фарерских островов, западного побережья Шотландии; отмечены представители трансатлантической линии также в бассейне реки Сены. И такое распространение гаплотипов, относящихся к данной линии, маркирует, судя по всему, древний путь расселения трехиглой колюшки. Второй же регион, где встречаются гаплотипы этой группы – Европейский Север России (бассейны Баренцева и Белого морей). При этом носители гаплотипов линии ТА/СТА вдоль побережья Норвегии не встречаются.

Таким образом, наблюдаемая картина отражает, судя по всему, характер послеледникового заселения акватории, примыкающей к Кольскому полуострову. Уместно предположить, что трехиглая колюшка проделала тот же путь, что и атлантический лосось (*Salmo salar*), первые представители которого проникли в данный регион из североамериканских популяций. Лишь позже здесь появились атлантические лососи, пережившие ледниковый период в рефугиуме, располагавшемся в районе Британских островов: они расселялись вдоль побережья современной Норвегии (Makhrov et al., 2005). Таким образом, наиболее вероятным представляется то, что воды Белого и Баренцева морей сразу после отступления ледника были заселены особями трехиглой колюшки, мигрировавшими сюда с побережья Северной Америки, а уже потом здесь

появились и рыбы, обладающие европейскими гаплотипами линии E/CE, которые прошли в Белое море по проливу в районе современного озера Имандра, отделявшего существовавший в ту эпоху «Кольский остров» от будущей Скандинавии.

#### **4.9. Трансформация ареала трехиглой колюшки под влиянием антропогенных факторов**

Обсудив глобальные процессы формирования огромного ареала *G. aculeatus*, происходившие в далеком прошлом, перейдем к его современным изменениям, вызванным хозяйственной деятельностью человека.

Взглянув на карты встречаемости гаплотипов трехиглой колюшки в Восточной Европе (рисунки 12, 15), можно заметить странности в распределении некоторых европейских гаплотипов, носителей которых изредка обнаруживали в южных бассейнах, не характерных для носителей этих гаплотипов – это варианты мтДНК, типичные для бассейна Балтики, а также основной европейский гаплотип E/CE.

Так, носители типично балтийских гаплотипов линии EB встречаются в водоемах, принадлежащих бассейнам Черного моря, а «базовый» европейский гаплотип E/CE отмечен в Волге, впадающей в Каспийское море. Отметим, что в самом Каспийском море рыбы, несущие гаплотип E/CE, а также филогенетически близкие к нему варианты, не обнаружены, что свидетельствует в пользу предположения об инвазии в бассейн Волги трехиглой колюшки из какого-либо водоема севера Европы. Напротив, в Черном море нехарактерные для его бассейна балтийские гаплотипы встречаются, но не повсеместно – из всех популяций черноморского региона, рассмотренных в рамках настоящей работы, они были обнаружены только в двух: носители этих гаплотипов были пойманы недалеко от устьев рек, в первом случае – на западном побережье Крыма в реке Альма (носитель балтийского гаплотипа описан в работе Mäkinen and Merilä, 2008), во втором – в реке Дюрсо (собственные данные) на черноморском побережье Кавказа. Учитывая, что балтийские гаплотипы не были выявлены в жилых популяциях трехиглой колюшки черноморского региона (Приложение 1), данную линию также можно с уверенностью считать инвазивной для бассейна Черного моря.

Рассмотрим возможные пути проникновения трехиглой колюшки европейских филогенетических линий в водоемы Понто-Каспийского бассейна.

Инвазивное происхождение днепровской трехиглой колюшки представляется весьма вероятным – об этом говорят как выявленные гаплотипы мтДНК, представленные в настоящей работе, так и результаты исследований других авторов, выполненных с

использованием маркеров ядерной ДНК – микросателлитов и SNP (Mäkinen et al., 2006; Fang et al., 2018; Berner, 2021).

На картах, где показано распределение гаплотипов по ареалу (рисунки 12, 15, 16, 17, Приложение 1), отмечено присутствие носителей гаплотипов балтийской линии в реках верхнего течения Днепра – Тетерев и Случь. Поэтому одним из наиболее вероятных путей инвазии трехиглой колюшки в Днепр является ее расселение по системе каналов. Водное сообщение между бассейнами Черного и Балтийского морей существует с 1784-го года, когда было открыто судоходство по Днепровско-Бугскому каналу. Данный канал соединяет реку Пина (приток Припяти, бассейн Днепра) и реку Муховец (приток Западного Буга, бассейн Вислы). Неудивительно поэтому, что трехиглую колюшку отмечали в бассейне Днепра с XIX-го века до начала XX-го (Чернай, 1852, Grochmalicki, 1920). Однако, затем она, судя по всему, критически сократила свою численность и с середины XX-го века в бассейне Днепра ее не отмечали (Белінг, 1935; Амброз, 1956).

Кроме того, было высказано предположение о проникновении трехиглой колюшки в бассейн Днепра вместе с рыбопосадочным материалом несколько позже – в 60-х гг. XX века (Жуков и др., 1986; Новицкий и др., 2005; Куцоконь, 2010). Однако в любом случае, есть все основания полагать, что трехиглая колюшка балтийской филогенетической линии проникла в бассейн Днепра уже в историческое время, а ее расселение связано с хозяйственной деятельностью человека. Соответственно, трехиглая колюшка балтийского происхождения, проникнув в Днепр, спустилась в Черное море и начала заходить на нерест в небольшие реки черноморского бассейна, такие как упомянутые ранее Альма и Дюрсо, в которых и были обнаружены рыбы с данными вариантами мтДНК. В свою очередь у особой жилых пресноводных популяций, представители которых не контактируют с проходными формами трехиглой колюшки, отмечены только разнообразные черноморские гаплотипы (Приложение 1).

Теперь рассмотрим пути проникновения трехиглой колюшки в Волгу. Как было отмечено ранее, трехиглая колюшка, пойманная в среднем течении Волги (Куйбышевское водохранилище), является носительницей гаплотипов, характерных для северной части Европы, а не Каспийского моря. И наиболее вероятный путь вселения носителей североευропейских гаплотипов в этот регион представляется достаточно простым. В конце XIX века была введена в эксплуатацию Мариинская водная система, объединяющая реки Волгу и Неву через реку Шексну, Белое озеро, реку Ковжу, Мариинский канал, реку Вытегру, Онежское озеро, реку Свирь и сеть приладожских каналов. В советское время система была реконструирована – с 1964 г. открыт Волго-Балтийский водный путь.

Гаплотип E/CE, найденный у трехиглой колюшки Куйбышевского водохранилища, также встречается и в популяции Онежского озера. Соответственно, колюшке достаточно было преодолеть только часть пути – от Онежского озера до Волги, причем пройти его трехиглая колюшка могла как сама, так и находясь в балластных водах транспортных судов.

Заметим, однако, что гаплотип E/CE, отмеченный в Куйбышевском водохранилище, имеет обширное распространение в северных регионах Европы и является там наиболее часто встречающимся (рисунки 12, 15), тогда как в Онежском озере высока доля и других гаплотипов, относящихся к балтийской линии, которые в Волге отмечены не были. Поэтому, возможен (хотя и менее вероятен) и вариант с вселением трехиглой колюшки в Куйбышевское водохранилище с рыбопосадочным материалом ценных видов рыб. Тем не менее, представляется весьма вероятным, что увеличение выборки образцов трехиглой колюшки из бассейна Волги позволит обнаружить и другие гаплотипы, характерные для водоемов, относящихся к бассейну Балтики.

Вселение трехиглой колюшки по системе каналов в Волгу и Днепр из водоемов Балтийского бассейна хорошо согласуется с аналогичной схемой расселения близкого вида – девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*), которая, предположительно, прошла на юг тем же путем и сейчас активно расселяется по Понто-Каспийскому бассейну наряду с аборигенным видом – малой южной колюшкой (*Pungitius platygaster*) (Артамонова и др., 2025). Следовательно, данный путь инвазии носителей гаплотипов северных балтийских линий трехиглой колюшки в бассейны Черного и Каспийского морей не вызывает особых вопросов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненный в рамках настоящей работы анализ полиморфизма последовательностей митохондриальных генов цитохромоксидазы *I* и цитохрома *b* особей трехиглой колюшки, относящихся к ее основным филогенетическим линиям, позволил проследить пути расселения этого вида и создать палеогеографическую модель формирования ареала трехиглой колюшки.

Представленная концепция предполагает расселение *G. aculeatus*, начавшееся из Тихого океана – родины вида (что подтверждают многочисленные палеонтологические находки) – на запад вглубь Азии через цепочку палеоводоемов, существовавших в эпоху олигоцена на территории современного Дальнего Востока. Постепенно расселяясь по древним солоноватоводным и пресным водоемам, трехиглая колюшка вселилась в Паратетис (о чем говорит и палеонтологическая находка, датированная средним миоценом), где, судя по всему, широко распространилась. Видимо, от колюшки Паратетиса происходят все современные филогенетические линии *G. aculeatus* не относящиеся к азиатско-тихоокеанскому кластеру: средиземноморская, трансатлантическая, американо-тихоокеанская, черноморская (представленная двумя ветвями, которые были длительно изолированы друг от друга), а также европейский филогенетический кластер.

Эндемичные линии, распространенные в настоящее время в бассейнах Черного и Средиземного морей, до сих пор обитают примерно в тех же регионах, где они и возникли. В тоже время американо-тихоокеанская и трансатлантическая линии независимо друг от друга и, судя по всему, в разное время, отделились от общей предковой для них популяции, мигрировавшей из Паратетиса в район современного Северного моря. Пройдя через зону мелководных лагун, отделявших Паратетис от Атлантики, эти две линии достигли тихоокеанского и атлантического побережья Северной Америки соответственно. При этом расселение трехиглой колюшки, как трансатлантической, так и американо-тихоокеанской линии, должно было происходить в то время, когда Гренландия соединялась в своей северной части с Северной Америкой (что наблюдалось еще 3 млн. лет назад), поэтому, трансатлантическая линия, попавшая «в карман» между Гренландией и Америкой и будущая американо-тихоокеанская линия, обогнувшая Гренландию с востока, развивались независимо. Вероятно, американо-тихоокеанская линия могла пройти через Арктику и мигрировать в Тихий океан во время температурного оптимума среднего плиоцена (3,264–3,025 млн. лет назад).

Филогенетический анализ позволяет считать линии, относящиеся к европейскому кластеру наиболее эволюционно молодыми, что подтверждается характером радиации гаплотипов. Весьма вероятно, что дивергенция линий, относящихся к европейскому кластеру, началась относительно недавно, в плейстоцене, после разделения бассейнов Северного и Балтийского морей.

Позднее, уже в историческое время, после строительства в Европе разветвленной сети каналов, объединивших несвязанные морские бассейны, носители гаплотипов европейского кластера начали экспансию на юг и проникли в Понто-Каспийский бассейн. В настоящее время в Черном море уже существуют гибридные популяции, где присутствуют как носители европейских гаплотипов, так и носители гаплотипов, типичных для аборигенной черноморской линии. В свою очередь, в Каспийском бассейне, где сейчас наблюдается вспышка численности трехиглой колюшки, балтийские гаплотипы характерны только для особей, расселяющихся по Волге, в то время как в самом Каспии обитают исключительно носители гаплотипов аборигенной линии, которые идентичны черноморским.

В противовес сформировавшимся в научных кругах представлениям об арктическом расселении трехиглой колюшки – проникновении данного вида в Атлантику через Северный Ледовитый океан – представленная реконструкция предполагает расселение трехиглой колюшки южным путем, где ключевым водоемом являлся Паратетис. Интересно, что возможность существования популяций этого вида в крупнейшем внутреннем палеоводоеме Евразии в современных филогеографических исследованиях не рассматривается вообще. Судя по всему, исследователи опираются исключительно на концепцию молекулярных часов, рассматривая дивергенцию филогенетических линий как явление не очень давнее, и игнорируя при этом палеонтологические находки, свидетельствующие о присутствии трехиглой колюшки в Европе, как минимум, 12,65 млн. лет назад.

Между тем, общепринятые реконструкции формирования ареала трехиглой колюшки, описывающие ее расселение северным путем, начавшееся, по мнению исследователей, не ранее 1,25 млн. лет назад (а по большинству датировок – от 130 до 346,5 тыс. лет назад), имеют ряд несоответствий. К ним относится как факт наличия двух филогенетически удаленных линий в Тихом океане при отсутствии каких-либо промежуточных вариантов между ними, так и приводимое в работах время дивергенции основных линий, противоречащее наличию значительно более древних палеонтологических находок, обнаруженных во многих регионах мира.

В свою очередь, представленная в настоящей работе реконструкция, предполагающая длительный период существования популяции трехиглой колюшки в Паратетисе, снимает вышеуказанные вопросы. Так, становится понятным наличие высокой степени дивергенции между предковым азиатско-тихоокеанским и эволюционно более молодым евро-американским филогенетическими кластерами – череда нуклеотидных замен должна была возникнуть за время длительного изолированного существования крупных конголгмератов колюшек, один из которых продолжал жить в Тихом океане, а другой заселил Паратетис. Проникнув из Паратетиса в Атлантику, обогнув Гренландию уже с севера, трехиглая колюшка вернулась, таким образом, обратно в Тихий океан, где с этого момента вид представлен сильно дивергировавшими филогенетическими линиями, причем одна из них генетически близка к европейским и не связана напрямую с остальными, принадлежащими к исходному азиатско-тихоокеанскому кластеру.

Продолжительный период существования популяции трехиглой колюшки в Паратетисе прекрасно согласуется и с удивительной особенностью биологии данного вида – способностью к практически моментальному по историческим меркам образованию пресноводных форм. Наличие этой необычной адаптации должно было способствовать успешному существованию вида в водоеме с нестабильными показателями солености, чем и характеризовался Паратетис в разные периоды своего существования.

Представленные доводы говорят о состоятельности филогеографической схемы расселения вида *G. aculeatus* южным путем.

## ВЫВОДЫ

Анализ результатов филогенетического исследования участков мтДНК трехиглых колюшек, проведенный в рамках настоящей работы, при учете данных палеогеографии позволяет сделать следующие выводы:

1. Показана возможность существования вида *G. aculeatus* в древнем водоеме Паратетис, куда трехиглая колюшка проникла предположительно еще в олигоцене, в то время, когда существовал каскад пресных и солоноватоводных водоемов, начинавшийся на Дальнем Востоке и примыкавший непосредственно к Паратетису на западе.

2. Заселение Европы трехиглой колюшкой происходило с юга – из древней популяции Паратетиса, а не через Северный Ледовитый океан, как это предполагается в большинстве современных филогеографических работ.

3. В бассейне Тихого океана обитают особи трехиглой колюшки, относящиеся к двум неродственным филогенетическим группам: наиболее древнему азиатско-тихоокеанскому кластеру и значительно более молодому евро-американскому кластеру. Предки носителей гаплотипов американско-тихоокеанской линии проникли из Паратетиса в район современного Северного моря, затем достигли восточного побережья Гренландии, обогнули Северную Америку с севера и, наконец, вышли в Тихий океан.

4. В Понто-Каспийском бассейне сосуществуют (иногда в пределах одной популяции) носители гаплотипов двух филогенетических линий, одна из которых является аборигенной, а другая относится к европейскому кластеру и является инвазивной. Наиболее вероятно, что ее носители проникли в Днепр, Черное море и Волгу по системе каналов из водоемов бассейна Балтийского моря.

5. В бассейне Черного моря обитают представители черноморской филогенетической линии, представленной двумя ветвями, которые имеют общее происхождение, но прошли в прошлом этап изоляции. Одна из этих ветвей имеет сходство с американско-тихоокеанской линией по последовательности участка гена *COI* мтДНК, но не по другим генам, что объясняется параллельной эволюцией данной последовательности у представителей одной из черноморских ветвей и американско-тихоокеанской линии.

## СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амброз, А.И. Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепроовско-Бугского лимана / А.И. Амброз. – Киев: Изд-во АН Украинской ССР, 1956. – 408 с.
2. Артамонова, В.С. Центр происхождения и пути расселения благородных лососей *Salmo* (Salmonidae, Actinopterygii) / В.С. Артамонова, С.А. Афанасьев, Н.В. Бардуков, В.М. Голод, С.В. Кокодий, А.В. Кулиш, А.Н. Пашков, С.Х. Пипоян, С.И. Решетников, А.А. Махров // Доклады РАН. Науки о жизни. – 2020. – Т. 493. – С. 333-340.
3. Артамонова, В.С. Встречная инвазия девятииглой колюшки (*Pungitius pungitius*) и малой южной колюшки (*Pungitius platygaster*) (Gasterosteidae) в водоёмах Понто-Каспийского бассейна / В.С. Артамонова, Е.С. Гайдученко, А.В. Кулиш, Д.А. Медведев, Ю.И. Охременко, А.Б. Петровский, А.Н. Решетников, Д.Ю. Семенов, В.М. Спицын, А.А. Махров // Российский журнал биологических инвазий. – 2025. – № 3. – С. 11-25.
4. Базелюк, А.А. Антропогенное изменение гидрографической сети Кумо-Манычской впадины: диссертация на соискание ученой степени кандидата географических наук / А.А. Базелюк. – Ростов-на-Дону, 2007. – 182 с.
5. Базелюк, А.А. Изменение гидрографии и стока рек Кумо-Манычской впадины под влиянием антропогенной деятельности / А.А. Базелюк // Известия ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. – 2007. – № 2. – С. 89-91.
6. Белінг, Д.О. Дніпро та його рибні багатства / Д.О. Белінг. – Київ: Видавництво Всеукраїнської академії наук, 1935. – 164 с.
7. Бердыев, Б.Р. Материалы по ихтиофауне Каспийско-Атрекского района / Б.Р. Бердыев // Известия АН Туркменистана. Серия биологических наук. – 1992. – № 5. – С. 46-56.
8. Воронцов, В.В. Невинномысский канал / В.В. Воронцов. – Ставрополь: Краевое книжное издательство, 1950. – 108 с.
9. Гомелюк, В.Е. Репродуктивное поведение колюшковых – Gasterosteidae (популяционный аспект): диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / В.Е. Гомелюк. – М.: ИЭМЭЖ, 1978. – 120 с.
10. Демчук, А.С. Питание беломорской трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах / А.С. Демчук, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, Н.В. Полякова, П.В. Головин, Д.Л. Лайус // Труды Карельского научного центра РАН. – 2018. – № 4. – С. 42-58.

11. Жуков, П.И. О проникновении трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в бассейн Днепра / П.И. Жуков, Д.Ф. Куницкий, В.К. Ризевский // Вопросы ихтиологии. – 1986. – Т. 26, вып. 3. – С. 515-517.
12. Зарбалиева, Т.С. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в прибрежных водах Азербайджана / Т.С. Зарбалиева, М.М. Ахундов, А.М. Касимов, С.Н. Надиров, Г.Г. Гусейнова // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – № 2. – С. 33-48.
13. Зюганов, В.В. Исследование механизмов эволюционной репродуктивной изоляции между формами трёхиглой колюшки из бассейна Белого моря и Камчатки / В.В. Зюганов // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, № 5. – С. 719-727.
14. Зюганов, В.В. Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны / В.В. Зюганов. – Л.: Наука, 1991. – 261 с.
15. Казанчеев, Е.Н. Рыбы Каспийского моря / Е.Н. Казанчеев. – М.: Лёгкая и пищевая промышленность, 1981. – 168 с.
16. Казьмин, В.Г. Палеогеографический атлас Северной Евразии / В.Г. Казьмин, Л.М. Натапов (ред.). – Москва: Институт тектоники литосферных плит РАН, 1998. – Издание: CD-ROM.
17. Кесслер, К.Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области / К.Ф. Кесслер. – СПб.: Типография М. Стасюлевича, 1877. – 360 с.
18. Куцоконь, Ю.К. Распространение и морфо-биологические особенности чужеродных видов рыб в бассейне р. Рось (приток р. Днепр) / Ю.К. Куцоконь // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 19-29.
19. Лайус, Д.Л. Трёхиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме / Д.Л. Лайус, П.В. Головин, А.Е. Зеленская, А.С. Демчук, А.С. Доргам, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, С.А. Мурзина, Н.В. Полякова, Е.В. Рыбкина, А.О. Юрцева // Сибирский экологический журнал. – 2020. – № 2. – С. 167-183.
20. Маниатис, Т. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование / Т. Маниатис, Э. Фрич, Дж. Сэмбрук ; пер. с англ. – М.: Мир, 1984. – 480 с.
21. Мухомедияров, Ф.Б. Трёхиглая колюшка Кандалакшского залива Белого моря / Ф.Б. Мухомедияров // Вопросы ихтиологии. – 1966. – Т. 6, № 3. – С. 454-468.
22. Невеская, Л.А. Эволюционные преобразования малакофауны в неогеновых бассейнах Паратетиса как пример развития экосистем островного типа / Л.А. Невеская, И.А. Гончарова, Л.Б. Ильина, С.В. Попов // Журнал общей биологии РАН. – 2009. – Т. 70. – С. 396-414.

23. Новицкий, Р.А. Аннотированный список рыб Днепровского водохранилища и его притоков / Р.А. Новицкий, О.А. Христов, В.Н. Кочет, Д.Л. Бондарев // Вісник ДНУ. Біологія, екологія. – 2005. – Вип. 13, Т. 1. – С. 185-201.
24. Островская, Е.В. Влияние изменений климата на гидролого-гидрохимические характеристики Северного Каспия / Е.В. Островская, Е.В. Гаврилова, А.А. Курапов, С.А. Варначкин // Астраханский вестник экологического образования. – 2020. – № 6 (60). – С. 25-35.
25. Пичугин, М.Ю. Биологические и морфологические особенности трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Курильских островов / М.Ю. Пичугин, Л.В. Сидоров, О.Ф. Гриценко // Вопросы ихтиологии. – 2003. – Т. 43, № 2. – С. 169-177.
26. Позняк, В.Г. Расширение ареала трёхиглой колюшки в водоёмах юга России / В.Г. Позняк // Материалы XVIII межреспубликанской научно-практической конференции «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий». – Краснодар, 2005. – С. 173-174.
27. Решетников, Ю.С. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т. 2 / Ю.С. Решетников (ред.). – М.: Наука, 2002. – 253 с.
28. Сальников, В.Б. Антропогенные переселения рыб в Туркменистане / В.Б. Сальников // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т. 38, № 5. – С. 615-626.
29. Сыроватская, Н.И. Пролетарское водохранилище и его рыбохозяйственные перспективы / Н.И. Сыроватская // Рыбное хозяйство. – 1954. – № 9. – С. 33-35.
30. Сычевская, Е.К. Ископаемые колюшки из неогеновых отложений Дальнего Востока / Е.К. Сычевская, Н.И. Гречина // Палеонтологический журнал. – 1981. – Т. 1. – С. 95-104.
31. Тарнани, И.К. Рыболовство Соловецкого монастыря / И. К. Тарнани // Вестник рыбопромышленности. – Т. 12. – СПб.: Типография В. Демакова, 1891. – 8 с.
32. Хлебович, В.В. Осмотическая регуляция трёхиглой колюшки в воде различной солёности / В.В. Хлебович // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 4. – С. 591-594.
33. Чернай, А.В. Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест, составленная по наблюдениям, сделанным во время учёной экспедиции, совершённой в 1848 и 1849 годах, э. о. профессором А. Чернаем, доктором естественных наук и действительным членом Общества испытателей природы в Москве: вып. 1 / А.В. Чернай. – Харьков: Университетская типография, 1852.

34. Adachi, T. Shifts in morphology and diet of non-native sticklebacks introduced into Japanese crater lakes / T. Adachi, A. Ishikawa, S. Mori, W. Makino, M. Kume, M. Kawata, J. Kitano // *Ecology and Evolution*. – 2012. – Vol. 2. – P. 1083-1098.
35. Aguirre, W.E. Freshwater colonization, adaptation, and genomic divergence in threespine stickleback / W.E. Aguirre, K. Reid, J. Rivera, D.C. Heins, K.R. Veeramah, M.A. Bell // *Integrative and Comparative Biology*. – 2022. – Vol. 62, No. 2. – P. 388-405.
36. Aneer, G. Biometrical characteristics of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from Northern Baltic proper / G. Aneer // *Zoologica Scripta*. – 1973. – Vol. 2. – P. 157-162.
37. Arnold, K.E. Sex-specific survival and parasitism in three-spined sticklebacks: seasonal patterns revealed by molecular analysis / K.E. Arnold, A. Adam, K.J. Orr, R. Griffiths, I. Barber // *Journal of Fish Biology*. – 2003. – Vol. 63. – P. 1046-1050.
38. Artamonova, V.S. Fresh- and brackish-water cold-tolerant species of Southern Europe: migrants from the Paratethys that colonized the Arctic / V.S. Artamonova, I.N. Bolotov, M.V. Vinarski, A.A. Makhrov // *Water*. – 2021. – Vol. 13. – Article ID: w13091161.
39. Audzijonyte, A. Comparative phylogeography of Ponto-Caspian mysid crustaceans: isolation and exchange among dynamic inland sea basins / A. Audzijonyte, M.E. Daneliya, R. Väinölä // *Molecular Ecology*. – 2006. – Vol. 15. – P. 2969-2984.
40. Avise, J.C. *Phylogeography: the history and formation of species* / J.C. Avise. – Cambridge: Harvard University Press, 2000. – 447 p.
41. Băcescu, M. Cercetări asupra ghidrinilor (*Gasterosteus aculeatus* L.) din apele Rominești / M. Băcescu, R. Mayer // *Buletinul Institutului de Cercetari Piscicole*. – 1956. – Anul 15, No. 2. – P. 19-36.
42. Balon, E.K. Three-spined stickleback – *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 in the Danube near Bratislava / E.K. Balon // *Acta Rerum Naturalium Musei Nationalis Slovaci Bratislava*. – 1967. – Vol. 13. – P. 127-134.
43. Bănărescu, P. The present-day conservation status of the fresh water fish fauna of Romania / P. Bănărescu // *Ocotirea Naturii și a Mediului Înconjurător*. – 1994. – Vol. 38, No. 1. – P. 5-19.
44. Bandelt, H.-J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H.-J. Bandelt, P. Forster, A. Röhl // *Molecular Biology and Evolution*. – 1999. – Vol. 16. – P. 37-48.
45. Barrett, R.D. Adaptive evolution of lateral plates in three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: a case study in functional analysis of natural variation / R.D. Barrett // *Journal of Fish Biology*. – 2010. – Vol. 77, No. 2. – P. 311-328.

46. Bell, M.A. A late Miocene marine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* and its zoogeographic and evolutionary significance / M.A. Bell // *Copeia*. – 1977. – Vol. 1977, No. 2. – P. 277-282.
47. Bell, M.A. Lateral plate evolution in the threespine stickleback: getting nowhere fast / M.A. Bell // *Genetica*. – 2001. – Vol. 112. – P. 445-461.
48. Bell, M.A. Paleobiology and evolution of threespine stickleback / M.A. Bell // *The evolutionary biology of the threespine stickleback* / M.A. Bell, S.A. Foster (Eds.). – Oxford: Oxford University Press, 1994. – P. 438-471.
49. Bell, M.A. The evolutionary biology of the threespine stickleback / M.A. Bell, S.A. Foster (Eds.). – Oxford: Oxford University Press, 1994. – 584 p.
50. Bell, M.A. Miocene and Late Pleistocene stickleback spines from the Mojave Desert, California / M.A. Bell, R.E. Reynolds // *Overboard in the Mojave: 20 million years of lakes and wetlands* / R.E. Reynolds, D.M. Miller (Eds.). – Fullerton: California State University, Desert Studies Center, 2010. – P. 162-168.
51. Bell, M.A. Fine scale temporal variation of the Miocene stickleback *Gasterosteus doryssus* / M.A. Bell, T.R. Haglund // *Paleobiology*. – 1982. – Vol. 83, No. 3. – P. 282-292.
52. Bennike, O. Quaternary vertebrates from Greenland: a review / O. Bennike // *Quaternary Science Reviews*. – 1997. – Vol. 16. – P. 899-909.
53. Berg, L.S. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas / L.S. Berg // *Zoogeographica*. – 1932. – Vol. 1. – P. 107-208.
54. Berner, R. Re-evaluating the evidence for facilitation of stickleback speciation by admixture in the Lake Constance basin / R. Berner // *Nature Communications*. – 2021. – Vol. 12, No. 1. – Article ID: 2806.
55. Bolotov, I.N. Host range and phylogenetic position of *Acipenserobdella volgensis* (Zytkoff, 1904) (Hirudinea: Piscicolidae) with a global checklist of bivalve-associated fish leeches / I.N. Bolotov, V.V. Maryinsky, D.M. Palatov, A.V. Kondakov, T.A. Eliseeva, E.S. Konopleva, M.Y. Gofarov, I.V. Vikhrev, Y.V. Besspalaya // *Water*. – 2022. – Vol. 14. – Article ID: w14244010.
56. Bradbury, I.R. Genomic islands of divergence and their consequences for the resolution of spatial structure in an exploited marine fish / I.R. Bradbury, S. Hubert, B. Higgins, S. Bowman, T. Borza, I.G. Paterson, P.V. Snelgrove, C.J. Morris, R.S. Gregory, D. Hardie, J.A. Hutchings, D.E. Ruzzante, C.T. Taggart, P. Bentzen // *Evolutionary Applications*. – 2013. – Vol. 6, No. 3. – P. 450-461.
57. Cano, J.M. Extreme neutral genetic and morphological divergence supports classification of Adriatic three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations as

distinct conservation units / J.M. Cano, H.S. Mäkinen, T. Leinonen, J. Freyhof, J. Merilä // *Biological Conservation*. – 2008. – Vol. 141. – P. 1055-1066.

58. Colosimo, P.F. Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of Ectodysplasin alleles / P.F. Colosimo, K.E. Hosemann, S. Balabhadra, G. Villarreal Jr., M. Dickson, J. Grimwood, J. Schmutz, R.M. Myers, D. Schluter, D.M. Kingsley // *Science*. – 2005. – Vol. 307. – P. 1928-1933.

59. Craig-Bennett, M.A. The reproductive cycle of the threespine stickleback / M.A. Craig-Bennett // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. – 1931. – No. 219. – P. 197-279.

60. Crivelli, A.J. Life history adaptations of *Gasterosteus aculeatus* in a Mediterranean wetland / A.J. Crivelli, R.H. Britton // *Environmental Biology of Fishes*. – 1987. – Vol. 18, No. 2. – P. 109-125.

61. Crossman, E.J. Introduced freshwater fishes: a review of the North American perspective with emphasis on Canada / E.J. Crossman // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1991. – Vol. 48, Suppl. 1. – P. 46-57.

62. Deagle, B.E. Origins of endemic stickleback from the Queen Charlotte Islands: mitochondrial and morphological evidence / B.E. Deagle, T.E. Reimchen, D.B. Levin // *Canadian Journal of Zoology*. – 1996. – Vol. 74. – P. 1045-1056.

63. Dean, L.L. Internal embryonic development in a non-copulatory, egg-laying teleost, the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* / L.L. Dean, S. Robertson, M. Mahmud, A.D.C. Maccoll // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9. – Article ID: 2395.

64. DeFaveri, J. Phylogeography of isolated freshwater three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* populations in the Adriatic Sea basin / J. DeFaveri, L. N. Zanella, D. Zanella, M. Mrakovčić, J. Merilä // *Journal of Fish Biology*. – 2012. – Vol. 80. – P. 61-85.

65. Denys, G.P.J. Invalidity of *Gasterosteus gymnurus* (Cuvier, 1829) (Actinopterygii, Gasterosteidae) according to integrative taxonomy / G.P.J. Denys, M.F. Geiger, H. Persat, P. Keith, A. Dettai // *Cybium*. – 2015. – Vol. 39. – P. 37-45.

66. Denys, G.P.J. Genetic and morphological discrimination of three species of ninespined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848) / G.P.J. Denys, H. Persat, A. Dettai, M.F. Geiger, J. Freyhof, J. Fesquet, P. Keith // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2018. – Vol. 56. – P. 77-101.

67. Fang, B. Estimating uncertainty in divergence times among three-spined stickleback clades using the multispecies coalescent / B. Fang, J. Merilä, M. Matschiner, P. Momigliano // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2020. – Vol. 142. – Article ID: 106646.

68. Fang, B. Worldwide phylogeny of three-spined sticklebacks / B. Fang, J. Merilä, F. Ribeiro, C.M. Alexandre, P. Momigliano // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2018. – Vol. 127. – P. 613-625.
69. Forster, P.M. Indicators of Global Climate Change 2023: annual update of key indicators of the state of the climate system and human influence / P.M. Forster, C. Smith, T. Walsh, W. Lamb, R. Lamboll, B. Hall, M. Hauser, A. Ribes, D. Rosen, N. Gillett, M.D. Palmer, J. Rogelj, K. von Schuckmann, B. Trewin, M. Allen, R. Andrew, R. Betts, T. Boyer, C. Buontempo, S. Burgess et al. // *Earth System Science Data Discussions*. – 2024. – Vol. 16, No. 6. – P. 2625-2658.
70. Fredskild, B. Macrofossils in an interglacial peat deposit at Kap København, North Greenland / B. Fredskild, U. Røen // *Boreas*. – 1982. – Vol. 11. – P. 181-185.
71. Geiger, M.F. Spatial heterogeneity in the Mediterranean Biodiversity Hotspot affects barcoding accuracy of its freshwater fishes / M.F. Geiger, F. Herder, M.T. Monaghan, V. Almada, R. Barbieri, M. Bariche, P. Berrebi, J. Bohlen, M. Casal-Lopez, G.B. Delmastro et al. // *Molecular Ecology Resources*. – 2014. – Vol. 14. – P. 1210-1221.
72. Gibbard, P.L. The history of the great northwest European rivers during the past three million years / P.L. Gibbard // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. – 1988. – Vol. 318. – P. 559-602.
73. Gibson, G. The synthesis and evolution of a supermodel / G. Gibson // *Science*. – 2005. – Vol. 307. – P. 1890-1891.
74. Golovin, P.V. Sex-biased mortality of marine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. during their spawning period in the White Sea / P.V. Golovin, A.E. Bakhvalova, M.V. Ivanov, T.S. Ivanova, K.A. Smirnova, D.L. Lajus // *Evolutionary Ecology Research*. – 2019. – Vol. 20. – P. 279-295.
75. Grochmalicki, J. Zapiski do zoogeografji Polski. Suseł perełkowy (*Citellus guttatus* Pall.) i Kolka (*Gasterosteus aculeatus* L.) (Summary in French) / J. Grochmalicki // *Kosmos*. – 1920. – Vol. 45. – P. 190-193.
76. Hagen, D.W. Selective predation and intensity of selection acting upon the lateral plates of threespine stickleback / D.W. Hagen, L.G. Gilbertson // *Heredity*. – 1973. – Vol. 30. – P. 273-287.
77. Haglund, T.R. Allozyme variation and phylogenetic relationships of Asian, North American, and European populations of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* / T.R. Haglund, D.G. Buth, R. Lawson // *Copeia*. – 1992. – Vol. 1992. – P. 432-443.
78. Hall, J. Timing and consequences of Bering Strait opening: new insights from Ar/Ar dating of the Barmur Group (Tjörnes Beds), Northern Iceland / J. Hall, M. Allison, M.

Papadopoulos, D. Barfod, S. Jones // *Paleoceanography and Paleoclimatology*. – 2023. – Vol. 38. – Article ID: e2022PA004539.

79. Hay, O.P. A new fossil stickleback fish from Nevada / O.P. Hay // *Proceedings of the United States National Museum*. – 1907. – Vol. 32. – P. 271-273.

80. Hendry, A.P. Along the speciation continuum in sticklebacks / A.P. Hendry, D.I. Bolnick, D. Berner, C.L. Peichel // *Journal of Fish Biology*. – 2009. – Vol. 75. – P. 2000-2036.

81. Higuchi, M. A new threespine stickleback, *Gasterosteus nipponicus* sp. nov. (Teleostei: Gasterosteidae), from Japan Sea region / M. Higuchi, H. Sakai, A. Goto // *Ichthyological Research*. – 2014. – Vol. 61. – P. 341-351.

82. Hosoki, T. Diversity of gill raker number and diets among stickleback populations in novel habitats created by the 2011 Tōhoku earthquake and tsunami / T. Hosoki, S. Mori, S. Nishida, M. Kume, T. Sumi, J. Kitano // *Evolutionary Ecology Research*. – 2019. – Vol. 20, No. 2. – P. 213-230.

83. Hubert, N. Identifying Canadian freshwater fishes through DNA barcodes / N. Hubert, R. Hanner, E. Holm, N.E. Mandrak, E. Taylor, M. Burrige, D. Watkinson, P. Dumont, A. Curry, P. Bentzen, J. Zhang, J. April, L. Bernatchez // *PLoS ONE*. – 2008. – Vol. 3. – Article ID: E2490.

84. Huntingford, F.A. Adaptive variation in antipredator behavior in threespined stickleback / F.A. Huntingford, P.J. Wright, J.F. Tierney // *The evolutionary biology of threespine stickleback* / M.A. Bell, S.A. Foster (Eds.). – Oxford: Oxford University Press, 1994. – P. 277-296.

85. Ivanova, T.S. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance / T.S. Ivanova, M.V. Ivanov, P.V. Golovin, N.V. Polyakova, D.L. Lajus // *Evolutionary Ecology Research*. – 2016. – Vol. 3. – P. 301-315.

86. Jenck, C.S. Genetic divergence among threespine stickleback that differ in nuptial coloration / C.S. Jenck, W.R. Lehto, K.E. Hunnicutt, S.M. Murphy, T.W. Quinn, E.L. Larson, R.M. Tinghitella // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2022. – Vol. 35, No. 7. – P. 934-947.

87. Jiang, J.Q. Characterization of the complete mitochondrial genome of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* / J.Q. Jiang, Q.X. Wang, J.W. Liu, C.Z. Liu // *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*. – 2018. – Vol. 3, No. 2. – P. 1133-1134.

88. Johnson, L.S. The distribution of divergent mitochondrial DNA lineages of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the northeastern Pacific Basin: post-glacial dispersal and lake accessibility / L.S. Johnson, E.B. Taylor // *Journal of Biogeography*. – 2004. – Vol. 31. – P. 1073-1083.

89. Jones, F.C. The genomic basis for adaptive evolution in threespine sticklebacks / F.C. Jones, M.G. Grabherr, Y.F. Chan et al. // *Nature*. – 2012. – Vol. 484. – P. 55-61.
90. Jordan, D.S. Note on a fossil stickleback fish from Nevada / D.S. Jordan // *Smithsonian Miscellaneous Collections*. – 1908. – Vol. 52. – P. 117.
91. Kara, M.H. Fishes in Lagoons and Estuaries in the Mediterranean 2: Sedentary Fish / M.H. Kara, J.-P. Quignard. – John Wiley & Sons Limited, 2019. – 418 p.
92. Kiabi, B.H. Status of the fish fauna in the south Caspian basin of Iran / B.H. Kiabi, A. Abdoli, M. Naderi // *Zoology in the Middle East*. – 1999. – Vol. 18, No. 1. – P. 57-65.
93. Kitano, J. Toward conservation of genetic and phenotypic diversity in Japanese sticklebacks / J. Kitano, S. Mori // *Genes and Genetic Systems*. – 2016. – Vol. 91, No. 2. – P. 77-84.
94. Kitano, J. Phenotypic divergence and reproductive isolation between sympatric forms of Japanese threespine sticklebacks / J. Kitano, S. Mori, C.L. Peichel // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2007. – Vol. 91. – P. 671-685.
95. Koketsu, W. Environmental correlates of parasitism in introduced threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the upper Deschutes River basin: Master's thesis / W. Koketsu. – Oregon State University, 2004.
96. Koretsky, I.A. First records of fossil Cystophorinae (Carnivora, Phocidae): Middle Miocene seals from the Northern Paratethys / I.A. Koretsky, S.J. Rahmat // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. – 2013. – Vol. 119. – P. 325-350.
97. Kynard, B.E. Breeding behavior of a lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) / B.E. Kynard // *Behaviour*. – 1978. – Vol. 67. – P. 178-207.
98. Laakkonen, H.M. Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and diversification of the amphi-boreal marine fauna / H.M. Laakkonen, M. Hardman, P. Strelkov, R. Väinölä // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2021. – Vol. 34. – P. 73-96.
99. Leigh, J.W. PopART: Full-feature software for haplotype network construction / J.W. Leigh, D. Bryant // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2015. – Vol. 6, No. 9. – P. 1110-1116.
100. Lenhardt, M. Non-native and translocated fish species in Serbia and their impact on the native ichthyofauna / M. Lenhardt, M. Goran, A. Hegedis, S. Maletin, M. Cirkovic, Z. Marković // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 2011. – Vol. 21. – P. 407-421.
101. Lescak, E.A. Admixture of ancient mitochondrial lineages in three-spined stickleback populations from the North Pacific / E.A. Lescak, R.W. Marcotte, L.A. Kenney, F.A.

Von Hippel, W.A. Cresko, M.L. Sherbick, J.J. Colgren, J.A. López // Journal of Biogeography. – 2015. – Vol. 42. – P. 532-539.

102. Lescak, E.A. Ancient three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) mtDNA lineages are not associated with phenotypic or nuclear genetic variation / E.A. Lescak, M.A. Wund, S. Bassham, J. Catchen, D.J. Prince, R. Lucas, G. Dominguez, F.A. Von Hippel, W.A. Cresko // Biological Journal of the Linnean Society. – 2017. – Vol. 122. – P. 579-588.

103. Levin, B.A. Phylogeny, phylogeography and hybridization of Caucasian barbels of the genus *Barbus* (Actinopterygii, Cyprinidae) / B.A. Levin, A.A. Gandlin, E.S. Simonov, M.A. Levina, A.E. Barmintseva, B. Japoshvili, N.S. Muge, L. Mumladze, N.J. Mustafayev, A.N. Pashkov, H.R. Roubenyan, M.I. Shapovalov, I. Doadrio // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2019. – Vol. 135. – P. 31-44.

104. Liu, S. Region-wide and ecotype-specific differences in demographic histories of threespine stickleback populations, estimated from whole genome sequences / S. Liu, M.M. Hansen, M.W. Jacobsen // Molecular Ecology. – 2016. – Vol. 25. – P. 5187-5202.

105. Lucek, K. Hybridization between distant lineages increases adaptive variation during a biological invasion: Stickleback in Switzerland / K. Lucek, D. Roy, E. Bezault, A. Sivasundar, O. Seehausen // Molecular Ecology. – 2010. – Vol. 19. – P. 3995-4011.

106. Lumme, J. Displaced phylogeographic signals from *Gyrodactylus arcuatus*, a parasite of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, suggest freshwater glacial refugia in Europe / J. Lumme, H. Mäkinen, A.V. Ermolenko, J.L. Gregg, M.S. Ziętara // International Journal for Parasitology. – 2016. – Vol. 46. – P. 545-554.

107. Makhrov, A.A. Widespread evidence for rapid recent changes in global range and abundance of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) / A.A. Makhrov, E.Y.K. Houle, A.P. Hendry, A.M. Derry, D.L. Lajus // Fish and Fisheries. – 2025. – Vol. 26, No. 1. – P. 65-82.

108. Makhrov, A.A. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: Pioneers from North America / A.A. Makhrov, E. Verspoor, V.S. Artamonova, M. O'Sullivan // Journal of Fish Biology. – 2005. – Vol. 67. – P. 68-79.

109. Mäkinen, H.S. Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by microsatellites / H.S. Mäkinen, J.M. Cano, J. Merilä // Molecular Ecology. – 2006. – Vol. 15. – P. 1519-1534.

110. Mäkinen, H.S. Mitochondrial DNA phylogeography of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Europe – evidence for multiple glacial refugia / H.S. Mäkinen, J. Merilä // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – Vol. 46. – P. 167-182.

111. Malinsky, M. Genomic islands of speciation separate cichlid ecomorphs in an East African crater lake / M. Malinsky, R.J. Challis, A.M. Tyers, S. Schiffels, Y. Terai, B.P.

Ngatunga, E.A. Miska, R. Durbin, M.J. Genner, G.F. Turner // *Science*. – 2015. – Vol. 350, No. 18. – P. 1493-1498.

112. Marin, I.N. Insights on the existence of ancient glacial refugee in the northern Black/Azov Sea lowland, with the description of the first stygobiotic microcrustacean species of the genus *Niphargus* Schiödte, 1849 from the mouth of the Don River / I.N. Marin, D.M. Palatov // *Diversity*. – 2023. – Vol. 15, No. 682. – Article ID: d15050682.

113. McCusker, M. R. Barcoding Atlantic Canada's commonly encountered marine fishes / M.R. McCusker, D. Denti, L. Van Guelpen, E. Kenchington, P. Bentzen // *Molecular Ecology Resources*. – 2013. – Vol. 13. – P. 177-188.

114. McPhail, J.D. Speciation and the evolution of reproductive isolation in the sticklebacks (*Gasterosteus*) in south-western British Columbia / J.D. McPhail // *The evolutionary biology of the threespine stickleback* / M.A. Bell, S.A. Foster (Eds.). – Oxford: Oxford University Press, 1994. – P. 399-437.

115. Mecklenburg, C.W. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography / C.W. Mecklenburg, P.R. Møller, D. Steinke // *Marine Biodiversity*. – 2011. – Vol. 41. – P. 109-140.

116. Miller, R.R. Systematics of *Gasterosteus aculeatus*, with particular reference to intergradation and introgression along the Pacific Coast of North America: a commentary on a recent contribution / R.R. Miller, C.L. Hubbs // *Copeia*. – 1969. – No. 1. – P. 52-69.

117. Moodie, G.E. Morphology, life history and ecology of an unusual stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the Queen Charlotte Islands, Canada / G.E. Moodie // *Canadian Journal of Zoology*. – 1972. – Vol. 50. – P. 721-732.

118. Mori, S. Changes in morphological characteristics of an introduced population of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Lake Towada, Northern Japan / S. Mori, N. Takamura // *Ichthyological Research*. – 2004. – Vol. 51. – P. 295-300.

119. Moyle, P.B. Fish introduction in California: history and impact on native fishes / P.B. Moyle // *Biological Conservation*. – 1976. – Vol. 9. – P. 101-118.

120. Münzing, J. The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* / J. Münzing // *Evolution*. – 1963. – Vol. 17. – P. 321-332.

121. Mural, R.J. The Pliocene sticklebacks of Nevada with a partial osteology of the Gasterosteidae / R.J. Mural // *Copeia*. – 1973. – Vol. 1973, No. 4. – P. 721-735.

122. Nazarkin, M.V. A new Miocene three-spined stickleback (Pisces: Gasterosteidae) from Central Japan / M.V. Nazarkin, Y. Yabumoto, A. Urabe // *Paleontological Research*. – 2013. – Vol. 16. – P. 318-328.

123. Nelson, J.S. Morphological characteristics of an introduced threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, from Hasse Lake, Alberta: a first occurrence in the interior plains of North America / J.S. Nelson, M.A. Harris // Environmental Biology of Fishes. – 1987. – Vol. 18, No. 3. – P. 173-181.
124. Nelson, J.S. The fishes of Alberta / J.S. Nelson, M.J. Paetz. – 2nd ed. – Edmonton: University of Alberta Press, 1992. – 437 p.
125. Nelson, T. Ancient genomic variation underlies repeated ecological adaptation in young stickleback populations / T. Nelson, W. Cresko // Evolution Letters. – 2018. – Vol. 2, No. 1. – P. 9-21.
126. Niksirat, H. Life cycle and feeding habits of the threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758): an alien species in the southeast Caspian Sea / H. Niksirat, A. Hatef, A. Abdoli // International Aquatic Research. – 2010. – Vol. 2. – P. 97-104.
127. O'Reilly, P. Mitochondrial DNA in *Gasterosteus* and Pleistocene glacial refugium on the Queen Charlotte Islands, British Columbia / P. O'Reilly, T.E. Reimchen, R. Beech, C. Strobeck // Evolution. – 1993. – Vol. 47. – P. 678-684.
128. Orti, G. Global survey of mitochondrial DNA sequences in the threespine stickleback: evidence for recent migrations / G. Orti, M.A. Bell, T.E. Reimchen, A. Meyer // Evolution. – 1994. – Vol. 48. – P. 608-622.
129. Paepke, H.-J. Die Stichlinge, *Gasterosteidae* / H.-J. Paepke. – Magdeburg: Westarp Wissenschaften, 1996.
130. Patankar, R. Extinction of a weakly armoured threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) population in Prator Lake, Alaska / R. Patankar, F.A. von Hippel, M.A. Bell // Ecology of Freshwater Fish. – 2006. – Vol. 15. – P. 482-487.
131. Patimar, R. Life history features of the nonindigenous three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) in the Gomishan wetland (southeast Caspian Sea, Iran) / R. Patimar, M.H. Najafabadi, M.G. Souraki // Turkish Journal of Zoology. – 2010. – Vol. 34. – P. 461-470.
132. Peichel, C. The genetic and molecular architecture of phenotypic diversity in sticklebacks / C. Peichel, D. Marques // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 2017. – Vol. 372. – Article ID: 20150486.
133. Penczak, T. Significance of the regeneration of lateral plates of the stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) / T. Penczak // Nature. – 1961. – No. 191. – P. 621.
134. Persat, H. Genetic integrity of the European grayling (*Thymallus thymallus*) populations within the Vienne River drainage basin after five decades of stockings / H. Persat, K. Mattersdorfer, S. Charlat, T. Schenekar, S. Weiss // Cybium. – 2016. – Vol. 40. – P. 7-20.

135. Rahaman, W. Reduced Arctic sea ice extent during the mid-Pliocene Warm Period concurrent with increased Atlantic-climate regime / W. Rahaman, L. Smik, D. Köseoğlu, N. Lathika, M. Tarique, M. Thamban, A. Haywood, S.T. Belt, J. Knies // *Earth and Planetary Science Letters*. – 2020. – Vol. 550, No. 2. – Article ID: 116535.
136. Ravinet, M. Unique mitochondrial DNA lineages in Irish stickleback populations: cryptic refugium or rapid recolonization? / M. Ravinet, C. Harrod, C. Eizaguirre, P.A. Prodohl // *Ecology and Evolution*. – 2014. – Vol. 4. – P. 2488-2504.
137. Ravinet, M. Patterns of genomic divergence and introgression between Japanese stickleback species with overlapping breeding habitats / M. Ravinet, M. Kume, A. Ishikawa, J. Kitano // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2021. – Vol. 34. – P. 114-127.
138. Ravinet, M. The genomic landscape at a late stage of stickleback speciation: high genomic divergence interspersed by small localized regions of introgression / M. Ravinet, K. Yoshida, S. Shigenobu, A. Toyoda, A. Fujiyama, J. Kitano // *PLoS Genetics*. – 2018. – Vol. 14, No. 5. – Article ID: e1007358.
139. Reid, K. Threespine stickleback: a model system for evolutionary genomics / K. Reid, M.A. Bell, K.R. Veeramah // *Annual Review of Genomics and Human Genetics*. – 2021. – Vol. 22. – P. 357-383.
140. Reimchen, T.E. Ecological causes of sex-biased parasitism in threespine stickleback / T.E. Reimchen, P. Nosil // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2001. – Vol. 73. – P. 51-63.
141. Reynolds, R.E. Hemingfordian/Barstovian land mammal age faunas in the central Mojave Desert, exclusive of the Barstow fossil beds / R.E. Reynolds // *San Bernardino County Museum Association Quarterly*. – 1991. – Vol. 38. – P. 88-90.
142. Rezansoff, A.M. Toward the genetic origins of a potentially non-native population of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Alberta / A.M. Rezansoff, E. Crispo, C. Blair, E. Cruz, J. Kitano, S.M. Vamosi, S.M. Rogers // *Conservation Genetics*. – 2015. – Vol. 16. – P. 859-873.
143. Richmond, J.Q. Ephemeral stream reaches preserve the evolutionary and distributional history of threespine stickleback in the Santa Clara and Ventura River watersheds of southern California / J.Q. Richmond, D.K. Jacobs, A.R. Backlin, C.C. Swift, C. Dellith, R.N. Fisher // *Conservation Genetics*. – 2015. – Vol. 16. – P. 85-101.
144. Roberts Kingman, G.A. Longer or shorter spines: reciprocal trait evolution in stickleback via triallelic regulatory changes in *Stanniocalcin2a* / G.A. Roberts Kingman, D. Lee, F.C. Jones, D. Desmet, M.A. Bell, D.M. Kingsley // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2021. – Vol. 118, No. 31. – Article ID:e2100694118.

145. Roberts Kingman, G.A. Predicting future from past: the genomic basis of recurrent and rapid stickleback evolution / G.A. Roberts Kingman, D.N. Vyas, F.C. Jones, S.D. Brady, H.I. Chen, K. Reid, M. Milhaver, T.S. Bertino, W.E. Aguirre, D.C. Heins, F.A. von Hippel, P.J. Park, M. Kirch, D.M. Absher, R.M. Myers, F. Di Palma, M.A. Bell, D.M. Kingsley, K.R. Veeramah // *Science Advances*. – 2021. – Vol. 7, No. 25. – Article ID: eabg5285.
146. Roe, K.J. Phylogenetic relationships of the genera of North American sunfishes and basses (Percoidei: Centrarchidae) as evidenced by the mitochondrial cytochrome b gene / K.J. Roe, P.M. Harris, R.L. Mayden // *Copeia*. – 2002. – Vol. 2002. – P. 897-905.
147. Rollins, J.L. Jacks and jills: alternative life-history phenotypes and skewed sex ratio in anadromous threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) / J.L. Rollins, P. Chiang, J.N. Waite, F. Von Hippel // *Evolutionary Ecology Research*. – 2017. – Vol. 18. – P. 363-382.
148. Roth, B.M. Fishes and decapod crustaceans of the Great Lakes basin / B.M. Roth, N. Mandrak, T. Hrabik, G. Sass, J. Peters // *Great Lakes fisheries policy and management: a binational perspective* / W.W. Taylor, A.J. Lynch (Eds.). – Michigan: Michigan State University Press, 2013. – P. 105-135.
149. Saat, T. Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. / T. Saat, A. Turovski // *Fishes of Estonia* / E. Ojaveer, E. Pihu, T. Saat (Eds.). – Tallinn: Estonian Academy Publishers, 2003. – P. 274-280.
150. Sanz, N. Glacial refuges for three-spined stickleback in the Iberian Peninsula: mitochondrial DNA phylogeography / N. Sanz, R.M. Araguas, O. Vidal, J. Viñas // *Freshwater Biology*. – 2015. – Vol. 60. – P. 1794-1809.
151. Sardell, J.M. Heterogeneous histories of recombination suppression on stickleback sex chromosomes / J.M. Sardell, M.P. Josephson, A.C. Dalziel, C.L. Peichel, M. Kirkpatrick // *Molecular Biology and Evolution*. – 2021. – Vol. 38, No. 10. – P. 4403-4418.
152. Schluter, D. Genetics and ecological speciation / D. Schluter, G.L. Conte // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2009. – Vol. 106 (Suppl. 1). – P. 9955-9962.
153. Schwarzhans, W. A review of otoliths collected by W. Weiler from the Badenian of Romania and by B. Strashimirov from Badenian equivalents of Bulgaria / W. Schwarzhans // *Cainozoic Research*. – 2017. – Vol. 17. – P. 167-191.
154. Sharda, S. On the status of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) in lake Bracciano, Italy / S. Sharda, E. Argenti // *Fishes*. – 2018. – Vol. 3, No. 1. – Article ID: fishes3010017.

155. Strobel, H.M. Geographic and host-mediated population genetic structure in a cestode parasite of the three-spined stickleback / H.M. Strobel, F. Alda, C.G. Sprehn, M.J. Blum, D.C. Heins // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2016. – Vol. 119. – P. 381-396.
156. Takahashi, H. Species phylogeny and diversification process of Northeast Asian *Pungitius* revealed by AFLP and mtDNA markers / H. Takahashi, P.R. Møller, S.V. Shedko, T. Ramatulla, S.R. Joen, C.G. Zhang, V.G. Sideleva, K. Takata, H. Sakai, A. Goto et al. // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2016. – Vol. 99. – P. 44-52.
157. Taylor, E.B. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*): insights from mitochondrial DNA / E.B. Taylor, J.D. McPhail // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1999. – Vol. 66. – P. 271-291.
158. Terekhanova, N.V. Architecture of parallel adaption in ten lacustrine threespine stickleback populations from the White Sea Area / N.V. Terekhanova, A.E. Barmintseva, A.S. Kondrashov, G.A. Bazykin, N.S. Mogue // *Genome Biology and Evolution*. – 2019. – Vol. 11, No. 9. – P. 2605-2618.
159. Terekhanova, N.V. Fast evolution from precast bricks: genomics of young freshwater populations of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* / N.V. Terekhanova, M.D. Logacheva, A.A. Penin, T.V. Neretina, A.E. Barmintseva, G.A. Bazykin, A.S. Kondrashov, N.S. Mogue // *PLoS Genetics*. – 2014. – Vol. 10, No. 10. – Article ID: e1004696.
160. Thompson, C.E. Parallel evolution of lake-stream pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*) inferred from mitochondrial DNA variation / C.E. Thompson, E.B. Taylor, J.D. McPhail // *Evolution*. – 1997. – Vol. 51. – P. 1955-1965.
161. Torsvik, T.H. Global reconstructions and North Atlantic palaeogeography 400 Ma to recent / T.H. Torsvik, D. Carlos, J. Mosar, L.R.M. Cocks, T. Malme // *BATLAS – Mid Norway Plate reconstructions atlas with global and Atlantic perspectives* / E.A. Eide (Ed.). – Trondheim: Geological Survey of Norway, 2002. – P. 18-39.
162. Van Mullem, P.J. On the age, growth and migration of the anadromous *Gasterosteus aculeatus* investigated in mixed populations / P.J. Van Mullem, J.C. Van der Vlught // *Archives Néerlandaises de Zoologie*. – 1964. – Vol. 16. – P. 111-139.
163. Velando, A. Sex-specific phenotypes and metabolism-related gene expression in juvenile sticklebacks / A. Velando, M.M. Costa, S.-Y. Kim // *Behavioral Ecology*. – 2017. – Vol. 28. – P. 1553-1563.
164. Vermeij, G.J. The coastal North Pacific: origins and history of a dominant marine biota / G.J. Vermeij, R. Banker, L.R. Capece, E.S. Hernandez, S.O. Salley, V.P. Vriesman, B.E. Wortham // *Journal of Biogeography*. – 2019. – Vol. 46. – P. 1-18.

165. Vila, M. Phylogeography and conservation genetics of the Ibero-Balearic three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) / M. Vila, M. Hermida, C. Fernández, S. Perea, I. Doadrio, R. Amaro, E. San Miguel // PLoS ONE. – 2017. – Vol. 12, No. 1. – Article ID: e0170685.
166. Wang, C. Mitochondrial phylogeography and cryptic divergence in the stickleback genus *Pungitius* / C. Wang, T. Shikano, H. Persat, J. Merilä // Journal of Biogeography. – 2015. – Vol. 42. – P. 2334-2348.
167. Ward, R.D. DNA barcoding Australia's fish species / R.D. Ward, T.S. Zemlak, B.H. Innes, P.R. Last, P.D. Hebert // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 2005. – Vol. 360, No. 1462. – P. 1847-1857.
168. Watanabe, K. Genetic relationships and origin of two geographic groups of freshwater threespine sticklebacks, 'Hariyo' / K. Watanabe, S. Mori, M. Nishida // Zoological Science. – 2003. – Vol. 20. – P. 265-274.
169. Wesselingh, F.P. Mollusc species from the Pontocaspian region – an expert opinion list / F.P. Wesselingh, T.A. Neubauer, V.V. Anistratenko, M.V. Vinarski, T. Yanina, J.J. Poorten, P. Kijashko, C. Albrecht, O.Y. Anistratenko, A. D'Hont et al. // ZooKeys. – 2019. – Vol. 827. – P. 31-124.
170. Wilson, A.B. Male pregnancy in seahorses and pipefishes (family Syngnathidae): rapid diversification of paternal brood pouch morphology inferred from a molecular phylogeny / A.B. Wilson, A. Vincent, I. Ahnesjo, A. Meyer // Journal of Heredity. – 2001. – Vol. 92. – P. 159-166.
171. Winterberg, S. Greater Alpine river network evolution, interpretations based on novel drainage analysis / S. Winterberg, S.D. Willett // Swiss Journal of Geosciences. – 2019. – Vol. 112. – P. 3-22.
172. Wonham, M.J. Fish and ships: relating dispersal frequency to success in biological invasions / M.J. Wonham, J.T. Carlton, G.M. Ruiz, L.D. Smith // Marine Biology. – 2000. – Vol. 136. – P. 1111-1121.
173. Yanina, T.A. The Ponto-Caspian region: environmental consequences of climate change during the Late Pleistocene / T.A. Yanina // Quaternary International. – 2014. – Vol. 345. – P. 88-99.
174. Yershov, P. Age and growth of marine three-spined stickleback in the White Sea 50 years after a population collapse / P. Yershov, A. Sukhotin // Polar Biology. – 2015. – Vol. 38. – P. 1813-1823.

175. Ziegler, P.A. Response of drainage systems to Neogene evolution of the Jura fold-thrust belt and Upper Rhine Graben / P.A. Ziegler, M. Fraefel // Swiss Journal of Geosciences. – 2009. – Vol. 102. – P. 57-75.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Приложение 1.

#### Детальная информация о географической локализации и гаплотипах мтДНК образцов трехиглой колюшки, отобранных для построения медианных сетей

1. № п/п А – cyt b; Б – COI	2. Ген	3. Количество образцов в медианных сетях: А – сети по всему ареалу Б – сеть по Понто-Каспийскому бассейну В – сеть образцов, для которых секвенирован участок 9926 п.о.	4. Гаплотип**	5. Номер GenBank	6. Номер выборки (в соотв. с табл. 1 и 5)	7. Широта	8. Долгота	9. Сборщик проб (для образцов, секвенированных в данной работе) / литературный источник (для образцов из GenBank)	10. Описание точки сбора образцов трехиглой колюшки
1А	<i>cyt b</i>	А-3; Б-0; В-0	BS2	KR912172	2	44.6777	37.5630	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
2А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-1; В-0	BS4	KR912171	2	44.6777	37.5630	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
3А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-1; В-0	BS3	KR912170	2	44.6777	37.5630	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
4А	<i>cyt b</i>	А-2; Б-2; В-0	EB5	KR912173	2	44.6777	37.5630	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
5А	<i>cyt b</i>	А-0; Б-16; В-0	BS1	-	2	44.6777	37.5630	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
6А	<i>cyt b</i>	А-23; Б-7; В-0	BS1	KR912169	3	44.7302	37.5622	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
7А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-1; В-0	BS5	MZ584780	3	44.7302	37.5622	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
8А	<i>cyt b</i>	А-2; Б-2; В-0	BS1	OK482635	16	46.5197	42.3822	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Ростовская область, Пролетарское водохранилище, бассейн р. Дон, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
9А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-1; В-0	BS6	MZ584781	16	46.5197	42.3822	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Ростовская область, Пролетарское водохранилище, бассейн р. Дон, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
10А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-0; В-0	P1	OK482646	18	50.3222	143.7890	Кириллова Е.А.	Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, р. Малая Хузи, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
11А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-0; В-0	P19	OK482636	19	50.4166	143.6026	Кириллова Е.А.	Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, р. Лангери, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
12А	<i>cyt b</i>	А-1; Б-0; В-0	P2	MZ584786	19	50.4166	143.6026	Кириллова Е.А.	Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, р. Лангери, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
13A	<i>cyt b</i>	A-7; B-0; B-0	P14	MZ584782	21	52.8243	158.1663	Аксенова О.В.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, ручей вблизи от Верхне-Паратунских горячих источников, бассейн р. Паратунки. Бассейн Тихого океана.
14A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P15	MZ584783	21	52.8243	158.1663	Аксенова О.В.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, ручей вблизи от Верхне-Паратунских горячих источников, бассейн р. Паратунки. Бассейн Тихого океана.
15A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	P10	MZ584784	22	52.9184	156.5071	Болотов И.Н.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, р. Начилова, бассейн р. Большой, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
16A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P12	MZ584785	22	52.9184	156.5071	Болотов И.Н.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, р. Начилова, бассейн р. Большой, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
17A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P16	OK482639	27	54.9633	166.4612	Малютина А.М.	Россия, Берингово море, Командорские о-ва, о. Беринга. Бассейн Тихого океана.
18A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P13	OK482640	27	54.9633	166.4612	Малютина А.М.	Россия, Берингово море, Командорские о-ва, о. Беринга. Бассейн Тихого океана.
19A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA5	MZ584789	27	54.9633	166.4612	Малютина А.М.	Россия, Берингово море, Командорские о-ва, о. Беринга. Бассейн Тихого океана.
20A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P10	OK482641	28	56.1466	161.8049	Лайус Д.Л.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, оз. Ажабачье. Бассейн Тихого океана.
21A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA8	MZ584787	29	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	США, штат Аляска, залив Аляска. Бассейн Тихого океана.
22A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA6	MZ584788	29	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	США, штат Аляска, залив Аляска. Бассейн Тихого океана.
23A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA7	OK482637	29	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	США, штат Аляска, залив Аляска. Бассейн Тихого океана.
24A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA1	OK482638	29	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	США, штат Аляска, залив Аляска. Бассейн Тихого океана.
25A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA1	OK482642	30	59.5703	151.3248	Берман Д.И.	Россия, Магаданская область, ручей вблизи устья р. Олы, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
26A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA4	MZ584790	30	59.5703	151.3248	Берман Д.И.	Россия, Магаданская область, ручей вблизи устья р. Олы, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
27A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA2	MZ584791	30	59.5703	151.3248	Берман Д.И.	Россия, Магаданская область, ручей вблизи устья р. Олы, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
28A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P11	MZ584792	30	59.5703	151.3248	Берман Д.И.	Россия, Магаданская область, ручей вблизи устья р. Олы, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
29A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	EB1	OK482607	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
30A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EB3	OK482608	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
31A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	E2	OK482609	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
32A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	ETA	OK482610	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
33A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EB7	MZ584775	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
34A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	E1	OK482634	32	61.8663	34.5513	Махров А.А.	Россия, Республика Карелия, оз. Онежское. Бассейн Балтийского моря.
35A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA1	OK482626	33	62.3386	44.2902	Спицын В.М.	Россия, Архангельская область, р. Кура, бассейн р. Северной Двины, бассейн Белого моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
36A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA13	OK482647	34	64.6406	38.1456	Дворянкин Г.А.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
37A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA1	OK482648	34	64.6406	38.1456	Дворянкин Г.А.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
38A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA19	MZ584777	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
39A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA8	MZ584778	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
40A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	EA11	OK482615	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
41A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	ETA	OK482616	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
42A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482617	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
43A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA13	OK482618	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
44A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA1	OK482619	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
45A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P1	OK482643	37	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.	Россия, Чукотский автономный округ, устье р. Анадырь, бассейн Берингова моря. Бассейн Тихого океана.
46A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P21	OK482644	37	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.	Россия, Чукотский автономный округ, устье р. Анадырь, бассейн Берингова моря. Бассейн Тихого океана.
47A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P12	OK482645	37	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.	Россия, Чукотский автономный округ, устье р. Анадырь, бассейн Берингова моря. Бассейн Тихого океана.
48A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA20	MZ584776	38	64.7801	40.4554	Вихрев И.В.	Россия, Архангельская область, Двинская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
49A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA12	OK482611	38	64.7801	40.4554	Вихрев И.В.	Россия, Архангельская область, Двинская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
50A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	TA1	OK482612	38	64.7801	40.4554	Вихрев И.В.	Россия, Архангельская область, Двинская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
51A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482613	38	64.7801	40.4554	Вихрев И.В.	Россия, Архангельская область, Двинская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
52A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA13	OK482614	38	64.7801	40.4554	Вихрев И.В.	Россия, Архангельская область, Двинская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
53A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482622	39	64.9029	36.6053	Головин П.В.	Россия, Архангельская область, губа Конюхова, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
54A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA12	OK482623	39	64.9029	36.6053	Головин П.В.	Россия, Архангельская область, губа Конюхова, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
55A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482620	40	64.9485	36.7435	Головин П.В.	Россия, Архангельская область, мыс Сатанский, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
56A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA11	OK482621	40	64.9485	36.7435	Головин П.В.	Россия, Архангельская область, мыс Сатанский, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
57A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	TA1	OK482628	41	65.0350	35.6791	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
58A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	EA13	OK482629	41	65.0350	35.6791	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
59A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA11	OK482630	41	65.0350	35.6791	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
60A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1	OK482631	41	65.0350	35.6791	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
61A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	TA1	OK482632	42	65.0411	35.6386	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, ручей, впадающий в Соловецкий залив, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
62A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA11	OK482633	42	65.0411	35.6386	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, ручей, впадающий в Соловецкий залив, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
63A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1	OK482627	43	65.0777	35.5212	Алексеева Я.И., Махров А.А.	Россия, Архангельская область, о. Большой Соловецкий, Онежская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
64A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA13	OK482605	44	66.2956	33.3635	Артамонова В.С., Махров А.А., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, оз. Машинное, бассейн Белого моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
65A	<i>cyt b</i>	A-5; B-0; B-0	TA1	OK482604	45	66.2977	33.6274	Артамонова В.С., Махров А.А., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, о. Горельный, Кандалакшский залив, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
66A	<i>cyt b</i>	A-13; B-0; B-0	E1	OK482601	46	66.3137	33.6420	Артамонова В.С., Лайус Д.Л., Махров А.А.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, лагуна Колошковая. Бассейн Северного Ледовитого океана.
67A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA18	MZ584771	46	66.3137	33.6420	Артамонова В.С., Лайус Д.Л., Махров А.А.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, лагуна Колошковая. Бассейн Северного Ледовитого океана.
68A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA10	MZ584772	46	66.3137	33.6420	Артамонова В.С., Лайус Д.Л., Махров А.А.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, лагуна Колошковая. Бассейн Северного Ледовитого океана.
69A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA11	OK482602	46	66.3137	33.6420	Артамонова В.С., Лайус Д.Л., Махров А.А.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, лагуна Колошковая. Бассейн Северного Ледовитого океана.
70A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA11	OK482598	47	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Сельдяная. Бассейн Северного Ледовитого океана.
71A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA13	OK482599	47	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Сельдяная. Бассейн Северного Ледовитого океана.
72A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482600	47	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Сельдяная. Бассейн Северного Ледовитого океана.
73A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482606	48	66.5334	33.0953	Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Иванов М.В.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Кислая. Бассейн Северного Ледовитого океана.
74A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA15	MZ584773	49	66.7189	32.8578	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Мурманская область, о. Олений, Кандалакшский залив, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
75A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1	OK482603	49	66.7189	32.8578	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Мурманская область, о. Олений, Кандалакшский залив, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
76A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA12	MZ584774	49	66.7189	32.8578	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Мурманская область, о. Олений, Кандалакшский залив, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
77A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA13	OK482649	51	68.2689	59.9486	Макарова О.Л.	Россия, Ненецкий автономный округ, р. Море-Ю, бассейн Баренцева моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
78A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA13	OK482624	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
79A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA9	MZ584779	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
80A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1	OK482625	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
81A	<i>cyt b</i>	A-0; B-3; B-0	BS1	-	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
82A	<i>cyt b</i>	A-0; B-3; B-1	BS9	OR912997 OR885704	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
83A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS11	OR912999	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
84A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS12	OR913000	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
85A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS1	-	14	45.8493	33.9317	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 1. Бассейн Черного моря.
86A	<i>cyt b</i>	A-0; B-4; B-0	BS1	-	15	45.8817	33.8061	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 2. Бассейн Черного моря.
87A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-1	BS13	OR913001 OR885702	15	45.8817	33.8061	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 2. Бассейн Черного моря.
88A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS1	-	8	45.2694	36.3428	Артамонова В.С., Махров А.А., Бардуков Н.В., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, оз. Чурбашское. Бассейн Черного моря.
89A	<i>cyt b</i>	A-0; B-2; B-0	BS10	OR912998	8	45.2694	36.3428	Артамонова В.С., Махров А.А., Бардуков Н.В., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, оз. Чурбашское. Бассейн Черного моря.
90A	<i>cyt b</i>	A-0; B-4; B-0	BS2	-	5	44.7940	37.4688	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Сукко. Бассейн Черного моря.
91A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS1	-	6	44.9474	37.3112	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, побережье Черного моря, ручей, впадающий в оз. Чембурское. Бассейн Черного моря.
92A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS1	-	13	45.3721	37.5552	Пашков А.Н.	Россия, Краснодарский край, побережье Азовского моря, лиман Куликовский, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
93A	<i>cyt b</i>	A-0; B-5; B-2	BS1	OR885701 OR885703	9	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава. Бассейн Черного моря.
94A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	BS2	-	9	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава. Бассейн Черного моря.
95A	<i>cyt b</i>	A-0; B-5; B-0	BS1	-	7	45.2625	35.8986	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Самарли. Бассейн Черного моря.
96A	<i>cyt b</i>	A-0; B-2; B-0	E1	-	24	53.7079	48.9527	Семенов Д.Ю.	Россия, Ульяновская область, р. Волга, Куйбышевское водохранилище. Бассейн Каспийского моря.
97A	<i>cyt b</i>	A-0; B-4; B-0	EB5	-	23	53.6479	30.2773	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, Могилевская область, р. Днепр. Бассейн Черного моря.
98A	<i>cyt b</i>	A-0; B-1; B-0	EB6	-	25	54.2387	28.5187	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, Минская область, р. Сха, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
99A	<i>cyt b</i>	A-0; B-2; B-1	E1	OR885709	20	52.0800	25.9284	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, Брестская область, р. Пина, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
100A	<i>cyt b</i>	A-0; B-2; B-0	BS1	-	1	41.8568	48.5668	Макарова О.Л.	Россия, Республика Дагестан, побережье Каспийского моря. Бассейн Каспийского моря.
101A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	P27 (g)	AB094612	54	35.1148	135.9826	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Сига, приток оз. Бива. Бассейн Тихого океана.
102A	<i>cyt b</i>	A-4; B-0; B-0	P28 (f)	AB094611	54	35.1148	135.9826	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Сига, приток оз. Бива. Бассейн Тихого океана.
103A	<i>cyt b</i>	A-6; B-0; B-0	P25 (i)	AB094614	55	35.2024	136.1223	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Сига, приток оз. Бива. Бассейн Тихого океана.
104A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	P33 (c)	AB094608	56	35.2392	136.5842	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Гифу, р. Цуя. Бассейн Тихого океана.
105A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	P31 (b)	AB094607	56	35.2392	136.5842	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Гифу, р. Цуя. Бассейн Тихого океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
106A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P32 (a)	AB094606	56	35.2392	136.5842	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Гифу, р. Цуя. Бассейн Тихого океана.
107A	<i>cyt b</i>	A-6; B-0; B-0	P26 (h)	AB094613	57	35.2589	136.2259	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Сига, р. Инуками, бассейн оз. Бива. Бассейн Тихого океана.
108A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P27 (g)	LC533353	58	35.3302	136.2709	Nakamura et al. (unpublished)	Япония, о. Хонсю, префектура Сига, р. Амано, бассейн оз. Бива. Бассейн Тихого океана.
109A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P24 (v)	AB094627	59	35.4540	132.9871	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Симане, оз. Синдзи. Бассейн Тихого океана.
110A	<i>cyt b</i>	A-5; B-0; B-0	P22 (t)	AB094625	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз. Харутори. Бассейн Тихого океана.
111A	<i>cyt b</i>	A-5; B-0; B-0	P21 (s)	AB094624	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз. Харутори. Бассейн Тихого океана.
112A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P19 (p)	AB094621	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз. Харутори. Бассейн Тихого океана.
113A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P7 (o)	AB094620	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз. Харутори. Бассейн Тихого океана.
114A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P6 (n)	AB094619	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз. Харутори. Бассейн Тихого океана.
115A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P5 (m)	AB094618	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз. Харутори. Бассейн Тихого океана.
116A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P30 (d)	AB094609	60	35.4721	136.5825	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Гифу, р. Иби. Бассейн Тихого океана.
117A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	P29 (e)	AB094610	61	35.5645	136.7027	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Гифу, р. Иджира. Бассейн Тихого океана.
118A	<i>cyt b</i>	A-6; B-0; B-0	P17 (j)	AB094615	62	35.9835	136.4818	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Фукуи, р. Акан. Бассейн Тихого океана.
119A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA13	AY116004	64	36.7900	-119.4000	Roe et al., 2002	США, штат Калифорния, р. Кингс, бассейн р. Сан-Хоакин. Бассейн Тихого океана.
120A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	P9 (r)	AB094623	68	37.5275	139.9338	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Фукусима, р. Фудо. Бассейн Тихого океана.
121A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	ETA	KJ201014	69	37.6400	-8.6100	Sanz et al., 2015	Португалия, Бежа, бассейн р. Мира. Бассейн Атлантического океана.
122A	<i>cyt b</i>	A-4; B-0; B-0	P4 (l)	AB094617	73	39.3597	141.9094	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Ивате, устье р. Отсучи. Бассейн Тихого океана.
123A	<i>cyt b</i>	A-28; B-0; B-0	MW5	KJ201015	74	40.6700	0.5900	Sanz et al., 2015	Испания, автономное сообщество Каталония, побережье Балеарского моря. Бассейн Средиземного моря.
124A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA1	AF356079	75	40.6967	-74.0255	Wilson et al., 2001	США, штат Нью-Йорк, устье р. Гудзон. Бассейн Атлантического океана.
125A	<i>cyt b</i>	A-24; B-0; B-0	MW7	KJ201011	78	41.8600	3.0800	Sanz et al., 2015	Испания, автономное сообщество Каталония, бассейн р. Рьера де Калонхе, бассейн Балеарского моря. Бассейн Средиземного моря.
126A	<i>cyt b</i>	A-20; B-0; B-0	MW4	KJ201010	79	41.9400	2.8300	Sanz et al., 2015	Испания, автономное сообщество Каталония, бассейн р. Оньяр, бассейн р. Тер, бассейн Балеарского моря. Бассейн Средиземного моря.
127A	<i>cyt b</i>	A-16; B-0; B-0	MW6	KJ201013	80	41.9500	3.0100	Sanz et al., 2015	Испания, автономное сообщество Каталония, бассейн р. Даро, бассейн Балеарского моря. Бассейн Средиземного моря.
128A	<i>cyt b</i>	A-7; B-0; B-0	MW1	KJ201012	80	41.9500	3.0100	Sanz et al., 2015	Испания, автономное сообщество Каталония, бассейн р. Даро, бассейн Балеарского моря. Бассейн Средиземного моря.
129A	<i>cyt b</i>	A-4; B-0; B-0	EC4	HM590669	81	42.0016	9.4055	Lucek et al., 2010	Франция, о. Корсика, пресный водоем на побережье Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
130A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EM1 (Eu47)	EF525437	84	42.0667	-7.7167	Mäkinen, Merilä, 2008	Испания, автономное сообщество Галисия, бассейн р. Рио де Фарамантаос, бассейн р. Лимы. Бассейн Атлантического океана.
131A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EM2 (Eu48)	EF525438	84	42.0667	-7.7167	Mäkinen, Merilä, 2008	Испания, автономное сообщество Галисия, бассейн р. Рио де Фарамантаос, бассейн р. Лимы. Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
132A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MS1 (Ska1)	EF525464	85	42.2333	19.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Черногория, община Бар, ручей, впадающий в Скадарское озеро, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
133A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MS2 (Ska2)	EF525465	85	42.2333	19.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Черногория, община Бар, ручей, впадающий в Скадарское озеро, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
134A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MS4 (Ska3)	EF525466	85	42.2333	19.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Черногория, община Бар, ручей, впадающий в Скадарское озеро, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
135A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MS3 (Ska4)	EF525467	85	42.2333	19.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Черногория, община Бар, ручей, впадающий в Скадарское озеро, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
136A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MS5 (Ska5)	EF525468	85	42.2333	19.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Черногория, община Бар, ручей, впадающий в Скадарское озеро, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
137A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	MW1 (Dam1)	EF525458	89	42.9167	2.9167	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Окситания, бассейн р. Комб, бассейн р. Сент-Андре, бассейн р. Арены (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
138A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	MW1 (Dam2)	EF525459	89	42.9167	2.9167	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Окситания, бассейн р. Комб, бассейн р. Сент-Андре, бассейн р. Арены (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
139A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MW1 (Dam3)	EF525460	89	42.9167	2.9167	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Окситания, бассейн р. Комб, бассейн р. Сент-Андре, бассейн р. Арены (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
140A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MW2 (Dam4)	EF525461	89	42.9167	2.9167	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Окситания, бассейн р. Комб, бассейн р. Сент-Андре, бассейн р. Арены (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
141A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P23 (u)	AB094626	90	42.9724	144.4019	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, оз Харутори. Бассейн Тихого океана.
142A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P20 (q)	AB094622		35.4540	132.9871	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Симане, оз. Синдзи. Бассейн Тихого океана.
143A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P18 (k)	AB094616		35.4540	132.9871	Watanabe et al., 2003	Япония, о. Хонсю, префектура Симане, оз. Синдзи. Бассейн Тихого океана.
144A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	MN1 (Ner1)	EF525469	94	43.1000	17.7167	Mäkinen, Merilä, 2008	Босния и Герцеговина, Герцеговино-Неретвенский кантон, р. Неретва, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
145A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MN1 (Ner2)	EF525470	94	43.1000	17.7167	Mäkinen, Merilä, 2008	Босния и Герцеговина, Герцеговино-Неретвенский кантон, р. Неретва, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
146A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	MN2 (Ner3)	EF525471	94	43.1000	17.7167	Mäkinen, Merilä, 2008	Босния и Герцеговина, Герцеговино-Неретвенский кантон, р. Неретва, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
147A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA1 (Y)	AB678418	99	43.6177	144.3292	Adachi et al., 2012	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, озеро Кусяро. Бассейн Тихого океана.
148A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P3 (W)	AB678416	99	43.6177	144.3292	Adachi et al., 2012	Япония, о. Хоккайдо, префектура Хоккайдо, озеро Кусяро. Бассейн Тихого океана.
149A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MW1 (Sor1)	EF525462	102	43.9167	5.0500	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, бассейн р. Сорг, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
150A	<i>cyt b</i>	A-5; B-0; B-0	MW3 (Sor2)	EF525463	102	43.9167	5.0500	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, бассейн р. Сорг, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
151A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EAM (Eu50)	EF525440	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
152A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	TA1 (At1)	EF525441	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
153A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA2 (At2)	EF525442	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
154A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA3 (At3)	EF525443	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
155A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	TA4 (At4)	EF525444	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
156A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA5 (At5)	EF525445	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
157A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA6 (At6)	EF525446	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.
158A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA7 (At7)	EF525447	105	44.3667	-68.9000	Mäkinen, Merilä, 2008	США, штат Мэн, о. Айлсборо, залив Мэн. Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
159A	<i>cyt b</i>	A-5; B-2; B-0	BS1 (Bs1)	EF525450	106	44.5667	33.4667	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, п-ов Крым, р. Черная. Бассейн Черного моря.
160A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	BS1 (Bs6)	EF525455	106	44.5667	33.4667	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, п-ов Крым, р. Черная. Бассейн Черного моря.
161A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	EB9 (Eu42)	EF525432	109	44.8394	33.6153	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, п-ов Крым, р. Альма. Бассейн Черного моря.
162A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS1 (Bs1)	EF525450	109	44.8394	33.6153	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, п-ов Крым, р. Альма. Бассейн Черного моря.
163A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS1 (Bs5)	EF525454	109	44.8394	33.6153	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, п-ов Крым, р. Альма. Бассейн Черного моря.
164A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EC1 (Eu10)	EF525400	110	44.9333	4.8833	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Рона (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
165A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	MR (Eu46)	EF525436	110	44.9333	4.8833	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Рона (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
166A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS1 (Bs1)	EF525450	114	45.3000	37.3500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Краснодарский край, устье р. Кубань, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
167A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS1 (Bs2)	EF525451	114	45.3000	37.3500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Краснодарский край, устье р. Кубань, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
168A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS1 (Bs7)	EF525456	114	45.3000	37.3500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Краснодарский край, устье р. Кубань, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
169A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS2 (Bs8)	EF525457	114	45.3000	37.3500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Краснодарский край, устье р. Кубань, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
170A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	MV1 (Mir1)	EF525472	116	45.3333	13.6500	Mäkinen, Merilä, 2008	Хорватия, Истарская жупания, р. Мирна, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
171A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MV1 (Mir2)	EF525473	116	45.3333	13.6500	Mäkinen, Merilä, 2008	Хорватия, Истарская жупания, р. Мирна, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
172A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MV1 (Mir3)	EF525474	116	45.3333	13.6500	Mäkinen, Merilä, 2008	Хорватия, Истарская жупания, р. Мирна, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
173A	<i>cyt b</i>	A-2; B-1; B-0	BS7 (Bs3)	EF525452	119	45.4241	29.3614	Mäkinen, Merilä, 2008	Румыния, Тулча, устье р. Дунай. Бассейн Черного моря.
174A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EC1 (Eu10)	EF525400	120	45.4500	4.7667	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
175A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EC3 (Eu36)	EF525426	120	45.4500	4.7667	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
176A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E3 (Eu9)	EF525399	123	45.8333	5.2500	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, бассейн р. Эн, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
177A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EC3 (Eu36)	EF525426	123	45.8333	5.2500	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, бассейн р. Эн, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
178A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA1 (Eu24)	EF525414	124	45.8333	-1.2000	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Новая Аквитания, побережье о. Олерон, Бискайский залив. Бассейн Атлантического океана.
179A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA2 (Eu25)	EF525415	124	45.8333	-1.2000	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Новая Аквитания, побережье о. Олерон, Бискайский залив. Бассейн Атлантического океана.
180A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA1 (Eu26)	EF525416	124	45.8333	-1.2000	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Новая Аквитания, побережье о. Олерон, Бискайский залив. Бассейн Атлантического океана.
181A	<i>cyt b</i>	A-4; B-0; B-0	MV2 (Ste1)	EF525475	125	45.8833	13.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Италия, Фриули-Венеция-Джулия, р. Стелла, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
182A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	MV2 (Ste2)	EF525476	125	45.8833	13.1000	Mäkinen, Merilä, 2008	Италия, Фриули-Венеция-Джулия, р. Стелла, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
183A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EC1 (Eu10)	EF525400	127	45.9667	5.3000	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Сеймар, бассейн р. Эн, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
184A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EC3 (Eu36)	EF525426	127	45.9667	5.3000	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Сеймар, бассейн р. Эн, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
185A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA5 (Eu43)	EF525433	128	46.0333	4.0667	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Ренезон, бассейн р. Луары (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
186A	<i>cyt b</i>	A-2; B-1; B-0	BS1 (Bs1)	EF525450	130	46.2167	33.6833	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Херсонская область, ручей, впадающий в залив Сиваш. Бассейн Черного моря.
187A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	BS8 (Bs4)	EF525453	130	46.2167	33.6833	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Херсонская область, ручей, впадающий в залив Сиваш. Бассейн Черного моря.
188A*	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WET	LC108095	132	46.2666	-64.5833	Takahashi et al., 2016	Канада, провинция Нью-Брансуик, устье р.Шедиак (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
189A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA1 (Eu24)	EF525414	136	46.9667	-1.8167	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Земли Луары, сеть каналов вблизи побережья Бискайского залива. Бассейн Атлантического океана.
190A	<i>cyt b</i>	A-6; B-0; B-0	TA1 (At1)	EF525441	141	47.4500	3.6500	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Шаму, бассейн р. Йонны, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
191A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	E1 (Eu37)	EF525427	148	48.2333	5.2833	Mäkinen, Merilä, 2008	Франция, Большой восточный регион, бассейн р.Роньон, бассейн р. Марны, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
192A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	P8 (X)	AB678417	152	49.0150	-122.7790	Adachi et al., 2012	Канада, Британская Колумбия, устье реки Кэмпбелл. Бассейн Тихого океана.
193A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA10 (LittleCampD)	AB678415	152	49.0150	-122.7790	Adachi et al., 2012	Канада, Британская Колумбия, устье реки Кэмпбелл. Бассейн Тихого океана.
194A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA9 (LittleCampC)	AB678414	152	49.0150	-122.7790	Adachi et al., 2012	Канада, Британская Колумбия, устье реки Кэмпбелл. Бассейн Тихого океана.
195A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA12 (LittleCampB)	AB678413	152	49.0150	-122.7790	Adachi et al., 2012	Канада, Британская Колумбия, устье реки Кэмпбелл. Бассейн Тихого океана.
196A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	WA11 (LittleCampA)	AB678412	152	49.0150	-122.7790	Adachi et al., 2012	Канада, Британская Колумбия, устье реки Кэмпбелл. Бассейн Тихого океана.
197A	<i>cyt b</i>	A-2; B-1; B-0	EB9 (Eu42)	EF525432	160	50.3166	29.0667	Mäkinen, Merilä, 2008	Украина, Житомирская область, р. Тетерев, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
198A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	162	50.7667	27.3667	Mäkinen, Merilä, 2008	Украина, Житомирская область, р. Случь, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
199A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	EB9 (Eu42)	EF525432	162	50.7667	27.3667	Mäkinen, Merilä, 2008	Украина, Житомирская область, р. Случь, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
200A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E2 (Eu15)	EF525405	163	50.8833	4.7333	Mäkinen, Merilä, 2008	Бельгия, провинция Фламандский Брабант, река без названия в городской черте города Левен, бассейн р. Шельды, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
201A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu40)	EF525430	163	50.8833	4.7333	Mäkinen, Merilä, 2008	Бельгия, провинция Фламандский Брабант, река без названия в городской черте города Левен, бассейн р. Шельды, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
202A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EC2 (Eu11)	EF525401	166	51.6333	12.8167	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Саксония, ручей Доммичер Гренцбах, бассейн р. Эльбы, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
203A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA9 (Eu18)	EF525408	167	51.6667	0.1500	Mäkinen, Merilä, 2008	Великобритания, Лондон, оз. Александра, бассейн р. Темзы, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.
204A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E2 (Eu39)	EF525429	167	51.6667	0.1500	Mäkinen, Merilä, 2008	Великобритания, Лондон, оз. Александра, бассейн р. Темзы, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
205A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA6 (Eu22)	EF525412	168	51.9333	7.1833	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Северный Рейн-Вестфалия, р. Вуппер, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
206A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu28)	EF525418	168	51.9333	7.1833	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Северный Рейн-Вестфалия, р. Вуппер, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
207A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E3 (Eu8)	EF525398	170	52.8833	8.4333	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Нижняя Саксония, бассейн р. Хунте, бассейн р. Везер, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
208A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA10 (Eu30)	EF525420	170	52.8833	8.4333	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Нижняя Саксония, бассейн р. Хунте, бассейн р. Везер, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
209A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	E2 (Eu39)	EF525429	170	52.8833	8.4333	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Нижняя Саксония, бассейн р. Хунте, бассейн р. Везер, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
210A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E2 (Eu39)	EF525429	170	52.8833	8.4333	Mäkinen, Merilä, 2008	Германия, земля Нижняя Саксония, бассейн р. Хунте, бассейн р. Везер, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
211A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	171	52.9167	23.5667	Mäkinen, Merilä, 2008	Польша, р. Нарев, бассейн р. Вислы. Бассейн Балтийского моря.
212A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1 (Eu27)	EF525417	171	52.9167	23.5667	Mäkinen, Merilä, 2008	Польша, р. Нарев, бассейн р. Вислы. Бассейн Балтийского моря.
213A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1 (Eu12)	EF525402	172	53.6301	18.7404	Mäkinen, Merilä, 2008	Польша, Куявско-Поморское воеводство, р. Висла. Бассейн Балтийского моря.
214A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu13)	EF525403	172	53.6301	18.7404	Mäkinen, Merilä, 2008	Польша, Куявско-Поморское воеводство, р. Висла. Бассейн Балтийского моря.
215A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EB5 (Eu5)	EF525395	173	54.3667	19.8500	Mäkinen, Merilä, 2008	Польша, Варминьско-Мазурское воеводство, р. Пасленка. Бассейн Балтийского моря.
216A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EB4 (Eu33)	EF525423	173	54.3667	19.8500	Mäkinen, Merilä, 2008	Польша, Варминьско-Мазурское воеводство, р. Пасленка. Бассейн Балтийского моря.
217A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	174	54.6333	25.3500	Mäkinen, Merilä, 2008	Литва, Вильнюсский район, р. Вилия, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
218A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EB6 (Eu34)	EF525424	174	54.6333	25.3500	Mäkinen, Merilä, 2008	Литва, Вильнюсский район, р. Вилия, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
219A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	175	54.9667	12.2833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, побережье о. Зеландия. Бассейн Балтийского моря.
220A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA4 (Eu23)	EF525413	175	54.9667	12.2833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, побережье о. Зеландия. Бассейн Балтийского моря.
221A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu29)	EF525419	175	54.9667	12.2833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, побережье о. Зеландия. Бассейн Балтийского моря.
222A	<i>cyt b</i>	A-7; B-0; B-0	TA1 (At1)	EF525441	176	55.7874	-5.0890	Mäkinen, Merilä, 2008	Великобритания, Шотландия, оз. Лох-Квайен, бассейн Ирландского моря. Бассейн Атлантического океана.
223A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA3	HM590667	177	56.0886	8.2313	Lucek et al., 2010	Дания, Центральная Ютландия, Рингкебинг Фьорд, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
224A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	178	57.0226	-2.3825	Mäkinen, Merilä, 2008	Великобритания, Шотландия, оз. Мелт, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
225A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA7 (Eu17)	EF525407	178	57.0226	-2.3825	Mäkinen, Merilä, 2008	Великобритания, Шотландия, оз. Мелт, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
226A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA8 (Eu38)	EF525428	178	57.0226	-2.3825	Mäkinen, Merilä, 2008	Великобритания, Шотландия, оз. Мелт, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
227A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu7)	EF525397	181	58.7333	5.5167	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Ругаланн, оз. Орреватнет, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
228A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	EA16 (Eu16)	EF525406	181	58.7333	5.5167	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Ругаланн, оз. Орреватнет, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
229A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu4)	EF525394	182	59.8333	23.2000	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Твярминне, Финский залив. Бассейн Балтийского моря.
230A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EB2 (Eu20)	EF525410	182	59.8333	23.2000	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Твярминне, Финский залив. Бассейн Балтийского моря.
231A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EB10 (Eu35)	EF525425	182	59.8333	23.2000	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Твярминне, Финский залив. Бассейн Балтийского моря.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
232A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Gac1)	KJ628012	183	60.1200	25.1100	Wang et al., 2015	Финляндия, Уусимаа, Финский залив. Бассейн Балтийского моря.
233A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	184	60.3167	5.3667	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Вестлани, оз. Маридалсваннет, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
234A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA16 (Eu16)	EF525406	184	60.3167	5.3667	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Вестлани, оз. Маридалсваннет, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
235A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	EB1 (Eu21)	EF525411	185	61.4333	35.8000	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Республика Карелия, Онежское озеро. Бассейн Балтийского моря.
236A	<i>cyt b</i>	A-1; B-1; B-0	EB8 (Eu41)	EF525431	185	61.4333	35.8000	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Республика Карелия, Онежское озеро. Бассейн Балтийского моря.
237A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1 (Eu14)	EF525404	186	62.0833	-6.5833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, Фарерские о-ва, побережье о-ва Эстурий. Атлантический океан.
238A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA1 (Eu49)	EF525439	186	62.0833	-6.5833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, Фарерские о-ва, побережье о-ва Эстурий. Атлантический океан.
239A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	TA1 (At8)	EF525448	186	62.0833	-6.5833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, Фарерские о-ва, побережье о-ва Эстурий. Атлантический океан.
240A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (At9)	EF525449	186	62.0833	-6.5833	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, Фарерские о-ва, побережье о-ва Эстурий. Атлантический океан.
241A	<i>cyt b</i>	A-3; B-0; B-0	E1 (Eu28)	EF525418		62.1500	-6.6333	Mäkinen, Merilä, 2008	Дания, Фарерские о-ва, побережье о-ва Эстурий. Атлантический океан.
242A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	188	65.2557	-18.3333	Mäkinen, Merilä, 2008	Исландия, округ Нордюрланд-Эйстра, бассейн Гренландского моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
243A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu2)	EF525392	189	66.2333	37.1500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Мурманская область, Кольский п-ов, р. Индера, бассейн Белого моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
244A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu3)	EF525393	189	66.2333	37.1500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Мурманская область, Кольский п-ов, р. Индера, бассейн Белого моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
245A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA11 (Eu31)	EF525421	189	66.2333	37.1500	Mäkinen, Merilä, 2008	Россия, Мурманская область, Кольский п-ов, р. Индера, бассейн Белого моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
246A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	192	69.3333	18.7667	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Тромс, о. Хокейя, побережье Норвежского моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
247A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA17 (Eu6)	EF525396	192	69.3333	18.7667	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Тромс, о. Хокейя, побережье Норвежского моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
248A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA14 (Eu45)	EF525435	192	69.3333	18.7667	Mäkinen, Merilä, 2008	Норвегия, фюльке Тромс, о. Хокейя, побережье Норвежского моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
249A	<i>cyt b</i>	A-2; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	193	69.5500	27.3333	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Лапландия, бассейн р. Тана, бассейн Баренцева моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
250A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu1)	EF525391	194	69.9667	27.9667	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Лапландия, бассейн р. Тана, бассейн Баренцева моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
251A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	ETA (Eu19)	EF525409	194	69.9667	27.9667	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Лапландия, бассейн р. Тана, бассейн Баренцева моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
252A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA13 (Eu44)	EF525434	194	69.9667	27.9667	Mäkinen, Merilä, 2008	Финляндия, Лапландия, бассейн р. Тана, бассейн Баренцева моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
253A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu2)	EF525392	195	74.9667	37.1333	Mäkinen, Merilä, 2008	Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
254A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	E1 (Eu3)	EF525393	195	74.9667	37.1333	Mäkinen, Merilä, 2008	Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
255A	<i>cyt b</i>	A-1; B-0; B-0	EA11 (Eu32)	EF525422	195	74.9667	37.1333	Mäkinen, Merilä, 2008	Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
1B	<i>COI</i>	A-2; B-2; B-0	CBS1	MZ531741	3	44.7302	37.5622	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Дюрсо. Бассейн Черного моря.
2B	<i>COI</i>	A-2; B-6; B-0	CBS1	MZ531771	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
3B	<i>COI</i>	A-1; B-2; B-1	CWA1	OK349512 OR885704	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
4B	<i>COI</i>	A-1; B-1; B-0	CBS2	MZ531772	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
5B	<i>COI</i>	A-1; B-1; B-0	CBS3	MZ531773	4	44.7861	37.3780	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, устье реки Сукко. Бассейн Черного моря.
6B	<i>COI</i>	A-1; B-3; B-0	CBS1	MZ531774	5	44.7940	37.4688	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Сукко. Бассейн Черного моря.
7B	<i>COI</i>	A-0; B-5; B-0	CWA8	-	5	44.7940	37.4688	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, р. Сукко. Бассейн Черного моря.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
8Б	COI	A-1; B-1; B-0	CBS1	MZ531775	12	45.3575	36.4522	Кулиш А.В., Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, п-ов Крым, р. Мелек-Чесме. Бассейн Черного моря.
9Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA4	MZ531752	17	49.1990	-122.5575	Аксенова О.В.	Канада, Британская Колумбия, р. Канака-Крик, бассейн р. Фрейзер. Бассейн Тихого океана.
10Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP4	MZ531749	18	50.3222	143.7890	Кириллова Е.А.	Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, р. Малая Хузи, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
11Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP1	MZ531750	19	50.4166	143.6026	Кириллова Е.А.	Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, р. Лангери, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
12Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP2	MZ531751	19	50.4166	143.6026	Кириллова Е.А.	Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, р. Лангери, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
13Б	COI	A-4; B-0; B-0	CP9	MZ531745	21	52.8243	158.1663	Аксенова О.В.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, ручей вблизи от Верхне-Паратунских горячих источников, бассейн р. Паратунки. Бассейн Тихого океана.
14Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP10	MZ531746	21	52.8243	158.1663	Аксенова О.В.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, ручей вблизи от Верхне-Паратунских горячих источников, бассейн р. Паратунки. Бассейн Тихого океана.
15Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP7	MZ531747	22	52.9184	156.5071	Болотов И.Н.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, р. Начилова, бассейн р. Большой, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
16Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEB1	MZ531776	26	54.7476	25.2813	Решетников А.Н.	Литва, Вильнюс, пруд вблизи р.Виляя, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
17Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEB2	MZ531777	26	54.7476	25.2813	Решетников А.Н.	Литва, Вильнюс, пруд вблизи р.Виляя, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
18Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	MZ531778	26	54.7476	25.2813	Решетников А.Н.	Литва, Вильнюс, пруд вблизи р.Виляя, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
19Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP4	MZ531759	27	54.9633	166.4612	Малютина А.М.	Россия, Берингово море, Командорские о-ва, о. Беринга. Бассейн Тихого океана.
20Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP3	MZ531760	27	54.9633	166.4612	Малютина А.М.	Россия, Берингово море, Командорские о-ва, о. Беринга. Бассейн Тихого океана.
21Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA7	MZ531761	27	54.9633	166.4612	Малютина А.М.	Россия, Берингово море, Командорские о-ва, о. Беринга. Бассейн Тихого океана.
22Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP8	MZ531748	28	56.1466	161.8049	Лайус Д.Л.	Россия, Камчатский край, п-ов Камчатка, оз. Ажабачье. Бассейн Тихого океана.
23Б	COI	A-3; B-0; B-0	CWA2	MZ531757	29	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	США, штат Аляска, залив Аляска. Бассейн Тихого океана.
24Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA3	MZ531758	29	58.3526	-134.5262	Ericksen R.	США, штат Аляска, залив Аляска. Бассейн Тихого океана.
25Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP4	MZ531753	30	59.5703	151.3248	Берман Д.И.	Россия, Магаданская область, ручей вблизи устья р. Олы, бассейн Охотского моря. Бассейн Тихого океана.
26Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEB4	MZ531742	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
27Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEB6	OK349513	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
28Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEB7	MZ531743	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
29Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEB3	MZ531744	31	59.9494	31.0368	Рыбкина Е.В.	Россия, Ленинградская область, оз. Ладога, бухта Петрокрепость. Бассейн Балтийского моря.
30Б	COI	A-2; B-0; B-0	CEA3	MZ531768	35	64.7136	38.1837	Иванова Т.С., Иванов М.В.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
31Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	MZ531769	35	64.7136	38.1837	Иванова Т.С., Иванов М.В.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
32Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	MZ531739	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
33Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	MZ531740	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
34Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA1	MZ531770	36	64.7186	38.1240	Лайус Д.Л.	Россия, Архангельская область, Унская губа, Белое море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
35Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP6	MZ531754	37	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.	Россия, Чукотский автономный округ, устье р. Анадырь, бассейн Берингова моря. Бассейн Тихого океана.
36Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP5	MZ531755	37	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.	Россия, Чукотский автономный округ, устье р. Анадырь, бассейн Берингова моря. Бассейн Тихого океана.
37Б	COI	A-1; B-0; B-0	CP3	MZ531756	37	64.7663	177.2913	Лайус Д.Л.	Россия, Чукотский автономный округ, устье р. Анадырь, бассейн Берингова моря. Бассейн Тихого океана.
38Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA3	MZ531736	47	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Сельдяная. Бассейн Северного Ледовитого океана.
39Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA1	MZ531737	47	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Сельдяная. Бассейн Северного Ледовитого океана.
40Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA2	MZ531738	47	66.3381	33.6225	Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л.	Россия, Республика Карелия, Белое море, Кандалакшский залив, губа Сельдяная. Бассейн Северного Ледовитого океана.
41Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA2	MZ531766	50	67.8818	44.1985	Макарова О.Л.	Россия, Ненецкий автономный округ, п-ов Канин, р. Шойна, бассейн Белого моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
42Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA3	MZ531767	52	68.3163	59.6813	Макарова О.Л.	Россия, Ненецкий автономный округ, Хайпудырская губа, бассейн Баренцева моря. Бассейн Северного Ледовитого океана.
43Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA3	MZ531762	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
44Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA1	MZ531763	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
45Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	MZ531764	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
46Б	COI	A-2; B-0; B-0	CE1	MZ531765	53	69.3190	34.3495	Стрелков П.П.	Россия, Мурманская область, о. Кильдин, оз. Могильное, Баренцево море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
47Б	COI	A-0; B-2; B-0	CBS1	-	1	41.8568	48.5668	Макарова О.Л.	Россия, Республика Дагестан, побережье Каспийского моря. Бассейн Каспийского моря.
48Б	COI	A-0; B-1; B-0	CBS1	-	6	44.9474	37.3112	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, побережье Черного моря, ручей, впадающий в оз. Чембурское. Бассейн Черного моря.
49Б	COI	A-0; B-1; B-0	CBS4	OR905936	6	44.9474	37.3112	Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, Краснодарский край, побережье Черного моря, ручей, впадающий в оз. Чембурское. Бассейн Черного моря.
50Б	COI	A-0; B-1; B-0	CBS1	-	10	45.3427	37.4753	Пашков А.Н.	Россия, Краснодарский край, побережье Азовского моря, лиман Горький, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
51Б	COI	A-0; B-2; B-0	CBS1	-	13	45.3721	37.5552	Пашков А.Н.	Россия, Краснодарский край, побережье Азовского моря, лиман Куликовский, бассейн Азовского моря. Бассейн Черного моря.
52Б	COI	A-0; B-4; B-0	CBS1	-	8	45.2694	36.3428	Артамонова В.С., Махров А.А., Бардуков Н.В., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, оз. Чурбашское. Бассейн Черного моря.
53Б	COI	A-0; B-5; B-1	CBS1	OR885701	9	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава. Бассейн Черного моря.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
54Б	COI	A-0; B-1; B-0	CWA8	OR905932	9	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава. Бассейн Черного моря.
55Б	COI	A-0; B-4; B-1	CWA9	OR905934 OR885703	9	45.3301	36.4530	Артамонова В.С., Махров А.А., Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава. Бассейн Черного моря.
56Б	COI	A-0; B-2; B-0	CBS1	MZ531775	11	45.3560	36.4394	Кулиш А.В., Артамонова В.С., Махров А.А.	Россия, п-ов Крым, р. Мелек-Чесме. Бассейн Черного моря.
57Б	COI	A-0; B-5; B-0	CBS1	-	7	45.2625	35.8986	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Самарли. Бассейн Черного моря.
58Б	COI	A-0; B-1; B-0	CBS1	-	14	45.8493	33.9317	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 1. Бассейн Черного моря.
59Б	COI	A-0; B-3; B-0	CBS1	-	15	45.8817	33.8061	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 2. Бассейн Черного моря.
60Б	COI	A-0; B-2; B-1	CWA9	OR885702	15	45.8817	33.8061	Кулиш А.В.	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык, место сбора проб № 2. Бассейн Черного моря.
61Б	COI	A-0; B-2; B-0	CE	-	24	53.7079	48.9527	Семенов Д.Ю.	Россия, Ульяновская область, р. Волга, Куйбышевское водохранилище. Бассейн Каспийского моря.
62Б	COI	A-0; B-4; B-0	CEB2	-	23	53.6479	30.2773	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, Могилевская область, р. Днепр. Бассейн Черного моря.
63Б	COI	A-0; B-1; B-0	CE2	OR905931	25	54.2387	28.5187	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, Минская область, р. Сха, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
64Б	COI	A-0; B-2; B-1	CE	OR885709	20	52.0800	25.9284	Гайдученко Е.С.	Республика Беларусь, Брестская область, р. Пина, бассейн р. Днепр. Бассейн Черного моря.
65Б	COI	A-0; B-1; B-0	CEB4	-	26	54.7476	25.2813	Решетников А.Н.	Литва, Вильнюс, пруд вблизи р.Виляя, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
66Б	COI	A-0; B-1; B-0	CEB5	-	26	54.7476	25.2813	Решетников А.Н.	Литва, Вильнюс, пруд вблизи р.Виляя, бассейн р. Неман. Бассейн Балтийского моря.
67Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC7	KR862850	63	36.5239	15.1781	Denys et al., 2015	Средиземное море, около 15 км южнее о. Сицилия. Средиземное море.
68Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC5	KR862849	63	36.5239	15.1781	Denys et al., 2015	Средиземное море, около 15 км южнее о. Сицилия. Средиземное море.
69Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC5	KR862848	63	36.5239	15.1781	Denys et al., 2015	Средиземное море, около 15 км южнее о. Сицилия. Средиземное море.
70Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC5	KR862842	63	36.5239	15.1781	Denys et al., 2015	Средиземное море, около 15 км южнее о. Сицилия. Средиземное море.
71Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC6	KJ553560	65	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014	Греция, п-ов Пелопоннес. Бассейн Средиземного моря.
72Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC6	KJ553494	65	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014	Греция, п-ов Пелопоннес. Бассейн Средиземного моря.
73Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC6	KJ553493	65	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014	Греция, п-ов Пелопоннес. Бассейн Средиземного моря.
74Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC6	KJ553461	65	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014	Греция, п-ов Пелопоннес. Бассейн Средиземного моря.
75Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC6	KJ553405	65	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014	Греция, п-ов Пелопоннес. Бассейн Средиземного моря.
76Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC5	KJ553329	65	37.1364	22.0471	Geiger et al., 2014	Греция, п-ов Пелопоннес. Бассейн Средиземного моря.
77Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS1	KJ553628	66	37.2444	29.5298	Geiger et al., 2014	Турция, Бурдур, р. Даламан. Бассейн Средиземного моря.
78Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS1	KJ553561	66	37.2444	29.5298	Geiger et al., 2014	Турция, Бурдур, р. Даламан. Бассейн Средиземного моря.
79Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS1	KJ553479	66	37.2444	29.5298	Geiger et al., 2014	Турция, Бурдур, р. Даламан. Бассейн Средиземного моря.
80Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553630	67	37.2775	33.4480	Geiger et al., 2014	Турция, Караман. Бассейн Средиземного моря.
81Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553513	67	37.2775	33.4480	Geiger et al., 2014	Турция, Караман. Бассейн Средиземного моря.
82Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553372	67	37.2775	33.4480	Geiger et al., 2014	Турция, Караман. Бассейн Средиземного моря.
83Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS2	KJ553578	70	38.8298	22.4495	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Центральная Греция, бассейн р. Сперхиос, бассейн Эгейского моря. Бассейн Средиземного моря.
84Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS2	KJ553506	70	38.8298	22.4495	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Центральная Греция, бассейн р. Сперхиос, бассейн Эгейского моря. Бассейн Средиземного моря.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
85Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS5	KJ553563	71	39.2183	20.9023	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн р. Лурос, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
86Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS5	KJ553532	71	39.2183	20.9023	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн р. Лурос, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
87Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS5	KJ553467	71	39.2183	20.9023	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн р. Лурос, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
88Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS5	KJ553409	71	39.2183	20.9023	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн р. Лурос, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
89Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS5	KJ553361	71	39.2183	20.9023	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн р. Лурос, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
90Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS4	KJ553654	72	39.2823	20.5435	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн реки Ахерон, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
91Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS4	KJ553568	72	39.2823	20.5435	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн реки Ахерон, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
92Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS4	KJ553499	72	39.2823	20.5435	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн реки Ахерон, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
93Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS4	KJ553404	72	39.2823	20.5435	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн реки Ахерон, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
94Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS4	KJ553335	72	39.2823	20.5435	Geiger et al., 2014	Греция, периферия Эпир, бассейн реки Ахерон, бассейн Ионического моря. Бассейн Средиземного моря.
95Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KJ553629	76	41.3304	13.4297	Geiger et al., 2014	Италия, Латина, бассейн оз. Лаго-ди-Фонди, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
96Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KJ553622	76	41.3304	13.4297	Geiger et al., 2014	Италия, Латина, бассейн оз. Лаго-ди-Фонди, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
97Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KJ553470	76	41.3304	13.4297	Geiger et al., 2014	Италия, Латина, бассейн оз. Лаго-ди-Фонди, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
98Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC3	KJ553623	77	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014	Италия, Лацио, бассейн р. Лири, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
99Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC4	KJ553603	77	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014	Италия, Лацио, бассейн р. Лири, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
100Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KJ553484	77	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014	Италия, Лацио, бассейн р. Лири, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
101Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA12	KJ553460	77	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014	Италия, Лацио, бассейн р. Лири, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
102Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA12	KJ553336	77	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014	Италия, Лацио, бассейн р. Лири, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
103Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KJ553330	77	41.6966	13.6927	Geiger et al., 2014	Италия, Лацио, бассейн р. Лири, бассейн Тирренского моря. Бассейн Средиземного моря.
104Б	COI	A-1; B-0; B-0	CME	KJ553385	82	42.0390	19.4923	Geiger et al., 2014	Албания, область Шкодер, р. Буна (вблизи Скадарского озера), бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
105Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862807	83	42.0540	-8.5930	Denys et al., 2015	Португалия, Виана-ду-Каштелу, р. Миньо. Бассейн Атлантического океана.
106Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862806	83	42.0540	-8.5930	Denys et al., 2015	Португалия, Виана-ду-Каштелу, р. Миньо. Бассейн Атлантического океана.
107Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862805	83	42.0540	-8.5930	Denys et al., 2015	Португалия, Виана-ду-Каштелу, р. Миньо. Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
108Б	COI	A-1; B-1; B-0	CBS1	KR862858	86	42.2450	47.8932	Denys et al., 2015	Россия, Республика Дагестан, р. Башлычай. Бассейн Каспийского моря.
109Б	COI	A-1; B-1; B-0	CBS1	KR862856	86	42.2450	47.8932	Denys et al., 2015	Россия, Республика Дагестан, р. Башлычай. Бассейн Каспийского моря.
110Б	COI	A-1; B-1; B-0	CBS1	KR862855	86	42.2450	47.8932	Denys et al., 2015	Россия, Республика Дагестан, р. Башлычай. Бассейн Каспийского моря.
111Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862818	87	42.5470	3.0470	Denys et al., 2015	Франция, Окситания, р. Массан (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
112Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862816	87	42.5470	3.0470	Denys et al., 2015	Франция, Окситания, р. Массан (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
113Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862827	88	42.8590	2.9580	Denys et al., 2015	Франция, Окситания, р. Эстремера (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
114Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862817	88	42.8590	2.9580	Denys et al., 2015	Франция, Окситания, р. Эстремера (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
115Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS3	KJ553312	91	43.0575	17.5102	Geiger et al., 2014	Хорватия, Дубровницко-Неретвинская жупания, бассейн р. Неретвы, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
116Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS3	KJ553600	92	43.0594	17.5930	Geiger et al., 2014	Хорватия, Дубровницко-Неретвинская жупания, бассейн р. Неретвы, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
117Б	COI	A-1; B-0; B-0	CMS3	KJ553538	93	43.0994	17.7147	Geiger et al., 2014	Босния и Герцеговина, Герцеговино-Неретвенский кантон, р. Неретва, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
118Б	COI	A-1; B-1; B-0	CWA5	KR862861	95	43.2001	40.3077	Denys et al., 2015	Республика Абхазия, Гагрский район, р. Бзыбь. Бассейн Черного моря.
119Б	COI	A-1; B-1; B-0	CWA1	KR862838	95	43.2001	40.3077	Denys et al., 2015	Республика Абхазия, Гагрский район, р. Бзыбь. Бассейн Черного моря.
120Б	COI	A-1; B-1; B-0	CBS1	KR862837	95	43.2001	40.3077	Denys et al., 2015	Республика Абхазия, Гагрский район, р. Бзыбь. Бассейн Черного моря.
121Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA6	GU440325	96	43.4470	145.9430	Hastings, Burton (unpublished)	Россия, Сахалинская область, пролив Танфильева. Бассейн Тихого океана.
122Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862793	97	43.4998	-1.2395	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Терми, бассейн р. Адур (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
123Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862785	97	43.4998	-1.2395	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Терми, бассейн р. Адур (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
124Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862779	97	43.4998	-1.2395	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Терми, бассейн р. Адур (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
125Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862792	98	43.5456	4.5669	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, оз. Этан-де-Ваккаре (побережье Лионского залива). Бассейн Средиземного моря.
126Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862788	98	43.5456	4.5669	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, оз. Этан-де-Ваккаре (побережье Лионского залива). Бассейн Средиземного моря.
127Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862773	98	43.5456	4.5669	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, оз. Этан-де-Ваккаре (побережье Лионского залива). Бассейн Средиземного моря.
128Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862857	100	43.6214	7.1010	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Браг, бассейн Лигурийского моря. Бассейн Средиземного моря.
129Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862840	100	43.6214	7.1010	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Браг, бассейн Лигурийского моря. Бассейн Средиземного моря.
130Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862839	100	43.6214	7.1010	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Браг, бассейн Лигурийского моря. Бассейн Средиземного моря.
131Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553504	101	43.6232	7.0964	Geiger et al., 2014	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Браг, бассейн Лигурийского моря. Бассейн Средиземного моря.
132Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862814	103	43.9200	5.1257	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Сорг, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
133Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862795	103	43.9200	5.1257	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Сорг, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
134Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862774	103	43.9200	5.1257	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Сорг, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
135Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC2	KR862801	104	43.9403	5.0361	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Сорг де Вельрон, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
136Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862800	104	43.9403	5.0361	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Сорг де Вельрон, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
137Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC1	KR862799	104	43.9403	5.0361	Denys et al., 2015	Франция, Прованс-Альпы-Лазурный Берег, р. Сорг де Вельрон, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
138Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	KC015396	107	44.5960	-63.9880	McCusker et al., 2013	Канада, Новая Шотландия. Атлантический океан.
139Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA4	KC015398	107	44.5960	-63.9880	McCusker et al., 2013	Канада, Новая Шотландия. Атлантический океан.
140Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	KC015400	108	44.6900	-63.2280	McCusker et al., 2013	Канада, Новая Шотландия. Атлантический океан.
141Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862853	111	44.9513	4.9351	Denys et al., 2015	Франция, Овернь-Рона-Альпы, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
142Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862831	112	45.0911	-0.4675	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Колине, бассейн р. Гаронны (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
143Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862794	112	45.0911	-0.4675	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Колине, бассейн р. Гаронны (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
144Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862783	113	45.2412	-0.5790	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Ливен, бассейн р. Гаронны (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
145Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEC5	KJ553426	115	45.3380	13.6230	Geiger et al., 2014	Хорватия, Истарская жупания, р. Мирна, бассейн Адриатического моря. Бассейн Средиземного моря.
146Б	COI	A-1; B-1; B-0	CBS1	KR862859	117	45.3707	47.9076	Denys et al., 2015	Россия, Астраханская область. Каспийское море.
147Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553518	118	45.3830	4.7524	Geiger et al., 2014	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Рона (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
148Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862845	121	45.6790	0.1707	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Тувр, бассейн р.Шаранты (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
149Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862844	121	45.6790	0.1707	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Тувр, бассейн р.Шаранты (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
150Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA10	KR862841	121	45.6790	0.1707	Denys et al., 2015	Франция, Новая Аквитания, р. Тувр, бассейн р.Шаранты (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
151Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862829	122	45.7514	5.7837	Denys et al., 2015	Франция, Овернь-Рона-Альпы, р. Рона (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
152Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	KC015395	126	45.9290	-62.5460	McCusker et al., 2013	Канада, залив Святого Лаврентия. Атлантический океан.
153Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	KC015397	129	46.0600	-63.5300	McCusker et al., 2013	Канада, залив Святого Лаврентия. Атлантический океан.
154Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA1	JQ354102	131	46.2400	-123.4270	Elz et al. (unpublished)	США, штат Вашингтон, р. Колумбия. Бассейн Тихого океана.
155Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA3	EU524631	133	46.7700	-71.3600	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
156Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA9	EU524633	133	46.7700	-71.3600	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
157Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA2	EU524634	133	46.7700	-71.3600	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
158Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	EU524635	133	46.7700	-71.3600	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
159Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862828	134	46.7903	-1.8555	Denys et al., 2015	Франция, Земли Луары, р. Линьерон (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
160Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862822	134	46.7903	-1.8555	Denys et al., 2015	Франция, Земли Луары, р. Линьерон (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
161Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862825	135	46.9574	-1.7589	Denys et al., 2015	Франция, Земли Луары, р. Фальрон (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
162Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862797	137	47.1339	5.1804	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Вуж, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
163Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862775	137	47.1339	5.1804	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Вуж, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
164Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA11	KR862824	138	47.2437	3.2596	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Ньевр, бассейн р. Луары (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
165Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA11	KR862823	138	47.2437	3.2596	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Ньевр, бассейн р. Луары (впадает в Бискайский залив). Бассейн Атлантического океана.
166Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET4	KX145597	139	47.2629	-65.0474	Schoelinck et al. (unpublished)	Канада, провинция Нью-Брунсуик, побережье залива Святого Лаврентия. Атлантический океан.
167Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET1	KX145525	139	47.2629	-65.0474	Schoelinck et al. (unpublished)	Канада, провинция Нью-Брунсуик, побережье залива Святого Лаврентия. Атлантический океан.
168Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	KX145313	139	47.2629	-65.0474	Schoelinck et al. (unpublished)	Канада, провинция Нью-Брунсуик, побережье залива Святого Лаврентия. Атлантический океан.
169Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	KX145275	139	47.2629	-65.0474	Schoelinck et al. (unpublished)	Канада, провинция Нью-Брунсуик, побережье залива Святого Лаврентия. Атлантический океан.
170Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	KX145257	139	47.2629	-65.0474	Schoelinck et al. (unpublished)	Канада, провинция Нью-Брунсуик, побережье залива Святого Лаврентия. Атлантический океан.
171Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	KX145133	139	47.2629	-65.0474	Schoelinck et al. (unpublished)	Канада, провинция Нью-Брунсуик, побережье залива Святого Лаврентия. Атлантический океан.
172Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553624	140	47.3137	5.0293	Geiger et al., 2014	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Уш, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
173Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862854	142	47.5809	5.4066	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Венжан, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
174Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862847	142	47.5809	5.4066	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Венжан, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
175Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862846	142	47.5809	5.4066	Denys et al., 2015	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Венжан, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
176Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KJ553427	143	47.5919	5.3958	Geiger et al., 2014	Франция, Бургундия-Франш-Конте, р. Венжан, бассейн р. Соны, бассейн р. Роны (впадает в Лионский залив). Бассейн Средиземного моря.
177Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862796	144	47.7470	7.2366	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Доллер, бассейн р. Иль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
178Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862777	144	47.7470	7.2366	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Доллер, бассейн р. Иль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
179Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	EU524642	145	48.0200	-69.3500	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
180Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	EU524641	145	48.0200	-69.3500	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
181Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET3	EU524640	145	48.0200	-69.3500	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
182Б*	COI	A-1; B-0; B-0	WET2	EU524067	145	48.0200	-69.3500	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
183Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	EU524636	146	48.1200	-70.2700	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Сагней, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
184Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	EU524637	146	48.1200	-70.2700	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Сагней, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
185Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	EU524638	146	48.1200	-70.2700	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Сагней, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
186Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	EU524639	146	48.1200	-70.2700	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, бассейн р. Сагней, бассейн р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
187Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862812	147	48.1638	7.4502	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Рьбреннан, бассейн р. Илль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
188Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862786	147	48.1638	7.4502	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Рьбреннан, бассейн р. Илль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
189Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862781	147	48.1638	7.4502	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Рьбреннан, бассейн р. Илль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
190Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862791	149	48.6436	7.7040	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Суффель, бассейн р. Илль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
191Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862790	149	48.6436	7.7040	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Суффель, бассейн р. Илль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
192Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862778	149	48.6436	7.7040	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Суффель, бассейн р. Илль, бассейн р. Рейн, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
193Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862784	150	48.6511	5.3493	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Орнэн, бассейн р. Сольс, бассейн р. Марны, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
194Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862780	150	48.6511	5.3493	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Орнэн, бассейн р. Сольс, бассейн р. Марны, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
195Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA4	KR862830	151	48.6537	1.2017	Denys et al., 2015	Франция, Центр-Долина Луары, р. Блез, бассейн р. Эр, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
196Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA4	KR862811	151	48.6537	1.2017	Denys et al., 2015	Франция, Центр-Долина Луары, р. Блез, бассейн р. Эр, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
197Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862789	153	49.1934	3.5241	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Урк, бассейн р. Марны, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
198Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862782	153	49.1934	3.5241	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Урк, бассейн р. Марны, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
199Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	EU524066	154	49.4200	-67.3000	Hubert et al., 2008	Канада, провинция Квебек, р. Святого Лаврентия (впадает в залив Святого Лаврентия). Бассейн Атлантического океана.
200Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862772	155	49.4422	2.8454	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Аронд, бассейн р. Уазы, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
201Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862769	155	49.4422	2.8454	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Аронд, бассейн р. Уазы, бассейн р. Сены (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
202Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862832	156	49.4558	6.0794	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Катр Мулен, бассейн р. Альзетт, бассейн р. Зауэр, бассейн р. Мозель, бассейн р. Рейн. Бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
203Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862813	156	49.4558	6.0794	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Катр Мулен, бассейн р. Альзетт, бассейн р. Зауэр, бассейн р. Мозель, бассейн р. Рейн. Бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
204Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862798	156	49.4558	6.0794	Denys et al., 2015	Франция, Большой восточный регион, р. Катр Мулен, бассейн р. Альзетт, бассейн р. Зауэр, бассейн р. Мозель, бассейн р. Рейн. Бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
205Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA2	KR862826	157	49.7422	2.0166	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Эвуасон, бассейн р. Сель, бассейн р. Соммы (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
206Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA2	KR862821	157	49.7422	2.0166	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Эвуасон, бассейн р. Сель, бассейн р. Соммы (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
207Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862815	158	49.8931	1.7047	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Брель (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
208Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA2	KR862787	158	49.8931	1.7047	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Брель (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
209Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA7	KR862776	158	49.8931	1.7047	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Брель (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
210Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862820	159	50.2980	2.8630	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Скарп, бассейн р. Эско, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
211Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA6	KR862819	159	50.2980	2.8630	Denys et al., 2015	Франция, О-де-Франс, р. Скарп, бассейн р. Эско, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
212Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862808	161	50.4070	-4.7789	Denys et al., 2015	Великобритания, графство Корнуолл, бассейн р. Пар (впадает в пролив Ла-Манш). Бассейн Атлантического океана.
213Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA8	KR862810	164	51.4680	-1.0855	Denys et al., 2015	Великобритания, графство Беркшир, р. Панг, бассейн р. Темзы, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
214Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862809	165	51.6010	-1.1185	Denys et al., 2015	Великобритания, графство Оксфордшир, р. Темза, бассейн Северного моря. Бассейн Атлантического океана.
215Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862843	169	52.2818	-6.9653	Denys et al., 2015	Ирландия, Ленстер, р. Барроу, бассейн Кельтского моря. Бассейн Атлантического океана.
216Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862804	179	57.5620	-7.3164	Denys et al., 2015	Великобритания, Шотландия, о. Норт-Уист, озеро у побережья Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.
217Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862803	179	57.5620	-7.3164	Denys et al., 2015	Великобритания, Шотландия, о. Норт-Уист, озеро у побережья Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.
218Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862802	179	57.5620	-7.3164	Denys et al., 2015	Великобритания, Шотландия, о. Норт-Уист, озеро у побережья Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.
219Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	KR862771	179	57.5620	-7.3164	Denys et al., 2015	Великобритания, Шотландия, о. Норт-Уист, озеро у побережья Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.
220Б	COI	A-1; B-0; B-0	CTA1	KR862770	179	57.5620	-7.3164	Denys et al., 2015	Великобритания, Шотландия, о. Норт-Уист, озеро у побережья Атлантического океана. Бассейн Атлантического океана.
221Б	COI	A-1; B-0; B-0	CEA5	KR862852	180	58.1957	6.5100	Denys et al., 2015	Норвегия, фюльке Агдер, Северное море. Бассейн Атлантического океана.
222Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862851	180	58.1957	6.5100	Denys et al., 2015	Норвегия, фюльке Агдер, Северное море. Бассейн Атлантического океана.
223Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862836	187	64.2693	-18.8569	Denys et al., 2015	Исландия, округ Сюдюрланд, оз. Тоурисватн. Бассейн Атлантического океана.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
224Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862835	187	64.2693	-18.8569	Denys et al., 2015	Исландия, округ Сюдюрланд, оз. Тоурисватн. Бассейн Атлантического океана.
225Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862834	187	64.2693	-18.8569	Denys et al., 2015	Исландия, округ Сюдюрланд, оз. Тоурисватн. Бассейн Атлантического океана.
226Б	COI	A-1; B-0; B-0	CE1	KR862833	187	64.2693	-18.8569	Denys et al., 2015	Исландия, округ Сюдюрланд, оз. Тоурисватн. Бассейн Атлантического океана.
227Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA1	HQ712385	190	68.5110	-167.9230	Mecklenburg et al., 2011	США, штат Аляска, Чукотское море. Бассейн Северного Ледовитого океана.
228Б	COI	A-1; B-0; B-0	CWA1	HQ712384	191	69.0070	-167.0400	Mecklenburg et al., 2011	США, штат Аляска, Чукотское море. Бассейн Северного Ледовитого океана.

\* Нуклеотидные последовательности локусов митохондриальной ДНК чернопятнистой колюшки (*G. wheatlandi*).

\*\* В скобках записано обозначение гаплотипа, указанное в оригинальной работе (для нуклеотидных последовательностей, секвенированных сторонними авторами).

## Приложение 2

### Нуклеотидные замены, характерные для представителей *G. aculeatus* европейской, трансатлантической, черноморской, американо-тихоокеанской и азиатско-тихоокеанской линий

В приложении представлены нуклеотидные замены в участке мтДНК длиной 9926 нуклеотидов, содержащем гены *COI*, *COX2*, *ATP8*, *ATP6*, *COX3*, *ND3*, *ND4L*, *ND4*, *ND5*, *ND6* и *cyt b* у представителей трехиглой колюшки разных филогенетических линий.

Нумерация в представленном ниже выравнивании соответствует нумерации нуклеотидов в референсном митохондриальном геноме трехиглой колюшки NC\_041244.1.

Диапазоны номеров нуклеотидов, выделенные желтой заливкой, соответствуют участкам генов *COI* и *cyt b*, на основании полиморфизма которых было выполнено основное филогенетическое сравнение и получены сети гаплотипов, представленные на рисунках 10 и 13.

Нуклеотидные замены, выделенные зеленой заливкой соответствуют транзициям, выделенные желтой заливкой – трансверсиям. Несинонимичные нуклеотидные замены выделены красным шрифтом.

Обозначения сравниваемых последовательностей соответствуют номерам в базе данных NCBI «GenBank». Номера образцов, относящихся к европейскому кластеру гаплотипов мтДНК выделены зеленой заливкой, к трансатлантической линии – красной, к американо-тихоокеанской – розовой, к тихоокеанскому кластеру – темно-коричневой. Оранжевой заливкой выделены образцы черноморской линии гаплотипов, при этом темно-оранжевый цвет соответствует образцу, у которого как частичная последовательность гена *COI*, так и частичная последовательность гена *cyt b* были изначально отнесены к черноморской линии. Светло-оранжевой заливкой выделены черноморские образцы, которые при изучении частичной последовательности гена *COI* были ошибочно охарактеризованы как представители американо-тихоокеанской линии гаплотипов.







Ген	cyt b - продолжение																			
№ нукл.	15154	15177	15186	15195	15216	15237	15240	15252	15261	15273	15285	15291	15294	15300	15328	15368	15390	15393	15414	15462
№ NCBI	15154	15177	15186	15195	15216	15237	15240	15252	15261	15273	15285	15291	15294	15300	15328	15368	15390	15393	15414	15462
MH205729	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	T	T	A	C	T
OR885709	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	T	T	A	C	T
MN122917	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	T	T	A	C	T
MW856890	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	T	T	A	C	T
OR885708	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	T	T	A	C	T
OR885710	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	T
OM736816	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	T
MW856891	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	T	T	T	T	C	C	T	A	C	T
OR885701	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	C
OR885703	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	C
OR885702	C	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	C
OR885704	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	C
OL404937	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	T
OR885705	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	A	T
OR885706	T	G	G	G	A	A	C	C	C	G	C	T	T	T	C	C	T	A	C	T
OR885707	T	A	A	A	G	T	T	T	A	C	C	C	A	A	C	C	G	C	T	