

УДК 597.553.2.575.17

О ПРОИСХОЖДЕНИИ СОЛОВЕЦКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* И КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* СЯМОЗЕРА

© 2009 г. Н. В. Гордеева*, О. Н. Холод*, Г. А. Дворянкин**,
Д. С. Сендек***, О. П. Стерлигова****

* Институт общей генетики РАН – ИОГЕН РАН, Москва

** Северное отделение Полярного института рыбного хозяйства и океанографии – СевПИНРО, Архангельск

*** Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства – ГосНИОРХ, Санкт-Петербург

**** Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КНЦ РАН, Петрозаводск

* E-mail: gordeeva@vigg.ru

Поступила в редакцию 27.03.2008 г.

Проведен генетический анализ популяции европейской корюшки *Osmerus eperlanus*, случайно вселенной в Сямозеро (Карелия), и ряпушки *Coregonus albula*, как полагают, акклиматизированной на Соловецких о-вах в результате рыбоводной деятельности Соловецкого монастыря, и их сравнение с несколькими естественными популяциями – возможными донорами для обеих интродукций. Генетическую изменчивость в выборках корюшки оценивали с помощью рестриктазного анализа мтДНК (фрагмент ND1/ND2), в выборках ряпушки – с помощью аллозимного анализа 6 изоферментных систем. Установлено, что для сямозерской корюшки родительской популяцией, скорее всего, является популяция Онежского озера, несмотря на отмеченное ранее большее морфологическое сходство вселенцев с корюшкой Ладожского озера. Высокий уровень генетической изменчивости у сямозерской корюшки по сравнению с нативными популяциями свидетельствует о том, что, помимо интродукции из Онежского озера, также имели место неоднократные вселения из близлежащих водоемов. Проведенный генетический анализ соловецкой ряпушки не позволяет утверждать, что ряпушка появилась на островах в результате акклиматизации. Частоты аллелей аллозимных локусов в соловецкой популяции существенно отличаются от частот в материковых популяциях, но, тем не менее, сближают ее с некоторыми популяциями Архангельской области. Оценки генетического разнообразия соловецкой ряпушки оказались сравнимы с таковыми в нативных популяциях.

Европейская корюшка *Osmerus eperlanus eperlanus* представлена как анадромными, так и пресноводными популяциями, причем среди последних выделяют крупную (нормальную) форму и мелких рыб, или снетков, обитающих преимущественно в больших озерах Европейского Севера. В Сямозере (Карелия) корюшка впервые была отмечена в уловах в 1968 г. и очень скоро заняла доминирующее место в ихтиофауне озера (Кудерский, 1976; Стерлигова, 1979; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002). Возможно, икра корюшки могла быть занесена на промысловых орудиях из Онежского озера (Осипова, 1972). Кроме того, не исключается ее саморасселение из соседнего Иматозера, куда производились интродукции из Ладожского озера. Сравнение морфологических признаков корюшки Сямозера с корюшкой Онежского и Ладожского озер показало, что она ближе к корюшке Ладожского озера (Стерлигова, Егорова, 1975; Кудерский, 1976).

Европейская ряпушка *Coregonus albula* обитает почти исключительно в озерах, принадлежа-

щих бассейнам Балтийского, Северного, Белого и Баренцева морей, а также в озерах верхней Волги (Решетников, 1980). Как и у корюшки, обычно различают крупную и мелкую форму ряпушки; к последней принадлежат подавляющее число популяций. На Соловецком архипелаге ряпушка встречается в западной части Б. Соловецкого о-ва, где она обитает во всех озерах Канальной системы и в нескольких более мелких озерах (Анухина, 1972). Отношения происхождения ряпушки в соловецких озерах высказывалось два мнения: первое не исключает возможности ее проникновения естественным путем с материка в послеледниковое время (Правдин, 1951, цит. по: Анухина, 1972), второе – что ряпушка была акклиматизирована, так же как и сиг *C. lavaretus*, форель *Salmo trutta m. fario* и стерлядь *Acipenser ruthenus*, монахами Соловецкого монастыря (Захваткин, 1927, цит. по: Анухина, 1972; Мухомедияров, 1963). В последнем случае указывалось, что в качестве донорской, скорее всего, была использована крупная форма – например, онежский килец или ладожский рипус (Мухомедияров, 1963).

Можно отметить, что крупные формы ряпушек в настоящее время с успехом акклиматизированы во многих водоемах (Беляева, Покровский, 1957; Дмитриенко, Осипова, 1971; Сонин, 1977; Решетников, 1980; Стерлигова и др., 1987). Интересно, что ряпушка в соловецких озерах, как и на материковой части ареала, образует две экологические формы – мелкую и крупную, при этом крупная форма соловецкой ряпушки по темпу роста превосходит ладожского рипуса и онежского кильца (Анухина, 1972; Дворянкин, 2004).

В задачи нашей работы входило исследование генетической изменчивости популяций корюшки Сямозера и соловецкой ряпушки, образовавшихся в результате интродукций, а также поиск возможных предковых популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика материала и географическое положение исследованных популяций представлены в табл. 1 и на рис. 1.

В выборках корюшки анализировали изменчивость мтДНК. Тотальную ДНК выделяли стандартным методом (Sambrook et al., 1989) из мышечной ткани или плавников, фиксированных в 96%-ном этаноле. Амплифицировали 2 участка мтДНК, один из которых включает ген цитохрома *b* и контрольную область (D-петлю) (фраг-

мент *Cyt b/D-loop*), а другой – гены 1-й и 2-й субъединиц NADH-дегидрогеназы (фрагмент ND1/ND2) (Gharrett et al., 2001). Исследуемые фрагменты содержат соответственно 2659 и 2115 пар нуклеотидов (п.н.), что вместе составляет примерно 30% митохондриального генома.

Амплифицированные фрагменты исследовали с помощью 7 информативных рестриктаз: *Ava* II, *Fri*O I, *Hae* III, *Hinf* I, *Mbo* I, *Mhl* I и *Rsa* I (“Сибэнзим”, Новосибирск). Фрагмент *Cyt b/D-loop* оказался практически мономорфным во всех выборках, а большая часть найденной изменчивости сосредоточена в участке ND1/ND2. Электрофоретические спектры фрагментов, полученные после обработки каждой рестриктазой исследуемого участка мтДНК, обозначали заглавной буквой, так что комбинированный гаплотип для каждой особи представлен в виде 7-буквенного кода.

Оценки разнообразия гаплотипов (*h*) рассчитывали согласно Неи и Тажиме (Nei, Tajima, 1983) по формуле: $h = n(1 - \sum x_i^2)/(n - 1)$, где x_i – частота *i*-ого гаплотипа в выборке, *n* – число особей в выборке. Оценки нуклеотидного разнообразия (π) и нуклеотидной дивергенции (Nei, Tajima, 1981) рассчитывали в программе REAP (McElroy et al., 1992). Гетерогенность частот гаплотипов между выборками проверяли с использованием псевдовероятностного теста (Zaykin, Pudovkin, 1993).

Таблица 1. Объем и происхождение исследованного материала

Выборка	Бассейн	Форма	Объем выборки, экз.	Источник информации
<i>Osmerus eperlanus</i>				
1. Сямозеро	Балтийское море	жилая	41	наши данные
2. Онежское озеро	»	»	40	»
3. Ладожское озеро	»	»	13	»
4. Финский залив	»	анадромная	21	»
<i>Coregonus albula</i>				
5. Оз. Б.Остречье (Горелое), Б. Соловецкий о-в	Белое море	крупная	10	»
6. Лекшмозеро	Белое море	мелкая	20	»
7. Кенозеро	»	»	27	»
8. Наглимозеро	Онежское оз., Балтийское море	крупная	11	»
9. Оз. Масельское	»	»	10	»
10. Оз. Белое	Волга, Каспийское море	мелкая	54	неопubl. данные Д.В. Политова
11. Ладожское озеро	Балтийское море	»	50	Sendek, 2002
12. Ладожское озеро	»	крупная (рипус)	50	»
13. Онежское озеро-1*	Балтийское море	мелкая	50	наши данные
14. Онежское озеро-2*	»	»	50	»

Примечание. * – выборки взяты в разных точках Онежского озера.

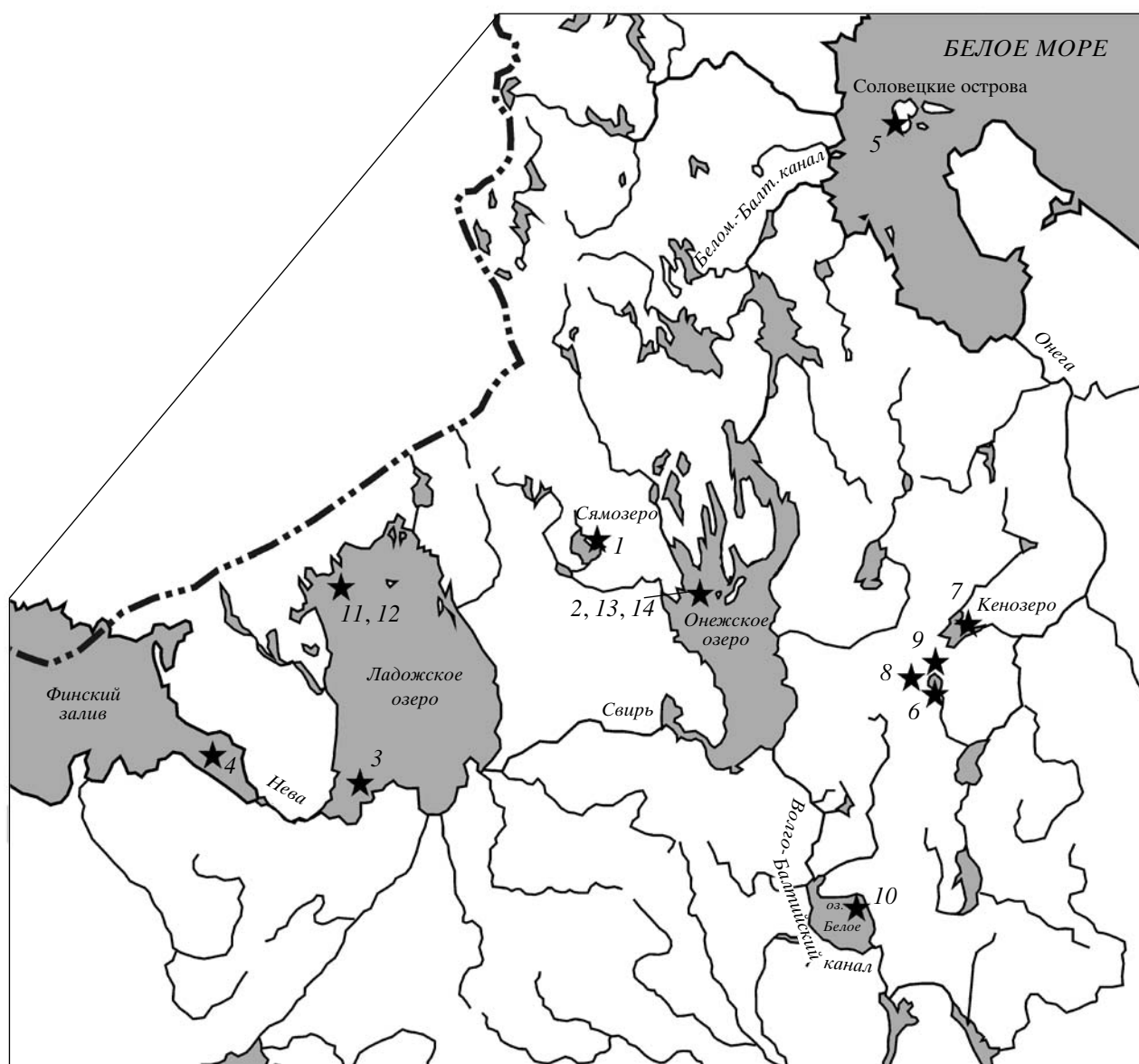


Рис. 1. Географическая локализация популяций корюшки *Osmerus eperlanus* (1–4) и ряпушки *Coregonus albula* (5–14), рассматриваемых в работе. Название и характеристика выборок приведены в табл. 1.

У соловецкой ряпушки из оз. Горелого с помощью рестрикционного анализа был исследован “хорошо” полиморфный у сиговых рыб фрагмент ND1 мтДНК (Polítov et al., 2000). Поскольку изменчивости обнаружено не было, в качестве информативных генетических маркеров выбраны аллозимные локусы, экспрессирующиеся в тканях скелетных мышц и печени. Обозначения локусов даны в соответствии с общепринятой нomenclатурой (Shaklee et al., 1990). Всего проанализировано 6 ферментных систем, кодируемых 11 локусами, 8 из которых представляют собой изолюкусы: *CK-1,2**, *MDH-A1,2**, *MDH-B1,2**, *PGM-1,2**, а также локусы *ESTD**, *IDHP-4** и

*sSOD**. Интерпретация электрофоретической изменчивости проводилась согласно Вуоринену (Vuorinen, 1984) и Сендеку (Sendek, 2002). При этом изменчивость в *MDH-A1,2** и *PGM-1,2** относили к одному из изолюкусов, тогда как наблюдаемые фенотипы *CK-1,2** и *MDH-B1,2** свидетельствуют о полиморфизме обоих изолюкусов. В последнем случае считали частоты равными для каждого из локусов согласно методу, предложенному в работе Уэпса (Waples, 1988). Расчеты оценок генного (H_s) и аллельного ($\hat{A}$) разнообразия, скорректированного для минимальной выборки, а также проверку генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга проводи-

Таблица 2. Оценки гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия в выборках корюшки *Osmerus eperlanus*

Показатели разнообразия	Выборка, число рыб			
	Сямозеро, $n = 41$	Финский залив, $n = 21$	Ладожское озеро, $n = 13$	Онежское озеро, $n = 40$
Число гаплотипов	10	4	1	4
h	0.612 ± 0.052	0.469 ± 0.085	0	0.549 ± 0.026
π	0.1256	0.0655	0	0.1442

ли с помощью программы FSTAT (Goudet, 2001). Частоты аллелей использованы для вычисления генетических дистанций (D_{AN}) (Nei, 1978) и угловых генетических расстояний (хорд-дистанций D_{CE}) (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967), по которым в свою очередь выстроены дендрограммы популяций с помощью программ PHYLIP 3.6 (Felsenstein, 2004) и TREEVIEW (Page, 1996). Для сравнения

привлечены данные по частотам сибирской ряпушки *C. sardinella* из р. Печора из работы Сендека (Sendek, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Корюшка. С помощью 7 рестриктаз в исследуемом ND1/ND2 фрагменте мтДНК удалось обна-

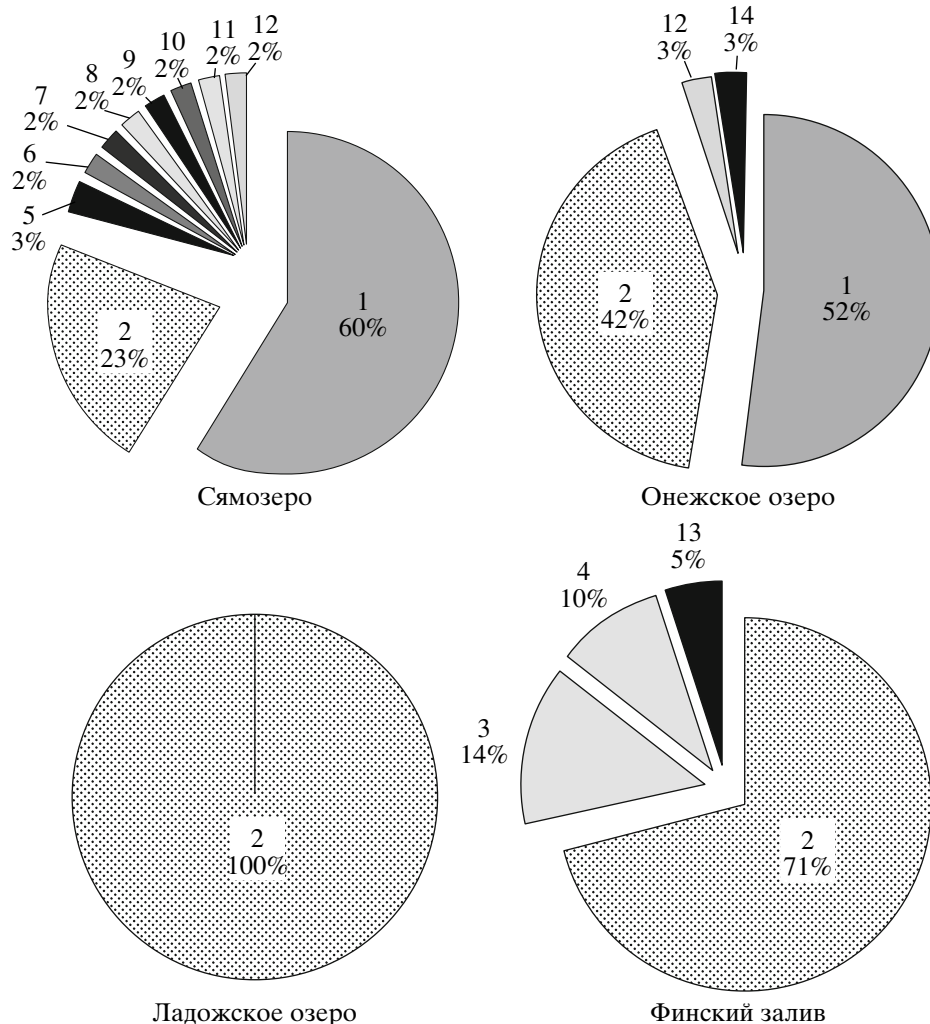


Рис. 2. Состав гаплотипов ND1/ND2 мтДНК в выборках корюшки *Osmerus eperlanus*. Обозначения комбинированных гаплотипов: 1 – ААААВАА, 2 – ВВАВАВА, 3 – ВААВАВА, 4 – АААВВАА, 5 – ААААААА, 6 – ВВАВААА, 7 – ВВАВВВА, 8 – ААААВАВ, 9 – ВССВАСА, 10 – САААВАА, 11 – ВВААВАА, 12 – АВААВАА, 13 – ВДАВВВА, 14 – ДВАВААА.

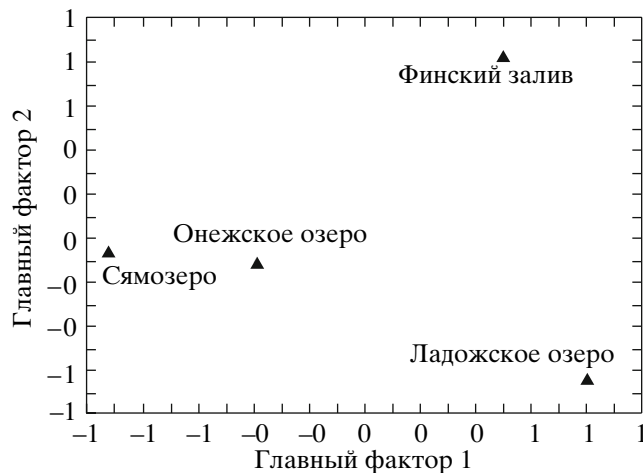


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования оценок нуклеотидной дивергенции между исследованными выборками корюшки *Osmerus eperlanus*.

ружить 13 полиморфных сайтов и выявить во всех 4 выборках 14 митотипов. Результаты исследования приведены в табл. 2 и на рис. 2.

Как видно, выборки значительно различаются по гаплотипическому составу – найден всего лишь один общий гаплотип (рис. 2, гаплотип 2). Наибольшее генетическое разнообразие обнаружено у вселенной в Сямозеро корюшки, в то время как в ладожской выборке отмечен всего лишь один гаплотип мтДНК, что, впрочем, можно объяснить скорее небольшим числом исследованных рыб. Отличия в частотах гаплотипов оказались статистически значимы при сравнении выборок сямозерской корюшки с выборкой из Финского залива ($\chi^2 = 36.89$, d.f. = 12, $p < 10^{-6}$) и с выборкой из Ладжского озера ($\chi^2 = 24.91$, d.f. = 9, $p < 10^{-6}$), но незначимыми при сравнении с корюшкой из Онежского озера. Незначительно различаются частоты гаплотипов в выборках из Финского залива и Ладжского озера. На рис. 3 показаны родственные взаимоотношения исследуемых популяций по оценкам нуклеотидной дивергенции.

Ряпушка. Частоты аллелей в исследуемых аллозимных локусах и оценки разнообразия приведены в табл. 3. Статистически значимых отклонений генотипических распределений в локусах от равновесия Харди–Вайнберга не обнаружено.

Популяция соловецкой ряпушки существенно ($p < 0.05$) отличается от всех материковых популяций по частотам аллелей большинства аллозимных локусов. Наиболее заметные различия прослеживаются по частотам *MDH-B1,2**, причем в островной популяции с высокой частотой наблюдается аллель *110, редкий в большинстве исследованных естественных популяций ряпушки. По уровню генетического разнообразия соловец-

кая ряпушка не отличается от нативных популяций.

Популяционные деревья, построенные по оценкам генетических дистанций D_{AN} и хорд-дистанций D_{CE} , исходя из аллельных частот 10 локусов (мы исключили локус *sIDHP-4**, данные по которому в некоторых выборках отсутствуют), приведены на рис. 4. Как видно, генетические расстояния между нативными популяциями ряпушки оказываются не очень велики и, в целом, соответствуют географическим расстояниям между ними. Можно проследить наибольшее генетическое сходство соловецкой ряпушки к популяциями из Архангельской области, принадлежащими к бассейну Онежского озера, особенно с Наглымозером, и бассейну р. Онега.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты указывают на то, что вселенная в Сямозеро корюшка обладает очень высоким уровнем разнообразия мтДНК по сравнению с нативными популяциями. По гаплотипическому составу сямозерская популяция довольно существенно отличается от популяций проходной корюшки из Финского залива и жилой корюшки Ладжского озера, с которой имеет морфологическое сходство. Генетическая близость сямозерской корюшки к популяции Онежского озера свидетельствует о том, что последняя является наиболее вероятным донором. Имеются данные (Смирнова-Стефановская, 1965), что и в Онежское озеро неоднократно вселялась корюшка из р. Нева и Ладжского озера. Присутствие последней в составе современной онежской популяции нашими данными не отвергается; в частности, этим можно объяснить довольно высокую частоту гаплотипа 2 (рис. 2). Однако, судя по высоким оценкам генетического разнообразия и наличию целого ряда частных гаплотипов, не обнаруженных в других выборках, происхождение корюшки Сямозера, скорее всего, смешанное, т.е. имели место множественные вселения не только из Онежского озера, но и из других водоемов.

Относительно происхождения соловецкой ряпушки полученные данные не позволяют делать таких же определенных выводов, что может объясняться как давностью вселения, так и нечеткостью видовых границ в комплексе европейской и сибирской *C. sardinella* ряпушек. В предыдущих работах соловецкая ряпушка классифицировалась и как сибирская (Берг, 1908), и как европейская ряпушка (Захваткин, 1927, цит. по: Анухина, 1972; Мухомедияров, 1963), и как гибрид сибирской и европейской ряпушки (Кузищин и др., 1999). Исследование диагностических морфологических признаков (согласно: Решетников, 1980) относит соловецкую ряпушку скорее к европей-

Таблица 3. Частоты аллелей аллозимных локусов в популяциях европейской ряпушки *Coregonus albula*

Локус, аллель	Популяции									
	Б. Остречье озеро	Лекш-мозеро	Кено-зеро	Нагли-мозеро	Масельг-ское озеро	Белое озеро	Ладожское озеро		Онежское озеро*	
							мелкая форма	рипус	выборка 1	выборка 2
<i>CK-A1,2*</i>										
100	0.500	0.474	0.444	0.387	0.625	0.130	0.990	0.950	1.000	0.983
116	0.500	0.513	0.426	0.568	0.300	0.870	0.010	0.050		0.017
132		0.013	0.130	0.045	0.075					
N	10	20	27	11	10	54	50	50	50	50
<i>ESTD*</i>										
100	1.000	1.000	0.926	1.000	1.000	1.000	0.860	0.690	1.000	1.000
105			0.074			0.000	0.140	0.310		
N	10	20	27	11	10	54	50	50	50	50
<i>sIDHP-4*</i>										
100	0.650	0.475	н.д.	н.д.	н.д.	0.565	0.980	0.980	0.925	0.914
108	0.100	0.513				0.435				
116	0.250						0.010	0.010		0.052
84		0.012					0.010	0.010	0.075	0.034
N	10	20				54	50	50	50	50
<i>sMDH-A1,2*</i>										
100	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.969	1.000	1.000	1.000
125							0.031			
N	10	20	27	11	10	54	50	50	50	50
<i>sMDH-B1,2*</i>										
100	0.150	0.862	0.611	0.568	0.700	0.960	1.000	0.980	1.000	1.000
110	0.850	0.138	0.389	0.432	0.300	0.040		0.020		
N	10	20	27	11	10	54	50	50	50	50
<i>PGM-1,2*</i>										
100	0.550	0.650	0.796	0.909	0.900	0.879	0.990	0.980	0.966	0.914
120	0.450	0.200	0.130	0.091	0.100	0.056	0.010	0.020	0.034	0.086
80		0.150	0.037			0.009				
55			0.019			0.056				
48			0.019							
N	10	20	27	11	10	54	50	50	50	50
<i>sSOD*</i>										
100	0.950	0.750	0.889	1.000	1.000	0.667	0.880	0.740	0.600	0.741
130	0.050	0.250	0.111			0.333	0.120	0.260	0.400	0.241
160										0.017
N	10	20	27	11	10	54	50	50	50	50
A ¹	1.7	2	2.5	1.7	1.7	1.8	1.8	1.8	1.3	1.7
$\hat{A}^1$	1.6	1.9	2.4	1.9	1.8	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
Hs ²	0.267	0.231	0.318	0.196	0.202	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.

Примечание. * – выборки взяты в разных точках Онежского озера. Для изолюсов *CK-1,2** и *MDH-B1,2** приведены общие частоты аллелей, для *MDH-A1,2** и *PGM-1,2** указанная частота относится к одному из изолюсов; н.д. – нет данных; N – объем выборки; A – среднее число аллелей на локус, $\hat{A}$ – скорректированное число аллелей на локус, Hs – ожидаемая гетерозиготность (генное разнообразие); ¹ – без учета изменчивости в локусе *sIDHP-4**, ² – без учета изменчивости в *sIDHP-4** и *CK-A1,2**.

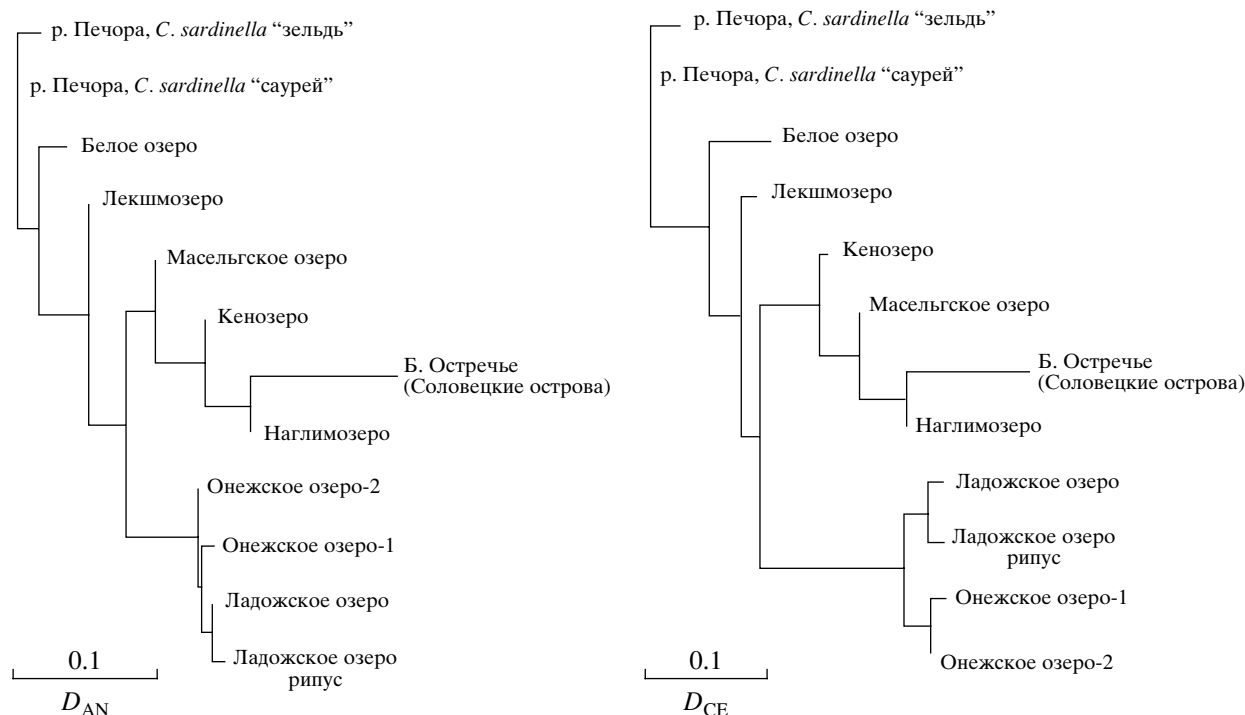


Рис. 4. Дендрограммы популяций ряпушки *Coregonus albula*, построенные по оценкам генетических дистанций (Nei, 1978, слева) и хорд-дистанций (справа), рассчитанных по частотам аллелей 10 аллозимных локусов.

скому виду (Дворянкин, 2004). Известно, что ареал сибирской ряпушки вдается в северо-восточную часть Европы, где она образует гибридные популяции в Печоре, бассейне Белого моря и Белом озере (Sendek, 2002). В целом, по частотам аллозимных локусов и гаплотипов мтДНК виды ряпушек различаются не очень отчетливо (Vernatchez et al., 1991; Sendek, 2002), что демонстрируют также и наши популяционные деревья. Сибирская ряпушка имеет диагностический аллель *132 в локусе *CK-A1,2** и более высокую частоту аллеля *116 (Sendek, 2002). По этому признаку соловецкая ряпушка вместе с исследованной здесь ряпушкой Архангельской области оказывается в числе гибридных популяций. Кроме того, в соловецкой выборке и в выборке из Кенозера нами был найден только один гаплотип мтДНК – PE2 (Politov et al., 2000). Этот же гаплотип встречается с высокой частотой (0.9) в популяции оз. Белое (Боровикова и др., 2006). Таким образом, наши результаты говорят о большем генетическом сходстве соловецкой ряпушки с популяциями Архангельской области, нежели с популяциями Онежского и Ладожского озер, которые прежде указывались в качестве возможных родительских популяций (Мухомедияров, 1963). При этом наибольшая генетическая близость прослеживается к популяции Наглимозера, с которой у соловецкой ряпушки имеется также и экологическое сходство – обе представлены крупной формой со

схожим темпом роста и возрастным составом и обитают в небольших водоемах (Козьмин, 1994). Возможно, донорскую популяцию следует искать ближе к побережью Белого моря. Значительное уклонение соловецкой ряпушки в аллельных частотах, особенно по локусу *MDH-B1,2**, можно объяснить случайными процессами (генетическим дрейфом) из-за небольшого числа особей-основателей островной популяции. Известно, что сокращения численности, так называемые “бутылочные горлышки”, в силу случайных сдвигов в генотипическом составе увеличивают генетические расстояния между популяциями (Хедрик, 2003). Интересно, что значительной потери генетической изменчивости, ожидаемой в подобном случае, в островной популяции не произошло.

В одной из работ (Vuorinen et al., 1991) рассматривались генетические изменения в популяции ряпушки, образовавшейся в результате интродукции 90 тыс. личинок из соседнего озера. По прошествии нескольких десятков поколений с момента вселения были обнаружены существенные сдвиги в частотах большинства локусов, кроме того, по сравнению с донорской популяцией заметно возросла наблюдаемая гетерозиготность. При этом уровень генетических различий между родительской и дочерней популяциями был сопоставим с различиями между географически удаленными популяциями. Авторы пришли к выводу, что дивергенция популяций может возникнуть

не только благодаря случайным процессам, но также вследствие различных селективных нагрузок в контрастных условиях среды обитания донорской и трансплантированной популяций.

При этом можно указать на несоответствие результатов морфологического и генетического анализа при установлении возможного родства популяций. Это не должно удивлять, если учесть, что экстерьерные и некоторые меристические признаки ряпушек очень изменчивы (Никаноров, 1964). При переселении в новые условия, отличающиеся от условий материнского водоема, часто наблюдалось очень быстрое изменение ряда морфофизиологических признаков, в первую очередь, темпа роста и тесно связанных с ним пластических признаков, скорости созревания и плодовитости. Так, увеличение плотности популяции вселенной в р. Пасвик ряпушки привело к замедлению роста, снижению плодовитости и размера созревших рыб (Vøhn et al., 2004). В результате подобных адаптивных изменений популяции вселенцев могут приобретать конвергентное сходство с некоторыми природными популяциями (например, Беляева, 1967), что будет маскировать их истинное происхождение.

В заключение стоит заметить, что в обеих исследованных популяциях, образовавшихся в результате интродукций, оценки генетического разнообразия сходны или даже превышают таковые в нативных популяциях. Как показывают ряд сводок (Dlugosch, Parker, 2008; Suarez, Tsutsui, 2008), большинство интродукций из-за ограниченного числа переселенных особей сопровождаются значительным снижением показателей генетической изменчивости, что, как полагают, должно снижать общую приспособленность образовавшейся популяции. На практике, напротив, вселенцы очень часто демонстрируют высокую экологическую пластичность, быстро увеличивают свою численность и вытесняют аборигенные виды, что, таким образом, представляет своеобразный парадокс для популяционно-генетического аспекта теории инвазий (Frankham, 2005). Установленные для некоторых таких случаев факты неоднократных интродукций из разных источников, очевидно, повышают адаптивный потенциал вселенцев и обеспечивают им процветание в новых условиях среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Ю.Ю. Дгебугадзе (ИПЭЭ РАН) за внимание, проявленное к исследованию, и его поддержку; Д.В. Политову (ИОГЕН РАН) за предоставленные данные, а также Н.В. Ильмасту (Карельский научный центр РАН) и С.В. Кулиде (СевПИПРО) за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”, “Биоразнообразие России и динамика генофондов”, Программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”, гранта Президента РФ для поддержки молодых ученых (грант МК-3038.2005.4; МК-5555.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анухина А.М. 1972. Ихтиофауна Соловецких озер // Тр. Север. отд. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 6. С. 94–110.
- Беляева К.И. 1967. Изменчивость ряпушки Онежского озера, акклиматизированной в Вашозере // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 62. С. 115–120.
- Беляева К.И., Покровский В.В. 1957. Крупная ряпушка озер Карелии как объект искусственного разведения // Рыб. хоз-во Карелии. Вып. 7. С. 25–67.
- Берг Л.С. 1908. Список рыб Колымы // Ежегод. Зоол. музея АН СССР. Т. XIII. С. 69–107.
- Боровикова Е.А., Балдина С.Н., Гордон Н.Ю. и др. 2006. Генетическое разнообразие, особенности морфологии и происхождения ряпушки оз. Водлозера // Водлозерские чтения. Мат-лы научно-практ. конф., посвящ. 15-летию нац. парка Водлозерский. Петрозаводск, 27–28.04.2006 г. С. 69–74.
- Дворянкин Г.А. 2004. Об экологических формах ряпушки в озерах Соловецкого архипелага // Мат-лы междунар. науч. конф. Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества). Ч. 1. Петрозаводск, Республика Карелия, сентябрь 2004 г. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 108–110.
- Дмитриенко Ю.С., Осипова В.К. 1971. Биологические особенности крупной ряпушки, выращиваемой в малых озерах Карелии // Мат-лы науч. конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Ч. 1. Петрозаводск. С. 145–146.
- Козьмин А.К. 1994. Ряпушка Наглимозера – перспективный объект товарного рыбоводства // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Мат-лы 5-го Всерос. совещ. С.-Петербург. С. 82–83.
- Кудерский Л.А. 1976. О появлении корюшки в Сямозере (Южная Карелия) // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. № 17. Л.: ГосНИОРХ. С. 18–29.
- Кузищин К.В. 1999. К вопросу о таксономическом статусе ряпушки (Coregonidae, Osteichthyes) Соловецких островов // Тез. докл. междунар. конф. Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Феноскандии. Петрозаводск: Изд-во ИБ КНЦ РАН. С. 135–136.
- Мухомедияров Ф.Б. 1963. Ряпушка соловецкая (бассейн Белого моря) // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 53–60.

- Никаноров Ю.И. 1964. Морфологические особенности локальных стад европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в зависимости от условий обитания // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 3(32). С. 411–422.
- Осипова В.К. 1972. Материалы по биологии корюшки Сямозера // Отчет. сессия Север. отд. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва о науч.-исслед. работах, выполненных в 1971 г. Петрозаводск: СевНИОРХ. С. 84–85.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 248 с.
- Смирнова-Стефановская А.Ф. 1965. Результаты акклиматизации невольной корюшки в Онежское озеро // Тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Вопросы гидробиологии. М.: Наука. С. 197–198.
- Сонин В.П. 1977. Крупная ряпушка и результаты ее расселения // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Москва. С. 102–103.
- Стерлигова О.П. 1979. Корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и ее роль в ихтиофауне Сямозера // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 5. С. 793–800.
- Стерлигова О.П., Егорова Л.В. 1975. Морфологическая характеристика корюшки Сямозера // Тез. докл. молодых ученых. М.: МГУ. С. 81–82.
- Стерлигова О.П., Сонин В.П., Едомская Л.В. 1987. Опыт интродукции крупной ряпушки в Сямозеро // Сб. науч. тр. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 263. С. 116–120.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. 2002. Экосистема Сямозера. Биологический режим и использование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 120 с.
- Хедрик Ф. 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера, 592 с.
- Bernatchez L., Colombani F., Dodson J.J. 1991. Phylogenetic relationships among the subfamily Coregoninae as revealed by mitochondrial DNA restriction analysis // J. Fish. Biol. V. 39. Suppl. A. P. 283–290.
- Bøhn T., Sandlund O.T., Amundsen P.-A., Primicerio R. 2004. Rapidly changing life history during invasion // Oikos. V. 106 (1). P. 138–150.
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Evolution. V. 21. P. 550–570.
- Dlugosch K. M., Parker I. M. 2008. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // Mol. Ecology. V. 17. P. 431–449.
- Felsenstein J. 2004. PHYLIP: Phylogeny Inference Package. Ver. 3.4. Dept. Genome Sci. Biol. Univ. Wash. Seattle. WA. USA. <http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>
- Frankham R. 2005. Resolving the genetic paradox in invasive species // Heredity. V. 94. P. 385.
- Gharrett A.J., Gray A.K., Brykov V.A. 2001. Phylogeographic analysis of mitochondrial DNA variation in Alaskan coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Fish. Bull. V. 99. P. 528–544.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3. <http://www.unil.ch/zea/software/fstat.html>.
- McElroy D., Moran P., Bermingham E., Kornfield I. 1992. REAP: an integrated environment for the manipulation and phylogenetic analysis of restriction data // Heredity. V. 83. P. 157–158.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. V. 89. P. 583–590.
- Nei M., Tajima F. 1981. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // Genetics. V. 97. P. 145–163.
- Nei M., Tajima F. 1983. Maximum likelihood of the number of nucleotide substitutions from restriction sites data // Genetics. V. 105. P. 207–217.
- Page R.D.M. 1996. TREEVIEW: an application to display phylogenetic trees on personal computers // Computer Applications in the Biosciences. V. 12. P. 357–358.
- Politov D.V., Gordon N.Yu., Afanasiev K.I. et al. 2000. Identification of palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish. Biol. V. 57. Suppl. A. P. 51–71.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1626 p.
- Sendek D.S. 2002. Electrophoretic studies of coregonid fishes from across Russia // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. V. 57. P. 35–55.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 119. P. 2–15.
- Suarez A.V., Tsutsui N.D. 2008. The evolutionary consequences of biological invasions // Mol. Ecology. V. 17. P. 351–360.
- Vuorinen J.A., Næaesje T.F., Sandlund O.T. 1991. Genetic changes in a vendace *Coregonus albula* (L.) population, 92 years after introduction // J. Fish. Biol. Suppl. A. P. 193–201.
- Waples R.S. 1988. Estimation of allele frequencies at isoloci // Genetics. V. 118(2). P. 371–384.
- Zaykin D.V., Pudovkin A.I. 1993. Two programs to estimate of χ^2 values using pseudo-probability tests // Heredity V. 84. P. 152.