

*Посвящается памяти выдающегося
исследователя истории гидрофауны,
профессора Владимира Николаевича Яковлева.
К 90-летию со дня рождения*

ПРОИСХОЖДЕНИЕ “ЛЕДНИКОВЫХ РЕЛИКТОВ” СЕВЕРНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРОПЫ: ЧЕТЫРЕ ВОЛНЫ ВСЕЛЕНИЯ ХОЛОДНОВОДНЫХ ВИДОВ ИЗ АЗИИ (ОБЗОР)

© 2022 г. А. А. Махров^{а, б, *}, И. Н. Болотов^{б, с}, М. В. Винарский^б, В. С. Артамонова^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

^бСанкт-Петербургский государственный университет, Лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных,
Санкт-Петербург, Россия

^сФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия

*e-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 05.05.2022 г.

После доработки 06.06.2022 г.

Принята к публикации 08.06.2022 г.

До последнего времени появление холодноводных видов в Европе относили к эпохе четвертичных оледенений. Однако многочисленные молекулярно-генетические и зоогеографические данные последних лет позволяют уверенно говорить, что формирование холодноводной фауны Европы было длительным процессом, в котором можно выделить несколько этапов. Так, еще в миоцене в южную, а оттуда и в среднюю Европу вселились виды, чьи предки пришли на запад с Дальнего Востока через Паратетис. Позже, уже в плиоцене, в среднюю Европу проникла первая волна вселенцев из Сибири. Сибирские виды, относящиеся ко второй волне, пришли в Европу в последнее межледниковье (видимо, пройдя через пролив, соединявший будущие Белое и Балтийское моря). В процессе отступления последнего ледника (~10 тыс. лет назад) в северо-восточную Европу проникла третья волна вселенцев из Сибири, а также небольшие группы вселенцев из Северной Америки и бассейна Тихого океана. Встречное расселение холодноводных видов (из Европы в Сибирь) происходило чрезвычайно редко. Судя по всему, столь высокая эволюционная и адаптивная пластичность многих сибирских гидробионтов связана с тем, что они происходят из обширного Сибирского моря-озера – водоема, миллионы лет существовавшего к востоку от Урала, но многократно испытывавшего колебания уровня воды, температуры и солености.

Ключевые слова: гидробионты, зоогеография, эволюция, филогеография, расселение, Арктика, Балтика, Фенноскандия, Британские острова, Сибирь

DOI: 10.31857/S0320965222060146

ВВЕДЕНИЕ

Проблемой происхождения холодноводных видов, обитающих на территории Европы, ученые начали интересоваться еще в XIX в. Так, в знаменитой книге Ч. Дарвина “Происхождение видов” (Darwin, 1859) высказано предположение, что холодолюбивые виды вселились в области, климат которых в настоящее время можно охарактеризовать как умеренный, в ледниковый период, когда климат этих регионов был более холодным.

Сокращения: мтДНК – митохондриальная ДНК.

Данная гипотеза стала очень популярной, и с тех пор холодолюбивые виды, обитающие в умеренном климате, принято называть ледниковыми реликтами. Однако единого мнения, откуда пришли в Европу “ледниковые реликты”, до сих пор нет.

Некоторые исследователи, основываясь на биогеографических и палеогеографических данных, предположили, что их родиной могут быть северные районы Азии, в том числе, Сибирь. В частности, таких взглядов придерживались В.Ф. Райниг (Reinig, 1937) и Н.Я. Кузнецов (1938). В.Ф. Райниг, к примеру, выдвинул весьма

радикальную концепцию, согласно которой почти вся современная фауна Голарктики (и не только водная) происходит с древнего Ангарского континента, располагавшегося на территории Восточной Сибири и северного Китая, которая никогда не затоплялась морскими водами.

Другие авторы сосредоточили свое внимание на поиске видов, родственных холодолюбивым обитателям пресных и солоноватых вод севера Европы, и нашли их в Северном Ледовитом океане. На этом основании С. Ловен (Lovén, 1862) предположил, что виды данной группы пришли в Европу из Северного Ледовитого океана через пролив, соединявший его с Балтикой через Онегу и Ладогу в четвертичный период (по современным представлениям, этот период начался ~2.6 млн лет назад и продолжается до настоящего времени).

Идея об относительно недавнем происхождении “холодноводных реликтов” севера Европы от морских видов господствовала в литературе вплоть до середины XX в. (Верещагин, 1925; Екман, 1953), хотя еще И.С. Поляков (1886) высказывал предположение о самостоятельности “реликтовой” фауны Европы и формировании ее нынешнего ареала благодаря расселению по озерам, оставшимся после отступления ледника.

Однако, к концу XX в. предположение о недавнем морском происхождении “ледниковых реликтов” было окончательно опровергнуто. Выяснилось, что, хотя многие из них действительно относятся к группам организмов, морским по своему происхождению, их непосредственными предками были солоновато-водные или пресноводные формы (Bănărescu, 1991). Стало очевидно, что предки “ледниковых реликтов” прошли достаточно длинный эволюционный путь от морского к солоновато-водному образу жизни, и было необходимо понять, в каком именно водоеме мог происходить данный процесс.

В связи с этим, исследователи обратили внимание на гипотезу, появившуюся еще в 1930-е годы, согласно которой становление “реликтовой” фауны происходило в опресненном участке моря, ставшем впоследствии большим озером, располагавшемся в четвертичный период на территории Западной Сибири (Пирожников, 1937; Гурьянова, 1939; Segerstråle, 1976, 1982). Размышления о путях проникновения этой фауны на территорию современной Европы привели зоогеографов к гипотезе о расселении “реликтовой” фауны по обширной сети озер, “подпертых” южным краем ледника (Кудерский, 1971, 1987; Segerstråle, 1976, 1982). Эта гипотеза стала очень популярной во второй половине XX в. Однако ее последователи столкнулись с рядом проблем. Так, часть зоогеографов (Линдберг, 1972) и геологов (Кузин, 2013) была категорически не согласна с представления-

ми о крупных покровных оледенениях на востоке Европы.

В последние годы появились также противоречащие гипотезе расселения по приледниковым водоемам молекулярно-генетические данные. Они, в частности, указывают на древнее, еще доледниковое формирование реликтовых популяций холодноводных видов в бассейне Каспия (Väinölä, 1995; Väinölä et al., 2001; Audzijonytė et al., 2005). Появились также многочисленные находки древних и реликтовых (генетически обособленных) популяций пресноводных и наземных видов в местах, которые якобы подвергались покровному оледенению, например, на Новой Земле (Potapov et al., 2017, 2021; Spitsyn et al., 2021a, 2021b) и на п-ве Таймыр (Sukhanova et al., 2012; Borovikova, Artamonova, 2021).

Представления о возникновении ряда “ледниковых реликтов” до плейстоцена соответствуют и данным морфологии (Bousfield, 1989). Автор данной работы, основываясь на закономерностях строения ряда ракообразных, предполагает, что процессы эволюции этих таксонов происходили во времена моря Тетис, или, скорее, в плиоцене (~3 млн лет назад). Серьезные различия в экологии, и, в частности, в отношении к солености у “реликтовых” ракообразных свидетельствуют об их разновременном вселении в пресные воды севера Европы (Ярвекюльг, 1970, 1979; Кауфман, 2011). В.Н. Яковлев (1962, с. 114) при описании находки колюшки рода *Pungitius* в миоценовых отложениях Западной Сибири предположил, что некоторые арктические рыбы “проникали в пресные воды задолго до наступления четвертичного периода”.

В исследовании (Artamonova et al., 2021), связанном с проблемой происхождения холодноводных таксонов Европы, был сделан вывод о наличии нескольких “волн” вселения их предков на территорию современной Европы. Первая “волна” дошла сюда еще в миоцене—плиоцене (не позднее 2.6 млн лет назад), и представлена выходцами из Паратетиса, многие из которых ранее пришли в этот водоем по цепочке пресноводных озерно-речных систем с Дальнего Востока. Эта “волна” включает, в частности, лососей рода *Salmo*, пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera*, трехиглую колюшку, *Gasterosteus aculeatus*.

Настоящее исследование посвящено трем последующим “волнам” вселения, которые включали виды, проникшие в Европу из Сибири в плиоцене, плейстоцене и голоцене.

МЕТОДОЛОГИЯ РАБОТЫ

Особенности сбора информации. В ходе данного исследования проведен поиск литературы, содержащей сведения о тех видах водной фауны Север-

Таблица 1. Встречаемость в районах северной Европы видов пресноводных моллюсков, широко распространенных в Сибири

Таксон	Регион Северной Европы			
	Фенноскандия	Кольский п-ов	Бассейн р. Северная Двина	Бассейн р. Печора
Gastropoda				
Сем. Planorbidae				
<i>Gyraulus borealis</i>	+	+	+	+
<i>G. stroemi</i>	+	+	+	+
Сем. Lymnaeidae				
<i>Ladislavella terebra</i>	–	–	?	+
<i>Peregriana dolgini</i>	–	–	–	+
<i>Stagnicola zebrella</i>	–	–	+	+
Сем. Valvatidae				
<i>Valvata sibirica</i>	+	+	+	+
Bivalvia				
Сем. Sphaeriidae				
<i>Euglesa hinzi</i>	+	+	+	+
<i>Lacustrina dilatata</i>	+	+	+	+
<i>Sphaerium asiaticum</i>	–	–	+	+
<i>S. nitidum</i>	+	+	+	+

Примечание. “+” – присутствие вида, “–” – отсутствие, “?” – нет точных данных.

ной Европы, которые обозначены как вселенцы из Сибири в обзорных работах (Зограф, 1895; Рылов, 1921; Домрачев, 1925; Ekman, 1940, 1953; Кудерский, 1972; Bănărescu, 1991; Spikkeland et al., 2016). Эти виды относятся к самым разным макротаксонам, среди которых, в первую очередь, следует отметить несколько отрядов рыб и ракообразных, а также кольчатых червей (пиявок, олигохет) и нематод.

Специально для данного обзора составлен список видов пресноводных моллюсков, широко распространенных в Сибири, однако в Европе встречающихся лишь на севере (табл. 1), что, по-видимому, указывает на их североазиатское происхождение. Типичным примером такого моллюска может служить катушка *Gyraulus stroemi*. Большая часть ее ареала находится в Сибири, захватывая также крайний северо-восток Азии. В Европе вид встречается исключительно на севере (рис. 1).

Материалом для создания списка, ранее отсутствовавшего в литературе, послужили обзорные работы по зоогеографии (Старобогатов, 1970; Glöer, 2002, 2019; Welter-Schultes, 2012; Vinarski, Kantor, 2016; Vinarski et al., 2021). Дополнительно использовали электронные поисковые системы баз данных “Web of Science” и “Научная электронная библиотека”, а также библиотек университетов городов Петрозаводск, Берген и Гданьск.

Проводили поиск всех видов моллюсков, включенных в табл. 1, и по ключевым словам: ледниковый реликт (glacial relict), *Acanthobdella*, *Artemiopsis bungei*, *Bdellocephala punctata*, *Branchinecta*, *Coregonus albula*, *C. autumnalis*, *C. lavaretus*, *C. nasus*, *C. pollan*, *C. sardinella*, *Cottus poecilopus*, *Cyclops lacustris*, *Halicryptus spinulosus*, *Halitholus cirratus*, *Heterocyprideis sorbyana*, *Eucyclops serrulatus*, *Eulimnogammarus*, *Eupallasella percnurus*, *Eurytemora gracilicauda*, *Eurytemora lacustris*, *Gammaracanthus*, *Gammarus lacustris*, *Hislopia*, *Lamprodrilus*, *Lepidurus arcticus*, *Leptodiptomus minutus*, *Limnocalanus grimaldii*, *Limnocalanus macrurus*, *Manayunkia*, *Monoporeia affinis*, *Myoxocephalus quadricornis*, *Mysis*, *Osmerus eperlanus*, *Nordodiptomus*, *Pallaseopsis quadrispinosa*, *Paracyprides fennica*, *Phagocata*, *Philonema*, *Phoxinus percnurus*, *Pisidium conventus*, *Planorbis stroemi*, *Polyartemia forcipata*, *Pontoporeia*, *Pseudalibrotus*, *Rhynchocypris percnurus*, *Saduria entomon*, *Salvelinus alpinus*, *S. lepechini*, *Senecella*, *Stenodus leucichthys*, *Thymallus arcticus*, *Trichodrilus*.

Данные, опубликованные в XIX–XX вв., изыскивали, используя неэлектронные каталоги в библиотеках Беломорской биологической станции Московского государственного университета и биостанции Зоологического института РАН “Картеш”, библиотеках Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии, в том числе его Полярного и Санкт-Петербургского филиа-



Рис. 1. Ареал катушки *Gyraulus stroemi* (выделен цветом) как пример типичного сибирско-североевропейского ареала. По: (Glöer, Vinarski, 2009) с изменениями.

лов, Зоологического института РАН, Карельского научного центра РАН, Отделения биологических наук РАН, Северного НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского государственного университета, Архангельской областной научной библиотеки им. Н.А. Добролюбова, Мурманской государственной областной универсальной научной библиотеки, Национальной библиотеки Карелии.

К сожалению, несмотря на масштабные поиски, для ряда видов не удалось найти информации, достаточной для проводимого анализа. Кроме того, из-за ограниченного объема статьи в некоторых случаях приходилось отказываться от рассмотрения взглядов авторов цитируемых работ и анализировать только сообщаемые ими факты.

Приемы, использованные для оценки времени дивергенции различных таксонов. Во многих современных работах для оценки времени дивергенции и даже времени возникновения таксонов используют так называемую теорию молекулярных часов, основным достоинством которой использующие ее авторы считают возможность получить оценки времени дивергенции непосредственно в цифрах. Однако приходится учитывать, что гипотеза молекулярных часов (Zuckermandl, Pauling, 1962) до настоящего времени опирается только на формальные и исключительно теоретиче-

ские построения М. Кимуры (1985): при самом тщательном поиске в “Web of Science” не удалось обнаружить каких-либо работ, посвященных строгому экспериментальному подтверждению данной теории, несмотря на то, что использование ее математического аппарата получило очень широкое распространение.

Более того, в последние годы стали накапливаться многочисленные факты, свидетельствующие, что формальные выводы, сделанные на основании данной концепции, могут противоречить данным палеонтологии и филогеографии. Так, показано, что при заселении севера Европы или отдельных водных систем этого региона у целого ряда видов гидробионтов имело место ускорение молекулярной эволюции. Это явление отмечено у мизиды *Mysis salemaai* (Audzijonyte, Väinölä, 2006), балтийского прудовика *Ampullaceana balthica* (Bolotov et al., 2017), атлантического лосося *Salmo salar* (Артамонова и др., 2020a) и ряпушки *Coregonus albula* (Borovikova, Artamonova, 2021). Все это дало основание отказаться от использования оценок, полученных с помощью теории “молекулярных часов” при анализе процессов формирования холодноводной фауны Европы.

Более надежным базисом для оценок представляются палеогеографические реконструкции, подкрепленные радиоизотопными датировками. Они позволяют оценить время появления и разрушения географических преград, повлиявших на особенности расселения конкретных видов с учетом их биологических особенностей.

Особенности использования терминологии. Многие десятилетия при реконструкции эволюции холодноводных видов биологи опираются на представления о гигантских покровных ледниках, длительное время занимавших огромные территории северного полушария. Однако, мнения палеогеографов о покровных ледниках оказываются порой диаметрально противоположными. С одной стороны, находим в литературе поражающую воображение картину Панарктического ледника — гигантского ледяного колпака, накрывающего северные широты нашей планеты (Гросвальд, 1999). С другой стороны, существуют весьма обстоятельные монографии, обосновывающие отсутствие крупных оледенений на территории Евразии (Линдберг, 1972; Кузин, 2013). Учитывая эту неоднозначность, в настоящей работе использовано понятие “ледниковый период” условно, как устоявшееся название периодов сильного глобального похолодания, которые сменяются затем относительно теплыми эпохами межледниковий.

Вслед за Spikkeland et al. (2016, p. 52), которые пишут: “Мы продолжаем использовать термины “реликт” и “ледниковый реликт” не в их прямом значении, но как удобные и устоявшиеся обозначения определенного зоогеографического комплекса, использовавшиеся в течение всей истории исследований” (“Here we shall keep to using the terms “relict” and “glacial relict”, not because of semantics, but as representing convenient and established labels for the distinct zoogeographical assemblage, used through the history of investigations”), в настоящей работе также использован устоявшийся термин “ледниковые реликты”.

Граница Европы с Азией приведена согласно “Британской энциклопедии” (<https://www.britannica.com/place/Europe>): она проходит по Средиземному и Черному морям, Кумо-Манычской впадине, Каспийскому морю, р. Эмба и Уральским горам.

Русские и латинские названия видов рыб, а также их классификация соответствуют приведенным в Атласе пресноводных рыб России (2002)¹. Названия моллюсков приведены по MolluscaBase: <https://www.molluscabase.org/index.php>. Русские и латинские названия других гидробионтов указаны как в оригинальных публикациях.

¹ Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 1. Москва: Наука.

АРЕАЛЫ ЛЕДНИКОВЫХ РЕЛИКТОВ И ИХ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Арктический голец *Salvelinus alpinus*. Этот вид лососевых рыб широко распространен в бассейне Северного Ледовитого океана. На севере Евразии проходная форма *S. alpinus* встречается от Кольского п-ова до Чукотки. Северные озера населяют представители жилой формы этого вида¹. В то же время, в Западной Европе проходная форма арктического гольца отсутствует, в горных районах Фенноскандии, Альп и Британских островов арктический голец обитает исключительно в озерах, где образует огромное количество локальных форм. Хотя часть из них предложено считать особыми видами на основании имеющихся в литературе данных об их некоторой морфологической обособленности (Kottelat, Freyhof, 2007), убедительных фактов, свидетельствующих о видовой самостоятельности форм гольцов Британских островов (Adams, Maitland, 2007) и Фенноскандии (Махров и др., 2019), по-прежнему нет. Гораздо более обоснованной выглядит точка зрения, согласно которой всю Европу населяет один вид рода *Salvelinus* — *S. alpinus*.

Анализ двух участков мтДНК — контрольного региона и гена *COI*, — показывает, что все европейские популяции арктического гольца, и жилые, и проходные, принадлежат к так называемой Атлантической группе гаплотипов. Ее носители встречаются вплоть до п-ова Таймыр, причем на этом полуострове, наряду с ними, обитают носители и другой, Сибирской группы гаплотипов, широко распространенной на востоке Азии (Brunner et al., 2001; Гордеева и др., 2018; Махров и др., 2019; Osinov et al., 2021, 2022). Поскольку, согласно, в том числе и палеонтологическим данным (Stearley, Smith, 2016), род *Salvelinus* зародился в бассейне Тихого океана и расселился по северу Евразии на запад (Есин, Маркевич, 2017), почти нет сомнений, что Атлантическая группа гольцов происходит от Сибирской, а не наоборот.

Носители Атлантической группы гаплотипов не только заселили континентальную Европу, но и проникли в Исландию, Гренландию, на Ньюфаундленд и Лабрадор (Brunner et al., 2001; Moore et al., 2015; Salisbury et al., 2019; Jacobsen et al., 2022). Более того, в Гренландии выявлено две подгруппы гаплотипов Атлантической группы, которые значительно дивергировали друг от друга. Это свидетельствует о возникновении условий для расселения носителей гаплотипов этой группы в западном направлении, как минимум, дважды (Jacobsen et al., 2022). Обе волны расселения происходили после того, как Атлантическая и Сибирская группы гаплотипов разделились и в течение длительного времени не контактировали друг с другом.

Таймень *Hucho taimen*. Представитель сем. Salmonidae, которого иногда называют сибирским тайменем, чтобы отличить от родственного вида *Hucho hucho*, обитающего исключительно в бассейне р. Дунай. Широко распространен в Северной Азии, в Европе встречается только в бассейнах рек Волга и Печора (Сидоров, Решетников, 2014; Новоселов, 2021), хотя имеются непроверенные данные об обитании вида и в р. Урал (Навозов, 1912). Ограниченный ареал *H. taimen* в Восточной Европе и его полное отсутствие в Западной Европе косвенно свидетельствует об относительно недавнем вселении вида в бассейны европейских рек. Более того, анализ последовательности трех митохондриальных генов показывает, что представители данного вида из рек Волга и Печора образуют единый кластер с особями из рек Обь, Енисей и Хатанга, а таймени из рек Восточной Сибири относятся к другому кластеру (Marić et al., 2014). Таким образом, генетические данные полностью подтверждают гипотезу о недавнем вселении *Hucho taimen* на территорию Европы.

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*. В отличие от тайменя, обыкновенный сиг широко распространен не только в Сибири, но и в Европе. Вид обитает на Британских островах, в Альпах, на территории Фенноскандии, в бассейнах Белого и Балтийского морей. При этом попытки придать некоторым европейским популяциям сига статус самостоятельных видов успехом не увенчались: сопоставление морфологических особенностей с генетическими характеристиками особой убедительно показало, что морфологические “отклонения” — проявление высокой фенотипической пластичности представителей вида *C. lavaretus* (Etheridge et al., 2012; Боровикова, Махров, 2013).

Обширный ареал вида на территории Европы позволяет предполагать его древность, и палеонтологические данные это подтверждают. Так, отолиты сига были найдены в межледниковых отложениях в бассейне оз. Ильмень, расположенного в бассейне Балтики (Даниловский, 1955). Анализ фрагмента митохондриального гена *ND1* показал, что позвонок рыбы возрастом ~500 тыс. лет, найденный в Польше, также принадлежал особи, относящейся к виду *Coregonus lavaretus* (Brzuzan et al., 2004b).

Филогенетические исследования, базирующиеся на разнообразии последовательности митохондриального гена *cyt b*, позволяют утверждать, что сиг, как и многие другие ледниковые реликты, происходит из Сибири: гаплотип, предковый для всех представителей *Coregonus lavaretus*, проанализированных в работе (Sukhanova et al., 2012), обнаружен в популяции оз. Хантайское, расположенном на плато Путорана и относящемся к бассейну р. Енисей.

Это обстоятельство дает основание предполагать, что вселение сига в Европу могло начаться с низовьев р. Енисей, что полностью согласуется с данными широкомасштабного исследования разнообразия двух митохондриальных генов (*cyt b* и *ND3*) в популяциях обыкновенного сига Европы и п-ова Таймыр (Østbye et al., 2005). Оказалось, что в популяциях п-ова Таймыр преобладает гаплотип, который встречается в Европе достаточно редко, однако, именно от него происходят две группы гаплотипов, широко распространенные на территории Европы.

Анализ разнообразия митохондриального гена *ND1* также подтверждает вселение сига в Европу из Сибири (Боровикова, Будин, 2020), и позволяет говорить, что такое вселение имело место задолго до последнего оледенения: в Европе обнаружено несколько линий сигов, значительно дивергировавших друг от друга (Боровикова, Малина, 2018).

Результаты еще одного филогенетического исследования, базирующегося на анализе последовательностей пяти митохондриальных генов (Sendek et al., 2017), свидетельствуют, что вселение сига из Сибири в Европу происходило, как минимум, дважды. При изучении выборок *C. lavaretus* из восточной части бассейна Балтийского моря и из Сибири выявлены две относительно самостоятельные группы гаплотипов, причем первая включала в себя только гаплотипы, обнаруженные у сига Балтики, вторая — гаплотипы, которые встречались и у сигов Сибири, и у рыб Балтийского бассейна.

Ряпушка *Coregonus albula*, пелядь *C. peled*. До недавнего времени большинство исследователей выделяли два вида ряпушек: европейскую (*C. albula*) и сибирскую (*C. sardinella*). Считалось, что ареал первого вида включает Британские острова, бассейн Балтики, Европейский Север России и верховья р. Волга, ареал второго вида охватывает весь север России и Северной Америки. Многие популяции в зоне перекрытия ареалов видов считали гибридными (Sendek, 2021). Однако недавнее комплексное исследование показало, что морфологические признаки обеих форм ряпушек перекрываются, а по последовательности *COI* мтДНК эти две группы не дифференцированы (Borovikova, Artamonova, 2021). При этом анализ последовательности митохондриального гена *ND1* продемонстрировал, что и ряпушка европейской части ареала, и ряпушка Сибири представляют собой полифилетичные группы, причем степень внутривидовой дифференциации последовательностей *C. albula* превышает генетические различия между ней и *C. sardinella*. На основании совокупности морфологических и генетических данных предложено объединить два вида ряпушек в один, который по правилу приоритета дол-

жен называться *Coregonus albula* (Borovikova, Artamonova, 2021).

Особенности генетической дифференциации этого объединенного евразийского вида заставляют предполагать, что вселение ряпушки в Европу происходило, как минимум, дважды, причем на основании палеогеографических реконструкций и с учетом дистанций, отделяющих наиболее дивергировавшие линии ALBP2 и L от пула гаплотипов, характерных для ряпушки современного типа, широко распространенной в Европе, можно утверждать, что впервые ряпушка (или ее предок) появилась в Европе >90 тыс. лет назад. В настоящее время гаплотипы “древней” линии ALBP2 встречаются только в оз. Плещеево, расположенном в бассейне р. Волга (наряду с гаплотипами других филогенетических линий), а гаплотипы линии L – в бассейне р. Волга и юго-западной части бассейна Белого моря (Borovikova, Artamonova, 2021).

Вторая волна вселения ряпушки в Европу связана с ее проникновением из Сибири в бассейн р. Печора, где 90–80 тыс. лет назад располагалось обширное приледниковое палеозеро Коми. Из этого региона ряпушка, относящаяся к наиболее молодому филогенетическому кластеру E, расселялась по Европе: в разные исторические эпохи данный район оказывался связанным системой водоемов с Балтикой, Беломорским бассейном и бассейном р. Волга. Кроме того, гаплотипы, относящиеся к линии E, встречаются на п-ове Таймыр и даже в р. Енисей наряду с гаплотипами сибирского кластера S, что, в соответствии с палеогеографическими реконструкциями, также согласуется с возможностью расселения ряпушки из бассейна р. Печора. Это могло произойти ~60 тыс. лет назад, когда опресненный приледниковый водоем охватывал обширную акваторию между Югорским п-овом и п-овом Таймыр, а современный п-ов Ямал почти полностью находился под водой.

Надо отметить, что к линии E относятся также гаплотипы пеляди (*C. peled*) (Borovikova, Artamonova, 2021) – вида, широко распространенного в Сибири и на северо-востоке Европейской России (Решетников, Мухачев, 1989). Сведения о присутствии пеляди в бассейне Балтики (Svärdson, 1979, 1998) опровергнуты результатами кариологического анализа (Боровикова, Махров, 2009). Поскольку распространение пеляди в Европе ограничено северо-восточными районами, есть основания предполагать, что этот вид вселился на территорию Европы относительно недавно.

Омуль *Coregonus autumnalis*. Вид широко распространен в бассейне Северного Ледовитого океана, на западе его сплошной ареал доходит до р. Мезень (Сидоров, Решетников, 2014). Кроме того, сначала морфологические (Gasowska, 1964; Behnke, 1972), а потом и генетические

(Ferguson et al., 1978; Bodaly et al., 1991; Sukhanova et al., 2004) исследования показали, что эндемичная форма сига, обитающая на Британских островах (поллан), относится к виду *C. autumnalis*.

Существует мнение, что некоторые генетические особенности ряпушки (Brzuzan et al., 2004a) и сига (Sendek et al., 2017), обитающих в восточной части бассейна Балтийского моря можно трактовать как генетические “следы” интрогрессивной гибридизации с представителями рода *Coregonus*, близкими по своим характеристиками к *C. autumnalis*. Однако, следует учитывать, что в данный регион в середине XX века вселяли омуля из оз. Байкал (Бурмакин, 1963), и даже если предположение об интрогрессивной гибридизации справедливо, то такая гибридизация может оказаться следствием вселения в данный регион чужеродных рыб.

Чир *Coregonus nasus*. Один из распространенных видов рыб на севере Сибири доходит на западе Европы до р. Волонга в Чешской губе (Сидоров, Решетников, 2014). Сведения о находках представителей этого вида в бассейне Балтийского моря генетическими исследованиями не подтверждаются (Боровикова, Махров, 2009).

Нельма *Stenodus leucichthys*. Крупная рыба, широко распространена на севере России – в ее европейской части и в Сибири, встречается также в бассейне Каспийского моря (Козьмин, 2011; Сидоров, Решетников, 2014). К сожалению, данные о генетических особенностях различных популяций вида очень ограничены (Голованова, 2005), поэтому время его появления на севере Европы можно обсуждать только на уровне предположений.

Сибирский хариус *Thymallus arcticus*. Его ареал охватывает север Сибири, Аляску, Канаду (Weiss et al., 2021). По-видимому, представители этого вида также проникали на территорию Европы, но в отличие от большинства других вселенцев из Сибири, *Th. arcticus* столкнулся в Европе с родственным видом – европейским хариусом (*Th. thymallus*), предки которого, судя по всему, проникли в Европу из Азии значительно раньше, еще в период существования Паратетиса (Artamonova et al., 2021). Возможно, поэтому генетические “следы” сибирского хариуса обнаруживают только на севере Европейской части России, который, по-видимому, представляет зону интрогрессивной гибридизации этого вида с европейским хариусом. В бассейне р. Печора гибридизация двух видов хариусов выявлена в ходе анализа морфологии и ядерных генов, кодирующих белки (Шубин, Захаров, 1984); митохондриальные гаплотипы, обнаруженные в выборках их этого бассейна, относятся к группе гаплотипов, характерных для европейского хариуса (Юницына и др., 2021). Западнее, на Кольском п-ове и в бассейне р. Северная Двина, обитают популяции, сходные

по морфологическим признакам с европейским хариусом, однако, среди особей из этих популяций встречаются носители митохондриальных гаплотипов, относящихся к группе гаплотипов, характерных для сибирского хариуса (Koskinen et al., 2000; Ponomareva et al., 2019).

Корюшки *Osmerus*: европейская *O. eperlanus* и азиатская *O. mordax*. Ареал европейской корюшки тянется широкой полосой от севера Франции через бассейн Балтики до верховьев р. Волга и бассейна р. Печора. Азиатская корюшка широко распространена в северном полушарии; на Дальнем Востоке и реках арктического побережья России от Берингова пролива до Белого моря обитает подвид *O. mordax dentex*, в Северной Америке – подвид *O. mordax mordax*¹.

Генетическая дивергенция двух видов корюшек высока: их полные митохондриальные геномы различаются на 6.86% (Balakirev et al., 2018). Интересно, что европейская корюшка генетически более сходна с подвидом *O. mordax mordax*, чем с подвидом *O. mordax dentex*, поэтому нельзя исключить, что предки европейской корюшки пришли в Европу из Америки, а не из Сибири.

Анализ разнообразия нескольких митохондриальных генов показал, что азиатские корюшки из различных акваторий Тихого океана, а также из Белого, Баренцева и Карского морей очень сходны друг с другом (Скурихина и др., 2015).

Четырехрогий бычок *Myoxocephalus quadricornis*. Бычок считается типичным “ледниковым реликтом”. Населяет пресные и морские воды, распространен вдоль побережий Северного Ледовитого океана, Балтийского и Берингова морей. Пресноводные формы обитают в озерах Фенноскандии и в Великих озерах Северной Америки (Берг, 1916).

К сожалению, данные о генетических особенностях популяций *Myoxocephalus quadricornis* очень ограничены. Однако сравнение нескольких особей из бассейна Балтики, с одной стороны, и нескольких особей с севера Канады и Гренландии, с другой стороны, по последовательностям трех генов мтДНК показало, что наборы гаплотипов у бычка этих регионов различаются, а генетическая дистанция между двумя группами гаплотипов – 0.49%, что характерно для достаточно полиморфных видов (Kontula, Väinölä, 2003).

Девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*. Широко распространена в северной части Евразии и Северной Америки, в основном, в бассейне Северного Ледовитого океана. Помимо этого, многочисленные популяции встречаются на Дальнем Востоке, в бассейне Балтики, в Западной Европе. Также обитает в р. Рона, в бассейне Средиземного моря (Зюганов, 1991). Генетический анализ с использованием большого набора SNP показал, что европейские популяции *P. pungitius* наиболее близки к сибирским, но генетическая дистанция

между двумя группами популяций достаточно велика (Guo et al., 2019).

При изучении распространения девятииглой колюшки исследователи не обходят вниманием и родственные ей эндемичные виды рода *Pungitius*. Так, на основании генетических и морфологических особенностей рыб показано, что некоторые водные системы Франции и Британских островов населяет не *P. pungitius*, а эндемичные виды *P. vulgaris* и *P. laevis*, которые, судя по всему, дивергировали от *P. pungitius* уже в раннем плейстоцене (Denys et al., 2018). Столь давнее присутствие девятииглой колюшки на территории Европы выглядит вполне реалистичным с учетом факта, что в миоценовых (~23–5.3 млн лет назад) отложениях бассейна р. Обь (Западная Сибирь) обнаружены ископаемые остатки колюшки *Pungitius hexacanthus*, очень сходной с современной *Pungitius pungitius* (Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1962, 1964).

Данные о распространении представителей рода *Pungitius* и филогенетических взаимоотношениях между видами внутри этого рода (Guo et al., 2019) позволяют предположить, что общий предок всех девятииглых колюшек впервые появился в бассейне Тихого океана, откуда он проник в Европу по Паратетису, дав начало двум южноевропейским видам *P. platygaster* и *P. hellenicus*. Вселение этого предкового вида на территорию Сибири привело к появлению здесь *P. pungitius*, который распространился по всему побережью Северного Ледовитого океана, в том числе, по его европейской части.

Генетические исследования с применением ряда ядерных и митохондриальных маркеров показали, что европейские популяции *P. pungitius* представлены двумя филогенетическими линиями, западно-европейской и восточно-европейской, и их ареалы перекрываются в бассейне Балтийского моря. Анализ полногеномных сиквентов дает основание предполагать, что бассейн Балтики первоначально заселяли представители западноевропейской линии, но впоследствии их заменили представители восточно-европейской линии, которая имеет примесь относительно недавних вселенцев из Сибири (Feng et al., 2021, и ссылки в этой работе). Все это свидетельствует о вселении *P. pungitius* на территорию Европы, как минимум, дважды, причем одними и теми же или сходными путями.

Пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus*. Этот пресноводный вид, широко распространен в северных районах Азии и Европы, включая Скандинавию и п-ов Таймыр. Также встречается в южной части бассейна Балтийского моря и в северо-западной части бассейна Черного моря (в бассейнах рек Дунай и Днестр) (Берг, 1949; Головнюк, 2017).

Исследования контрольного региона мтДНК показали, что внутривидовая дифференциация *S. poecilopus* весьма велика. Линия, представители которой обитают в бассейне Балтики, находится вне кластера, образуемого линиями мтДНК бычков, обитающих восточнее Урала, причем отличия в последовательности контрольного региона были для нее $\geq 3.6\%$ (Yokoyma et al., 2008). Группы популяций, относящихся к разным филогенетическим линиям, в последние годы рассматривают как разные виды (Сиделева, Гото, 2009) или подвиды (Богданов и др., 2013).

Исследование разнообразия трех митохондриальных генов выявило высокий уровень генетической дифференциации *S. poecilopus* и на территории самой Европы, причем, сравнение выборок из Карпат и Скандинавии позволило прийти к выводу, что представители второй группы имеют большее сходство с *S. poecilopus* из Сибири по сравнению с таковыми первой (Kontula, 2003). Эти результаты дают основания предположить, что пестроногий подкаменщик проникал на территорию Европы из Сибири, как минимум, дважды.

Озерный голянь *Phoxinus phoxinus*. Вид распространен по всей Северной Евразии – от бассейнов Балтики и Черного моря до Тихого океана (Kusznierz et al., 2011). Внутривидовая генетическая дифференциация этого вида не изучена, однако имеющиеся генетические данные вызывают сомнения в принадлежности озерного голяня к роду *Phoxinus*: они указывают на то, что это представитель рода *Rhynchocypris*, распространенного на Дальнем Востоке (Zhang et al., 2019).

Тихоокеанская минога *Lethenteron camtschaticum*. Некоторые исследователи (например, Кудерский, 1987) указывают сибирскую миногу (*Lethenteron kessleri*) в числе вселенцев из Сибири на Европейский Север. Однако генетические исследования (в частности, анализ разнообразия митохондриального гена COI) показали, что сибирская минога – это жилая форма тихоокеанской миноги, причем жилая форма возникает независимо в каждой водной системе от проходной формы. Сопоставление генетических и палеогеографических данных позволяет предположить, что тихоокеанская минога проникла в бассейн Северного Ледовитого океана из Тихого океана в голоцене (Artamonova et al., 2015).

Акантобделла *Acanthobdella peledina*. Обширный евразийский ареал паразита лососеобразных рыб из кланды Acanthobdellidea (близка к кланде настоящих пиявок Euhirudinea), делится на две части: западная включает северные районы бассейна Балтики и Кольский п-ов, восточная – бассейн р. Печора и Сибирь (Пронин, 1971). Вид обнаружен также на Аляске (Holmquist, 1974; Nauck et al., 1979). Для Фенноскандии акантоб-

делла рассматривается как “реликт ледниковой эпохи” (Пронин, 1971). В Онежском озере, где ранее отмечали этого паразита, в настоящее время не обнаружен (Барская и др., 2008).

Нематода – филонема сибирская *Philonema sibirica*. Этот паразит рыб широко распространен в северной Азии, встречается в водоемах Кольского полуострова и в бассейне беломорской р. Кемь (Барская и др., 2008), изредка его находили в южной Финляндии (бассейн Балтийского моря) (Fagerholm, 1982). В бассейне р. Печора он отмечен только в одном небольшом озере в бассейне р. Шугор (Доровских, 2011).

Моллюски. В монографии Я.И. Старобогатова (1970) высказана гипотеза, что большинство видов пресноводных моллюсков вселялись из Азии на север Европы в межледниковые периоды, что представляется вполне реалистичным сценарием с учетом палеогеографической обстановки в эти периоды. Однако, в этой же работе указано и на вселение некоторых видов в северную Европу из Сибири “в начале послеледникового времени”. Так, автор предполагает, что “в это время в водоемы севера европейской части СССР проникли *Valvata sibirica* Midd., *Lacustrina dilatata* (West.), *Amesoda asiatica* (Mts.)” (Старобогатов, 1970, с. 136).

В ходе настоящей работы был составлен список видов пресноводных моллюсков, распространение которых ограничено Фенноскандией, севером Европейской части России и Сибирью (табл. 1) и проведен поиск работ по биогеографии и палеонтологии, где упоминаются данные виды.

Анализ найденных литературных источников приводит к тому, что, по крайней мере, некоторые из этих видов появились в Европе значительно раньше, чем предполагали Я.И. Старобогатов и другие исследователи, считавшие возможным вселение моллюсков из Сибири в Европу после отступления последнего ледника.

Так, моллюск *Valvata sibirica*, упоминаемый Я.И. Старобогатовым как послеледниковый вселенец в Европу, впоследствии обнаружен в отложениях Лихвинского межледниковья в бассейне Балтики, точнее, в Литве (Sanko et al., 2006), а также в бассейне р. Волга, точнее, в Татарстане (Аськеев и др., 2011). Также найден в плейстоценовых отложениях на территории Германии (Glöer, 2002), а в отложениях раннего плейстоцена в Нидерландах обнаружен близкий к *V. sibirica*, но самостоятельный вид *V. salebrosa* (Meijer, 1990; Glöer, 2002).

Еще два вида из Списка сибирских вселенцев найдены в последние годы в бассейне р. Кама (приток р. Волга) – *Lacustrina dilatata* (Овчанкова и др., 2015) и *Sphaerium asiaticum* (Овчанкова, 2019).

Вид *Sphaerium nitidum*, описанный первоначально на территории Сибири, еще сто лет назад обнаружен в северной Швеции. В работе (Odhner,

1921) *S. nitidum* указан как вид, который проник в Швецию с востока, причем совсем недавно. “It is entirely wanting in south Sweden, even in the deep and cool lakes where arctic relics are recorded (e.g. Vattern), and it therefore seems likely that *S. nitidum* is a rather late immigrant to the Swedish fauna, and that it has a direct eastern origin” (“Он полностью отсутствует в южной Швеции, даже в глубоких и холодных озерах, где обнаружены арктические реликты (пример – Веттерн), и поэтому кажется вероятным, что *S. nitidum* относительно недавний иммигрант в фауну Швеции, и происходит напрямую с востока”). Однако, впоследствии этот вид обнаружили и в Норвегии (Kuiper et al., 1989). Кроме того, он присутствует в плейстоценовых отложениях долины р. Днепр в пределах современной Белоруссии (Мотуз, 1975) и бассейна р. Волга на территории современного Татарстана (Аськеев и др., 2011).

Относительно моллюсков, которые широко распространены в Сибири и Европе, разногласий между специалистами нет: обширный европейский ареал вида обычно считается хорошим аргументом в пользу его длительного обитания на соответствующих территориях.

Так, сибирский вселенец *Gyraulus stroemi*, согласно недавнему обзору (Glöer, Vinarski, 2009), распространен на огромной территории – почти по всей азиатской части России и прилегающим к ней районам Казахстана и Монголии, на севере Европейской части России (включая северные области бассейна р. Волга) и по всей Скандинавии (рис. 1). Есть указание на находки этого вида и на Британских островах (Cooper, 1924), но, к сожалению, в упомянутой работе нет рисунка объекта исследования, поэтому проводить ареал вида, включая эти острова, все-таки преждевременно.

Ladislavella terebra – прудовик, широко распространенный по всей Сибири и на крайнем северо-востоке Европы. Имеет сестринский (викарирующий) вид *L. occulta*, известный из Центральной и Восточной Европы. Ранее последний вид считался реликтом ледникового периода (Vinarski, 2020), но вполне возможно, что его вселение из Сибири в Европу произошло в плиоцене. Другой викариант – *L. liogyra* – обитает в бассейне р. Амур, Приморье и на Сахалине (Vinarski, Kantor, 2016). Геологический возраст этого вида не известен, хотя он хорошо обособлен от европейских и сибирских *Ladislavella* по молекулярно-генетическим данным (Aksenova et al., 2018).

Таким образом, по крайней мере, некоторые сибирские пресноводные моллюски, достигшие Финноскандии, имеют или имели раньше достаточно широкое распространение в Европе, и, по всем признакам, попали в этот регион до последнего оледенения. К сожалению, для части видов, включенных в табл. 1, надежная палеонтологиче-

ская или молекулярно-генетическая информация отсутствует, что не позволяет датировать их проникновение в водоемы севера Европы.

Следует отметить, что и виды пресноводных моллюсков, обитающие только на крайнем северо-востоке Европы, не обязательно вселились в этот регион по завершении последнего оледенения. Так, на о. Вайгач обнаружен моллюск рода *Sphaerium*, который по результатам анализа последовательности 16S rRNA оказался наиболее близок к североамериканским видам (Bespalaya et al., 2015), поэтому весьма вероятно, что это реликт вселения, произошедшего еще до последнего оледенения.

Планарии рода *Bdellocephala*. Большинство видов этого рода распространены в Азии – четыре вида встречаются на Дальнем Востоке, семь – эндемики оз. Байкал. Однако ареал еще одного представителя данного рода достаточно необычен: вид *Bdellocephala punctata* широко распространен на севере Европы и в бассейнах рек Волга и Днепр, но встречается также в бассейне р. Амур (Naumova et al., 2006). Авторы этой работы вполне обоснованно полагают, что род *Bdellocephala* возник в Азии, а по территории Европы один из его представителей – вид *Bdellocephala punctata* – распространился еще до эпохи оледенений.

Олигохеты. На основе анализа распространения водных малошешетинковых червей на территории северной Европы Т. Тимм (1987) пришел к выводу, что часть холодолюбивых представителей этой группы обитала в Европе еще в плиоцене, часть – мигрировала из Сибири по приледниковым водоемам.

В частности, к представителям второй группы этот исследователь относил олигохету *Lamprodrius isoporus*, о распространении которой имеются репрезентативные данные в работах В.И. Попченко (1988) и Т. Тимма (Timm, 2016). Этот вид отмечен в оз. Байкал, водоемах верховьев рек Лена и Енисей, оз. Таймыр, северной части бассейна Балтийского моря и южной части бассейна Белого моря. Следует отметить, что поиски этого вида во многих других водоемах севера Евразии были безуспешны (Timm, 2016).

Однако выводы, сделанные только на основании особенностей ареала *L. isoporus*, представляются достаточно спорными. Более того, в случае расселения вида по приледниковым водоемам он должен был бы обнаруживаться в составе современных экосистем значительно чаще. Поэтому с той же долей вероятности можно предполагать, что *L. isoporus*, как и ряд видов, рассмотренных выше, – реликт доледникового времени, сохранившийся в древнем оз. Байкал, и в не затронутых ледниками рефугиумах на п-ове Таймыр и в восточной части Балтики. К сожалению, исследований по филогеографии малошешетинковых червей Европы, которые могли прояснить их

происхождение и позволили сделать выбор в пользу той или иной гипотезы, пока не имеется.

Ракообразные. Еще в процессе исследования генетического разнообразия аллозимов в европейских популяциях озерного бокоплава *Gammarus lacustris* было выявлено две “расы” – западная и восточная. Показано, что популяции восточной “расы” обитают на севере Норвегии, побережье Белого моря, в Сибири и на юге Финляндии, остальную часть Фенноскандии и Польшу населяет западная “раса” (Vainio, Väinölä, 2003).

Другой представитель реликтовых амфипод *Gammaracanthus lacustris* распространен на севере Европы и Западной Сибири, включая п-ов Таймыр, но есть данные и о его присутствии в водоемах Камчатки (Тахтеев, 1999). Этот вид, согласно исследованиям разнообразия аллозимов и последовательностей митохондриального гена *COI*, хорошо обособлен генетически от других видов рода *Gammaracanthus*, обитающих в бассейнах Северного Ледовитого океана и Каспия (Väinölä et al., 2001).

Ситуация с видами рода *Mysis*, которые хорошо отличаются друг от друга по последовательности гена *COI*, выглядит сложнее. Так, в бассейне Балтики встречается эндемичный вид *M. relicta*, в бассейне Северного Ледовитого океана широко распространен *M. segerstralei*, вид *M. salemaai* встречается на Британских островах, в бассейне Балтики и в западной Сибири (Audzijonyte, Väinölä, 2005, 2006). В то же время, эти особенности распространения представителей рода *Mysis* свидетельствуют об их длительном существовании на территории Европы и заставляют предполагать, что *M. relicta* и *M. salemaai* возникли от общего солоновато-водного предка, причем первый вид появился, судя по всему, непосредственно на территории Европы, а второй мог возникнуть и в Европе, и в Западной Сибири, и уже впоследствии, при возникновении благоприятных условий для расселения, расширить свой ареал.

К сожалению, генетические данные о представителях еще одного рода реликтовых бокоплавов *Pontoporeia* или, по классификации (Bousfield, 1989), *Monoporeia* очень ограничены (Väinölä, Varvio, 1989), а значит судить о месте их возникновения, а также путях расселения и эволюции пока не представляется возможным.

Для циркумполярного листоногого рака *Branchinecta paludosa* (Anostraca) при исследовании митохондриального гена *COI* среди раков, обитающих на территории Евразии, выявлены носители гаплотипов, относящихся к двум самостоятельным кладам – Северной Палеарктической (North Palaearctic clade), распространенной в бассейне Балтики и в Сибири (Lindholm et al., 2016), и Юго-Фенноскандинавской (South Fennoscandian clade), известной только в Скандина-

вии. Последняя представляется более молодой, если судить по ее положению на сети гаплотипов, где помимо двух упомянут клад присутствует также значительно удаленный от них североамериканский кластер.

Представитель веслоногих раков *Limnocalanus macrurus* широко распространен вдоль побережья Северного Ледовитого океана, в пресных водах арктических районов Североамериканского континента и Евразии, а также в бассейне Балтики и на Британских островах (Holmquist, 1970). Изучение последовательностей гена *COI* этого вида показало, что все особи из самых разных частей Евразии относятся к одной и той же филогенетической линии, представители которой населяют, в том числе, и арктические районы Северной Америки. Представители двух других филогенетических линий обнаруживаются только на территории Канады (Dooh et al., 2006; Гордеева и др., 2019).

Еще один веслоногий рак, пресноводный *Eurytemora lacustris*, широко распространен в Скандинавии, обнаружен в водоемах на побережье Белого моря и вблизи устья р. Печора, встречается в южных и восточных районах бассейна Балтики, в бассейнах рек Дунай и Волга (Sługocki et al., 2019; Fefilova et al., 2020). Анализ последовательностей митохондриального гена *COI* показал, что этот вид значительно отличается от других представителей рода *Eurytemora* (Sługocki et al., 2019). Не исключено, что данный вид возник непосредственно в Европе от солоноватоводного предка.

Другой вид рода *Eurytemora* – *E. gracilicauda* – распространен по всему арктическому побережью России (Фефилова и др., 2020).

Что касается других групп веслоногих раков, высказано предположение, что к числу ледниковых реликтов относится и *Cyclops lacustris* (Spikeland et al., 2016). Действительно, этот вид распространен в Сибири (бассейны рек Обь и Колыма), Скандинавии, восточной части бассейна Балтийского моря, в бассейне р. Волга. Имеются сообщения о находках *C. lacustris* и в других регионах, но они нуждаются в подтверждении (Hołyńska, Dimante-Deimantovica, 2016).

Следует отметить, что список веслоногих раков, которые могут оказаться “ледниковыми реликтами”, постоянно расширяется по мере исследования европейских водоемов. Так, недавно в бассейнах рек Волга (Podshivalina, Sheveleva, 2018) и Северная Двина (Фефилова, 2020) обнаружены представители рода *Nordodiptomus*, ранее известные только в водоемах севера Азии.

Разумеется, значение находок такого рода нельзя переоценивать, поскольку мелкие планктонные организмы очень легко расселяются, и обычно их считают плохими зоогеографически-

ми индикаторами. Однако случаи неоднократных находок носителей разных гаплотипов определенной филогенетической линии в том или ином регионе могут указывать на неслучайный характер находок.

Так, носители гаплотипов клады D митохондриального гена *COI* кладоцер рода *Alonella* распространены, в основном, на севере Азии, но встречаются также в Северной Америке и на севере Европы – в бассейнах Баренцева моря и р. Волга (Neretina et al., 2021).

Анализ последовательностей митохондриального гена *COI* ветвистоусого рака *Chydorus sphaericus* (Cladocera) показал, что гаплотипы, относящиеся к кладе A2_1, встречаются, в основном, у представителей этого вида, обитающих в северной Европе, на о. Гренландия и в Сибири, причем “базовый” гаплотип этой клады, H76, встречается на территории Архангельской обл. (Kotov et al., 2016). В сочетании с другими аргументами, это обстоятельство может послужить косвенным аргументом в пользу гипотезы о вселении представителей данной клады из северной Европы в Сибирь.

Значительное богатство фауны ракообразных островов Новая Земля и Вайгач позволило Н.В. Вехову (1997) выдвинуть предположение о наличии рефугиума в этом регионе в четвертичный период, и это предположение полностью подтверждается современными работами (Potapov et al., 2017, 2021; Spitsyn et al., 2021a, 2021b).

ТРИ ВОЛНЫ ВСЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ ИЗ СИБИРИ В ЕВРОПУ

Анализ приведенных выше данных показывает, что достаточно хорошо изученные холодноводные виды, вселившиеся в Европу из Сибири в плиоцене–голоцене, можно разделить на три группы, которые, с высокой степенью вероятности, соответствуют трем волнам вселения. В тех случаях, когда у вида имеются несколько филогенетических линий, они, как правило, принадлежат разным группам, и соответственно разным волнам вселения (табл. 2). Организмам, вселившимся на территорию Европы в более ранние периоды, в олигоцене–начале плиоцена (30–5 млн лет назад) посвящены предыдущие работы авторов (Артамонова и др., 2020a; Artamonova et al., 2021).

Первая группа вселенцев из Сибири. Группа включает виды (или филогенетические линии), которые широко распространены (или были широко распространены) в северной и средней Европе. Некоторые из них (сиги, гольцы, девятииглая колюшка) проникли в бассейн р. Рона (Berg, 1932) в процессе перехвата бассейнов северных рек, который имел место в конце плиоцена (Win-

terberg, Willett, 2019). Арктические гольцы из Европы добрались даже до Северной Америки. Эти формы, как правило, значительно обособились генетически от своих родственников из Сибири.

В некоторых случаях “древние” вселенцы из Сибири даже образовали в Европе эндемичные виды (*Pungitius vulgaris*, *P. laevis*, *Valvata salebrosa*, *Eurytemora lacustris*, *Mysis relicta*). В то же время, необходимо отметить, что некоторые интересные гипотезы о недавнем видообразовании, выдвигавшиеся для ряда видов рыб, обитающих на территории Европы (Svärdson, 1961), в частности – сиговых, не нашли подтверждения в ходе последних морфологических и генетических исследований (Боровикова и др., 2020; Borovikova, Artamonova, 2021).

Считать первую группу видов плиоценовыми вселенцами из Сибири позволяет существование на протяжении длительного времени в плиоцене на севере Европы и Западной Сибири моря, частично отделенного от центральной части бассейна Северного Ледовитого океана архипелагом крупных островов². По мнению палеогеографов, в конце плиоцена–начале плейстоцена существовало прямое соединение этого моря с бассейном Каспия. Для этого периода отмечено повышение уровня Акчагыльского водоема, существовавшего в конце плиоцена на месте современного Каспия, и это повышение уровня сопровождалось увеличением солености воды и изменением состава фауны (Krijgsman et al., 2019).

Предположительно, в этот период в Каспийское море проник ряд гидробионтов северного происхождения (Махров и др., 2020), и тогда же ряпушка проникла в бассейн р. Волга, где до сих пор обитают представители наиболее дивергировавшей линии этого вида ALBP2.

В позднем плиоцене один из заливов Северного Ледовитого океана (судя по всему, сильно опресненный) достигал современного бассейна Балтийского моря (Чочиа, Евдокимов, 1993), поэтому у холодноводных гидробионтов, изначально обитавших на территории Сибири, была возможность попасть и в бассейн современной Балтики, хотя о том, существовало ли Балтийское море в этот период, доподлинно неизвестно. Если оно и существовало, этот период был кратковременным, поскольку известно, что большую часть плиоцена на месте будущей Балтики текла с востока на запад огромная р. Эридан, впадавшая в меньшее по размерам, чем сейчас, но, видимо, более опресненное Северное море (Gibbard, Lewin, 2016).

² Атлас палеогеографических карт. Шельфы Евразии в мезозое и кайнозое. 1992. Т. 2. Карты. Москва: Робертсон групп плк; Геологический институт АН СССР.

Таблица 2. Наиболее вероятный таксономический состав трех волн вселения холодноводных видов из Сибири в Европу в плиоцене—голоцене

Волна I (плиоцен)	Волна II (плейстоцен)	Волна III (голоцен)
Рыбы		
<i>Salvelinus alpinus</i> , <i>Coregonus lavaretus</i> , <i>Coregonus albula</i> (линии ALBP2 и L – бассейн р. Волга), <i>Coregonus autumnalis</i> (поллан; Британские о-ва), <i>Osmerus eperlanus</i> , <i>Pungitius vulgaris</i> <i>P. laevis</i> <i>P. pungitius</i> , западно-европейская линия <i>Cottus poecilopus</i> (Карпаты)	<i>Hucho taimen</i> , <i>Coregonus lavaretus</i> , <i>Coregonus albula</i> (линия E – Балтика, Британские о-ва), <i>Coregonus autumnalis</i> (восток Балтики)*, <i>Thymallus arcticus</i> , <i>Myoxocephalus quadricornis</i> , <i>Pungitius pungitius</i> , восточно-европейская линия <i>Cottus poecilopus</i> (Скандинавия), <i>Phoxinus phoxinus</i>	<i>Coregonus peled</i> <i>C. autumnalis</i> (крайний северо-восток Европы) <i>C. nasus</i> <i>Stenodus leucichthys</i> <i>Osmerus mordax</i>
Аннелиды		
	<i>Acanthobdella peledina</i> <i>Lamprodrilus isoporus</i>	
Нематоды		
	<i>Philonema sibirica</i>	
Моллюски		
<i>Sphaerium nitidum</i> <i>Valvata sibirica</i> <i>Gyraulus stroemi</i> <i>Ladislavella terebra</i>	<i>Lacustrina dilatata</i> <i>Sphaerium asiaticum</i>	<i>Peregriana dolgini</i>
Ракообразные		
<i>Gammarus lacustris</i> (западная “раса”) <i>Gammaracanthus lacustris</i> , <i>Mysis relicta</i> , <i>Branchinecta paludosa</i> (Юго-Фенноскандинавская клада), <i>Eurytemora lacustris</i>	<i>Gammarus lacustris</i> (восточная “раса”), <i>Mysis salemaai</i> <i>Branchinecta paludosa</i> (Северная Палеарктическая клада), <i>Limnocalanus macrurus</i> , <i>Cyclops lacustris</i>	<i>Gammaracanthus aestuariorum</i> , <i>Mysis segerstralei</i> , <i>Eurytemora gracilicauda</i>

* Вероятность участия человека во вселении этого вида.

Наличие морских моллюсков, типичных для Атлантического океана, в отложениях плиоцена и эоплейстоцена морского бассейна, располагавшегося между п-овом Канин и Северной Землей, указывает на существование морского сообщения между указанными бассейнами в этот период (Крылов, 2014). Независимо от того, проходили ли морские моллюски через Балтику или огибали Скандинавию с севера, этот путь могли использовать для достижения Балтики и Британских островов вселенцы “первой волны”.

Вторая группа видов/филогенетических линий, вселившихся из Сибири. Группа включает преимущественно современных обитателей восточной части бассейна Балтики (территории Финляндии, стран Прибалтики и России) и севера Европейской части России.

Ограниченность распространения этой группы видов необъяснима в рамках традиционной гипотезы расселения “реликтов” по приледниковым водоемам (цепочки которых, как считается, существовали вдоль всего края ледника).

Более вероятно, что эта группа видов расселялась по северу Западной Сибири и Европейской России, используя частично или полностью распресненные участки моря, которое до позднего плейстоцена занимало значительные площади этих регионов² (Брызгалова, Биджиев, 1986; Чочиа, Евдокимов, 1993). Причем в плейстоцене, когда шло расселение видов “второй волны”, это море, по крайней мере, один раз соединялось с Балтийским морем.

Вопрос о проливе (проливах), соединявших Балтийское и Белое моря в плейстоцене, обсуждается в литературе уже многие десятки лет (Сви-

точ, 2003). В настоящее время достаточно хорошо обосновано существование такого пролива в последнее межледниковье (Miettinen et al., 2014, и ссылки в этой работе). Важно отметить, что, по данным палеогеографов, этот пролив (“Карельское море”) в течение некоторого времени был довольно глубоким, и по нему в Балтику поступала холодная вода. Есть веские основания полагать, что вместе с потоком холодной воды в бассейн Балтийского моря вселялись и холодноводные гидробионты. В то же время, сама Балтика в этот период была уже довольно теплой (Miettinen et al., 2014), поэтому большинство вселенцев второй волны достигли только восточной части Балтийского бассейна, пережили последнее оледенение в располагавшемся в этом регионе рефугиуме и живут здесь до настоящего времени.

Следует отметить, что кроме рассматриваемой здесь группы видов в Балтике обитают и некоторые морские организмы, родственные обитателям Северного Ледовитого океана (Ekman, 1953). Более того, некоторые из них явно проникли в Балтику с Дальнего Востока, расселяясь вдоль арктического побережья Евразии. В частности, тихоокеанский двустворчатый моллюск *Mytilus trossulus* встречается и в Балтике, и на некоторых участках побережья Кольского полуострова, хотя в других акваториях северной Европы его почти нет — там преобладает близкий вид *M. edulis* (Väinölä, Strelkov, 2011). Кроме того, в Балтийском, Белом и Баренцевом морях обитает тихоокеанский подвид моллюска макамы *Macoma balthica balthica*, а на остальном побережье северной Европы — европейский подвид *Macoma balthica rubra* (Nikula et al., 2007). По-видимому, эти тихоокеанские моллюски сумели обогнуть п-ов Таймыр, попасть в Сибирское море-озеро, отсюда — на Европейский Север и через существовавший в последнее межледниковье пролив в Балтику. Подтверждением этой гипотезы могут служить ископаемые морские моллюски тихоокеанского происхождения, известные в плейстоценовых отложениях российской Арктики (Крылов, 2014).

Третья группа сибирских вселенцев. Группа населяет только северо-восток Европы в пределах бассейна Северного Ледовитого океана. Судя по всему, они попали в этот регион уже после окончания ледникового периода и не имели возможности проникнуть в бассейны Балтийского и Каспийского морей.

С предположением о недавнем вселении в Европу одного из представителей “третьей волны” — пеляди — хорошо согласуется эволюционная история этого вида. Вероятно, данный вид в результате хромосомных перестроек, приведших к изменению системы определения пола, произошел в Сибири от ряпушки филогенетической ли-

нии E, которая пришла из Европы в Сибирь (Vogovikova, Artamonova, 2021).

Примечательно, что все виды “третьей группы” выносят высокую соленость воды, и это служит веским аргументом того, что они расселились по морю, поскольку опресненных “морей-озер” на Европейском Севере в голоцене уже не было.

Однако, не все вселенцы из Сибири, которые обитают только на северо-востоке Европы, принадлежат к “третьей” группе. Некоторые попали в этот регион во время одной из предшествующих волн вселения, и выжили в рефугиумах. Например, существование рефугиума в районе островов Новая Земля и Вайгач в настоящее время подтверждено данными фаунистических и молекулярно-генетических исследований, которыми охвачены и водные, и наземные группы животных (Вехов, 1997; Potapov et al., 2017, 2021; Spitsyn et al., 2021a, 2021b). Весьма вероятно, что еще один рефугиум существовал в бассейне р. Печора (Кудерский, 1987; Пономарев, 2022). Однако, как показано ниже, малые рефугиумы не сыграли большой роли в послеледниковом заселении севера Европы гидробионтами.

Послеледниковое заселение севера европы

Процесс освоения севера Европы холодноводными видами после отступления последнего ледника, т.е. в голоцене, подробно рассмотрен в нескольких обзорных работах (Карри-Линдаль, 1964; Махров, Болотов, 2006; Kochanova et al., 2021). Основная закономерность, выявленная исследователями, заключается в том, что заселение Фенноскандии осуществлялось в основном из двух крупных рефугиумов, один из них располагался в Западной Европе (вероятно, в южной части Британских островов и на территории современной Франции), а второй — в юго-восточной части бассейна Балтики. В обоих рефугиумах обитали холодноводные формы, пришедшие на север Европы из района Средиземноморья — благородные лососи, пресноводные жемчужницы, трехглая колюшка (история их расселения по Европе дана в работах (Артамонова и др., 2020a; Artamonova et al., 2021)), а также потомки вселенцев из Сибири, относящихся к первой волне.

Потомки второй “сибирской” волны, попавшие в восточную часть бассейна Балтики в межледниковье по проливу из Белого моря, обитали в основном в “Балтийском” рефугиуме. Из этого рефугиума, как и из других районов, где пережила эпоху оледенений водная фауна, шло впоследствии заселение бассейна Белого моря, полностью покрытого в ледниковую эпоху ледяным щитом (Махров, Болотов, 2006). По-видимому, именно из “Балтийского” рефугиума вторично попали в бассейн Белого моря некоторые виды

сибирского происхождения, например олигохета *Lamprodrilus isoporus*, паразиты рыб *Acanthobdella peledina* и *Philonema sibirica*.

Интересно, что *Philonema sibirica*, по данным (Доровских, 2011), присутствовала и в небольшом плейстоценовом рефугиуме в бассейне р. Печора, но не смогла выйти за его пределы. Возможные причины ослабленной способности к расселению обитателей небольших рефугиумов рассмотрим далее.

Отступление ледника с территории Северной Европы шло таким образом, что Кольский п-ов освободился ото льда раньше, чем Скандинавия (Елина и др., 2000; Stroeven et al., 2016), поэтому гидробионтам из рефугиумов на территории Европы было сложно добраться до этого полуострова. Зато на Кольский п-ов в начальный период отступления ледника вселился из Северной Америки атлантический лосось (Makhrov et al., 2005). Видимо, на жабрах этой рыбы пересекли Атлантический океан глохидии пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera*, успешно заселившей Кольский п-ов (Vikhrev et al., 2022).

В теплый послеледниковый период до Кольского п-ова с востока добрались и некоторые андромные/морские рыбы (Махров, Лайус, 2018; Новоселов и др., 2019), а также минога (Artamonova et al., 2015) из бассейна Тихого океана. Все эти переселенцы генетически очень сходны с обитателями восточных районов Евразии, что свидетельствует об их недавнем проникновении в Европу. Показательно также, что один из этих видов, минтай (*Gadus chalcogrammus*), в последние теплые годы появился в морях Сибири (Orlov et al., 2021).

По нашему мнению, к группе послеледниковых вселенцев из Тихого океана, в числе прочих, относится и малоротая корюшка, хотя авторы работы (Скурихина и др., 2019), посвященной генетическим особенностям этого вида, допускают, что она проникла на Европейский Север еще в межледниковый период. Однако, наличие в популяциях севера Европы гаплотипов гена *cutb*, идентичных таковым на Камчатке (Новоселов и др., 2019), больше согласуется с гипотезой о послеледниковом расселении корюшки.

Итак, после отступления ледника на северо-восток Европы проникла “третья волна” вселенцев из Сибири. Однако, встречного вселения гидробионтов из Европы в Сибирь после отступления ледника, по-видимому, не было (если не считать инвазий, происходивших в историческое время (Интересова, 2016; Yanygina, 2017; Попов, 2020; Babushkin et al., 2021).

РАССЕЛЕНИЕ ХОЛОДНОВОДНЫХ ФОРМ ИЗ ЕВРОПЫ В СИБИРЬ

Холодноводные виды, возникшие в южной и западной Европе, и вселившиеся после отступления ледника в европейскую часть бассейна Северного Ледовитого океана, не проникают дальше на восток, в Сибирь, причем некоторые из них останавливаются буквально на границе Европы и Азии. Так, ареал европейского хариуса доходит до р. Нгосавэйяха на Полярном Урале (Богданов, Мельниченко, 2010), атлантического лосося – до р. Кара (Пробатов, 1934), кумжи (*Salmo trutta*) – судя по всему, до прол. Югорский шар (Махров, 2013), европейской корюшки – до о. Колгуев (Артамонова и др., 2020б).

Однако анализ имеющихся данных показывает, что в какое-то из межледниковий носители гаплотипов некоторых филогенетических линий, расселившихся по Европе и обособившихся от предка, вернулись “на историческую родину”, в Западную Сибирь. Это показано, в частности, для арктического гольца (Махров и др., 2019) и ряпушки (Borovikova, Artamonova, 2021). По-видимому, с севера Европы в Западную Сибирь мигрировали также носители гаплотипов клады A2_1 (митохондриального гена *COI*) рачка *Chydorus sphaericus* (Kotov et al., 2016).

Важно отметить, что вселение европейских форм в Азию было ограничено, в основном, Западной Сибирью, где, как указано выше, в течение длительного времени существовало Сибирское море – озеро, по которому они могли легко расселяться. Расселение по Восточной Сибири было затруднено, поскольку там не существовало подобных водоемов. Кроме того, “практически весь плейстоцен восточно-сибирские моря находились в режиме высокоарктических бассейнов” (Свиточ, 2003, с. 195), т.е. расселение гидробионтов по этим морям было затруднено. Однако, вселение европейских по происхождению холодноводных видов даже в Западную Сибирь, было, в значительной мере, ограничено. Причина, по которой вселения из Сибири в Европу были гораздо более успешными, чем расселение гидробионтов в обратном направлении, видится в особенностях их эволюционной истории.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРИЧИНЫ УСПЕШНОГО ВСЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ В ЕВРОПУ ИЗ АЗИИ И ЕГО ОГРАНИЧЕННОСТИ В ПРОТИВОПОЛОЖНОМ НАПРАВЛЕНИИ

Воссозданная картина неоднократных, масштабных и успешных вселений холодноводной фауны в Европу из Азии при относительно небольшом потоке видов, расселявшихся в противоположном направлении, заставляет задуматься

о некоторых фундаментальных проблемах. И в первую очередь здесь целесообразно задать два вопроса. Во-первых, почему почти все холодноводные европейские виды имеют более или менее отдаленных предков в горах или тундрах Азии? Во-вторых, почему европейские по происхождению холодноводные виды почти не заселили Сибирь (например, в теплый послеледниковый период)?

Анализируя имеющиеся факты, можно предположить, что успех первой волны вселения в Европу из Азии отчасти объясняется относительной молодостью пресноводных экосистем севера Европы. Так, подъем Скандинавии занял весьма длительное время, и только к концу олигоцена она соединилась с остальной Европой. Кроме того, в эоцене климат всей Европы был очень теплым, и это, несомненно, мешало возникновению и расселению холодолюбивых видов. Только в олигоцене началось охлаждение возвышенных областей Европы (Gibbard, Lewin, 2016), поэтому к плиоцену холодноводные виды местного происхождения в фауне Европы еще не возникли, и вселенцы первой волны занимали свободные экологические ниши, не испытывая конкуренции.

Однако последующие волны вселения также были вполне успешными. Более того, в некоторых случаях (примером может служить ряпушка), при столкновении с вселенцами более позднего периода потомки первой волны уцелели только в виде реликтовых популяций, в большинстве местообитаний они полностью проиграли “битву за существование” вселенцам второй волны. Аналогичным образом, восточноевропейская линия девятииглой колюшки (относящаяся ко второй волне вселения) почти вытеснила из бассейна Балтики западноевропейскую линию (относящуюся к первой волне).

Третья, послеледниковая волна выходцев из Сибири заселила только крайний северо-восток Европы, но это произошло, возможно, из-за того, что, достигнув водораздела между бассейнами Северного Ледовитого океана, р. Волга и Балтики, эти виды не смогли преодолеть соответствующие географические препятствия. Вселение гидробионтов на север через эти водоразделы было возможно только сразу после отступления ледника (Махров и др., 2020), а в период расселения гидробионтов третьей волны соединения этих бассейнов уже не было. Эта гипотеза подтверждается тем, что представитель “третьей волны”, пелядь, после ее вселения в Центральную Европу человеком успешно там прижилась (Решетников, Мухачев, 1989). Полихета с характерным названием *Marenzelleria arctica* несколько лет назад попала из Северного Ледовитого океана в Финский залив, где “вызвала кардинальную перестройку всей экосистемы” (Максимов, 2013, с. 161). Со-

всем недавно, по-видимому, именно этот представитель рода *Marenzelleria* обнаружен в Каспийском море (Михайлова и др., 2021).

Следует отметить, что тенденция, в соответствии с которой расселение различных организмов с востока на запад Евразии оказывается более успешным, чем в противоположном направлении, характерна не только для гидробионтов (Межжерин, 1997), хотя именно на примере водных организмов она проявляется особенно отчетливо.

Ключом к решению проблемы может стать закономерность, отмеченная, в том числе, при исследовании гидробионтов севера Европы (Боровикова, Махров, 2014; Боровикова, Малина, 2018): чем меньше приледниковый рефугиум, тем меньшую территорию способны заселить выходцы из этого рефугиума после отступления ледника. По нашему мнению, это может быть связано с более или менее однородными условиями обитания внутри небольшого рефугиума – стабильность условий на протяжении длительного времени ведет к сужению адаптивного потенциала у дочерних форм обитателей рефугиумов. Есть основания полагать, что в ограниченных по площади рефугиумах происходил процесс филогенетической иммобилизации, т.е. потери их обитателями адаптивного и эволюционного потенциала (Шмальгаузен, 1945; Махров, 2019).

В качестве иллюстрации можно привести живую форму арктического гольца: при пересадке в морскую воду молоди пресноводной формы в течение 27 сут погибло 92% рыб, а при посадке в морскую воду молоди, относящейся к анадромной форме этого вида, смертность не наблюдали вовсе (Eliassen et al., 1998). Вид с характерным названием *Mysis relicta* обитает только в пресных озерах и побережье Балтики с соленостью <6–7‰ (Audzijonyte, Väinölä, 2005).

По-видимому, подобная иммобилизация часто приводит к тому, что популяции, сохранившиеся в небольших рефугиумах, уступают по конкурентоспособности представителям новой волны вселенцев из местообитаний с большим разнообразием экологических ниш. Так, низкая адаптивная пластичность характерна для *Eurytemora lacustris* (Вежновец и др., 2012), а ослабленная конкурентоспособность – для *Gammarus lacustris* (Meßner, Zettler, 2021).

Напротив, в условиях очень крупных и длительно существующих водоемов с нестабильным солевым и температурным режимами, а также колебаниями уровня воды (Паратетис, гигантские миоценовые озера Европы и Сибирское мореозеро), возникают таксоны (как правило, в ранге рода), представителей которых характеризует высокое фенотипическое разнообразие. В популяциях представителей некоторых из этих родов, обитающих в центрах происхождения, обнаруживают даже

полные “гомологические ряды” признаков (Гурьянова, 1939; Махров, Болотов, 2019) – в соответствии с закономерностью, выявленной Н.И. Вавиловым (1926).

Группы видов из крупных водоемов с нестабильными условиями среды обладают высоким адаптивным потенциалом, причем, в значительной степени, за счет высокой фенотипической пластичности. Примерами могут служить роды рыб: *Salmo* (благородные лососи), *Lota* (налимы), *Coregonus* (сиги). В качестве дополнительных примеров следует упомянуть пресноводных моллюсков из семейства Lymnaeidae: *Radix* (s. str.), *Ampullaceana* и *Valenciennius* (вымершие гигантские колпачковидные прудовики Паратетиса).

Сибирское море-озеро существовало в течение длительного периода: еще в олигоцене в этом месте был опресненный водоем, имевший связь с Паратетисом (Kazmin, Natarov, 1998). Более того, в тот район Западной Сибири, где длительно существовало Сибирское море-озеро, регулярно и в значительном количестве вселялись животные из оз. Байкал – древнейшего очага холодноводной фауны (Кожов, 1956; Мартинсон, Попова, 1959). Еще в миоцене в Западной Сибири существовала богатая фауна рыб, в том числе, здесь обитали сиговые рыбы и колюшки рода *Pungitius* (Штылько, 1934; Лебедев, 1959; Яковлев, 1964).

Яркий след Сибирского моря-озера представляют собой “очаги” разнообразных реликтовых гидробионтов в глубоких холодных озерах п-ова Таймыр и плато Путорана. Происхождение и возраст этих реликтов долго обсуждали в литературе (Рогожин, 1967; Троицкий, 1970), но только недавно, уже в XXI в., с помощью молекулярно-генетических исследований (Sukhanova et al., 2012) удалось показать, что эти очаги действительно очень древние. В них отмечены даже реликтовые организмы морского происхождения, отсутствующие в европейских пресноводных водоемах (Дубовская, Глушенко, 2018).

В некоторых случаях (хариусы, гольцы, сиги) в этих озерах симпатрично обитают представители сильно дивергировавших филогенетических линий соответствующих видов (Weiss et al., 2007; Махров и др., 2019; Бочкарев и др., 2020; Osinov et al., 2022). По-видимому, подобные глубокие озера стали рефугиумом для холодноводных видов в период климатического оптимума голоцена, а в мелких равнинных водоемах Западной Сибири эти виды вымерли. Приуроченность реликтовых ракообразных к глубоким озерам четко проявляется и в Карелии (Калинкина, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распространения, а также морфологических и генетических особенностей холодновод-

ных видов севера Европы позволяет, помимо группы таксонов, происходящих из Паратетиса, выделить на территории Европы три группы вселенцев из Сибири (плиоценовых, плейстоценовых и голоценовых), а также небольшие группы голоценовых мигрантов из Северной Америки и Тихого океана. Расселение холодноводных видов происходило не в ледниковые периоды, как обычно считается, а в межледниковья. Несмотря на значительную древность европейской холодноводной фауны (она появилась еще в плиоцене), ее представители вселяются в Сибирь очень редко.

Проведенный анализ особенностей расселения гидробионтов показал, что эволюционный и адаптивный потенциалы холодноводных форм зависят от размеров и стабильности водоема, где они возникли. Эти потенциалы наиболее высоки у представителей тех таксонов, которые возникли в огромных водоемах с нестабильными водным, солевым и температурным режимами – Паратетисе, Понто-Каспии, Сибирском море-озере. Значительно ниже эти потенциалы у форм, возникших в водных системах Западной и Центральной Европы, и наиболее низкие – у популяций, длительное время существовавших в небольших ледниковых рефугиумах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за продуктивное обсуждение затронутых в статье вопросов и полученные публикации Е.А. Боровиковой, В.Н. Яковлеву (Институт биологии внутренних вод РАН), А.А. Котову, А.Н. Неретиной, Ю.С. Решетникову (Институт проблем экологии и эволюции РАН), Е.П. Иешко, С.П. Китаеву, Д.И. Лебедевой, В.Я. Первозванскому (Институт биологии Карельского НЦ РАН), Н.В. Вехову (Российский НИИ культурного и природного наследия), А.К. Козьмину (Северное отделение Полярного института морского рыбного хозяйства и океанографии), Л.А. Кудерскому (Институт озероведения РАН), А.Г. Осинину, Е.В. Пономаревой (Московский Государственный университет), В.М. Спицыну (Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики), Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми НЦ РАН), А. Audzijonytė и R. Väinölä (University of Helsinki).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 19-14-00066, <https://rscf.ru/project/19-14-00066>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонова В.С., Афанасьев С.А., Бардуков Н.В. и др. 2020а. Центр происхождения и пути расселения благородных лососей *Salmo* (Salmonidae, Actinopterygii) //

- Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 493. С. 333.
<https://doi.org/10.1134/S160767292004002X>
- Артамонова В.С., Махров А.А., Попов И.Ю., Спицын В.М. 2020б. Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) на острове Колгуев (Баренцево море) и причины, ограничивающие распространение этого вида в Арктике // Сиб. экол. журн. № 2. С. 160.
<https://doi.org/10.1134/S199542552002002X>
- Аськеев И.В., Аськеев О.В., Монахов С.П., Галимова Д.Н. 2011. Палеоихтиологические и палеомалакологические исследования местонахождения “Бима” (Республика Татарстан) // Георесурсы. № 2. С. 2.
- Барская Ю.Ю., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. 2008. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Берг Л.С. 1916. О распространении рыбы *Myoxocephalus quadricornis* (L.) из семейства Cottidae и о связанных с этим вопросах // Изв. Импер. Академии наук. № 15. С. 1343.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. Москва: Изд-во АН СССР.
- Богданов В.Д., Мельниченко И.П. 2010. Граница пресноводной европейской и азиатской ихтиофауны в арктической части Полярного Урала // Экология. № 5. С. 372.
- Богданов Б.Э., Свердлов Т.В., Книжнин И.Б. 2013. Изменчивость и таксономический статус сибирских популяций пестроногого подкаменщика *Cottus roesilopus* complex (Scorpaeniformes: Cottidae) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология Т. 1. С. 18.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2009. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биол. Т. 129. № 1. С. 58.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2013. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: Морфоэкологический подход // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 6. С. 105.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. 2014. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // Любищевские чтения – 2014. Современные проблемы экологии и эволюции: Сб. матер. межд. конф. Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). Ульяновск. С. 70.
- Боровикова Е.А., Малина Ю.И. 2018. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России // Сиб. экол. журн. № 3. С. 311.
- Боровикова Е.А., Будин Ю.В. 2020. Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 707.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220060016>
- Боровикова Е.А., Кодухова Ю.В., Семенова А.В. 2020. Фенотипическая пластичность и аллометрия кра-
- ниологических признаков проходной и озерной форм обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (L., 1758) как указание на неправомочность выделения вида *Coregonus pidschian* // Сиб. экол. журнал. № 6. С. 741.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И. и др. 2020. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Генетика. Т. 56. № 5. С. 571.
- Брызгалова М.М., Биджиев Р.А. 1986. История морских бассейнов севера Западной Сибири в плейстоцене // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 1. С. 81.
- Бурмакин Е.В. 1963. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хозяйства. Т. 53. С. 1.
- Вавилов Н.И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Ленинград: Всесоюз. ин-т прикладной ботаники и новых культур и Государственный ин-т опытной агрономии.
- Вежновец В.В., Зайдыков И.Ю., Наумова Е.Ю., Сысова Е.А. 2012. Особенности биологии двух видов копепод (*Crustacea*, *Soropoda*, *Calanoida*) как возможные причины изменения их ареалов // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 16.
- Верещагин Г.Ю. 1925. К вопросу об элементах морской фауны и флоры в пресных водах Европейской России // Труды первого Всерос. гидр. съезда в Ленинграде. 7–14 мая 1924 г. Ленинград. С. 462.
- Вехов Н.В. 1997. Фауна и распространение ракообразных в пресных и солоноватых водоемах островов восточной части Баренцева региона // Зоол. журн. Т. 76. № 6. С. 657.
- Голованова Т.С. 2005. Анализ генетической изменчивости белорыбицы и нельмы *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772) в связи с задачами искусственного воспроизводства: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Москва: Межвед. ихтиол. комиссия.
- Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б. 2017. Находки некоторых видов позвоночных на краях ареалов в низовьях реки Хатанга (юго-восточный Таймыр) // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 48.
- Гордеева Н.В., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. и др. 2018. Распространение, состав и родственные отношения филогенетических групп арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Европейской части России и Сибири по данным анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК // Вопр. ихтиологии. Т. 58. № 6. С. 659.
<https://doi.org/10.1134/S0042875218050107>
- Гордеева Н.В., Дриц А.В., Флинт М.В. 2019. Генетическое разнообразие копеподы *Limnocalanus macrurus* Арктических морей России // Океанология. Т. 59. № 6. С. 998.
- Гросвальд М.Г. 1999. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. Москва: Научный мир.
- Гурьянова Е.Ф. 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна (на ос-

- нове анализа фауны Amphipoda и Isopoda) // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. № 5. С. 679.
- Даниловский И.В. 1955. Опорный литолого-стратиграфический разрез отложений скандинавского оледенения Русской равнины и руководящие четвертичные моллюски. Москва: Гос. науч.-техн. изд-во литературы по геологии и охране недр.
- Домрачев П.Ф. 1925. К вопросу о ледниковых реликтах в фауне озерных рыб // Изв. отд. прикл. ихтиологии и научно-пром. исследований. Т. 3. Вып. 2. С. 210.
- Доровских Г.Н. 2011. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та.
- Дубовская О.П., Глущенко Л.А. 2018. Первые находки *Senecella siberica* Vyshkvartzeva 1994 (Copepoda, Calanoida) в больших Норильских озерах (бассейн реки Пясины, Центральная Сибирь) // Зоол. журн. Т. 97. № 10. С. 1264.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. 2000. Позднеледниковые и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2017. Гольцы рода *Salvelinus* азиатской части Северной Пацифики: происхождение, эволюция и современное разнообразие. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс.
- Зограф Н. 1895. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России // Изв. Император. Академии наук. Т. III. № 2. С. 173.
- Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Ленинград: Наука.
- Интересова Е.А. 2016. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 1. С. 83.
- Калинкина Н.М. 2015. Распространение реликтовых ракообразных в глубоководных озерах Карелии в связи с геологическими особенностями региона // Принципы экологии. Т. 4. № 2. С. 38.
- Карри-Линдаль К. 1964. История заселения Скандинавии позвоночными животными // Изв. АН СССР. Серия геогр. № 1. С. 123.
- Кауфман З.С. 2011. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер (краткий обзор) // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 64.
- Кимура М. 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. Москва: Мир. (Kimura M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge: Cambridge University Press.)
- Кожов М.М. 1956. О распространении современной байкальской фауны вне Байкала // Тр. Карельск. филиала АН СССР. Вып. 5. С. 39.
- Козьмин А.К. 2011. Рыбные ресурсы рек и озер европейского северо-востока России: их сохранение и использование. Мурманск: Изд-во Полярного ин-та морского рыб. хоз-ва и океаногр.
- Крылов А.В. 2014. Новые данные по бореальным моллюскам из отложений плиоцена–эоплейстоцена западной части Российской Арктики // Изв. Рос. гидробиол. об-ва. Т. 146. Вып. 1. С. 56.
- Кудерский Л.А. 1971. О происхождении реликтовой фауны в озерах северо-запада Европейской части СССР // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 76. С. 113.
- Кудерский Л.А. 1972. Распространение реликтовых ракообразных в водоемах северо-запада Европейской части РСФСР, Белоруссии и Прибалтики // Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 71. С. 34.
- Кудерский Л.А. 1987. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. научн. тр. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 258. С. 102.
- Кузин И.Л. 2013. Мифы и реалии учения о материковых оледенениях. Санкт-Петербург: “Наследие”.
- Кузнецов Н.Я. 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 5. Вып. 1. С. 1.
- Лебедев В.Д. 1959. Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиологии. Вып. 12. С. 28.
- Линдберг Г.У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографические обоснования гипотезы. Ленинград: Наука.
- Максимов А.А. 2013. Биологическая инвазия в зоне критической солёности: интродукция полихет *Marenzelleria arctica* в восточную часть Финского залива Балтийского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Приложение № 3. С. 161.
- Мартинсон Г.Г., Попова С.М. 1959. Третичные моллюски байкальского типа из озерных отложений юга Западной Сибири // Палеонтол. журн. № 4. С. 105.
- Махров А.А. 2013. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. Т. 2. № 1. С. 5.
- Махров А.А. 2019. Снижение эволюционной пластичности в результате филогенетической иммобилизации и его экологическое значение // Сиб. экол. журнал. № 5. С. 491.
<https://doi.org/10.1134/S199542551905007X>
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. Т. 42. № 10. С. 1319.
- Махров А.А., Лайус Д.Л. 2018. Послеледниковое вселение рыб и миноги из Тихого океана в моря севера Европы // Сиб. экол. журнал. № 3. С. 265.
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2019. Экологические причины высокой морфологической пластичности представителей таксона, обитающих в центре его происхождения (на примере благородных лососей *Salmo*) // Изв. РАН. Серия биол. № 1. С. 43.
- Махров А.А., Болотов И.Н., Спицын В.М. и др. 2019. Жилые и проходные формы арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) Европейского Севера России – пример высокой экологической пластичности без видообразования // Докл. РАН. Т. 485. № 2. С. 242.
- Махров А.А., Винарский М.В., Гоффаров М.Ю. и др. 2020. Фаунистические обмены между бассейнами Се-

- верного Ледовитого океана и Каспия: История и современные процессы // Зоол. журн. Т. 99. № 10. С. 1124
<https://doi.org/10.1134/S1062359021070190>
- Межжерин С.В. 1997. Мыши (Muridae) северной Евразии: систематика и сравнительная молекулярная эволюция: Дис. ... докт. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии НАН Украины.
- Михайлова А.В., Попова Е.В., Шупулин С.В. и др. 2021. О вселении представителей рода *Marenzelleria* (Polychaeta, Spionidae) в бассейн Каспийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 45.
- Мотуз В.М. 1975. Четвертичные моллюски долины Днепра в пределах БССР // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. № 43. С. 54.
- Навозов Н. 1912. Материалы к ихтиофауне бассейна р. Урала // Вест. рыбопром-ти. № 8–10. С. 252.
- Новоселов А.П. 2021. Видовое и экологическое разнообразие ихтиофауны бассейна р. Печоры // Биология внутр. вод. № 3. С. 216.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030116>
- Новоселов А.П., Кондаков А.В., Гофаров М.Ю., Болотов И.Н. 2019. Обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Osmeridae) – новый вид для фауны Баренцева моря // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 28
- Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. 2015. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства Pisidioidea севера и востока Европейской России // Вестн. Удмуртск. ун-та. Биология. Науки о земле. Т. 25. Вып. 2. С. 126.
- Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность. 1989. Москва: Наука.
- Пирожников П.Л. 1937. К вопросу о происхождении северных элементов в фауне Каспия // Докл. АН СССР. Т. 15. № 8. С. 513.
- Поляков И.С. 1886. Физико-географическое описание юго-восточной части Олонецкой губернии // Зап. Импер. Русск. Геогр. об-ва по общей географии. Т. 16. № 2. С. 1–69.
- Пономарев В.И. 2022. Высотное распределение рыбного населения озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Биология внутр. вод. № 2. С. 158.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222020097>
- Попченко В.И. 1988. Водные малощетинковые черви [Oligochaeta limicola] Севера Европы. Ленинград: Наука.
- Пробатов А.Н. 1934. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары // Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. Москва. С. 1.
- Пронин Н.М. 1971. Распространение *Acanthobdella peledina* Grube, 1851 (Hirudinea) – паразита пресноводных рыб в водоемах СССР // Паразитология. Т. 5. № 1. С. 92.
- Рогожин В.В. 1967. Реликтовая фауна Норильских озер и ее палеогеографическое значение // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3. Киев: Наукова думка. С. 77.
- Рылов В.М. 1921. К вопросу о ледниковых реликтах в пресноводной фауне // Изв. Рос. гидрол. ин-та. № 1–3. С. 97.
- Свиточ А.А. 2003. Морской плейстоцен побережий России. Москва: ГЕОС. (Svitoch A.A. 2003. Marine pleistocene of the Russian coasts. Moscow: GEOS.)
- Сиделева В.Г., Гото А. 2009. Видовой статус и переопределение трех видов группы *Cottus poecilopus* (Cottidae) Евразии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 617.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. Москва: Тов-во науч. изданий КМК.
- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. 2015. Генетическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 51. № 12. С. 1410.
- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. 2019. Молекулярно-генетический анализ родственных связей и происхождения малоротой корюшки (*Hypomesus*, Osmeridae) – нового представителя фауны Баренцева моря // Генетика. Т. 55. № 9. С. 1031.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград: Наука.
- Тахтеев В.В. 1999. К вопросу о предполагаемых элементах общего генезиса в байкальской и ледовитоморской фаунах бокоплавов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 4. С. 3.
- Тимм Т. 1987. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: “Валгус”.
- Троицкий С.Л. 1970. О времени появления реликтовых поселений солоноватоводных и байкальских элементов в озерах Енисейского Севера // Докл. АН СССР. Т. 194. № 6. С. 1405.
- Фефилова Е.Б. 2020. Находки сибирско-берингийского рода *Nordodiptomus* Wilson (Copepoda, Calanoida) в Европейской части России // Зоол. журн. Т. 99. № 11. С. 1258.
- Фефилова Е.Б., Сухих Н.М., Расова Е.Е. и др. 2020. Новые данные о расселении *Eurytemora* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) в Российской Арктике // Докл. РАН. Науки о жизни. Т. 492. С. 242.
- Чочиа Н.Г., Евдокимов С.П. 1993. Палеогеография позднего кайнозоя Восточной Европы и Западной Сибири (ледниковая и ледово-морская концепции). Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та.
- Шмальгаузен И.И. 1945. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биол. Т. 6. № 1. С. 3.
- Штылько Б.А. 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геолог.-разведочн. объединения НКТП СССР. Вып. 359. С. 1.
- Шубин П.Н., Захаров А.Б. 1984. Гибридизация европейского *Thymallus thymallus* (L.) и сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas) хариусов (Thymallidae) в зоне

- вторичного контакта видов // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 3. С. 502.
- Юницына О.А., Новоселов А.П., Кондаков А.В. 2021. Сибирский хариус *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в реках европейского севера России: миф или реальность? // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность. Межд. науч. конференция, посвященная 150-летию Севастопольской биол. станции — Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского и 45-летию НИС “Профессор Воляницкий”. 13–18 сентября 2021 г. Севастополь, РФ. Тезисы докладов. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. С. 207.
- Яковлев В.Н. 1962. История пресноводной ихтиофауны СССР и некоторые вопросы зоогеографии: Дис. ... канд. биол. наук. Листвничное: Лимнологический ин-т Сиб. отд-ния АН СССР.
- Яковлев В.Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 4. Вып. 1. С. 10.
- Яркевюльг А. 1970. Распределение, рефугиумы и обособленные популяции бентических гляциальных реликтов в восточной части Балтийского моря // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Сборник 7. Рига: “Звайгзне”. С. 24.
- Яркевюльг А. 1979. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллин: “Валгус”.
- Adams C.E., Maitland P.S. 2007. Arctic charr in Britain and Ireland – 15 species or one? // Ecology of Freshwater Fish. V. 16. P. 20.
- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Yu. et al. 2018. Species Richness, Molecular Taxonomy and Biogeography of the Radicine Pond Snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World // Scientific Reports. V. 8. P. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29451-1>
- Artamonova V.S., Kucheryavyy A.V., Makhrov A.A. 2015. Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range // Hydrobiologia. V. 757. P. 197.
- Artamonova V.S., Bolotov I.N., Vinarski M.V., Makhrov A.A. 2021. Fresh- and Brackish-Water Cold-Tolerant Species of Southern Europe: Migrants from the Paratethys That Colonized the Arctic // Water. V. 13. P. 1161. <https://doi.org/10.3390/w13091161>
- Audzijonytė A., Damgaard J., Varvio S.-L. et al. 2005. Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): history of continental invasions inferred from molecular and morphological data // Cladistics. V. 21. P. 575.
- Audzijonytė A., Väinölä R. 2005. 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. V. 544. P. 89.
- Audzijonytė A., Väinölä R. 2006. Phylogeographic analyses of a circumpolar coastal and a boreal lacustrine mysid crustacean, and evidence of fast postglacial mtDNA rates // Mol. Ecol. V. 15. P. 3287.
- Babushkin E.S., Vinarski M.V., Kondakov A.V. et al. 2021. European freshwater mussels (*Unio* spp., Unionidae) in Siberia and Kazakhstan: Pleistocene relicts or recent invaders? // Limnologia. V. 90. № 125903. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2021.125903>
- Balakirev E.S., Kravchenko A.Yu., Romanov N.S., Ayala F.J. 2018. Complete mitochondrial genome of the Arctic rainbow smelt *Osmerus dentex* (Osmeriformes, Osmeridae) // Mitochondrial DNA Part B. V. 3. P. 879.
- Bănărescu P. 1991. Zoogeography of Fresh Waters. V. 2. Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia. Wiesbaden: AULA-Verlag.
- Behnke R.J. 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Canada. V. 29. P. 639.
- Berg L.S. 1932. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas // Zoogeographica. Bd 1. P. 107.
- Bespalaya Yu., Bolotov I., Aksenova O. et al. 2015. Occurrence of a *Sphaerium* species (Bivalvia: Sphaeriidae) of Nearctic origin in European Arctic Russia (Vaigach Island) indicates an ancient exchange between freshwater faunas across the Arctic // Polar Biol. V. 38. P. 1545.
- Bodaly R.A., Vuorinen J., Ward R.D. et al. 1991. Genetic comparison of New and Old World coregonid fishes // J. Fish Biol. V. 38. P. 37.
- Bolotov I.N., Aksenova O.V., Bespalaya Y.V. et al. 2017. Origin of a divergent mtDNA lineage of a freshwater snail species, *Radix balthica*, in Iceland: cryptic glacial refugia or a postglacial founder event? // Hydrobiologia. V. 787. P. 73.
- Borovikova E.A., Artamonova V.S. 2021. Vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) are a single species: evidence from revised data on mitochondrial and nuclear DNA polymorphism // Hydrobiologia. V. 848. P. 4241.
- Bousfield E.L. 1989. Revised morphological relationships within the Amphipod genera *Pontoporeia* and *Gammarracanthus* and the “Glacial Relict” significance of their postglacial distributions // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 46. P. 1714.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. P. 573.
- Brzuzan P., Barchanowicz B.S., Ciesielski S. 2004a. Taxonomic implications for the ripus, *Coregonus albula* infrasp. *ladogensis* from mitochondrial DNA analysis // Arch. Pol. Fish. V. 12. P. 31.
- Brzuzan P., Ciesielski S., Kuszniarz J., Jurczyk L. 2004b. Identification of whitefish remains by mtDNA analysis // Ann. Zool. Fenn. V. 41. P. 61.
- Cooper J.E. 1924. Note on *Planorbis stroemi*, Westerlund (= *Acrornicus*, Férussac), living in the Thames // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 16. P. 15.
- Darwin C. 1859. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray.
- Denys G.P.J., Persat H., Dettai A. et al. 2018. Genetic and morphological discrimination of three species of nine-

- spined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848) // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 56. P. 77.
- Dooh R.T., Adamowicz S.J., Hebert P.D.N. 2006. Comparative phylogeography of two North American 'glacial relict' crustaceans // Mol. Ecol. V. 15. P. 4459.
- Ekman S. 1940. Die Schwedische Verbreitung de glazialmarinen Relikte // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. V. 9. P. 37.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the Sea. London: Sidgwick and Jackson Limited.
- Etheridge E.C., Adams C.E., Bean C.W. 2012. Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? // J. Fish Biol. V. 80. P. 387.
- Eliassen R.A., Johnsen H.K., Mayer I., Jobling M. 1998. Contrasts in osmoregulatory capacity of two Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), strains from northern Norway // Aquaculture. V. 168. P. 255.
- Fagerholm H.-P. 1982. Parasites of fish in Finland. VI. Nematodes. Abo: Abo Akademi.
- Fefilova E., Sukhikh N., Abramova E., Velegzhaninov I. 2020. About the systematics of Palearctic *Eurytemora* (Copepoda, Calanoida) based on morphological analysis, with focus on *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949 // Crustaceana. V. 93. P. 299.
- Feng X., Merilä J., Löytynoja A. 2021. Complex population history of admixed stickleback lineages // bioRxiv preprint. <https://doi.org/10.1101/2021.07.16.452636>
- Ferguson A., Himberg K.-J.M., Svärdsön G. 1978. Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae // J. Fish Biol. V. 12. P. 221.
- Gasowska M. 1964. Coregonids classification discussed on the basis of *Coregonus pollan* Thompson from Lough Neagh (Northern Ireland) // Ann. Zool. V. 22. P. 413.
- Gibbard P.L., Lewin J. 2016. Filling the North Sea Basin: Cenozoic sediment sources and river styles // Geologica Belgica. V. 19. P. 201.
- Glöer P. 2002. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks.
- Glöer P. 2019. The freshwater gastropods of the West-Palaearctis. V. 1. Fresh- and brakish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Published by the author.
- Glöer P., Vinarski M.V. 2009. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs: 2. Redescription of *Planorbis* (*Gyraulus*) *stroemi* Westerlund, 1881 (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) // J. Conchol. V. 39. P. 717.
- Guo B., Fang B., Shikano T. et al. 2019. A phylogenomic perspective on diversity, hybridization and evolutionary affinities in the stickleback genus *Pungitius* // Molecular Ecology. V. 28. P. 4046.
- Hauck A.K., Fallon M.J., Burger C.V. 1979. New Host and Geographical Records for the Leech *Acanthobdella peledina* Grube 1851 (Hirudinea, Acanthobdellidae) // J. Parasitol. V. 65. P. 989.
- Holmquist C. 1970. The Genus *Limnocalanus* (Crustacea, Copepoda) // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 8. P. 273.
- Holmquist C. 1974. A fish leech of the genus *Acanthobdella* found in North America // Hydrobiologia. V. 44. P. 241.
- Hołyńska M., Dimante-Deimantovica I. 2016. Redescription and taxonomic notes on *Cyclops bohater* Koźmiński, 1933 and *Cyclops lacustris* G.O. Sars, 1863 (Arthropoda, Crustacea), with an identification key to the *Cyclops* species of Fenno-Scandinavia // European J. Taxonomy. V. 212. P. 1.
- Jacobsen M.W., Jensen N.W., Nygaard R. et al. 2022. A melting pot in the Arctic: Analysis of mitogenome variation in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) reveals a 1000-km contact zone between highly divergent lineages // Ecol. Freshwater Fish. V. 31. P. 330.
- Kazmin V.G., Natapov L.M. 1998. The paleogeographic atlas of Northern Eurasia. Moscow: Institute of Tectonics of Lithospheric Plates – Russian Academy of Natural Sciences.
- Kochanova E., Nair A., Sukhikh N. et al. 2021. Patterns of Cryptic Diversity and Phylogeography in Four Freshwater Copepod Crustaceans in European Lakes // Diversity. V. 13. P. 448.
- Kontula T. 2003. Phylogeography and evolution of freshwater cottid fishes. Academic dissertation. Helsinki: University of Helsinki.
- Kontula T., Väinölä R. 2003. Relationships of Palearctic and Nearctic 'glacial relict' *Myoxocephalis* sculpins from mitochondrial DNA data // Mol. Ecol. V. 12. P. 3179.
- Koskinen M.T., Ranta E., Piironen J. et al. 2000. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses // Mol. Ecol. V. 9. P. 1609.
- Kotov A.A., Karabanov D.P., Bekker E.I. et al. 2016. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* Group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // PLoS ONE. V. 11. e0168711.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Berlin: Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof.
- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al. 2019. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // Earth-Science Reviews. V. 188. P. 1.
- Kuiper J.G.J., Økland K.A., Knudsen J. et al. 1989. Geographical distribution of the small mussels (Sphaeriidae) in North Europe (Denmark, Faroes, Finland, Iceland, Norway and Sweden) // Ann. Zool. Fenn. V. 26. P. 73.
- Kusznierz J., Paško Ł., Tagayev D. 2011. On the variation and distribution of the lake minnow, *Eupallaseella pechurus* (Pall.) // Arch. Pol. Fish. V. 19. P. 161.
- Lindholm M., d'Auriac M.A., Thaulow J., Hobæk A. 2016. Dancing around the pole: holarctic phylogeography of the Arctic fairy shrimp *Branchinecta paludosa* (Anostraca, Branchiopoda) // Hydrobiologia. V. 772. P. 189.

- Lovén S. 1862. Om några i Vettern och Venern funna Crustaceer // Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Årg. V. 18. S. 285.
- Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. 2005. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // J. Fish Biol. V. 67. Suppl. A. P. 68.
- Marić S., Alekseyev S., Snoj A. et al. 2014. First mtDNA sequencing of Volga and Ob basin taimen *Hucho taimen*: European populations stem from a late Pleistocene expansion of *H. taimen* out of western Siberia and are not intermediate to *Hucho hucho* // J. Fish Biol. V. 85. P. 530.
- Miettinen A., Head M.J., Knudsen K.L. 2014. Eemian sea-level highstand in the eastern Baltic Sea linked to long-duration White Sea connection // Quat. Sci. Rev. V. 86. P. 158.
- Meijer T. 1990. Two new freshwater molluscan species from the Early Quaternary of The Netherlands // Contr. Tert. Quat. Geol. V. 27. P. 107.
- Meßner U., Zettler M.L. 2021. Drastic changes of the amphipod fauna in northern Germany and the displacement of *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1864 to relict habitats/status // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. V. 422. P. 17.
- Moore J.S., Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // J. Biogeography. V. 42. P. 2089.
- Naumova T.V., Novikova O.A., Timoshkin O.A. 2006. Zoogeographical analysis of the distribution of *Bdellocephala* species (Plathelminthes, Tricladida: Paludicola) // Hydrobiologia. V. 568(S). P. 177.
- Neretina A.N., Karabanov D.P., Sacherova V., Kotov A.A. 2021. Unexpected mitochondrial lineage diversity within the genus *Alonella* Sars, 1862 (Crustacea: Cladocera) across the Northern Hemisphere // Peer J. V. 9. e10804.
- Nikula R., Strelkov P., Väinölä R. 2007. Diversity and trans-arctic invasion history of mitochondrial lineages in the North Atlantic *Macoma balthica* complex (Bivalvia, Tellinidae) // Evolution. V. 61. P. 928.
- Odhner N.Hj. 1921. *Sphaerium nitidum*, Cl., a Siberian freshwater mussel, in Sweden // Proceedings of the Malacological Society of London. V. 14. P. 124.
- Orlov A.M., Rybakov M.O., Vedishcheva E.V. et al. 2021. Walleye Pollock *Gadus chalcogrammus*, a Species with Continuous Range from the Norwegian Sea to Korea, Japan, and California: New Records from the Siberian Arctic // J. Mar. Sci. Eng. V. 9. P. 1141.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Mugue N.S. 2021. Charrs of the genus *Salvelinus* (Salmonidae): hybridization, phylogeny and evolution // Hydrobiologia. V. 848. P. 705.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Pavlov D.A. 2022. Secondary contact, hybridization, and diversification in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.) species complex) from lakes of the Norilo-Pyasinskaya water system, Taimyr: how many forms exist there? // Hydrobiologia. V. 849. P. 2521.
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F. et al. 2005. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. V. 14. P. 4371.
- Ovchankova N.B. 2019. Bivalve molluscs of the subfamily Sphaeriinae in the Kama region waterbodies (the Middle Urals, Russia) // Ruthenica. V. 29. P. 129.
- Podshivalina V.N., Sheveleva N.G. 2018. Record of the Far Eastern species *Nordodiaptomus siberiensis* (Wilson, 1951) (Copepoda: Calanoida) in the European Part of Russia // Invert. Zool. V. 15. P. 292.
- Ponomareva E., Volkov A., Ponomareva M. et al. 2019. European grayling (*Thymallus thymallus*) mtDNA control region haplotypes diversity and postglacial colonization of Russian European North // XVI European Congress of Ichthyology. September 2–6, 2019. Aquatis Hotel, Aquatis Aquarium, Lausanne, Switzerland. P. 194.
- Popov I. 2020. The expansion of freshwater crayfish range to the center of Eurasia // Nauplius. V. 28. e2020016
- Potapov G.S., Kondakov A.V., Spitsyn V.M. et al. 2017. An integrative taxonomic approach confirms the valid status of *Bombus glacialis*, an endemic bumblebee species of the High Arctic // Polar Biol. V. 41. P. 629.
- Potapov G.S., Berezin M.V., Kolosova Y.S. et al. 2021. The last refugia for a polar relict pollinator: isolates of *Bombus glacialis* on Novaya Zemlya and Wrangel Island indicate its broader former range in the Pleistocene // Polar Biol. V. 44. P. 1691.
- Reinig W.F. 1937. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete. Jena: Gustav Fischer. VIII+124 p.
- Salisbury S.J., McCracken G.R., Keefe D. et al. 2019. Extensive secondary contact among three glacial lineages of Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) in Labrador and Newfoundland // Ecology and Evolution. V. 9. P. 2031.
- Sanko A., Gaigalas A., Velichkevich F., Melešytė M. 2006. Malacofauna and seed flora of Butėnai Interglacial in deposits of the Neravai outcrop, South Lithuania // Geologija (Vilnius). № 54. P. 31.
- Segerstråle S.G. 1976. Proglacial lakes and the dispersal of glacial relicts // Commentat. Biol. V. 83. P. 1.
- Segestråle S.G. 1982. The immigration of glacial relicts into Northern Europe in the light of recent geological research // Fennia. V. 160. P. 303.
- Sendek D.S. 2021. Phylogenetic relationships in vendace and least cisco, and their distribution areas in western Eurasia // Ann. Zool. Fenn. V. 58. P. 289.
- Sendek D.S., Bochkarev N.A., Zuykova E.I. et al. 2017. Signs of introgression of Baikal omul (*Coregonus migratorius*) or Arctic cisco (*C. autumnalis*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in the eastern Baltic Sea // Fundam. Appl. Limnol. V. 189. P. 209.
- Sługocki L., Rymaszewska A., Kirczuk L. 2019. Insights into the morphology and molecular characterisation of glacial relict *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Temoridae) // ZooKeys. V. 864. P. 15.

- Spikkeland I., Kinsten B., Kjellberg G. et al.* 2016. The aquatic glacial relict fauna of Norway – an update of distribution and conservation status // *Fauna Norvegica*. V. 36. P. 51.
- Spitsyn V.M., Bolotov I.N., Kondakov A.V. et al.* 2021a. A new Norwegian Lemming subspecies from Novaya Zemlya, Arctic Russia // *Ecologica Montenegrina*. V. 40. P. 93.
- Spitsyn V.M., Kondakov A.V., Froufe E. et al.* 2021b. Complete mitochondrial genome of an Arctic Collared Lemming subspecies endemic to the Novaya Zemlya Archipelago, Russia // *Ecologica Montenegrina*. V. 40. P. 133.
- Stearley R.F., Smith G.R.* 2016. Salmonid fishes from miopliocene lake sediments in the Western Snake River plain and the Great Basin // *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*. № 204. P. 1.
- Stroeven A.P., Hättestrand C., Kleman J. et al.* 2016. Deglaciation of Fennoscandia // *Quat. Sci. Rev.* V. 147. 91e121
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al.* 2004. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker // *Ann. Zool. Fenn.* V. 41. P. 41.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S. et al.* 2012. Molecular Phylogeography of Lake Baikal Coregonid Fishes // *Advanc. Limnol.* V. 63. P. 261.
- Svärdson G.* 1961. Young sibling fish species in northwestern Europe // *Vertebrate Speciation*. Austin: University of Texas Press. P. 498.
- Svärdson G.* 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // *Rep. Institute of Freshwater Research Drottningholm*. № 57. P. 1. В тексте
- Svärdson G.* 1998. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // *Nordic J. Freshwater Res.* V. 74. P. 3.
- Timm T.* 2016. Fate of *Lamprodrilus isoporus* (Oligochaeta: Lumbriculidae) in eutrophic lakes // *Biologia*. V. 71. P. 5.
- Vainio J.K., Väinölä R.* 2003. Refugial races and postglacial colonization history of the freshwater amphipod *Gammarus lacustris* in Northern Europe // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 79. P. 523.
- Väinölä R.* 1995. Origin and recent endemic divergence of a Caspian *Mysis* species flock with affinities to the “glacial relict” crustaceans in boreal lakes // *Evolution*. V. 49. P. 1215.
- Väinölä R., Varvio S.-L.* 1989. Molecular divergence and evolutionary relationships in *Pontoporeia* (Crustacea: Amphipoda) // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 46. P. 1705.
- Väinölä R., Strelkov P.* 2011. *Mytilus trossulus* in Northern Europe // *Mar. Biol.* V. 158. P. 817.
- Väinölä R., Vainio J.K., Palo J.U.* 2001. Phylogeography of “glacial relict” *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White seas // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 58. P. 2247.
- Vikhrev I.V., Ieshko E.P., Kondakov A.V. et al.* 2022. Postglacial Expansion Routes and Mitochondrial Genetic Diversification of the Freshwater Pearl Mussel in Europe and North America // *Diversity*. V. 14, 477. <https://doi.org/10.3390/d14060477>
- Vinarski M.V.* 2020. *Ladislavella occulta* (Jackiewicz, 1959) – a species of aquatic snails new for Hungary, with remarks on its distribution in Central and Eastern Europe // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 66. P. 369.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I.* 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Vinarski M.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V. et al.* 2021. Freshwater Mollusca of the Circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography // *Hydrobiologia*. V. 848. P. 2891.
- Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T.* 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // *J. Fish Biology*. V. 71 (Suppl. C). P. 371.
- Weiss S.J., Gonçalves D.V., Secci-Petretto G. et al.* 2021. Global systematic diversity, range distributions, conservation and taxonomic assessments of graylings (Teleostei: Salmonidae; *Thymallus* spp.) // *Organisms Diversity & Evolution*. V. 21. P. 25.
- Welter-Schultes F.W.* 2012. European non-marine molluscs, a guide for species identification. Göttingen: Planet Poster Editions.
- Winterberg S., Willett S.D.* 2019. Greater Alpine river network evolution, interpretations based on novel drainage analysis // *Swiss J. Geosciences*. V. 112. P. 3.
- Yanygina L.V.* 2017. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia) // *Limnology*. V. 18. P. 243.
- Yokoyama R., Sideleva V.G., Shedko S.V., Goto A.* 2008. Broad-scale phylogeography of the Palearctic freshwater fish *Cottus poecilopus* complex (Pisces: Cottidae) // *Mol. Phylogen. Evol.* V. 48. P. 1244.
- Zhang Z., Cheng Q., Ge Y.* 2019. The complete mitochondrial genome of *Rhynchocypris oxycephalus* (Teleostei: Cyprinidae) and its phylogenetic implications // *Ecology and Evolution*. V. 9. P. 7819.
- Zuckermandl E., Pauling L.* 1962. Molecular disease, evolution, and genic heterogeneity // *Horizons in Biochemistry*. New York: Acad. Press. P. 189.

Origin of North and Central European Cold-Water Species Glacial Relicts: Four Dispersal Waves from Asia

A. A. Makhrov^{1, 2, *}, I. N. Bolotov^{2, 3}, M. V. Vinarski², and V. S. Artamonova¹

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

² *Laboratory of Macroecology & Biogeography of Invertebrates, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

³ *Federal Center for Integrated Arctic Research, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

**e-mail: makhrov12@mail.ru*

Cold-water species were believed until recently to appear in Europe during the Quaternary glaciations. However, based on ample molecular genetic and zoogeographic evidence obtained in recent years, the formation of the European cold-water fauna was most likely a long-term process with several distinct steps. Species whose ancestors migrated westwards from the Far East through the Paratethys invaded southern and then central Europe as early as the Miocene. A first wave of invaders from Siberia found its way into central Europe later, in the Pliocene. A second wave of Siberian species entered Europe in an interglacial period (possibly through a strait that connected the future White Sea to the future Baltic Sea). A third wave of invaders from Siberia entered northeastern Europe during the last deglaciation (approximately 10 thousand years ago), along with small groups of migrants from North America and the Pacific basin. It is of interest to note that migrations of cold-water species in the opposite direction (from Europe to Siberia) occurred only on very rare occasions. Such high evolutionary and adaptive plasticity of many Siberian hydrobionts is apparently related to the fact that they originate from the giant Siberian lake-sea, a water body that existed east of the Urals over several millions of years and experienced many fluctuations in water stage, temperature, and salinity.

Keywords: hydrobionts, zoogeography, evolution, phylogeography, distribution, Arctic, Baltic, Fenno-Scandinavia, British Islands, Siberia