

ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ И ВИДОВАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ СЕВЕРА ЕВРОПЫ (ОБЗОР МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ)

© 2006 г. А. А. Махров¹, И. Н. Болотов²

¹ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва (1999)
e-mail: makhrov12@mail.ru

² Институт экологических проблем Севера Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск 163000
Поступила в редакцию 18.04.2006 г.

Генетические данные показывают, что заселение пресных вод севера Европы происходило из рефугиумов на восточном побережье Атлантического океана, в южной и восточной частях бассейна Балтики, в Сибири, в Северной Америке, бассейнах Каспийского и Черного морей; возможно, рефугиум был и в Южной Норвегии. Происходило также вселение из моря. Комплексные исследования, включающие анализ морфологических признаков и молекулярных маркеров, позволили уточнить систематическое доложение ряда форм, в том числе из таких "сложных" групп, как арктические голец и ситовые рыбы.

Понятие географии возникло более 70 лет назад [1, 2]. С тех пор не только появились молекулярно-генетические маркеры, но и развились теоретические концепции популяционной генетики. Стало очевидно, что процессы видообразования могут существенно отличаться от процессов, идущих в популяционных системах [3]. Перед исследователями встает задача "разделить популяционную структуру и популяционную историю" ("separating population structure from population history") [4]. Возникло новое направление – филогеография (phylogeography), которое изучает историю формирования популяций и видов [5].

Имеются обзоры по заселению разными видами Европы [6–8] и по филогеографии Арктики [9]. Задача настоящей работы – обобщить результаты молекулярно-генетических исследований, посвященных определению путей заселения пресных вод Европейского Севера, а также видовой принадлежности животных, обитающих в этих водоемах.

Эти исследования имеют значительное теоретическое и практическое значение. Многие обитатели северных водоемов стали объектами аквакультуры, и для развития селекционных программ требуются данные об особенностях их генофонда. Ряд форм находится на грани исчезновения, и для их спасения необходимо точно определить их видовую принадлежность. Необходимо раскрыть причины и дать прогноз инвазий, в том числе инвазий паразитов [10].

Надежной основой для генетических работ служат результаты фаунистических (обзор: [11]) и паразитологических (обзор: [12]) исследований гидробионтов севера Европы. Результаты много-

летних работ систематиков и фаунистов сведены в "Атлас пресноводных рыб России" [13] и много-томный "Определитель пресноводных беспозвоночных России" [14, 15]. Эти сводки послужат для нас основным источником сведений о распространении и систематике гидробионтов, на иные публикации будут даны ссылки в тексте. В то же время далеко не все теоретические и практические вопросы удалось решить традиционными методами.

В ходе работы мы сознательно будем избегать опоры на палеогеографические реконструкции, поскольку эти реконструкции весьма различны: от полного отсутствия материковых оледенений до огромного ледяного "колпака", накрывающего северную часть планеты [16–20]. В то же время не вызывает сомнения наличие в истории севера Европы периодов значительных похолоданий (этот факт доказывается анализом ископаемой пыльцы). Очевидно, в эти периоды пресноводная фауна региона резко обеднялась или полностью исчезала.

Мы не будем также пытаться, исходя из генетических данных, вычислить время дивергенции тех или иных филогенетических линий. Это возможно только в рамках представления о "молекулярных часах", которое, в свою очередь, есть производное "теории нейтральности". Между тем экспериментальные данные не подтверждают "теории нейтральности", и наличия "молекулярных часов" в том числе (обзор: [21]). Очень быстрая перестройка генетической структуры популяций в результате отбора отмечена, в частности, для одного из объектов нашего анализа – атлантического лосося (обзор: [22]).

В работе будут приведены данные по географии, имеющиеся для тех или иных форм гидробионтов. Из-за ограниченности объема статьи изложение этих сведений будет очень схематичным. Данные об использованных молекулярных маркерах сведены в табл. 1. В заключительной части статьи мы проведем синтез этих данных и постараемся локализовать рефугиумы и основные пути расселения пресноводных рыб и беспозвоночных севера Европы.

РЫБЫ

Осетры, род Acipenser

В Европе широко распространен атлантический осетр *Acipenser sturio* Linnaeus, отдельные экземпляры встречались даже в Белом море. В Печоре изредка встречается сибирский осетр *A. baeri* Brandt. Но исследование ДНК из ископаемых костей осетров показало, что от 1200 до 800 лет назад атлантический осетр в бассейне Балтики был замещен другим видом – *A. oxyrinchus* Mitchell, который, как ранее считалось, обитает только в Северной Америке [23].

Атлантический лосось, или семга, Salmo salar Linnaeus

Вид широко распространен в Западной и Северной Европе (включая Британские острова и Исландию), а также на северо-восточном побережье Северной Америки. В большинстве популяций преобладает проходная форма, жилые формы встречаются редко.

По ряду генетических маркеров отмечены различия, в том числе качественные, между популяциями европейского побережья Атлантики и бассейна Балтийского моря – видимо, это результат расселения из разных рефугиумов [24, 28, 33, 34, 39, 41]. Предполагается, что “Атлантический” рефугиум располагался в районе Британских островов [32].

В пределах бассейна Балтики выявлены генетические различия между популяциями северо-западной и юго-восточной его частей, хотя границы этих группировок “размыты” [31, 32, 42]. Северо-западные популяции лосося проявляют большее сходство с популяциями побережья Атлантики и, видимо, произошли от них [31, 33, 36, 42].

Как возможная альтернатива или дополнение предположения гипотеза вселения в Северо-Западную Балтику из северной части бассейна Белого моря [34]. Но такое вселение представляется маловероятным, поскольку в Балтике практически отсутствует аллель гена *ESTD*^{*}, широко распространенный в северной части бассейна Белого моря (см. ниже). Есть этот аллель и в популяции оз. Куйто, находящегося на пути предполагаемо-

го расселения [41]. Редкие находки этого аллеля в Балтике [28, 121] связаны с поселением рыб из Канады в одну из рек Швеции.

Юго-восточные популяции балтийского лосося, видимо, представлены потомками рыб, переживших оледенение в отдельном рефугиуме [31, 34, 36, 39]. Анализ микросателлитов позволяет разделить юго-восточную группу популяций на две, происходящие, возможно, из рефугиумов в южной и восточной частях бассейна Балтики [42]. Эти рефугиумы мы будем называть “Южно-Балтийским” и “Восточным”.

Качественная генетическая дифференциация отмечена между северо-западными и юго-восточными популяциями и в бассейне Северного Ледовитого океана. Как и в Балтике, юго-восточные популяции, видимо, представлены потомками особей из “Восточного” рефугиума [25–27, 35, 38].

О местоположении этого рефугиума высказаны разные точки зрения. Ряд авторов [35] располагает его в гипотетическом “озере Коми”, находившемся в бассейне современной Печоры, поскольку именно в популяциях из этого региона фиксирован гаплотип, “маркирующий” “Восточный” рефугиум. Но приледниковые озера – неподходящее местообитание для атлантического лосося [122].

Кроме того, в настоящее время показано, что гаплотип, “маркирующий” “Восточный” рефугиум, фиксирован и в популяции р. Онеги (южная часть бассейна Белого моря), имевшей несколько тысяч лет назад связь с бассейном Балтики [38]. Поэтому кажется логичным предположить, что лосось вселился в бассейн Белого моря (и далее – в Печору) через водораздел Онежского озера и р. Онеги, из рефугиума в восточной части бассейна Балтики. Это предположение согласуется со всеми имеющимися генетическими данными, аналогичный путь расселения предполагается для ряда других видов.

Например, у кумжи в бассейне Белого моря также выделяются две группы популяций (см. следующий раздел), причем границы распространения двух групп у атлантического лосося и кумжи очень сходны и, видимо, рефугиумы обоих видов находились в одинаковых местах. Между тем кумжа в настоящее время отсутствует в бассейне Печоры (обзор: [123]), и нет никаких оснований полагать, что она жила там в более холодную эпоху.

Северо-западные популяции (Кольский полуостров и прилегающие территории), как и популяции Северо-Западной Балтики, довольно сходны с атлантическими популяциями, и, видимо, произошли от них [30, 35, 38]. В то же время широко распространенный на Кольском полуострове аллель гена *ESTD*^{*} оказался идентичным с аллелем, почти фиксированным в популяциях Северной

Таблица 1. Методы, использованные в исследованиях по географии пресноводных животных севера Европы

Род, вид	Использованные маркеры	Литературная ссылка
<i>Acipenser</i>	Секвенирование Д-петли (мтДНК) и участка, фланкирующего МС Aox-23	[23]
<i>Salmo salar</i>	АЛЛ PCR-RFLP <i>ND-1</i> и <i>16S rRNA</i> (мтДНК) МС, PCR-RFLP генов главного комплекса гистосовместимости АЛЛ, PCR-RFLP <i>ND-1</i> (мтДНК) PCR-RFLP гена, кодирующего гормон роста (GH1) Секвенирование гена, кодирующего гормон роста (GH1) МС, АЛЛ, PCR-RFLP <i>ND-1</i> и <i>16S rRNA</i> (мтДНК) МС	[24–32] [33–35] [36] [37, 38] [39] [40] [41] [42]
<i>Salmo trutta</i>	АЛЛ АЛЛ, секвенирование Д-петли, PCR-RFLP Д-петли, <i>ND-5/6</i> и <i>CO</i> (мтДНК) Секвенирование и PCR-RFLP Д-петли, <i>ND-5/6</i> и <i>CO</i> (мтДНК) Секвенирование rRNA ITS	[43–46] [47, 48] [49] [50]
<i>Salvelinus alpinus</i>	АЛЛ МС Секвенирование Д-петли (мтДНК)	[51–54] [55, 56] [57]
<i>Coregonus albula</i> , <i>C. sardinella</i>	АЛЛ АЛЛ, PCR-RFLP Д-петли и <i>ND-1</i> (мтДНК) Частичное секвенирование <i>ND-3</i> и Д-петли (мтДНК)	[58–64] [65] [66]
<i>Coregonus</i>	Частичное секвенирование Д-петли (мтДНК)	[67]
<i>Coregonus lavaretus</i>	Молекулярная гибридизация ДНК АЛЛ PCR-RFLP мтДНК PCR-RFLP <i>ND-1</i> и <i>ND-5/6</i> (мтДНК), МС Конформационный полиморфизм <i>CO</i> и <i>ND-3</i> (мтДНК) МС	[68] [62, 69–72] [73] [74] [75] [76]
<i>Stenodus leucichthys</i>	АЛЛ, RAPD	[77]
<i>Thymallus</i>	АЛЛ PCR-RFLP мтДНК МС	[78] [79, 80] [81]
<i>Osmerus</i>	АЛЛ	[82]
<i>Osmerus eperlanus</i>	PCR-RFLP мтДНК	[83]
<i>Esox lucius</i>	Секвенирование Д-петли (мтДНК) МС	[84] [85]
<i>Anguilla</i>	АЛЛ АЛЛ, PCR-RFLP мтДНК МС Полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP)	[86] [87] [88] [89]
<i>Leuciscus cephalus</i>	Секвенирование <i>CYtb</i> (мтДНК)	[90]
<i>Cobitis taenia</i>	То же	[91]
<i>Lota lota</i>	То же Частичное секвенирование Д-петли (мтДНК)	[92] [93]
<i>Perca fluviatilis</i>	Секвенирование Д-петли (мтДНК)	[94]

Таблица 1. Окончание

Род, вид	Использованные маркеры	Литературная ссылка
<i>Cottus gobio</i>	АЛП, PCR-RFLP или секвенирование Д-петли (мтДНК) Секвенирование Д-петли (мтДНК)	[95, 96] [97]
<i>Cottus poecilopus</i>	Секвенирование Д-петли, генов <i>CYtb</i> , <i>ATPase6</i> , <i>ATPase8</i> (мтДНК)	[98]
<i>Trigloporus quadricornis</i>	АЛП Секвенирование генов <i>CYtb</i> , <i>ATPase6</i> , <i>ATPase8</i> (мтДНК)	[99, 100] [101]
<i>Gyrardactylus</i>	Секвенирование rRNA ITS и региона V4 гена, кодирующего малую субъединицу рибосомной РНК Секвенирование участков между генами, кодирующими рибосомную РНК Секвенирование <i>COI</i> (мтДНК) Секвенирование rRNA ITS Секвенирование <i>COI</i> (мтДНК) и rRNA ITS	[102] [103, 104] [105, 106] [107] [108]
<i>Mysis</i>	АЛП АЛП, частичное секвенирование <i>COI</i> (мтДНК) АЛП, частичное секвенирование <i>COI</i> , <i>16S</i> , <i>CYtb</i> (мтДНК), ITS1, 18S	[109, 110] [111] [112]
<i>Gammaracanthus</i>	АЛП, частичное секвенирование <i>COI</i> (мтДНК)	[113]
<i>Gammarus lacustris</i>	АЛП	[114]
<i>Pontoporeia</i>	АЛП	[115]
<i>Daphnia</i>	PCR-RFLP мтДНК, RAPD	[116]
<i>Daphnia pulex</i>	АЛП PCR-RFLP <i>ND-4</i> и <i>ND-5</i> (мтДНК)	[117] [118]
<i>Daphnia magna</i>	Частичное секвенирование <i>COI</i> (мтДНК)	[119]
<i>Margaritifera</i>	АЛП, частичное секвенирование <i>COI</i> и <i>16S</i> (мтДНК)	[120]

Примечание. АЛП – аллозимы; МС – микросателлиты; *CYtb* – ген, кодирующий цитохром b; *CO* – ген, кодирующий фермент цитохромоксидаза; *COI* – ген, кодирующий субъединицу I цитохромоксидазы; *ND* – ген, кодирующий фермент NADH-дегидрогеназу; PCR-RFLP – полиморфизм для рестрикционных фрагментов; мтДНК – митохондриальная ДНК; rRNA ITS – внутривенный транскрибируемый спейсер гена, кодирующего рибосомную РНК; RAPD – полимеразная цепная реакция со случайными праймерами.

Америки [28, 29]. На Кольском полуострове и в Северной Норвегии выявлены также гаплотипы мтДНК, типичные для североамериканских популяций [33, 35, 38]. Сопоставление этих данных показывает, что до вселения из Восточной Атлантики или одновременно с ним на Кольский полуостров вселился лосось из Северной Америки [35, 37, 38].

Дополнительным подтверждением этой точки зрения может быть обнаружение в популяциях рек Тена (Тепло) и Печора аллеля гена гормона роста, отличающегося одной мутацией от аллеля, типичного для североамериканских популяций [40]. Отметим, что находка “американского” аллеля в Печоре плохо согласуется с предположением о рефугиуме лосося в этом регионе.

Обширная зона интрогрессивной гибридизации на севере Европы затрудняет диагностику европейской и американской форм лососей и не да-

ет возможности считать их разными видами, как предполагает М. Коттла [124].

Кумжа, *Salmo trutta* Linnaeus

Эта рыба распространена в Европе, Северной Африке и Юго-Западной Азии. Очень пластичный вид, образует ряд экологических форм и подвидов. В Западной и Северной Европе (в том числе на Британских островах и в Исландии) обитает подвид *Salmo trutta trutta*.

Этот подвид имеет качественные генетические отличия от других – является носителем “эндемичной” клады гаплотипов и нескольких специфических аллелей кодирующих белки генов. Но изредка эти аллели встречаются и в южных популяциях кумжи – видимо, это результат расселения. В популяции шведского оз. Vinnarsjöarna выявлен аллель локуса *EST-2**, возможно идентичный

широко распространенному в популяциях бассейна Каспия [48]. Но есть данные об интродукции в это озеро кумжи неизвестного происхождения [125]. Возможно, это кумжа из Польши, которая выращивалась в Швеции и для которой характерен тот же редкий аллель локуса *LDH-1**, который выявлен в оз. *Bunnarsjoarna* [126].

В популяциях Польши как раз выявлены генотипы, характерные для южных популяций кумжи [50]. Не ясно, как они появились в этом регионе. Некоторыми авторами [44] предполагалось недавнее расселение кумжи с юга на север Европы. Но на реконструируемых путях расселения популяции с "южными" генотипами не обнаружены [127]. Мы считаем, что в южной части бассейна Балтики располагался рефугиум кумжи. Наличие рефугиума в этом регионе предполагается для атлантического лосося (см. выше) и ряда других видов (см. ниже).

Анализ генетического разнообразия кумжи позволил высказать предположение о заселении севера Европы еще по крайней мере из двух рефугиумов [43, 48, 49]. Местоположение их не совсем ясно. На основе анализа распространения аллелей изолюсов *LAAT-1,2** предполагается локализация рефугиумов на побережье Атлантического океана и в восточной части бассейна Балтики. Из последнего рефугиума происходило заселение южной части бассейна Белого моря, из "Атлантического" рефугиума – Норвегии, Кольского полуострова, западной части бассейна Балтики [45, 46].

Арктические гольцы, род *Salvelinus*

Арктический голец, *Salvelinus alpinus* (Linnaeus), встречается по всему побережью Северного Ледовитого океана, в реках и озерах, на нагул может выходить в море. Целый ряд форм песяного систематического положения обитает в более южных регионах. В частности, в крупных озерах Фенноскандии встречается палия, *S. lepechini* (Gmelin).

На основе изучения экологии и генетики в Северной Европе выделялось три вида гольцов: *S. alpinus*, *S. stagnalis* и *S. salvelinus* [51]. Но более тщательное исследование показало, что качественные генетические различия между этими формами отсутствуют и их нельзя считать разными видами [52].

В оз. Thingvallavatn в Исландии обитает несколько форм арктического гольца (*Salvelinus*), различающихся экологически, морфологически и в небольшой степени генетически [53]. Исследователи, описавшие эти формы, не считают возможным выделить их в отдельные виды, но это сделано автором сводки [124]. Выделение исландских видов обосновывается им фактически толь-

ко тем, что он не может сравнить их с другими многочисленными формами гольцов.

Анализ генетического разнообразия арктического гольца на всем ареале позволил предположить, что Исландия заселялась им как из Европы, так и из Северной Америки [54]. Гаплотипы, принадлежащие к одной кладе с распространенными в Сибири, фиксированы в популяциях Шпицбергена и оз. *Kuolimo* (бассейн оз. Сайма), хотя остальную территорию Европы населяет генетически отличающийся голец [57].

Разнообразие микросателлитных локусов изучено у арктического гольца Северо-Западной Европы [56], Скандинавии и Финляндии [55] и Карелии (данные лаборатории популяционной генетики ИОГен РАН и СевНИРХ ПетрГУ). С помощью микросателлитов можно различать некоторые популяции, но уровень дифференциации между регионами низкий.

Ряпушки, род *Coregonus*

Выделяют европейскую *Coregonus albula* (Linnaeus) и сибирскую *C. sardinella* Valenciennes ряпушек. Европейская ряпушка обитает в озерах бассейнов Северного, Балтийского, Белого и Баренцева морей и в верховьях Волги. Сибирская ряпушка имеет проходные, и озерные формы. Она широко распространена в Северной Америке и Сибири, на запад ареал простирается до Белого моря. В бассейне Печоры перекрываются ареалы обеих форм.

В то же время есть и иные представления о систематике и распространении ряпушек. Так, ряпушку Водлозера (бассейн Онежского озера) рассматривали как подвид европейской ряпушки [128], ряпушку оз. Белого в верховьях Волги – как подвид сибирской ряпушки [129]. В.В. Покровский [130] относит ряпушек обоих этих озер к виду *C. sardinella*. Генетический анализ подтверждает перекрывание ареалов и гибридизацию двух видов ряпушек в бассейне Печоры [61, 62], а также свидетельствует о гибридном происхождении ряпушек оз. Белого [63, 64] и Водлозера [65].

Недавно в популяции ряпушки из бассейна Эльбы наряду с гаплотипами, типичными для европейской ряпушки, обнаружены варианты мтДНК, отличающиеся от гаплотипов обоих видов ряпушек [66]. Это могут быть древние гаплотипы, сохранившиеся в популяциях европейской ряпушки со времен, предшествующих дивергенции двух видов, или след проникновения сибирской ряпушки в бассейн Северного моря.

Предполагалось, что крупные формы ряпушки из Онежского и Ладожского озер также относятся к сибирской ряпушке [131]. В одной из работ крупную ряпушку Ладожского озера даже рассматривают как эндемичный вид [132]. Но ге-

петические данные не подтвердили эти предположения: аллели, характерных для сибирской ряпушки, в популяциях обоих озер не обнаружено, крупная и мелкая форма в каждом из озер очень близки генетически [59, 60].

У одной особи крупной формы ряпушки Ладожского озера выявлен гаплотип, отличающийся от типичного для ряпушки, но сходный с гаплотипами, характерными для омуля *C. autumnalis* (Pallas) и близких ему североамериканских форм [67]; эта рыба была поймана в одном из польских озер, куда ряпушка была интродуцирована. Но для подтверждения этого интересного факта необходимо исследование большего числа особей и из исходной популяции.

Как отдельный вид *C. trybomi* была описана весенне-нерестующая ряпушка из озер Фенноскандии [131]. Но генетические данные свидетельствуют о независимом формировании популяций с весенним нерестом в разных частях ареала европейской ряпушки [58, 66], поэтому выделение таких популяций в отдельный вид не обосновано.

Обыкновенный сиг, *Coregonus lavaretus* (Linnaeus)

Сиг широко распространен в российской части бассейна Северного Ледовитого океана, встречается в бассейнах Балтийского и Северного морей, близкая форма обитает в Северной Америке. Образует множество экологических форм и подвидов. Некоторые авторы выделяют эндемичные виды, в том числе в Северной Европе [124, 133]. Кроме того, высказывалось предположение, что в Фенноскандии встречаются характерные для Сибири и северо-востока Европы виды сегов — пелядь *C. peled* (Gmelin) [134] и муксун *C. muksun* (Pallas) [135].

Первоначально генетикам не удавалось четко различать внутривидовые формы сига и близкие виды [68]. Но в последние годы найдены генетические маркеры, хорошо различающие большинство сибирских видов сеговых, и сего Фенноскандии изучены с применением этих маркеров. Никаких следов присутствия *C. peled* в этом регионе не выявлено, за исключением водоемов, куда она вселялась искусственно [69, 70].

Между сибирскими популяциями *C. lavaretus* и *C. muksun* не удалось выявить качественных генетических отличий [136, 137], поэтому возникает сомнение в существовании вида *C. muksun* даже в Сибири. Не выявлено и каких-либо существенных генетических различий между *C. lavaretus* и эндемичными "видами" сегов: *C. oxyrinchus* из бассейна Северного моря [74], *C. baerii* и *C. ludoga* из бассейна Ладожского озера [71].

В то же время сиг севера Европы отличается высоким внутривидовым разнообразием. Первоначально в популяциях этого региона было выяв-

лено две группы гаплотипов. Одна встречается в Юго-Западной Скандинавии и бассейне Балтики (сходные гаплотипы широко распространены в Альпах). Другая широко распространена в Европе и в Сибири [73].

Последующее исследование выявило три клады гаплотипов. Кроме "южноевропейских" и "североевропейских", выделены гаплотипы, типичные для сибирских популяций (в бассейне Северной Двины, очень редко — в Южной Норвегии и в бассейне Балтики) [75]. Авторы предполагают, что "североевропейские" гаплотипы происходят из рефугиума в районе современной Печоры. Но такому предположению, с нашей точки зрения, противоречит ограниченное распространение в бассейне Балтики "сибирского" гаплотипа.

Аллозимные данные также указывают на ограниченный обмен генами между популяциями сегов бассейна Белого и Баренцева морей (где встречается "эндемичный" аллель гена *IDDH-1.2**) и бассейна Балтики [71, 72].

Мы разделяем точку зрения Д.С. Сендека [71] о существовании рефугиума сегов в бассейне Балтики, поскольку известны аллели, специфичные для этого региона. Чем объясняется специфика генетического состава беломорско-баренцевоморских популяций сегов, пока не ясно. Возможно, в этом районе существовал рефугиум или имело место вселение из Северной Скандинавии.

Недавно проведено комплексное исследование морфологических и генетических особенностей четырех форм сига, обитающих в одном из озер Норвегии [76]. Авторы приходят к выводу, что в данном случае имеет место симпатрическое формообразование. Видимо, этот вывод применим и к другим североевропейским озерам, где имеется несколько форм сегов.

Нельма, *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt)

Крупная рыба. Обычно мигрирует на нагул в море. На побережье Северного Ледовитого океана, от Белого моря до американских рек Юкона и Маккензи, обитает подвид *Stenodus leucichthys nelma*, в бассейне Каспийского моря — подвид *S. l. leucichthys*. Сравнение генетических характеристик показало достаточно существенную дифференциацию между подвидами, хотя качественные различия между ними не выявлены [77].

Хариусы, род *Thymallus*

Хариусы — пресноводные рыбы. Европейский хариус, *Thymallus thymallus* (Linnaeus), широко распространен в Европе, вплоть до Урала. Сибирский хариус, *T. arcticus* (Pallas), обитает в Сибири и Северной Америке, но встречается и в бассейне Печоры. В одном из притоков этой реки вылов-

лесты особи с промежуточными морфологическими признаками – видимо, гибриды [138].

С помощью генетических методов подтверждено наличие гибридизации двух видов хариусов в бассейне Печоры [78]. Гаплотип мтДНК, видимо характерный для сибирского хариуса, обнаружен на значительном удалении на запад – в одной из популяций хариуса бассейна Северной Двины [79].

По изученным генетическим маркерам популяции европейского хариуса Северной Европы делятся на две группы – к западу и востоку от Балтийского моря, хотя в некоторых популяциях Норвегии есть гаплотипы, характерные для “восточной” группы. Граница двух групп прослеживается и на южном побережье Балтики [79–81].

Корюшки, род *Osmerus*

Имеют проходные и пресноводные формы. Распространение европейской корюшки, *Osmerus eperlanus* (Linnaeus), очень сходно с европейской ряпушкой. Азиатская корюшка, *O. mordax* (Mitchill), распространена на побережье Северной Азии, на западе доходит до бассейна Белого моря.

В работе Д.С. Сеидека с соавт. [82] показано, что два вида корюшек полностью различаются аллельным составом ряда локусов, что подтверждает видовой статус этих форм. Было подтверждено, что мелкая форма ряпушки из Двинского залива Белого моря относится к виду *O. mordax*.

Не удалось определить происхождение корюшки Сямозера, которое находится в бассейне Онежского озера [83]. Это вполне объяснимо, поскольку авторы собрали выборки только в двух из множества популяций, которые могли дать начало вселенцам.

Обыкновенная щука, *Esox lucius* Linnaeus

Эта рыба широко распространена в Северной Евразии и Северной Америке. Щука отличается очень низким уровнем межпопуляционной генетической дифференциации. Предполагается, что широкое расселение вида произошло относительно недавно, место его возникновения неизвестно [84, 85].

Угри, род *Anguilla*

В водах Атлантического океана (Саргассово море) перестятся два вида угря. Молодь *Anguilla anguilla* (Linnaeus) заходит в реки практически всего побережья Европы, молодь *A. rostrata* Le Sueur – в реки Северной Америки. Известен только один морфологический признак, разделяющий виды, – число позвонков. В результате анализа данных по числу позвонков высказано пред-

положение о миграции *A. rostrata* и гибридов двух видов на север Европы [139].

Два вида угрей четко разделяются с помощью ряда генетических маркеров (обзор: [140]). Генетические данные подтверждают предположение о регулярной миграции в Исландию гибридов американского и европейского угря [86–89].

Головань, *Leuciscus cephalus* (Linnaeus)

Пресноводная рыба, широко распространена в Европе (кроме самых северных регионов) и прилегающих частях Азии. Выделяется ряд подвидов. В Европе выявлено четыре группы популяций, в которых близки к фиксации разные гаплотипы. Но в бассейне Балтики найден только один гаплотип – тот же, что и в северных частях бассейнов Черного моря и Каспия. Таким образом, заселение северной Европы, видимо, шло из одного – Понто-Каспийского рефугиума [90].

Обыкновенная щиповка, *Cobitis taenia* (Linnaeus)

Обитает в пресных водоемах бассейнов Балтийского, Северного, Средиземного, Черного и Каспийского морей. Возможно, встречается и в Сибири. Ряд видов выделяют в Южной Европе [124]. В Южной Европе выявлено несколько клад гаплотипов мтДНК. В бассейне Балтики распространены гаплотипы только одной клады – той, что встречается в бассейнах Черного и Каспийского морей. Таким образом, и щиповка вселялась в Северную Европу из Понто-Каспийского рефугиума [91].

Налим, *Lota lota* (Linnaeus)

Широко распространен в пресных водах севера Евразии и Северной Америки. В Европе выделяется три группы популяций, качественно различающиеся по составу гаплотипов. Одна группа распространена в бассейне Балтики и Центральной Европе, другая – в Западной Европе и Дании, третья – на северо-западе Феноскандии. Гаплотип, характерный для этой группы, встречен также в популяции Онежского озера [92, 93].

Речной окунь, *Perca fluviatilis* Linnaeus

Пресноводный вид, широко распространен в Северной Евразии. В Северной Европе выявлены три клады гаплотипов. Одна из них распространена только в этом регионе (фиксирована в нескольких популяциях Норвегии), другая также встречается в Западной Европе, третья – в бассейне Черного моря и Сибири [94].

*Обыкновенный подкаменщик,
Cottus gobio Linnaeus*

Эта рыба широко распространена в Европе (кроме севера Фенноскандии). Иногда выделяют подвид русский подкаменщик *Cottus g. koshewnikowi* Gruzdev (некоторые авторы [133] рассматривают его как самостоятельный вид). Близкий вид *C. sibiricus* Kessler встречается в Сибири.

Выявлены качественные различия по двум генетическим маркерам популяций из западной, юго-восточной и восточной частей бассейна Балтики [95, 96]. Предполагается, что они произошли из трех разных рефугиумов. "Западные" популяции, видимо, расселились из Центральной Европы [97]. "Восточные" популяции соответствуют форме "*koshewnikowi*". В зоне контакта "западной" и "восточной" форм отмечена значительная интрогрессивная гибридизация [96].

*Пестроногий подкаменщик,
Cottus poecilopus Heckel*

Распространен в бассейне Балтики, верховьях р. Оланга (бассейн Белого моря) и в Сибири. Отмечены значительные различия северо-европейских и карпатских популяций. На севере Европы выделяется группа популяций северной Фенноскандии и группа популяций Южной Швеции и Дании [98].

*Четырехрогий бычок, рогатка,
Trigloporus quadricornis (Linnaeus)*

Обитает в прибрежной зоне северных морей, в ряде озер Фенноскандии известны пресноводные формы. Систематический статус этих форм неясен. Отмечено значительное сходство в генетической структуре морских популяций Балтики и озерных популяций Фенноскандии [99–101].

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Гиродактилисы, род Gyrodactylus

Паразитические черви, паружьи паразиты ряда видов рыб. Известно много видов этого рода. В последние годы внимание исследователей привлечено к *Gyrodactylus salaris* Malmberg, основным хозяином которого является атлантический лосось. Этот паразит ранее обитал только в бассейне Балтийского моря. Но в 1975 г. он впервые обнаружен в Норвегии, где быстро распространился и нанес огромный ущерб популяциям атлантического лосося [141]. В 1992 г. он обнаружен в р. Кереть (западный берег Белого моря) [142], а в 2002 г. – в другой реке этого региона, Писте [143]. Распространение паразита происходит с инфицированной искусственно выращенной молодью.

Ряд молекулярно-генетических работ был посвящен диагностике видов рода *Gyrodactylus* [102–105, 107, 108], особое внимание было уделено поиску маркеров для различения *G. salaris* и очень сходного морфологически *G. thymalli* – паразита хариуса. Эти виды хорошо определяются при использовании некоторых последовательностей, расположенных между генами, кодирующими рибосомную РНК [103, 104].

Изучалось также внутривидовое генетическое разнообразие. Видимо, *G. salaris* вселялся в Норвегию неоднократно [105]. В Фенноскандии выявлено четыре генетические группы *G. thymalli*: две – в Скандинавии (вселились, видимо, с побережья Атлантики и южной части бассейна Балтики), одна – в бассейне Белого моря и одна – в восточной части бассейна Балтики [108]. Последняя группа выявлена также в оз. Кітка в верховьях беломорской реки Ковда (несколько тысяч лет назад это озеро находилось в бассейне Балтики) [106, 108].

Мидии, род Mysis

Небольшие рачки, по форме напоминающие креветок. В озерах севера Евразии и Америки широко распространен вид *Mysis relicta*. Шесть видов рода обитают в северных морях. Несколько близких форм обитают в бассейнах Черного и Каспийского морей.

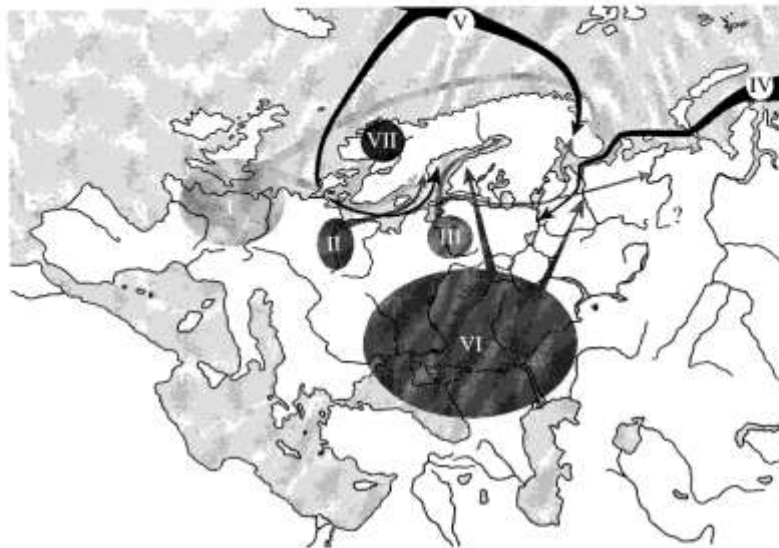
Каспийские виды значительно дивергировали генетически от морских и пресноводных северо-европейских "родственников" [109, 112]. Вид *M. relicta* представлен четырьмя различными формами, имеющими качественные генетические отличия. В Северной Европе встречаются три формы: одна – широко распространена, другая форма обитает только в бассейне Северного Ледовитого океана и одна форма распространена в основном в бассейне Балтики [110, 111]. Предполагается, что в бассейне Балтики пережили оледенение две формы, и одна из них также выжила в рефугиуме в районе Британских островов [110]. Выявлены различия между формами и по морфологическим признакам, и недавно они были описаны как разные виды [111].

Гаммаракант, род Gammaracanthus

В озерах севера Евразии обитает рачок *Gammaracanthus lacustris* Sars. Генетические исследования показали, что каспийский вид *G. caspius* более сходен с *G. aestuariorum* из Белого моря, чем с *G. lacustris* Фенноскандии [113].

Гаммарус, Gammarus lacustris Sars

Этот рачок обитает на севере Европы и в Сибири. Популяции Фенноскандии при помощи генетического анализа были разделены на две ос-



Рефугиумы и пути расселения пресноводных животных севера Европы (схематично). I — "Атлантический", II — "Южно-Балтийский", III — "Восточный", IV — "Сибирский", V — "Американский", VI — "Повно-Каспийский", VII — "Норвежский", ? — район "озера Коми" (современная Печора).

новные группы, имеющие в том числе и качественные отличия. Одна группа распространена на северо-востоке региона, генетически сходна с выборкой из Сибири и, видимо, представлена переселенцами из этого региона. Другая группа подразделяется на две, отличающиеся наличием или отсутствием уникальных аллелей. Группа, которая встречается на побережье Норвегии, сформировалась, видимо, из переселенцев с юго-запада или пережила оледенение на осушенном норвежском шельфе [114].

Понтопорея, род *Pontoporeia*

Небольшие рачки. В пресных водах встречается один вид *Pontoporeia affinis* Lindstrom, распространенный в озерах севера Европы и эстуариях рек, впадающих в Северный Ледовитый океан. Генетические исследования выявили высокий уровень дивергенции пресноводного *P. affinis* Финноскандии и морского *P. femorata* Балтийского моря [115].

Дафнии, род *Daphnia*

Дафнии — мелкие пресноводные планктонные рачки, широко распространены. Расселение осуществляется за счет покоящихся яиц, способных переносить высыхание и заморозание. Молекулярные маркеры позволили выявить значительный

уровень межвидовой гибридизации, в том числе в Северной Европе [116].

Генетические исследования показали, что в состав вида *Daphnia pulex* входят несколько сильно дивергировавших групп. Минимум две группы широко распространены в Северной Америке, но заселили также Гренландию, Исландию, Шпицберген и достигли севера континентальной Европы. Еще одна группа достигла севера Европы, расселяясь из Сибири [118]. Отмечена значительная гибридизация между разными группами [117].

У другого вида, *Daphnia magna*, не удалось выявить криптических видов и путей расселения [119].

Жемчужницы, род *Margaritifera*

На северо-востоке Северной Америки и северо-западе Европы распространен моллюск европейская жемчужница, *Margaritifera margaritifera* (L.). В Южной Европе и Северной Америке обитает ряд эндемичных видов этого рода [144]. В недавно изданном "Определителе" [15] два эндемичных вида этого рода, *M. elongata* (Lamarck) и *M. borealis* (Westerlund), указаны для севера Европы (точные места находок не обозначены).

Популяции жемчужницы Кольского полуострова оказались генетически сходными с некоторыми популяциями Ирландии и Северной Америки [120].

Таблица 2. Реконструкция видового состава рефугиумов (I–VII)

Род, вид	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Acipenser</i>					+		
<i>Salmo salar</i>	+	?	+		+		
<i>Salmo trutta</i>	+	?	+			?	?
<i>Salvelinus alpinus</i>				+	?		
<i>Coregonus sardinella</i>				+			
<i>Coregonus lavaretus</i>	+		+	+			
<i>Thymallus</i>	+	+	+	+			
<i>Osmerus</i>				+			
<i>Leuciscus cephalus</i>						+	
<i>Cobitis taenia</i>						+	
<i>Lota lota</i>	+	+					?
<i>Perca fluviatilis</i>	+					+	?
<i>Cottus gobio</i>	+	+	+				
<i>Cottus poecilopus</i>	+		+				
<i>Gyroneurichthys thymalli</i>	+	+	+	?			
<i>Mysis</i>	+		?	?			
<i>Gammarus lacustris</i>	+			+			?
<i>Daphnia</i>				+	+		
<i>Margaritifera</i>	+				?		

Примечание. Обозначения рефугиумов см. в подписи к рисунку.

Dreissena, Dreissena polymorpha Pallas

Исходный ареал этого моллюска включает бассейны Черного и Каспийского морей. В XIX и XX столетиях он активно расселялся по Европе, достиг Южной Финляндии и вселился в бассейн Северной Двины. Судя по распространению гаплотипов мтДНК, моллюск попал на север Европы двумя путями: непосредственно из бассейна Каспия и из Западной Европы (И.С. Сергеева, В.С. Артамонова, личное сообщение).

НЕКОТОРЫЕ ВЫВОДЫ

Генетические данные показывают, что заселение пресных вод севера Европы происходило из рефугиумов на восточном побережье Атлантического океана, в южной и восточной частях бассейна Балтики, в Сибири, в Северной Америке, бассейнах Каспийского и Черного морей; возможно, рефугиум был и в Южной Норвегии (рисунок, табл. 2). Четырехрогий бычок, видимо, вселился в озера Финляндии из моря.

Расселение шло в том числе и через водоразделы. Так, из бассейна Волги в бассейн Белого моря вселилась дрейссена. Сюда в бассейн Балтики попали щиповка, голавль, окунь, в бассейн Волги из Балтики вселились корюшка и ряпушка. Из бассейна Балтики в бассейн Белого моря проникли

атлантический лосось, кумжа, гиродактилис, сиг; навстречу им двигались налим, арктический голец, сибирская ряпушка, сиг, гаммарус.

Наблюдается хорошее соответствие реконструированных путей расселения экологическим особенностям видов. Из бассейнов южных морей расселяются теплолюбивые формы, из бассейна Балтики – бореальные, из бассейна Северного Ледовитого океана – холодолюбивые формы, объединенные нами [145] в арктический солоноватоводный фаунистический комплекс.

Следует отметить, что, как правило, результаты генетических исследований хорошо согласуются с данными, полученными в ходе фаунистических и морфологических работ. Комплексные исследования, включающие анализ морфологических признаков и молекулярных маркеров, позволили уточнить систематическое положение ряда форм, в частности арктических голец, сига, мизид. Показан значительный уровень межвидовой гибридизации у угрей, ряпушек, хариусов, дафний.

Авторы благодарны Ю.П. Алтухову, В.С. Артамоновой, Г.Н. Доровских, Ю.П. Зелинскому, Е.П. Иешко, С.П. Китаеву, Л.А. Кудерскому, В.Г. Мартынову, В.К. Митеневу, И.Г. Мурза, А.М. Насеке, А.Г. Осинину, В.Я. Первоуванскому, Ю.С. Репетникову, О. Скооле (O. Skaala),

Д.С. Сендеку, С.Ф. Титову, О.Л. Христофорову, В.А. Широкову, Б.С. Шульману, И.Л. Щурову и Э. Веспору (E. Verspoor) за творческое обсуждение затрагиваемых в работе вопросов.

Финансовую поддержку оказывали РФФИ (проекты № 05-04-49232, 05-04-97508), Программа поддержки ведущих научных школ (НШ-8596.2006.4), Программа "Происхождение и эволюция биосферы", Программа фундаментальных исследований РАН "Биоразнообразие и динамика генофондов" (подпрограмма "Динамика генофондов") и Программа "Биологические ресурсы России".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Серебровский А.С. Геногеография кур Армении // Избр. труды по генетике и селекции кур. М.: Наука, 1976. С. 316–329.
2. Адамухов Ю.П. Вклад А.С. Серебровского в генетику популяций // Генетика, 1992. Т. 28, № 1, С. 8–19.
3. Адамухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ "Академкнига", 2003. 431 с.
4. Templeton A.R., Routman E., Phillips C.A. Separating population structure from population history: A cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum* // Genetics, 1995. V. 140, P. 767–782.
5. Avise J.C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Second Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publ., 2004. 684 p.
6. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cosson J.-F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Mol. Ecol. 1998. V. 7, P. 453–464.
7. Hewitt G.W. Post-glacial re-colonization of European biota // Biol. J. Linn. Soc. 1999. V. 68, P. 87–112.
8. Pamilo P., Savolainen O. Post-glacial colonization, drift, local selection and conservation value of populations: a northern perspective // Hereditas, 1999. V. 130, P. 229–238.
9. Weider L.J., Hobaek A. Phylogeography and arctic biodiversity: a review // Ann. Zool. Fennici, 2000. V. 37, P. 217–231.
10. Slynko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive Aquatic Species of Europe / Eds Leppakoski E., Gollasch S., Olenin S. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 399–411.
11. Кудерский Л.А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 258. С. 102–121.
12. Муменева В.К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография): Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2000. 46 с.
13. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х т. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.
14. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 628 с.
15. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертении. СПб.: Наука, 2004. 526 с.
16. Чувардинский В.Г. О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации. Апатиты, 1998. 302 с.
17. Benn D.J., Evans D.J.A. Glaciers and glaciation. London; New York; Sydney; Auckland: Arnold, 1998. 734 p.
18. Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир, 1999. 120 с.
19. Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковые и голоценов восточной Финляндии (палеорастиельность и палеогеография). Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2000. 242 с.
20. Quaternary Glaciations – Extents and Chronology. V. 1. Europe / Eds Ehlers J., Gibbard P. Amsterdam: Elsevier, 2004.
21. Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика, 2006. Т. 42, № 3, С. 310–324. (Артамонова В.С., Махров А.А. Uncontrolled genetic processes in artificial populations: Proving the leading role of selection in evolution // Rus. J. Genetics, 2006. V. 42, № 3, P. 234–246.)
22. Артамонова В.С. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). Признаки кариотипа и аллозимы // Генетика, 2007 (в печати).
23. Ludwig A., Debus L., Lieckfeldt D. et al. When the American sea sturgeon swam east // Nature, 2002. V. 419, P. 447–448.
24. Stahl G. Genetic population structure of Atlantic salmon // Population Genetics and Fishery Management / Eds Ryman N., Utter F. Seattle; London: Univ. Washington Press, 1987. P. 121–140.
25. Семенова С.К. Генетическая дифференциация популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-западной части СССР: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен АН СССР, 1988. 107 с.
26. Семенова С.К., Сазышко В.И. Генетическая дифференциация популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-западной части СССР // Докл. АН СССР, 1988. Т. 300, № 5, С. 1239–1243.
27. Kazakov R.V., Titov S.P. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on U.S.S.R. territory, as evidence for colonization routes // J. Fish Biology, 1991. V. 39, P. 1–6.
28. Bourke E.A., Coughlan J., Jonsson H. et al. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: Diversity that could be compromised by introductions of reared fish // ICES J. Mar. Sci. 1997. V. 54, P. 974–985.

29. Махров А.А., Скобли О., Алтухов Ю.П., Сайндерс Р.Л. Аллюминий докус *ESTD** как маркер генетической дифференциации популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Европы и Северной Америки // Докл. РАН. 1998. Т. 360. № 6. С. 850–852.
30. Skaala O., Makhrov A.A., Karlsten T. et al. Genetic comparison of salmon from the White Sea and north-western Atlantic Ocean // J. Fish Biology. 1998. V. 53. P. 569–580.
31. Koljonen M.-L., Jansson H., Paaver T. et al. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea with management implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1766–1780.
32. Makhrov A.A., Salmenkova E.A., Altukhov Yu.P. Localization of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) glacial refuge by means of allozyme markers // Atlantic Salmon: Biology, Conservation and Restoration. Petrozavodsk: Inst. Biology KRC RAS, 2003. P. 84–87.
33. Verspoor E., McCarthy E.M., Knox D. et al. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16S rRNA region of the mtDNA // Biol. J. Linn. Soc. 1999. V. 68. P. 129–146.
34. Nilsson J., Gross R., Asplund T. et al. Matrilinial phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // Mol. Ecol. 2001. V. 10. № 1. P. 89–102.
35. Asplund T., Veselov A., Primmer C.R. et al. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // Ann. Zool. Fenn. 2004. V. 41. P. 465–475.
36. Langefors A.H. Adaptive and neutral genetic variation and colonization history of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Envir. Biol. Fishes. 2005. V. 74. P. 297–308.
37. Махров А.А., Верспур Э., Артамонова В.С., О'Салливан М. Поток генов из североамериканских в североамериканские популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Биоразнообразие Европейского Севера: Тез. докл. Межд. конф. (3–7 сентября 2001 г.). Петрозаводск, 2001. С. 109.
38. Makhrov A.A., Verspoor E., Aramonova V.S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 68–79.
39. Gross R., Nilsson J., Kohlmann K. et al. Distribution of growth hormone 1 gene haplotypes among Atlantic salmon, *Salmo salar* L. populations in Europe // Atlantic Salmon: Biology, Conservation and Restoration. Petrozavodsk: Inst. Biology KRC RAS, 2003. P. 32–37.
40. Ryynanen H.J., Primmer C.R. Distribution of genetic variation in the growth hormone 1 gene in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations from Europe and North America // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 3857–3869.
41. Tomer A., Tio S., Veselov A. et al. Phylogeography of anadromous and non-anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) from northern Europe // Ann. Zool. Fenn. 2005. V. 42. P. 1–22.
42. Saita M., Koljonen M.-L., Gross R. et al. Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 62. P. 1887–1904.
43. Hamilton K.E., Ferguson A., Taggart J.B. et al. Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L.: Ldh-5 as a phylogeographic marker locus // J. Fish Biology. 1989. V. 35. № 5. P. 651–664.
44. Garcia-Marin J.-L., Utter F.M., Pla C. Postglacial colonization of brown trout in Europe based on distribution of allozyme variants // Heredity. 1999. V. 82. P. 46–56.
45. Махров А.А., Исако Е.П. Генетическая дифференциация и последователное расселение кумжи (*Salmo trutta* L.) бассейна Белого моря // Биогеография Карелии: Труды Карельского НЦ РАН. Серия Б. 2001. Вып. 2. С. 175–178.
46. Makhrov A.A., Skaala O., Altukhov Yu.P. Alleles of *sAAT-1.2** isoloci in brown trout: Potential diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // J. Fish Biology. 2002. V. 61. P. 842–846.
47. Bernatchez L., Osinov A. Genetic diversity of trout (genus *Salmo*) from its most eastern native range based on mitochondrial DNA and nuclear gene variation // Mol. Ecol. 1995. V. 4. P. 285–297.
48. Осинев А.Г., Бернатец Л. "Атлантическая" и "дунайская" филогенетические группы кумжи *Salmo trutta* complex: генетическая диверсификация, эволюция, охрана // Вопр. икhtiологии. 1996. Т. 36. № 6. С. 762–786.
49. Bernatchez L. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from combined phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA // Evolution. 2001. V. 55. № 2. P. 351–379.
50. Presa P., Pardo B.G., Martinez P., Bernatchez L. Phylogeographic congruence between mtDNA and rDNA ITS markers in brown trout // Mol. Biol. Evol. 2002. V. 19. № 12. P. 2161–2175.
51. Nyman L., Hammar J., Gydemo R. The systematics and biology of landlocked populations of arctic char from Northern Europe // Report Inst. Freshwater Res. 1981. № 59. P. 128–141.
52. Hindar K., Ryman N., Stahl G. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Biol. J. Linn. Soc. 1986. V. 27. P. 269–285.
53. Sandlund O.J., Gunnarsson K., Jonasson P.M. et al. The arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn // Oikos. 1992. V. 64. P. 305–351.
54. Осинев А.Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* – *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. икhtiологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 167–183.
55. Primmer C.R., Aho T., Piironen J. et al. Microsatellite analysis of hatchery stocks and natural populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from the Nordic re-

- ginn: implications for conservation // *Hereditas*. 1999. V. 130. P. 277–289.
56. Wilson A.J., Gislason D., Skúlason S. et al. Population structure of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13. P. 1129–1142.
 57. Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Evolution*. 2001. V. 55. № 3. P. 573–586.
 58. Vuorinen J., Hünberg M.K.-J., Lankinen P. Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (Salmonidae) populations in Finland // *Hereditas*. 1981. V. 94. P. 113–121.
 59. Перельман А.А. Генетическая дифференциация популяций европейской ряпушки *Coregonus albula* L. трех больших озер северо-запада СССР // *Генетика в аквакультуре*. Л., 1989. С. 113–124.
 60. Perelygin A.A. Genetic variability of proteins in the populations of vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) // *Nordic J. Freshw. Res.* 1992. V. 67. P. 99.
 61. Сендек Д.С. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. 1998. Вып. 323. С. 191–198.
 62. Sendek D.S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 2002. V. 57. P. 35–55.
 63. Махров А.А., Политов Д.В., Коновалов А.Ф. и др. Гибридная популяция европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек в верховьях Волги // *Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Межд. конф. (Сыктывкар, 11–15 февраля 2003 г.)*. Сыктывкар, 2003. С. 56–57.
 64. Konovalov A.F., Politov D.V., Gordon N.Yu. et al. Genetic and morphological study of *Coregonus* species from lakes in the Vologda region of north European Russia // *Coregonid. Intern. Symp. on the Biology and Management of Coregonid Fishes*. Rovaniemi, Finland, 2002. P. 25.
 65. Боровикова Е.А., Балдина С.Н., Гордон Н.Ю. и др. Генетическое разнообразие, особенности морфологии и происхождение ряпушки Водлозера // *Водозерские чтения*. Петрозаводск, 2006. С. 69–74.
 66. Schulz M., Freyhof J., Saint-Laurent R. et al. Evidence for independent origin of two spring-spawning ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) in Germany // *J. Fish Biology*. 2006. V. 68. Suppl. A. P. 119–135.
 67. Brzuzan P., Barchanowicz B.S., Ciesielski S. Taxonomic implications for the ripus, *Coregonus albula* infrasp. *ladogensis* from mitochondrial DNA analysis // *Archives Polish Fisheries*. 2004. V. 12. P. 31–37.
 68. Каукоранте М., Медников Б.М. Генетическая дивергенция сигов Фенноскандии // *Биология сиговых рыб*. М.: Наука, 1988. С. 31–48.
 69. Koljonen M.-L., Koskilemi J., Pasanen P. Electrophoretic markers for the whitefish species pair *Coregonus pallasi* and *Coregonus peled* // *Aquaculture*. 1988. V. 74. P. 217–226.
 70. Vuorinen J. Enzyme genes as interspecific hybridization probes in Coregoninae fishes // *Finnish Fish. Research*. 1988. V. 9. P. 31–37.
 71. Sendek D.S. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // *Ann. Zool. Fennici*. 2004. V. 41. P. 25–39.
 72. Боровикова Е.А., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. Генетическая дифференциация популяций сигов бассейна Белого моря // *Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX Межд. конф. (11–14 октября 2004 г.)*. Петрозаводск, 2005. С. 62–66.
 73. Bernatchez L., Dodson J.J. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. V. 51. Suppl. 1. P. 240–251.
 74. Hansen M.M., Mensberg K.-L.D., Berg S. Postglacial recolonization patterns and genetic relationships among whitefish (*Coregonus* sp.) populations in Denmark, inferred from mitochondrial DNA and microsatellite markers // *Mol. Ecol.* 1999. V. 8. P. 239–252.
 75. Ostbye K., Bernatchez L., Naesje T.F. et al. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 4371–4387.
 76. Ostbye K., Naesje T.F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // *J. Evol. Biol.* 2005. V. 18. P. 683–702.
 77. Голованова Т.С. Анализ генетической изменчивости белорыбицы и нельмы *Stenodus leucichthys* (Guldenstadt, 1772) в связи с задачами искусственного воспроизводства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 2004. 24 с.
 78. Шубин П.Н., Захаров А.Б. Гибридизация европейского *Thymallus thymallus* (L.) и сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas) хариусов (Thymallidae) в зоне вторичного контакта видов // *Вопр. ихтиологии*. 1984. Т. 24. Вып. 3. С. 502–504.
 79. Koskinen M.T., Ranta E., Piironen J. et al. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9. № 10. P. 1609–1624.
 80. Gum B., Gross R., Kuehn R. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of European grayling (*Thymallus thymallus*): Evidence for secondary contact zones in central Europe // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 1707–1725.
 81. Koskinen M.T., Nilsson J., Veselov A.Je. et al. Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae // *Heredity*. 2002. V. 88. P. 391–401.
 82. Сендек Д.С., Студенов И.И., Новоселов А.П., Коновалов А.Ф. Генетический анализ корюшковых рыб рода *Osmerus* (Osmeridae), обитающих на Европейском Севере России // *Биологические ресурсы*

- сы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Межд. конф. (Сыктывкар, 11–15 февраля 2003 г.), Сыктывкар, 2003. С. 78.
83. Гордеева Н.В., Стерлигова О.И., Сендек Д.С. Генетическая изменчивость корюшки Сямозера // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Сб. материалов IV (XXVII) Межд. конф. (5–10 декабря 2005 г., Вологда, Россия), Вологда, 2005. Часть 1. С. 108–109.
 84. Maes G.E., Van Houdt J.K.J., De Charleroy D., Volckaert F.A.M. Indications for a recent Holarctic expansion of pike based on a preliminary study of mtDNA variation // J. Fish Biology. 2003. V. 63. P. 254–259.
 85. Jacobsen B.H., Hansen M.M., Loeschcke V. Microsatellite DNA analysis of northern pike (*Esox lucius* L.) populations: Insights into the genetic structure and demographic history of a genetically depauperate species // Biol. J. Linn. Soc. 2005. V. 84. P. 91–101.
 86. Williams G.C., Koehn R.K. Population genetics of North Atlantic catadromous eels (*Anguilla*) // Evolutionary Genetics of Fishes / Ed. Turner B.J. N.Y., L.: Plenum Press, 1984. P. 529–560.
 87. Avise J.C., Nelson W.S., Arnold J. et al. The evolutionary genetic status of Icelandic eels // Evolution. 1990. V. 44. № 5. P. 1254–1262.
 88. Wirth T., Bernatchez L. Genetic evidence against panmixia in the European eel // Nature. 2001. V. 409. P. 1037–1040.
 89. Albert V., Jonsson B., Bernatchez L. Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla*, *A. rostrata*): Evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 1903–1916.
 90. Durand J.D., Persat H., Bouvet Y. Phylogeography and postglacial dispersion of the chub (*Leuciscus cephalus*) in Europe // Mol. Ecol. 1999. V. 8. P. 989–997.
 91. Cudling M.A., Janko K., Boron A. et al. European colonization by the spined loach (*Cobitis taenia*) from Ponto-Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 173–190.
 92. Van Houdt J.K.J., Hellemans B., Volckaert F. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization // Mol. Phyl. Evol. 2003. V. 29. P. 599–612.
 93. Van Houdt J.K.J., De Cleyn L., Perretti A., Volckaert F.A.M. A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*) // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 2445–2457.
 94. Nesbo C.L., Fosshelm T., Vollestad L.A., Jakobsen K.S. Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization // Mol. Ecol. 1999. V. 8. P. 1387–1404.
 95. Kontula T., Vainola R. Postglacial colonization of Northern Europe by distinct phylogeographic lineages of the bullhead, *Cottus gobio* // Mol. Ecol. 2001. V. 10. № 8. P. 1983–2002.
 96. Kontula T., Vainola R. Molecular and morphological analysis of secondary contact zones of *Cottus gobio* in Fennoscandia: Geographical discordance of character transitions // Biol. J. Linn. Soc. 2004. V. 81. P. 531–552.
 97. Volckaert F., Hanfling B., Hellemans B., Carvalho G.R. Timing of the population dynamics of bullhead *Cottus gobio* (Teleostei: Cottidae) during the Pleistocene // J. Evol. Biol. 2002. V. 15. P. 930–944.
 98. Kontula T. Phylogeography and evolution of freshwater cottid fishes: Acad. diss. Helsinki: Univ. Helsinki, 2003.
 99. Nymen L., Westin L. On the problem of sibling species and possible intraspecific variation in fourhorn sculpin, *Myoxocephalus quadricornis* (L.) // Report Inst. Freshwater Res. 1968. № 48. P. 57–66.
 100. Gyllenstein U., Ryman N. Biochemical genetic variation and population structure of fourhorn sculpin (*Myoxocephalus quadricornis*, Cottidae) in Scandinavia // Hereditas. 1988. V. 108. P. 179–185.
 101. Kontula T., Vainola R. Relationships of Palearctic and Nearctic "glacial relict" *Myoxocephalus* sculpins from mitochondrial DNA dates // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 3179–3184.
 102. Cunningham C.O., Mo T.A., Collins C.M. et al. Redescription of *Gyrodactylus leucis* Laurate, Blanc, Thierry, Daniel & Vigneculle, 1999 (Monogenea: Gyrodactylidae); a species identified by ribosomal RNA sequence // Systematic Parasitology. 2001. V. 48. P. 141–150.
 103. Cunningham C.O., Collins C.M., Malmberg G., Mo T.A. Analysis of ribosomal RNA intergenic spacer (IGS) sequences in species and populations of *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) from salmonid fish in Northern Europe // Diseases of Aquatic Organisms. 2003. V. 57. P. 237–246.
 104. Sterud E., Mo T.A., Collins C.M., Cunningham C.O. The use of host specificity, pathogenicity, and molecular markers to differentiate between *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 and *G. thymalli* Zitnan, 1960 (Monogenea: Gyrodactylidae) // Parasitology. 2002. V. 124. P. 203–213.
 105. Hansen H., Bachmann L., Bakke T.A. Mitochondrial DNA variation of *Gyrodactylus* spp. (Monogenea, Gyrodactylidae) populations infecting Atlantic salmon, grayling, and rainbow trout in Norway and Sweden // Intern. J. Parasitology. 2003. V. 33. P. 1471–1478.
 106. Kuusela J., Kuusela K., Lumme J. *Gyrodactylus* parasite of grayling (*Thymallus thymallus*) demonstrated the different history of headwaters in the Koutajoki river system // Труды Карельского НЦ РАН. Серия Б. 2003. Вып. 3. С. 161–163.
 107. Lindstrom T., Collins C.M., Bresciani J. et al. Characterization of a *Gyrodactylus salaris* variant: Infection biology, morphology and molecular genetics // Parasitology. 2003. V. 127. P. 165–177.
 108. Meimela M., Kuusela J., Zietara M.S., Lumme J. Initial steps of speciation by geographic isolation and host switch in salmonid pathogen *Gyrodactylus salaris* (Monogenea: Gyrodactylidae) // Intern. J. Parasitology. 2004. V. 34. P. 515–526.
 109. Vainola R. Origin and recent endemic divergence of a caspian *Mysis* species flock with affinities to the "gla-

- cial relict" crustaceans in boreal lakes // *Evolution*. 1995. V. 49. № 6. P. 1215–1223.
110. Vainola R., Riddoch B.J., Ward R.D., Jones R.J. Genetic zoogeography of the *Mysis relicta* species group (Crustacea: Mysidacea) in northern Europe and North America // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. V. 51. P. 1490–1505.
 111. Audzijonyte A., Vainola R. Diversity and distributions of circumpolar fresh- and brackish-water *Mysis* (Crustacea: Mysida): Descriptions of *M. relicta* Loven, 1862, *M. salemaai* n.sp., *M. segerstralei* n.sp. and *M. diluviana* n.sp., based on molecular and morphological characters // *Hydrobiologia*. 2005. V. 544. P. 89–141.
 112. Audzijonyte A., Damgaard J., Varvio S.-L. et al. Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): History of continental invasions inferred from molecular and morphological data // *Cladistics*. 2005. V. 21. P. 575–596.
 113. Vainola R., Vainio J.K., Palo J.U. Phylogeography of "glacial relict" *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White seas // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. P. 2247–2257.
 114. Vainio J.K., Vainola R. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. V. 79. P. 523–542.
 115. Vainola R., Varvio S.-L. Molecular divergence and evolutionary relationships in *Pontoporeia* (Crustacea, Amphipoda) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 1705–1713.
 116. Schwenk K., Sand A., Boersma M. et al. Genetic markers, genealogies and biogeographic patterns in the cladocera // *Aquatic Ecology*. 1998. V. 32. P. 37–51.
 117. Weider L.J., Hobaek A., Hebert P.D.N., Crease T.J. Holarctic phylogeography of an asexual species complex. II. Allozymic variation and clonal structure in arctic *Daphnia* // *Mol. Ecol.* 1999. V. 8. P. 1–13.
 118. Weider L.J., Hobaek A., Colbourne J.K. et al. Holarctic phylogeography of an asexual species complex. I. Mitochondrial DNA variation in arctic *Daphnia* // *Evolution*. 1999. V. 53. № 3. P. 777–792.
 119. De Gelas K., De Meester L. Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 753–764.
 120. Machordom A., Araujo R., Erpenbeck D., Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. V. 78. P. 235–252.
 121. Vasin O. First finding of polymorphism at esterase D loci in the Baltic salmon (*Salmo salar* L.) // *ICES CM*. 1998. K:9. 6 p.
 122. Христофоров О.Л., Мурза И.Г. Эколого-эволюционные аспекты формирования сезонных биологических групп у атлантического лосося, *Salmo salar* L. // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера: Материалы конф. (26–30 сентября 2005 г., Петрозаводск). Петрозаводск, 2005. Ч. 2. С. 194–197.
 123. Махров А.А. Кузьма *Salmo trutta* L. бассейнов Белого и Баренцева морей // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перифилиала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 110–120.
 124. Kottelat M. European freshwater fishes // *Biologia*. 1997. V. 52. Suppl. 5. 271 P.
 125. Svardson G., Fagerstrom A. Adaptive differences in the long-distance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks // *Rep. Inst. Freshw. Res.* 1982. № 60. P. 51–80.
 126. Ryman N., Stahl G. Genetic perspectives of the identification and conservation of Scandinavian stocks of fish // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. V. 38. P. 1562–1575.
 127. Weiss S., Antunes A., Schlotterer C., Alexandrino P. Mitochondrial haplotype diversity among Portuguese brown trout *Salmo trutta* L. populations: Relevance to the post-Pleistocene recolonization of northern Europe // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9. P. 691–698.
 128. Лукаш Б.С. Рекогносцировочное рыбохозяйственное исследование Волдозера // Рыбное хозяйство Карелии. 1939. Вып. 5. С. 128–130.
 129. Дрозин П.А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере // Изв. ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 22–39.
 130. Покровский В.В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.
 131. Svardson G. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // *Rep. Inst. Freshw. Res.* 1979. № 57. P. 3–95.
 132. Kottelat M., Bogutskaya N.G., Freyhof J. On the migratory Black Sea lamprey and the nomenclature of the ludo, Peipsi and ripus whitefishes (Agnatha: Petromyzontidae; Teleostei: Coregonidae) // *Zoosyst. Rossica*. 2005. V. 14. P. 181–186.
 133. Бозуцкин Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчешуйчатых и рыб пресных и солоноватых вод России. М.: КМК, 2004. 389 с.
 134. Svardson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // *Nordic J. Freshw. Res.* 1998. V. 74. P. 3–32.
 135. Кутыев С.И. О сходстве морфологии, экологии, кариотипов и явлении параллелизма, дивергенции и конвергенции у сиговых и голецов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2004. 60 с.
 136. Politov D.V., Gordon N.Yu., Afanasiev K.I. et al. Identification of paleartic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // *J. Fish Biology*. 2000. V. 57. Suppl. A. P. 51–71.
 137. Politov D.V., Gordon N.Yu., Makhrov A.A. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian species of *Coregonus* // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 2002. V. 57. P. 21–34.
 138. Зинoviev E.A. Морфологическая характеристика двух видов хариусов реки Кожим // Сб. научн. тр. Пермской лаб. ГосНИОРХ. 1979. Вып. 2. С. 69–78.
 139. Boenus J. Atlantic *Anguilla* // *Dana*. 1980. V. 1. P. 93–112.
 140. Avise J.C. Catadromous eels of the North Atlantic: A review of molecular genetic findings relevant to natural history, population structure, speciation, and phyloge-

- ny // *Eel Biology* / Eds Aida K., Tsukamoto K., Yamauchi K. Tokyo: Springer-Verlag, 2003. P. 31–46.
141. Johnsen B.O., Jensen A.J. *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // *Atlantic Salmon: Biology, Conservation and Restoration*. Petrozavodsk, 2003. P. 38–44.
142. Шульман Б.С., Иешко Е.П., Шуров И.Л. Зараженность молоди семги (*Salmo salar* L.) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в р. Кереть (Северная Карелия) // *Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна*. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1998. С. 97–102.
143. Шуров И.Л., Гайда Р.В., Шульман Б.С., Широков В.А. Пресноводный лосось (*Salmo salar* m. *sebagi* Girard) реки Писта бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX Межд. конф. (11–14 октября 2004 г., Петрозаводск). Петрозаводск, 2005. С. 343–348.
144. Зюганов В.В., Зетин А.А., Третьяков В.А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: Ин-т биологии развития РАН. 1993. 134 с.
145. Махров А.А. Рыбы арктического солонатоводного фаунистического комплекса // Биол. процессы и эволюция морских экосистем в условиях океанического перигляциала: Тез. докл. Межд. науч. конф. (22–23 октября 1996 г., Мурманск). Мурманск, 1996. С. 47–48.

Dispersal Routes and Species Identification of Freshwater Animals in Northern Europe: A Review of Molecular Evidence

A. A. Makhrov¹ and I. N. Bolotov²

¹ Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia
e-mail: makhrov12@mail.ru

² Institute of Ecological Problems of the North, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, 163000 Russia

According to genetic data, North European freshwater areas were colonized from refugia along the eastern Atlantic coast, in southern and eastern areas of Baltic Sea, in Siberia, North America, and areas of the Caspian and Black seas. Probably, a refugium also existed in Southern Norway. Colonization from the sea also took place. The taxonomic position of some forms, such as members of the complex groups of Arctic charrs and coregonids, was refined in the course of combined studies including morphological analysis and molecular markers.