

На правах рукописи

Бардуков Николай Владимирович

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

Специальность: 1.5.13 – «ихтиология»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 2026

Работа выполнена в Лаборатории экологии водных сообществ и инвазий Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

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

Официальные оппоненты: **Мурзина Светлана Александровна**
доктор биологических наук, зав. лаб. экологической биохимии Института биологии ФГБУН Карельский научный центр РАН

Семенова Анна Викторовна
кандидат биологических наук, доцент кафедры ихтиологии биологического факультета ФГБОУ ВО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ведущая организация: ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уро РАН (г. Архангельск)

Защита состоится «___»_____2026 года в ___ часов ___ минут на заседании диссертационного совета 24.1.109.02 при Федеральном государственном учреждении науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33.
Тел/факс: +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу: www.vak.gisnauka.ru.

Автореферат разослан «___»_____2026 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень изученности темы исследования

Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758) – популярный объект для изучения микроэволюционных, экологических и популяционных процессов. Вид характеризуется огромным амфибореальным ареалом, но численность отдельных популяций очень сильно различается. 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 во многих водных экосистемах Северного полушария *G. aculeatus* играет системообразующую роль. Например, в Белом море за последние 25 лет численность этого вида возросла на 3–4 порядка (Лайус и др., 2020).

Ключевая особенность вида – возможность 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). Известно, 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).

Совершенные генетические механизмы позволили трехиглой колюшке сформировать огромный ареал и активно расширять его в периоды подъема численности. При этом, однако, современное расширение ареала *G. aculeatus* нередко связывают с деятельностью человека.

В то же время, история формирования этого ареала является наиболее слабым местом в исследованиях вида. Наиболее распространенная гипотеза предполагает расселение колюшки северным путем – из Тихого океана в Атлантический через Арктику. Оценки, сделанные 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 вида. Это противоречие пытаются объяснить полным вымиранием ранних атлантических популяций, однако наличие в Тихом океане двух чрезвычайно сильно дивергировавших друг от друга филогенетических линий, также как и присутствие обособленных линий в бассейнах Средиземного и Черного морей объяснить в рамках господствующей теории затруднительно.

Между тем, только понимание процессов расселения в предыдущие периоды позволит понять особенности современного расселения трехиглой колюшки.

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.

Личный вклад соискателя

Автором выполнена основная часть лабораторной работы, обработка секвенированных последовательностей и их депонирование в базу данных NCBI «GenBank», построение медианных сетей и дендрограмм. Автор принимал активное участие в сборе материала, а также в обсуждении схемы формирования ареала трехиглой колюшки.

Апробация результатов работы

Материалы диссертации были представлены на II международной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование» (г. Керчь, Россия, 2020); Международной научной конференции, посвященной 150-летию Севастопольской биологической станции — Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий» «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, Россия, 2021); Международной конференции «Академику Л.С. Бергу – 145 лет» (Бендеры, 2021); IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, Россия, 2022).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах, а также 7 публикаций в сборниках материалов конференций.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 4 глав (обзор литературы, материалы и методы, результаты, обсуждение), заключения и выводов. Работа изложена на 138 страницах машинописного текста, включая 112 страниц основного текста и 26 страниц Приложений, содержит 20 рисунков и 12 таблиц в основном тексте, 1 таблицу и 4 рисунка в Приложениях. Список литературы включает 175 наименований.

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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

В разделе «ВВЕДЕНИЕ» отражены актуальность исследования, основные научные проблемы по теме исследования, сформулированы его цель и задачи, приведены научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, основные положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из разделов: «Систематическое положение вида *Gasterosteus aculeatus*», «Биология вида», «Отличия представителей вида *G. aculeatus* от представителей других видов рода *Gasterosteus*», «Ареал трехиглой колюшки», «Генетические механизмы, способствующие адаптации *G. aculeatus* к различным условиям окружающей среды», «Современные представления о формировании ареала трехиглой колюшки».

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Сбор проб для генетических исследований и характеристика изученного материала

Материалом служили особи *G. aculeatus* из природных популяций. Лов трехиглой колюшки осуществляли в нерестовой сезон в местах нереста сачками и мережами. Рыб фиксировали в 96% этаноле. Всего было исследовано 246 образцов из 53-х локальностей.

2.2. Генетические локусы, выбранные для филогеографических исследований

В качестве ДНК-маркеров были выбраны частичные последовательности митохондриальных генов *COI* и *cyt b*, что было обусловлено отсутствием рекомбинации в мтДНК, благодаря чему возможно определить последовательность возникновения мутаций (Awise, 2000).

2.3. Выделение ДНК

Выделение ДНК производили с помощью набора реагентов «ДНК-Экстран-2» (НПК «Синтол», Россия).

2.4. Выполнение полимеразной цепной реакции (ПЦР)

Для ПЦР-смеси использовали буфер В-34 (Fermentas, Литва), концентрация каждого из dNTP составляла 2,5 mM. В 20 мкл смеси вносили 10 пкМ прямого и обратного праймеров (НПК «Синтол», Россия), 0,7–1,0 ед. *Taq* ДНК-полимеразы (ООО «СибЭнзайм», Россия) и 300–700 нг ДНК. ПЦР выполняли в приборе «Терцик» (ООО «ДНК-Технология», Россия).

Характеристика праймеров приведена в Таблице 1, а условий ПЦР – в Таблице 2.

Таблица 1. Последовательности праймеров, применявшихся для амплификации частичных последовательностей генов *COI* и *cyt b*

Ген	Название	Последовательность (5'→3')	Длина ампликона, п.о.	Литературный источник
<i>COI</i>	FishF1	TCAACCAACCACAAAGA CATTGGCAC	708	Ward et al., 2005
	FishR1	TAGACTTCTGGGTGGCCA AAGAATCA		
<i>cyt b</i>	cyt b F	ATGAAACTTTGGTTCCT CC	1069	Mäkinen, Merilä, 2008
	cyt b R	CGCTGAGCTACTTTTGCA TGT		

Таблица 2. 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 10-и образцов выполнена амплификация последовательности длиной 9926 п.о. между генами *cyt b* и *COI*, соответствующая участку мтДНК, с 6017-го по 14597-й нуклеотид, согласно референсной последовательности NC_041244.1, NCBI «GenBank». Данный участок содержит последовательности генов: *COI* (частичная последовательность), *COX2*, *ATP8*, *ATP6*, *COX3*, *ND3*, *ND4L*, *ND4*, *ND5*, *ND6*, *cyt b* (частичная последовательность). Условия амплификации описаны в работе (Bardukov et al., 2025).

2.5. Электрофорез в агарозном геле

Качество ПЦР-продукта определяли методом электрофореза в 1,5 % агарозном геле в буфере TBE (Маниатис и др., 1984). Для контроля длин ампликонов использовали маркер молекулярных масс М 27 (ООО «СибЭнзайм», Россия). Визуализацию результатов проводили на системе гель-документирования InGenius LHR Gel Doc Imaging System (SYNGENE, Великобритания).

2.6. Подготовка ПЦР-продукта к процедуре секвенирования

Секвенирование выполняли в Центре коллективного пользования «Геном» (Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН). Подготовку ПЦР-продуктов производили в соответствии с требованиями ЦКП «Геном» (<http://www.genome-centre.ru/preparation.html>). Хроматограммы обрабатывали в редакторе BioEdit v7.0.9.0 (<https://thalljscience.github.io/>). Всего было секвенировано 498 ПЦР-продуктов. В базу данных NCBI «GenBank» были депонированы 144 последовательности ДНК.

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

К сравнению добавлены последовательности участков мтДНК *G. aculeatus*, секвенированные сторонними авторами и представленные в базе данных NCBI «GenBank» (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>). Всего добавлено 509 образцов, сгруппированных в 146 условных выборок (в ряде случаев под одним номером NCBI фигурировало несколько образцов из разных географических районов, но с идентичными гаплотипами). Для формирования аутгруппы было загружено 11 нуклеотидных последовательностей гена *COI* и 1 последовательность *cyt b* чернопятнистой колюшки (*G. wheatlandi*).

Итоговая длина сравниваемого участка гена *COI* составила 609 нуклеотидов (с 5549-го по 6157-й нуклеотид согласно 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*, частичные последовательности которых были добавлены к выборке секвенированных последовательностей участка мтДНК между генами *COI* и *cyt b* длиной 9926 п.о.

2.8. Изучение филогенетических связей между популяциями трехиглой колюшки

Основным инструментом было построение медианных сетей гаплотипов отдельно для локусов *cyt b*, *COI* и участку мтДНК между данными генами. 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).

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

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

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

Сравнение частичных последовательностей митохондриальных генов *COI* и *cyt b* трехиглой колюшки говорит о существенно более высоком полиморфизме гена *cyt b* (Табл. 3).

Таблица 3. Характеристики генетического разнообразия трехиглой колюшки, изученной в работе, для частичных последовательностей генов *COI* и *cyt b* мтДНК

Показатель	<i>COI</i>	<i>cyt b</i>
Количество последовательностей	205	305
Длина анализируемого участка, п.о.	609	963
Число полиморфных сайтов, S:	60	132
Общее число мутаций, Eta	61	142
Число гаплотипов, h	56	122
Гаплотипическое разнообразие, Hd	0,872	0,9425
Нуклеотидное разнообразие, Pi	0,00757	0,01300
Среднее число нуклеотидов, дифференцирующих гаплотип, k	4,609	12,519

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

Медианная сеть гаплотипов для *COI* (Рис. 1) демонстрирует, что все гаплогруппы делятся на два сильно дивергировавших кластера. Первый – азиатско-тихоокеанский (CP, коричневый цвет), включает только гаплогруппы, характерные для большинства азиатско-тихоокеанских представителей *G. aculeatus*. Второй – евро-американский – включает все остальные гаплогруппы. Их носители обитают в бассейнах Атлантического и Северного Ледовитого океанов, но локально их обнаруживают и в Тихом океане, преимущественно на побережье Северной Америки. Ближайшими к азиатско-тихоокеанскому кластеру оказываются гаплотипы эндемичных линий (СМЕ, SMS1) средиземноморской группы (Рис. 1). Высокая дифференциация средиземноморских линий свидетельствует об их давней изоляции друг от друга. Особое положение занимает гаплотип СМЕ (обнаружен у рыб реликтового озера Скадар), расположенный в точке, от которой берут начало все основные филогенетические линии евро-американского кластера: черноморская, трансатлантическая и американо-тихоокеанская. Одной нуклеотидной заменой от гаплотипа СМЕ отделен центральный гаплотип СЕ (голубой цвет) крупного европейского кластера, подразделяющегося на группы СЕА (североевропейская группа, синий цвет), СЕВ (балтийская группа, зеленый цвет) и СЕС (южноевропейская группа, сиреневый цвет).

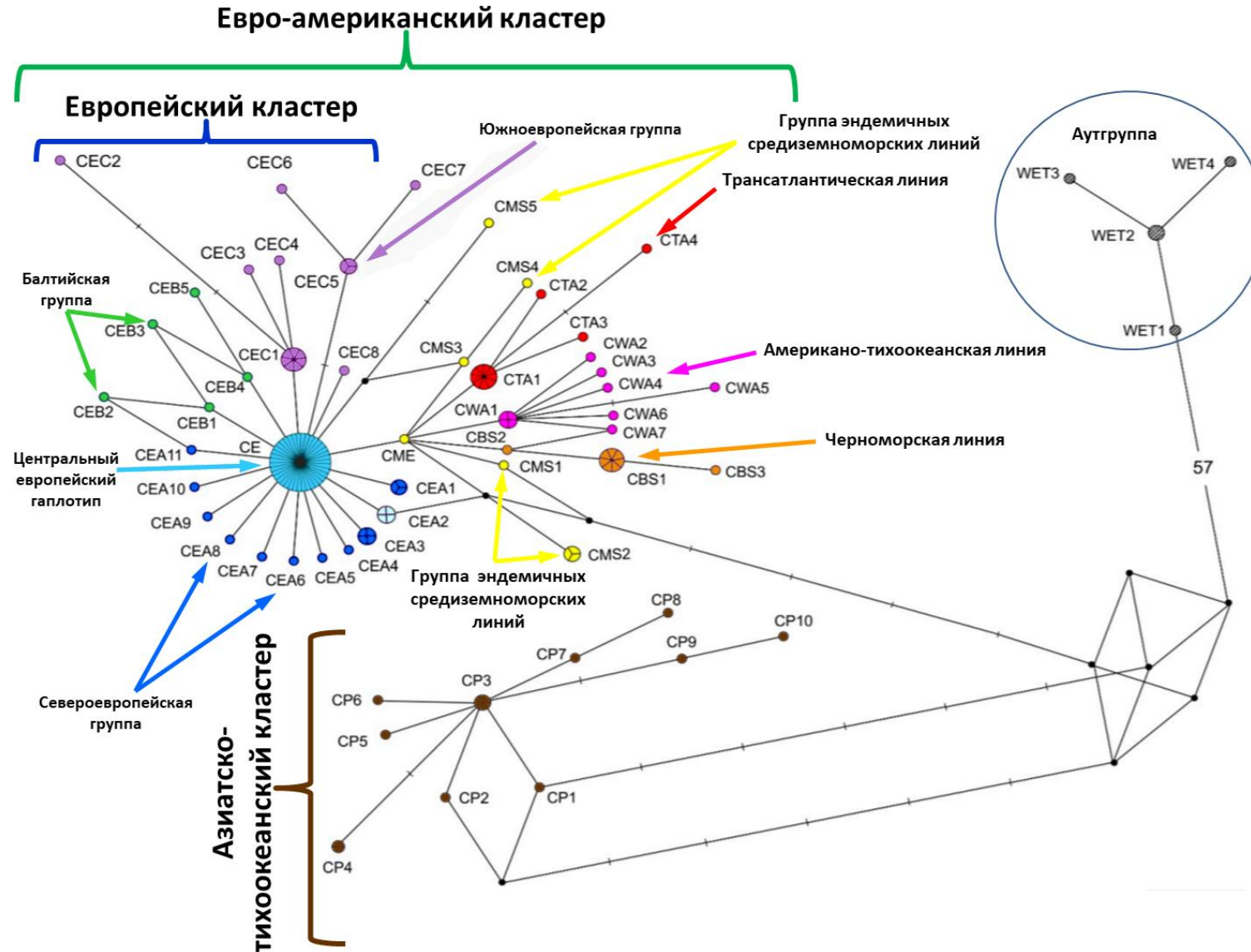


Рис. 1. Медианная сеть гаплотипов, построенная на основании полиморфизма *COI*. Аутгруппа – *G. wheatlandi*.

3.3. Медианная сеть гаплотипов для гена *cyt b*

Кластеризация гаплотипов основных филогенетических линий для *cyt b* (Рис. 2) очень сходна с таковой для гаплотипов *COI*, однако, она выглядит более детальной. Отличием является отсутствие в современных популяциях общего предкового гаплотипа для линий евро-американского кластера, который восстановлен медианной сетью и отмечен стрелкой на Рис. 2. Также как и в случае *COI*, от данного гаплотипа отделяются линии: черноморская (BS), трансатлантическая (TA), а также две эндемичные линии, относящиеся к средиземноморской группе (MN, MS). «Базовый» гаплотип европейского кластера E1 отделен от предкового на 4 нуклеотидные замены. Аналогично *COI*, кластер европейских гаплотипов расположен на периферии сети, что говорит об его относительно недавнем происхождении.

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

Распределение носителей основных филогенетических линий трехиглой колюшки по ареалу представлено на Рис. 3. Цветовые обозначения филогенетических линий соответствуют медианным сетям. В северной части Тихого океана присутствует две линии: азиатско-тихоокеанская и американо-тихоокеанская. Первая распространена исключительно вдоль азиатского побережья, вторая – преимущественно вблизи американского.

В бассейнах Атлантического и Северного Ледовитого океанов распределение гаплотипов основных линий в целом соответствует типичным для них регионам, однако, существуют и исключения.

3.5. Обнаружение некоторых гаплотипов в нехарактерных для них локальностях

На атлантическом побережье Северной Америки отмечено наличие небольшой доли гаплотипов европейского кластера SE/E (Рис. 3).

Наибольший интерес представляет Понто-Каспийский регион. В водоемах бассейна Черного моря были зарегистрированы гаплотипы *cyt b* балтийской группы EB, а для гена *COI* – присутствие носителей гаплотипов американо-тихоокеанской линии CWA. При этом на сети гаплотипов для *cyt b* присутствовали исключительно типичные черноморские гаплотипы, что потребовало проведения дополнительного исследования: была увеличена выборка понто-каспийских образцов, для 10 из которых выполнено секвенирование участка мтДНК между генами *COI* и *cyt b*.

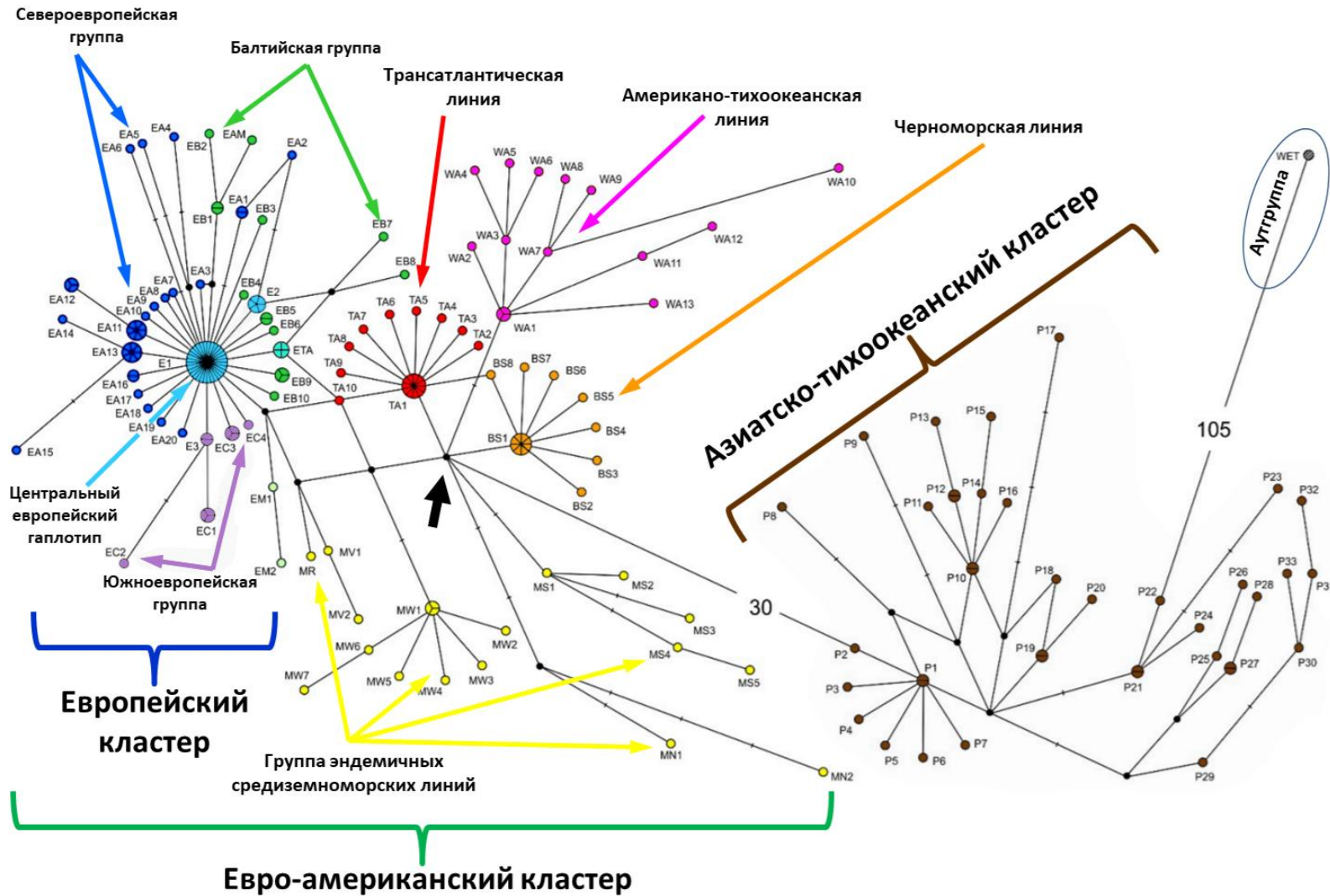


Рис. 2. Медианная сеть гаплогтипов, построенная на основании полиморфизма *cyt b*. Черной стрелкой указан наиболее вероятный предковый гаплогтип для линий евро-американского кластера, отсутствующий в современных популяциях. Аутгруппа – *G. wheatlandi*.

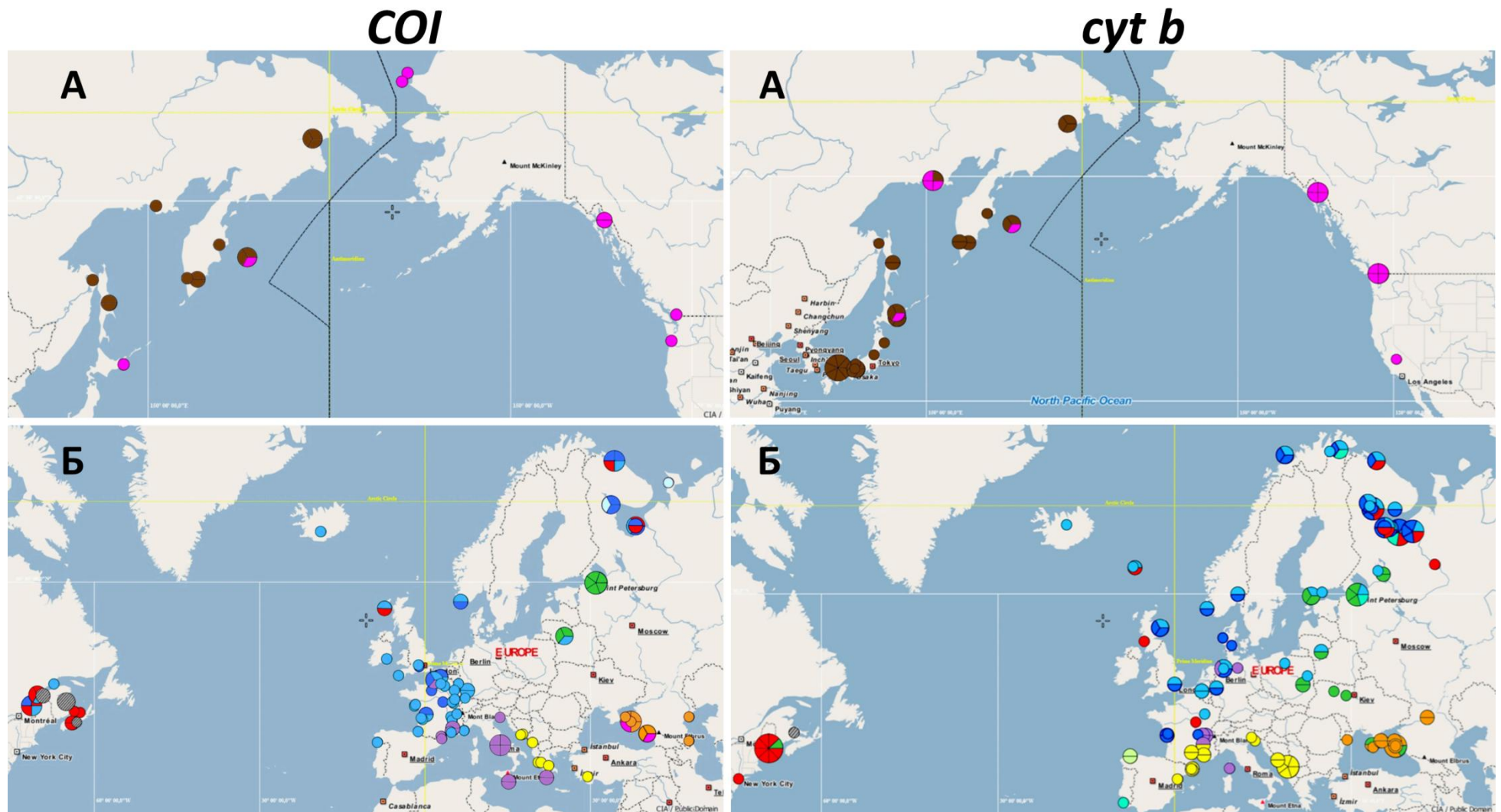


Рис. 3. Географическая локализация мест поимок трехиглых колюшек, частичные последовательности генов *COI* и *cyt b* для которых были использованы при построении сетей гаплотипов: А – бассейн Тихого океана, Б – бассейны Атлантического и Северного Ледовитого океанов.

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

Представленная карта (Рис. 4) демонстрирует, что в бассейне Черного моря наряду с типично-черноморскими гаплотипами встречаются также гаплотипы балтийского происхождения, а в бассейне Днепра выявлены только балтийские, но не черноморские. В Каспийском море и Пролетарском водохранилище выявлены только гаплотипы *cyt b* черноморской филогенетической линии, а в Волге – исключительно балтийские.

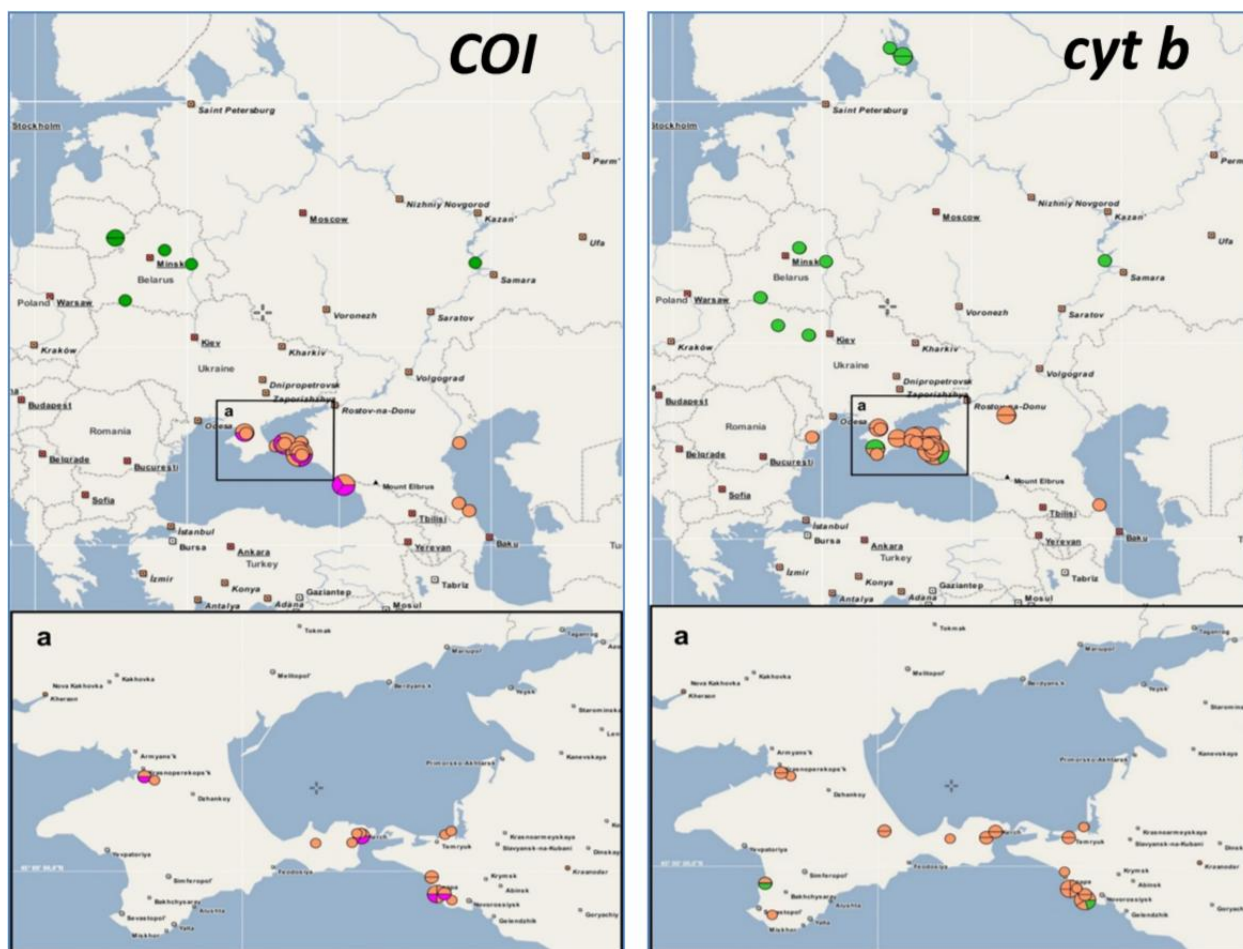


Рис. 4. Распределение гаплотипов филогенетических линий генов *COI* и *cyt b*, в популяциях трехиглой колюшки Понто-Каспия и прилегающих водных системах бассейна Балтики.

Двойственность принадлежности гаплотипов некоторых черноморских образцов к филогенетическим линиям (американско-тихоокеанской (*COI*) и черноморской (*cyt b*)) повлекла за собой изучение последовательности участка мтДНК между данными генами у 16 особей *G. aculeatus* (Табл. 4). Была построена сеть гаплотипов (Рис. 5), а также изучен уровень полиморфизма генов на данном участке мтДНК (Табл. 5). Сеть гаплотипов демонстрирует, что сходные последовательности *COI* мтДНК у представителей американско-тихоокеанской и черноморской линий имеют независимое происхождение (результат параллельной эволюции), а все

черноморские образцы сгруппированы в один общий кластер, разделенный на две филогенетические ветви.

Таблица 4. Характеристика образцов трехиглой колюшки, отобранных для построения сети гаплотипов на основании полиморфизма мтДНК между генами *COI* и *cyt b*

Образец	№ GenBank	Гапл. <i>COI</i>	Гапл. <i>cyt b</i>	Место сбора проб
CPJ-CBS-BS	OR885701	CBS1	BS1	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава
CPCH-CWA-BS	OR885702	CWA9	BS13	Россия, п-ов Крым, р. Чатырлык
CPJ-CWA-BS	OR885703	CWA9	BS1	Россия, п-ов Крым, р. Джарджава
BSS-CWA-BS	OR885704	CWA1	BS9	Россия, устье реки Сукко
AL2-CWA-WA	OR885705	CWA3	WA6	Тихоокеанское побережье США, залив Аляска
AL1-CWA-WA	OR885706	CWA2	WA1	
KP-CP-P	OR885707	CP9	P14	Россия, п-ов Камчатка, бассейн р. Паратунка
LL-CE-E	OR885708	CEB9	E2	Россия, оз. Ладога, бухта Петрокрепость
DNP-CE-E	OR885709	CE	E1	Республика Беларусь, р. Пина, бассейн р. Днепр
UNA-CTA-TA	OR885710	CTA1	TA1	Россия, Унская губа, Белое море, вблизи д. Луда
GL1-CTA-TA	OM736816	CTA1	TA1	США, штат Висконсин, Бейфилд-Каунти, оз. Верхнее
GL2-CTA-TA	MW856891	CTA1+1	TA1	
GL-CE-E	MW856890	CE+1	E1+2	
AL-CE-E	MN205729	CE	E1	США, штат Аляска, боро Матануска-Суситна, г. Хьюстон, озеро Бэр Поу
EU-CE-E	MN122917	CE+1	E1	Дания, пролив Эресунн, г. Хельсингер
PO-CWA-WA	OL404937	CWA1	WA1+1	Тихоокеанское побережье США, штат Орегон, округ Лэйн, р. Сюслоу

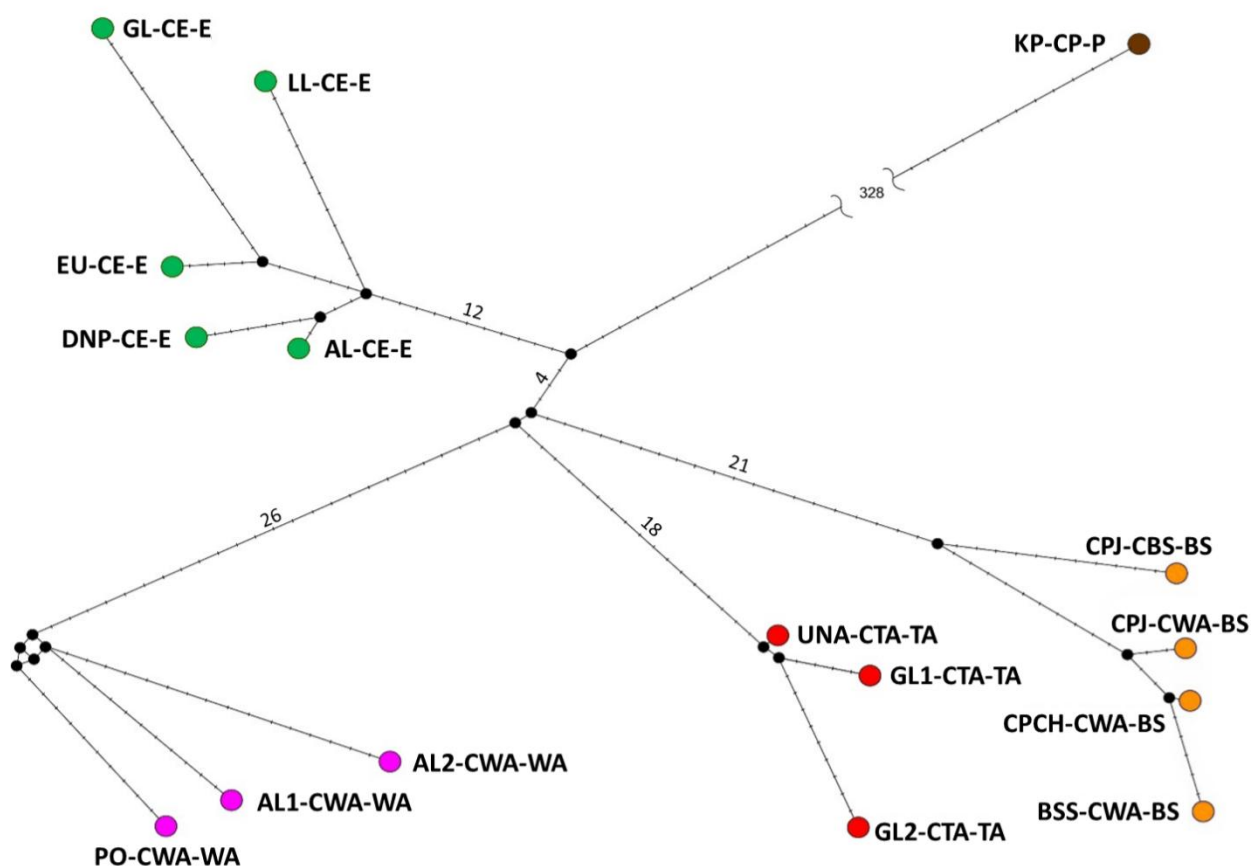


Рисунок 5. Медианная сеть гаплотипов для последовательности мтДНК между генами *COI* и *cyt b*.

Таблица 5. Характеристики полиморфизма для кодирующих участков генов трехглой колюшки, расположенных между генами *COI* и *cyt b*, (нумерация соответствует последовательности NC_041244.1.)

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

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Реконструкция путей расселения трехиглой колюшки по ареалу

Сопоставление медианных сетей гаплотипов и палеогеографических данных позволило реконструировать схему формирования ареала трехиглой колюшки (Рис. 6) и оценить временные этапы ключевых событий.



Рисунок 6. Схема формирования ареала вида *G. aculeatus*. Карта составлена на основе палеоатласа (Казмин, Натапов, 1998).

4.2. Определение наиболее древних популяций трехиглой колюшки Европы

Регион, откуда начинается расселение, это – тихоокеанское побережье Азии, что подтверждается многочисленными палеонтологическими находками, возраст некоторых из них составляет порядка 16 млн. лет (обзоры: Bell, Foster, 1994; Nazarkin et al., 2013). Это исходная точка, от которой начинается пошаговое преобразование последовательности мтДНК по мере расселения вида. Генетически наиболее близкими к азиатско-тихоокеанским, а значит и наиболее древними из европейских, являются линии средиземноморской группы, а наиболее молодыми – гаплотипы северных и центральных европейских групп, которые находятся на периферии медианных сетей. То есть распространение вида шло с юга на

север Европы, а не наоборот, как это принято считать (Orti et al., 1994; Mäkinen, Merilä, 2008; Fang et al., 2018, 2020).

Возникает вопрос – каким образом трехиглая колюшка проникла в древние водные системы юга Европы, откуда и начала расселяться на север? Вероятно, этот путь проходил из района современного Охотского моря через цепочку пресных и солоновато-водных палео-водоемов, где в тот период обитали предки современных жемчужниц (Artamonova et al., 2021). Двигаясь по этим водоемам на Запад, трехиглая колюшка достигла Паратетиса. Об этом свидетельствует находка отолита рыбы рода *Gasterosteus* из среднемиоценовых отложений Паратетиса (Schwarzans, 2017). Дальнейшая дифференциация линий, вероятно, шла в Паратетисе и его заливах.

4.3. Происхождение филогенетических линий трехиглой колюшки от общего предка

Сети гаплотипов показывают, что основные европейские и атлантические линии происходят от общего предкового гаплотипа (рисунки 1, 2), т.е. он был широко распространен в Паратетисе. В районе, заштрихованном на карте белым (Рис. 6), предположительно произошло обособление черноморской линии (BS), средиземноморской группы (MN, MR, MS, MV, MW), а также линии, представители которой в дальнейшем проникли в Атлантический океан и образовали трансатлантическую (ТА) и американо-тихоокеанскую (WA) линии. Предковый гаплотип является таковым и для европейского кластера (E).

4.4. Миграция трехиглой колюшки из Паратетиса в Атлантический океан

В некоторые исторические эпохи, в том числе, 30 млн. лет назад, Паратетис и Атлантику разделяла лишь зона мелководных лагун в районе современного Северного моря (Казьмин, Натапов, 1998), преодолев которые, трехиглая колюшка могла попасть в Атлантику.

Во второй предполагаемой зоне дифференциации, обозначенной заштрихованным синим овалом (Рис. 6), обособляются американо-тихоокеанская и трансатлантическая линии, имеющие, согласно сетям гаплотипов, независимое происхождение.

Вероятно, предки американо-тихоокеанской линии проникли в Атлантику и начали двигаться на запад вдоль побережья Гренландии, которая в то время была частью Америки. В Тихий океан они попали не ранее 5,5 млн. лет назад, когда впервые открылся Берингов пролив (Hall et al., 2023), а вероятнее всего – во время потепления климата, чуть более 3 млн. лет назад (Rahaman et al., 2020). Это объясняет наличие в Тихом океане двух разных филогенетических линий. Видимо, из бассейна Атлантического океана представители американо-тихоокеанской линии впоследствии были вытеснены эволюционно молодыми линиями.

Предки трансатлантической линии отделились от древней популяции Паратетиса примерно в том же районе. Они проникли в Атлантику и двигались в обход Британии с запада, о чем свидетельствует присутствие

гаплотипов этой линии в современных популяциях (Рис. 3Б). Достигнув Северной Америки и расселяясь на север, представители этой линии надолго оказались зажаты между побережьями Америки и Гренландии, соединявшейся на севере с Америкой.

4.5. Формирование европейского кластера гаплотипов трехиглой колюшки

Носители гаплотипов европейского кластера преобладают в бассейнах Северного и Балтийского морей. Здесь наиболее часто встречаются «базовые» европейские гаплотипы, что позволяет считать данную область центром происхождения всего европейского кластера. Слабая дифференциация популяций бассейнов Северного и Балтийского морей, вероятно, 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», и две водные системы были частями единого бассейна.

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

Распределение гаплотипов трехиглой колюшки в бассейне Тихого океана отражено на Рис. 3. Гаплотипов «промежуточного типа» между двумя сильно дивергировавшими линиями не обнаружено. Это свидетельствует о том, что две филогенетические линии из Тихого океана не происходят друг от друга непосредственно.

Медианная сеть (Рис. 1) демонстрирует происхождение американо-тихоокеанской линии CWA от одного из гаплотипов бассейна Средиземного моря, от которого ведут свое начало все европейские линии колюшки, что говорит о невозможности происхождения колюшки бассейна Атлантики от колюшки бассейна Тихого океана, принадлежащей к линии WA/CWA, как предположили Orti et al. (1994).

Более вероятно проникновение будущей линии WA/CWA на запад Северной Америки (см. раздел 4.4.) с территории современной Европы через Атлантический океан, север Гренландии и далее – в Тихий океан через открывшийся Берингов пролив (Hall et al., 2023). Палеонтологические находки трехиглой колюшки на крайнем северо-востоке Гренландии (возраст \approx 2–2,5 млн. лет; Fredskild, Røen, 1982; Bennike, 1997) подтверждают данное предположение.

Эту точку зрения подтверждают и результаты исследования митохондриального гена *COI* паразита трехиглой колюшки, *Gyrodactylus arcuatus*: в европейских выборках выявлен 131 гаплотип, а в выборках с западного и восточного побережий Тихого океана – один единственный гаплотип. Авторы исследования (Lumme et al., 2016) полагают, что данный вид паразита является исходно европейским, и это выглядит особенно реалистично, если считать, что *G. arcuatus* попал в Тихий океан из Атлантического вместе со своим хозяином, трехиглой колюшкой.

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 кластера P/CP.

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

Устоявшаяся точка зрения предполагает проникновение трехиглой колюшки из Тихого океана в Европу и Атлантический океан северным путем (Münzing, 1963; Orti et al., 1994; Mäkinen, Merilä, 2008; Fang et al., 2018, 2020). Однако, Берингов пролив впервые открылся около 5,5 млн. лет назад (Hall et al., 2023), в то время как палеонтологические данные свидетельствуют о проникновении трехиглой колюшки в Паратетис как минимум 12,65–13,4 млн. лет назад (Schwarzahns, 2017). Данное противоречие позволяет считать обозначенную выше схему расселения трехиглой колюшки маловероятной.

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

Изменение водоразделов в Палеоевропе. От 15 до 2 млн. лет назад на территории современной Европы происходили геологические изменения, неоднократно приводившие к сдвигам водоразделов бассейнов Роны, Дуная и Рейна (обзоры: Ziegler, Fraefel, 2009; Winterberg, Willett, 2019), что создавало условия для миграции рыб между бассейнами разных морей. Это хорошо объясняет особенности локализации гаплотипов южноевропейской группы ЕС/СЕС (Рис. 3). Данные гаплотипы встречаются на севере современной Европы в бассейне реки Эльбы, и повсеместно распространены на юге в бассейне реки Роны, впадающей в Средиземное море (Mäkinen, Merilä, 2008). Далекое продвижение на юг этой филогенетической группы, вероятно, стало возможным в плейстоцене, в конце одного из ледниковых периодов. Сток рек, текущих с севера и впадающих в Средиземное море усилился, что и позволило трехиглой колюшке выйти из рек в море, мигрировать до острова Корсика, достичь Сицилии и южного побережья Пелопоннеса.

Влияние процесса постепенного исчезновения Паратетиса на формирование современных черноморских линий трехиглой колюшки. Изучение последовательности фрагмента мтДНК между генами *cyt b* и *COI* (см. раздел 3.6.) позволило обнаружить участок мтДНК, подвергшийся конвергентной эволюции внутри гена *COI* у одной из ветвей черноморской линии и американо-тихоокеанской линии. Также была выявлена выраженная дифференциация двух ветвей, составляющих общую черноморскую линию. Вероятно, причиной наблюдаемых генетических 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 родов и видов гидробионтов (обзор: Артамонова и др., 2020), а потому нет ничего удивительного в появлении двух различных филогенетических линий трехиглой колюшки в данном регионе.

Дополнительным результатом анализа полиморфизма участка мтДНК между генами *COI* и *cyt b* стало обнаружение разницы в скорости возникновения нуклеотидных замен в генах мтДНК (Табл. 5), а также выявление неравномерности эволюции одних и тех же генов в разных филогенетических линиях *G. aculeatus*, связанной, видимо, с особенностями действия отбора в разных условиях.

Влияние Манычского пролива на формирование филогенетических линий трехиглой колюшки Черного и Каспийского морей. Общность черноморских и каспийских гаплотипов свидетельствует либо о недавнем вселении в Каспий (где согласно работам Кесслера (1877), Казанчеева (1981) и Зюганова (1991), вид отсутствовал в конце XIX – середине XX века) трехиглой колюшки из Черного моря, либо о существовании в недавнем прошлом единой популяции на территории этих водоемов. В пользу первого говорит отсутствие 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), а также характер современного расселения трехиглой колюшки по Каспию, которое началось с его южной части. Это соответствует гипотезе о новой вспышке численности аборигенной популяции, последовавшей за периодом глубокого спада в конце XIX – середине XX века.

Влияние отступления последнего ледника на распространение трансатлантической линии трехиглой колюшки. Распространение гаплотипов трехиглой колюшки (Рис. 3) демонстрирует разрыв ареала носителей гаплотипов трансатлантической линии ТА/СТА. Данные гаплотипы характерны для многих особей, обитающих в районе Атлантического побережья Северной Америки, Фарерских островов, западного побережья Шотландии; отмечены у рыб бассейна реки Сены. Однако гаплотипы этой группы встречаются также у рыб бассейнов Баренцева и Белого морей. Наблюдаемая картина отражает, судя по всему, характер послеледникового заселения акватории, примыкающей к Кольскому полуострову. Судя по всему, воды Белого и Баренцева морей сразу после отступления ледника были заселены особями трехиглой колюшки, мигрировавшими с побережья Северной Америки. Лишь потом здесь появились рыбы с европейскими гаплотипами линии Е/СЕ, 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

Весьма вероятно инвазивное происхождение популяций трехиглой колюшки в бассейне Днепра, где данный вид отмечали с XIX-го века до

начала XX-го (Чернай, 1852, Grochmalicki, 1920). С середины XX-го века, популяция критически сократила численность либо полностью исчезла (Белінг, 1935; Амброз, 1956). В реках верхнего течения Днепра Тетерев и Случь отмечено присутствие трехиглой колюшки с балтийскими гаплотипами (Рис. 4), что свидетельствует о возможной инвазии вида по системе каналов, соединяющей бассейны Черного и Балтийского морей с 1784-го года. Высказано и предположение о проникновении трехиглой колюшки в бассейн Днепра с рыбопосадочным материалом в 60-х гг. XX века (Жуков и др., 1986; Новицкий и др., 2005; Куцоконь, 2010). В любом случае, расселение вида в бассейне Днепра связано с хозяйственной деятельностью человека. Далее колюшка спустилась в Черное море и начала заходить на нерест в небольшие реки черноморского бассейна. При этом у особей жилых пресноводных популяций, представители которых не контактируют с проходными формами, отмечены исключительно черноморские гаплотипы.

Путь вселения колюшки в Волгу, где представители вида обладают гаплотипами, характерными для северной части Европы, а не Каспийского моря, представляется простым. С конца XIX-го века была введена в эксплуатацию Мариинская водная система, позднее преобразованная в Волго-Балтийский водный путь, объединяющая реки Волгу и Неву через реку Шексну, Белое озеро, реку Ковжу, Мариинский канал, реку Вытегру, Онежское озеро, реку Свирь и сеть приладожских каналов. Трехиглой колюшке достаточно было преодолеть только часть пути – от Онежского озера до Волги.

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 прошла на юг тем же путем и сейчас активно расселяется по Понто-Каспийскому бассейну наряду с аборигенным видом – малой южной колюшкой (*P. platygaster*) (Артамонова и др., 2025).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полиморфизма генов *COI* и *cyt b* *G. aculeatus* позволил проследить пути расселения вида и создать палеогеографическую модель формирования ареала, предполагающую расселение из Тихого океана вглубь Азии по цепочке солоноватоводных и пресных палеоводоемов, существовавших в эпоху олигоцена и соединяющихся в западной части с Паратетисом. Вселившись в Паратетис (что подтверждается находкой отолита в среднемиоценовых отложениях), трехиглая колюшка широко расселилась там. Гаплотип этих рыб стал предковым для всех современных филогенетических линий вида, кроме азиатско-тихоокеанских.

Эндемичные линии бассейнов Черного и Средиземного морей до сих пор обитают вблизи районов своего возникновения. В то же время американско-тихоокеанская и трансатлантическая линии независимо друг от друга отделились от общего предка и вселились в Атлантику, которую в

районе современного Северного моря от Паратетиса отделяла лишь зона мелководных лагун. Эти две линии достигли тихоокеанского и атлантического побережья Северной Америки соответственно 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, эволюционировали независимо. Вероятно, американо-тихоокеанская линия могла пройти через Арктику и мигрировать в Тихий океан во время температурного оптимума среднего плейстоцена (3,264–3,025 млн. лет назад).

Филогенетический анализ позволяет считать линии европейского кластера наиболее эволюционно молодыми. Вероятно, их дивергенция началась в плейстоцене, после разделения бассейнов Северного и Балтийского морей.

В историческое время, после строительства в Европе разветвленной сети каналов, носители европейских гаплотипов начали экспансию на юг и проникли в Понто-Каспийский регион, образовав в Волге новые популяции, а в Черном море – популяции, гибридные с колюшкой аборигенной линии.

Предложенная модель предполагает расселение вида южным путем, где ключевым водоемом являлся Паратетис. В то же время, реконструкции, описывающие расселение вида северным путем, начавшееся, по мнению исследователей, не ранее 1,25 млн. лет назад, имеют ряд несоответствий: наличие двух сильно дивергировавших линий в Тихом океане при отсутствии промежуточных гаплотипов, а также время дивергенции линий, противоречащее наличию древних палеонтологических находок. В рамках представленной в настоящей работе реконструкции данные противоречия снимаются. Так, дивергенция между азиатско-тихоокеанским и евроамериканским кластерами должна была возникнуть за время существования двух крупных изолятов, один из которых продолжал жить в Тихом океане, а другой обитал в Паратетисе. Проникнув из Паратетиса в Атлантику и обогнув Гренландию с севера, трехиглая колюшка вернулась обратно в Тихий океан, где с этого момента вид представлен двумя сильно дивергировавшими линиями, одна из которых генетически близка к европейским.

Продолжительный период существования трехиглой колюшки в Паратетисе согласуется со способностью вида к практически моментальному образованию пресноводных форм: это должно было способствовать успешному существованию вида в водоеме с нестабильными показателями солености.

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 американо-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 американо-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 американо-тихоокеанской линии.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИСЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах:

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. Koulishev, 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. Petrushkiewa, 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: Eco-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. Варахсин, 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.