

Послеледниковое вселение рыб и миноги из Тихого океана в моря севера Европы

А. А. МАХРОВ^{1,2}, Д. Л. ЛАЙУС³

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: makhrov12@mail.ru

² Институт биофизики федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр СО РАН”
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50

³ Санкт-Петербургский государственный университет
199178, Санкт-Петербург, 16-я линия Васильевского острова, 29
E-mail: dlajus@gmail.com

Статья поступила 29.08.2017

Принята к печати 09.10.2017

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ литературных данных по распространению, морфологии, филогеографии тихоокеанской миноги (*Lethenteron camtschaticum*) и пяти видов морских и проходных рыб: наваги (*Eleginus navaga*), минтая (*Theragra chalcogramma*), азиатской зубатой корюшки (*Osmerus mordax dentex*), тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*), малоротой корюшки (*Hypomesus olidus*). Эти данные показывают, что шесть изученных видов вселились в моря севера Европы после отступления ледника, вдоль Арктического побережья Евразии. Обсуждаются факторы, препятствующие расселению этих видов по Атлантическому океану (холодолюбивость, конкуренция, снижение эволюционного потенциала).

Ключевые слова: Северный Ледовитый океан, зоогеография, филогеография, рыбы, миноги, эволюция, иммобилизация.

Происхождение фауны Северного Ледовитого океана изучается многие десятилетия [Гурьянова, 1970; Golikov, Scarlato, 1989; Møller et al., 2005; Кругликова, Бьерклунд, 2008; Миронов, Дильман, 2010; Hardy et al., 2011; Mecklenburg et al., 2011; Krylova et al., 2013; Kuklinski et al., 2013; Неретина, 2015]. Однако история этой большой группы орга-

низмов остается во многом загадочной. Между тем она интересна не только сама по себе – через Северный Ледовитый океан в теплые эпохи происходило интенсивное расселение рыб и беспозвоночных из Тихого океана в Атлантический [Несис, 1961; Vermeij, 1991].

Кроме того, проблема формирования фауны Арктики приобрела большое практиче-

ское значение в связи с современным изменением экосистем, вызываемым человеком. В частности, потепление климата, которое особенно сильно проявляется в Арктике [Dmitrenko et al., 2008], дает возможность все новым бореальным видам рыб вселяться в Северный Ледовитый океан и увеличивать численность на этой акватории [Christiansen et al., 2014; Fossheim et al., 2015], а в ближайшем будущем – позволит пересекать его [Wisiz et al., 2015].

Вселение в европейский сектор Северного Ледовитого океана тихоокеанских видов может привести к образованию многочисленных популяций, как это видно на примере камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) [Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб..., 2003; Биология..., 2008], краба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) [Краб-стригун..., 2016] и горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) [Зубченко и др., 2004]. “Моделью” современной теплеющей Арктики может служить период послеледникового климатического оптимума. По современным данным, максимально теплыми поверхностные воды северной Атлантики являлись 7 тыс. л. н. [Bauch et al., 2001].

Судя по палеоклиматическим и зоогеографическим данным, в период последнего оледенения в Северном Ледовитом океане у побережья Европы рефугиумов морских рыб не осталось, и эти районы заселялись заново. Однако внимание исследователей в настоящее время сосредоточено на рефугиумах в Атлантическом океане [Kettle et al., 2011]. Между тем имеются данные о проникновении в моря севера Европы в этот период вселенцев из Тихого океана.

Так, К. М. Дерюгин [1928] указал для Белого моря четыре тихоокеанские формы: полихету *Scalibregma robusta*, сельдь, корюшку и миногу. В монографии Е. Ф. Гурьяновой [1948] к указанным К. М. Дерюгиным четырем видам тихоокеанского происхождения, обитающим в Белом море, добавлено еще 13 видов беспозвоночных. В монографии С. С. Шульмана и Р. Е. Шульман-Альбовой [1953] описаны пять видов паразитов рыб Белого моря, имеющих тихоокеанское происхождение.

А. П. Андрияшев [1957] принимал тихоокеанское происхождение наваги и малопозвонковой сельди Белого моря. Однако А. Н. Све-

товидов [Svetovidov, 1956, 1959; Световидов, 1959] считал, что эти виды происходят из Атлантического океана. Дискуссия двух ихтиологов высочайшей квалификации осталась незавершенной, поскольку в то время знания об этих видах рыб являлись ограниченными.

Анализ палеогеографических и зоогеографических данных, проведенный К. Н. Несисом [Несис, 1961], привел этого исследователя к выводу, что возможность расселения морских видов вдоль Евразийского побережья Северного Ледовитого океана даже во время существования Берингова пролива оставалась незначительной, поскольку Восточно-Сибирское море всегда оставалось очень холодным. Эта точка зрения доминирует и в более поздней литературе [Vermeij, 1991; Hardy et al., 2011].

Однако последние исследования позволили получить новые данные о возможности вселения тихоокеанских видов в моря северной Европы вдоль побережья Сибири. В частности, генетические данные показали, что в послеледниковом заселении пресных вод севера Европы участвовали вселенцы из Северной Азии [Махров, Болотов, 2006].

В недавней сводке [Chernova, 2011] выделяется особая группа видов рыб, названная этим автором “тихоокеанские широкобореально-арктические виды с прерванным ареалом”. Анализ сводок распространения рыб Арктики и северной части Тихого океана [Андрияшев, 1954; Walters, 1955; Scott, Crossman, 1973; Черешнев, 1998; Богданов и др., 2000; Mecklenburg et al., 2002; Атлас..., 2003; Романов, 2005; Черешнев, Кириллов, 2007; Møller et al., 2010; Козьмин, 2011; Chernova, 2011; Сидоров, Решетников, 2014] позволил выделить пять видов рыб и один вид миног с таким ареалом.

Цель работы – изучение происхождения ареалов этой группы видов. В связи с этим рассматриваются три вопроса: В какой период виды этой группы пересекли Северный Ледовитый океан? Каково направление их расселения (из Тихого океана в Атлантический или наоборот)? Происходило ли расселение вдоль арктического побережья Евразии или вдоль арктического побережья Северной Америки?

ДАННЫЕ ПО ОТДЕЛЬНЫМ ВИДАМ

Тихоокеанская минога, Lethenteron camtschaticum

Этот вид широко распространен в северной части бассейна Тихого океана [Орлов, Байталюк, 2015]. Вдоль арктического побережья Северной Америки тихоокеанская минога встречается до р. Хортон [Sawatzky et al., 2007]. Проходная форма обитает также в бассейнах Белого, Баренцева и Карского морей [Makhrov et al., 2013].

Как в бассейне северной части Тихого океана, так и в российской части бассейна Северного Ледовитого океана встречаются жилые формы миног рода *Lethenteron* (озерно-речная и ручьевая), которые, как показано в ряде работ [Makhrov et al., 2013; Balakirev et al., 2014; Artamonova et al., 2015], также относятся к виду *Lethenteron camtschaticum*.

Недавно предпринята попытка переописания одного из выделявшихся ранее жилых видов рода *Lethenteron*, *L. reissneri* [Renaud, Naseka, 2015]. Однако эта работа имеет существенные недостатки. В частности, в диагнозе *L. reissneri* указано, что этот вид имеет 6–7 нижнечелюстных зубов, и только этим отличается от *L. alaskense*, который имеет 6–11 (в среднем 8,6) таких зубов. Очевидно, что этот признак никак не может служить диагностическим, поскольку диапазон изменчивости одного “вида” полностью укладывается в диапазон изменчивости другого.

Также, согласно вышеупомянутой работе, “*Lethenteron reissneri* отличается от паразитической *L. camtschaticum* отсутствием питания во взрослом состоянии, она достигает абсолютной длины тела 182 мм (против 625 мм), имеет пять (против 9–18) зубов на передней язычной пластинке” [Renaud, Naseka, 2015].

Однако, как показано в других исследованиях [Махров, Попов, 2015], размеры взрослых миног весьма изменчивы, и неоднократно отмечены факты питания мелких особей данного вида во взрослом состоянии. Что касается признака “число зубов на передней язычной пластинке”, то он определен только у одной особи из отнесенных к *L. reissneri* [Renaud, Naseka, 2015], причем она не из

той реки, где был описан этот вид. Очевидно, что данных по одной особи совершенно недостаточно для переописания вида.

Исследование разнообразия митохондриальной ДНК (ген COI) тихоокеанской миноги показало, что популяции бассейна Северного Ледовитого океана (в том числе популяции, представленные жилой формой) не отличаются от таковых Дальнего Востока или отличаются одной-двумя нуклеотидными заменами [Artamonova et al., 2015]. Важно отметить, что нет сомнений в направлении расселения этого вида – с Дальнего Востока на запад, поскольку именно в бассейне Тихого океана обнаружено значительное число гаплотипов, в том числе сильно отличающихся друг от друга. В этом регионе обитают эндемичные формы рода *Lethenteron* [Yamazaki, Goto, 2016]. По всей видимости, и тихоокеанская минога возникла в этом регионе.

Тихоокеанская сельдь, Clupea pallasii

Сельди рода *Clupea* широко распространены в северной части Атлантического и Тихого океанов, в морях севера Европы [Световидов, 1952]. Изредка встречаются в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море [Черешнев, Кириллов, 2007]. По арктическому побережью Канады сельди доходят до залива Батерст [Walters, 1955].

Впервые тихоокеанских по своему происхождению сельдей в Европе обнаружил Ф. Хайнке. В своем фундаментальном труде “Естественная история сельдей” [Heinke, 1898] он отметил, что сельди из Белого моря морфологически ближе к тихоокеанским *Clupea pallasii*, чем к атлантическим *C. harengus*. Через некоторое время обнаружилось, что в Белом море встречаются и атлантические сельди, заходящие сюда из Баренцева моря [Аверинцев, 1927, 1928], что говорит о перекрывании ареалов этих двух видов. Подробнее история изучения тихоокеанской сельди севера Европы изложена ранее [Lajus, 2002].

До недавнего времени ученые считали, что атлантическая сельдь заходит в Белое море только для нагула, никогда здесь не размножаясь, поскольку в данной акватории обнаруживались только молодые неполово-

зрелые особи. Однако недавние исследования, в которых описана интрогрессивная гибридизация между тихоокеанскими и атлантическими сельдями в Белом море [Laakkonen et al., 2015a], показали, что эпизодическое размножение атлантических сельдей здесь возможно. Доля “атлантических” генов у беломорской сельди, однако, довольно мала и не превышает 10 %. Гибридное происхождение имеют и особи из изолированных норвежских фьордов в Баренцевом море, причем доля “атлантических” генов у них существенно выше, чем у беломорских видов [Laakkonen et al., 2015a]. А вот у сельди Чешской губы “атлантических” генов не обнаружено.

При генетическом сравнении тихоокеанских сельдей Европы с их родственниками из Тихого океана оказалось, что они группируются с сельдями азиатской части Пацифики, существенно отличаясь от сельдей американской части Пацифики [Laakkonen et al., 2013]. Европейские популяции тихоокеанской сельди характеризуются пониженной изменчивостью митохондриальной ДНК по сравнению с сельдями из Пацифики – обычно в популяции доминируют лишь 1–3 гаплотипа. Это говорит о том, что каждая из этих популяций сформировалась из очень небольшого числа особей численностью от 0,05 до 1 % от исходной популяции, т. е. можно говорить о том, что эти европейские популяции сельди прошли через “бутылочное горлышко”. Это является очевидным свидетельством расселения сельди из Тихого океана в Атлантический, но не наоборот.

Если принять гипотезу “молекулярных часов”, т. е. предположить, что генетическая дивергенция сельдей проходила со средними для видов скоростями (использованы данные по гену, кодирующему цитохром b), то существующий уровень дивергенции между европейскими и тихоокеанскими *S. pallasii* соответствует ее началу в диапазоне от 18 до 70 тыс. л. н., что совершенно не соответствует палеоклиматическим данным [Laakkonen et al., 2013]. Эти данные говорят о том, что указанный период являлся слишком холодным для того, чтобы оказались возможны миграции бореальных видов через Берингов пролив. Только заметно раньше, примерно 120 тыс. л. н., существовал межледнико-

вый период, когда условия благоприятствовали таким миграциям. Однако возраст событий по молекулярным часам с гораздо более высокой вероятностью скорее занижен, чем завышен, в связи с чем миграции 120 тыс. л. н. кажутся практически невероятным событием.

Полагаем, что расхождения между оценками времени миграции и палеоклиматическими данными связаны, скорее всего, с несовершенством генетических моделей, положенных в основу гипотезы “молекулярных часов” [Laakkonen et al., 2013], поскольку имеющиеся биологические данные об относительно недавнем проникновении сельди из Тихого океана в Атлантический очень убедительны. В частности, в теплые 1930-е гг. в устьях крупных сибирских рек отмечены популяции сельди тихоокеанского происхождения [Световидов, 1952]. Сейчас также известно о таких популяциях, в частности, в устье р. Лена (Д. Л. Лайус, неопубл. данные).

Система прибрежных течений в Северном Ледовитом океане также направлена в западном направлении [Jones, 2001]. Это может служить дополнительным фактором, поддерживающим западное направление миграций сельди, особенно на пелагической личиночной стадии, которая у нее довольно продолжительна.

Таким образом, практически все данные поддерживают гипотезу о том, что формирование разорванного ареала связано с расселением тихоокеанской сельди в Атлантический океан, а не наоборот.

Минтай, Theragra chalcogramma

Минтай широко распространен в северной части Тихого океана, включая окраинные моря – Берингово, Охотское и Японское. Встречается также на юге Чукотского моря, где доходит до 68° с. ш. [Зверькова, 2003].

В северной части Норвежского моря и в Баренцевом море тоже обитает представитель рода *Theragra*, но встречается он очень редко. С момента первого обнаружения в 1932 г. до настоящего времени в руки ученых попало только несколько десятков экземпляров [Christiansen et al., 2005; Привалихин, Норвилло, 2010; Жукова, Привалихин, 2014].

Первые исследователи баренцевоморского минтая считали его эндемичным видом, *Theragra finnmarchica* [Koefoed, 1956; Svetovidov, 1959]. Однако современные исследования, проведенные на более представительном материале, показали, что *T. finnmarchica* и *T. chalcogramma* очень сходны как по морфологическим (включая остеологические), так и по генетическим (нуклеотидная последовательность митохондриальной ДНК) признакам [Ursvik et al., 2007; Byrkjedal et al., 2008]. В связи с этим предлагается объединить эти виды в один. Авторы одной из работ [Ursvik et al., 2007] даже допускали, что минтай акклиматизирован (случайно или намеренно) на севере Европы несколько десятков лет назад. Однако никаких сведений о такой акклиматизации в литературе обнаружить не удалось.

Навага, Eleginus navaga

Этот вид распространен от Ивановской губы (Кольский полуостров) на западе до северной части Обской губы на востоке, обитает также в Белом море. В северной части Тихого океана, от Корейского полуострова до острова Баранова (южная оконечность Аляски) распространен близкий вид, *E. gracilis*. Он обитает также в Северном Ледовитом океане от губы Колочинской (Чукотский полуостров) до залива Коронации на побережье Северной Америки [Покровская, 1958; Hunter et al., 1984].

Краниологические различия *Eleginus navaga* и *E. gracilis* незначительны [Васильева, 1997]. К сожалению, генетическое сравнение разных популяций рыб рода *Eleginus* не проводилось [Mueter et al., 2016].

Азиатская зубатая корюшка, Osmerus mordax dentex

Этот подвид широко распространен на российском Дальнем Востоке [Черешнев, 1998], по американскому побережью Тихого океана доходит на юг до о-ва Ванкувер [Scott, Crossman, 1973]. Встречается на арктическом побережье Северной Америки от Берингова пролива до залива Коронации [Mecklenburg et al., 2002; Sawatzky et al.,

2007]. Обитает в реках Сибири от Хатанги до Колымы [Черешнев, Кириллов, 2007].

Детальный анализ морфологического разнообразия корюшки Европейского Севера, проведенный В. С. Кирпичниковым [1935], показал, что в Белом море и Чешской губе Баренцева моря распространена азиатская корюшка. Генетические данные подтвердили наличие данного вида в Белом и Баренцевом морях [Скурихина и др., 2015].

На восточном побережье Северной Америки обитает близкая к *Osmerus mordax dentex* форма, выделяемая в подвид *Osmerus mordax mordax* или даже в отдельный вид [Nellbring, 1989]. Этот подвид значительно отличается генетически; видимо, его предки пересекли Северный Ледовитый океан довольно давно, в плиоцене или плейстоцене [Taylor, Dodson, 1994].

Малоротая корюшка, Hypomesus olidus

Эта рыбка широко распространена в северной части бассейна Тихого океана – на юг по азиатскому побережью до Татарского пролива и о-ва Хоккайдо, по американскому – до залива Аляска [Клюканов, 1970]. Недавно обнаружена на Командорских островах [Малютина и др., 2017]. Встречается в реках Сибири от Хромы до Чаунской губы [Черешнев, Кириллов, 2007]. Обитает также в водоемах арктического побережья Северной Америки, от Берингова пролива до района устья Маккензи и залива Коронации [Mecklenburg et al., 2002; Sawatzky et al., 2007].

В 1945 г. *Hypomesus olidus* поймана в небольшом оз. Круглое вблизи Карской губы, находящейся в западной части Карского моря [Иванова, 1952]. В современной сводке [Рыжановский, Богданов, 2013] указана для озер вблизи нижнего течения рек Кара и Байдарата. Недавно малоротая корюшка обнаружена в юго-восточной части Баренцева моря [Новоселов и др., 2018].

Проведен генетический анализ популяции данного вида Баренцева моря с использованием митохондриального гена, кодирующего цитохром b. В этой популяции обнаружено два гаплотипа: первый широко распространен также на Камчатке, второй гаплотип

отличается от первого одной нуклеотидной заменой [Новоселов и др., 2018]. Авторы цитируемой работы делают обоснованный вывод о послеледниковом вселении малоротой корюшки из Тихого океана в Карское и Баренцево моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

Время вселения рассматриваемой группы видов в моря севера Европы

Более столетия назад исследователи обратили внимание на сходство фаун бореальных областей Тихого и Атлантического океанов. Таксоны, населяющие их, но отсутствующие в других акваториях, таких как высокая Арктика и тропические моря, получили название амфибореальных [Berg, 1934; Briggs, 1970; Chernova, 2011]. С. Экман [Ekman, 1953] предложил назвать такие формы “прерывисто-бореальными”, но такое название не прижилось. В упомянутых выше обзорных работах доказывается тихоокеанское происхождение большинства амфибореальных форм, но конкретные пути и время их расселения остаются предметом дискуссий.

По современным палеогеографическим данным, прямая связь Северного Ледовитого с Тихим океаном исчезла, видимо, еще в конце мелового периода и восстановилась только 5,4–5,5 млн л. н., в самом конце позднего миоцена или в начале плиоцена; в это время через Берингов пролив прошел двустворчатый моллюск *Astarte* [Gladenkov et al., 2002; Гладенков, Гладенков, 2004]. О климатических условиях плиоцена однозначных данных у палеогеографов нет [Полякова, 1997]. Однако известно, что “практически весь плейстоцен восточно-сибирские моря находились в режиме высокоарктических бассейнов” [Свиточ, 2003]. По завершении последнего оледенения началось потепление Арктики, которое достигло максимума около 7 тыс. л. н. [Vauch et al., 2001].

Собранные в работе данные показывают, что некоторые виды рыб и тихоокеанская минога имеют характерное распространение – в морях севера Тихого океана и европейского сектора Северного Ледовитого океана. Формы рода *Eleginus* из разных океанов

описаны как разные виды, но их различия очень невелики; возможно, генетический анализ докажет принадлежность этих форм к одному виду.

По другим рассматриваемым видам имеются молекулярно-генетические данные, и во всех случаях они свидетельствуют об очень недавней дивергенции популяций из разных океанов. Таким образом, высока вероятность, что отделение рассматриваемых видов гидробионтов от их родственников из Тихого океана произошло только после завершения последнего оледенения, скорее всего, в период максимального потепления арктических вод, который, как отмечено выше, существовал около 7 тыс. л. н.

Послеледниковое вселение из Тихого океана предполагается также для некоторых популяций моллюска макомы *Macoma balthica* Баренцева и Белого морей [Strelkov et al., 2007], популяций тихоокеанской мидии *Mytilus trossulus* северо-восточного побережья Северной Америки [Rawson, Harper, 2009]. Кроме того, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* и гренландская треска *G. ogac* не отличаются по нуклеотидной последовательности двух митохондриальных генов, что указывает на их конспецифичность и недавнюю дивергенцию [Carr et al., 1999].

Отметим, что возможность относительно точной оценки времени дивергенции форм с помощью молекулярно-генетических данных кажется сомнительной. Согласно “молекулярным часам”, тихоокеанские сельдь [Laakkonen et al., 2013] и мидия [Rawson, Harper, 2009] прошли через Северный Ледовитый океан во время последнего оледенения, что не представляется возможным.

Несовершенство “молекулярных часов” показано и в других случаях. Они датируют время проникновения в Атлантический океан трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) 90–260 тыс. л. н.; однако палеонтологические находки свидетельствуют, что этот вид обитал в Атлантике уже около 1,9 млн л. н. [Orti et al., 1994]. Морской еж (*Strongylocentrotus droebachiensis*), согласно “молекулярным часам”, проник в Атлантику из Тихого океана 190–410 тыс. л. н., хотя, по палеонтологическим данным, это вселение состоялось 3,5 млн л. н. [Palumbi, Wilson, 1990; Addison, Hart, 2005].

С палеогеографическими данными согласуются только данные “молекулярных часов” о времени дивергенции атлантического и тихоокеанского видов сельдей – оно составляет 3,6–6,6 млн лет [Grant, 1986].

“Молекулярные часы” уже подвергались критике со стороны биогеографов [Heads, 2005]. В самое последнее время показаны случаи резкого ускорения молекулярной эволюции в ходе адаптивной радиации при попадании вида в новые для него регионы [Bolotov et al., 2017; Рольский и др., 2017].

Отметим, что в западной части Северного Ледовитого океана также встречаются виды или группы видов, проявляющие намного более сильную генетическую дивергенцию от близких форм из Тихого океана. Это, в частности, мойва (*Mallotus villosus*) [Dodson et al., 2007], морские окуни рода *Sebastes* [Hyde, Vetter, 2007; Рольский и др., 2017], благородные лососи рода *Salmo* [Артамонова и др., 2018], упоминавшиеся выше трехиглая колюшка [Orti et al., 1994] и морской еж [Addison, Hart, 2005].

Однако все эти виды встречаются также в северной части Атлантического океана и, видимо, вселились в Северный Ледовитый океан из него – это показано для кумжи [Makhrov et al., 2002], семги [Makhrov et al., 2005], окуня-клювача [Artamonova et al., 2014] и трехиглой колюшки [Mäkinen, Merilä, 2008].

Судя по всему, эти виды обособились от тихоокеанских родственников задолго до последнего оледенения, и пережили его в бассейне Атлантического океана. Таких примеров много среди моллюсков [Vermeij, 1991]. Генетические исследования моллюсков рода *Hiatella* показали, что они трижды вселялись в моря Европы и востока Северной Америки из Тихого океана [Laakkonen et al., 2015b]. Неоднократное вселение из Тихого океана в Атлантический показано и для красной водоросли *Phycodryus rubens* [van Oppen et al., 1995].

Доказательства вселения из Тихого океана в северную Европу, а не в обратном направлении

Расселение рассматриваемой группы видов из Тихого океана в Северный Ледовитый, а не наоборот, выглядит наиболее ве-

роятным при рассмотрении упомянутых выше палеогеографических данных. Поскольку значительную часть своей истории Северный Ледовитый океан являлся очень холодным, возникновение и даже длительное существование рассматриваемых бореальных форм в нем оказалось невозможным. Если бы они отступали в периоды оледенений в Атлантический океан, то наверняка обитали бы там и в настоящее время. Однако из рассматриваемых видов в Атлантике распространена только зубатая корюшка (*Osmerus*), но она встречается только на побережье Северной Америки.

Очень малочисленные популяции малоротой корюшки и минтая в западной части Северного Ледовитого океана также свидетельствуют об их относительно недавнем происхождении от вселенцев из бассейна Тихого океана.

Во всех случаях построения медианных сетей гаплотипов митохондриальной ДНК (тихоокеанская минога, сельдь, корюшки), их форма оказалась достаточно характерной: североευропейские гаплотипы располагались на “кончиках ветвей” сети гаплотипов, что говорит об их недавнем происхождении. Это также позволяет уверенно определить направление расселения этих видов – с востока на запад.

Особенно очевидные свидетельства именно такого направления вселения имеются для тихоокеанской сельди. Как упоминалось выше, в Атлантическом океане обитает хотя и родственная ей, но генетически хорошо отличающийся вид – атлантическая сельдь. Аллелей, характерных для нее, в популяциях сельди Тихого океана не найдено. Но многие популяции севера Европы несут следы гибридизации, произошедшей в результате вторичного контакта двух видов [Laakkonen et al., 2015a].

В настоящее время изучена филогеография ряда групп, представители которых встречаются как в Тихом, так и в Атлантическом океанах. Во всех случаях расселение происходило из Пацифики в Атлантику [Dodson et al., 2007; Hyde et al., 2007; Coyer et al., 2011]. Комплексное исследование 295 видов моллюсков с использованием палеонтологических, зоогеографических и филогеографических данных показало, что подавляющее

большинство видов переселялось через Северный Ледовитый океан из Пацифики в Атлантику. В обратном направлении расселялись только 24 вида [Vermeij, 1991].

Из Атлантического океана в Тихий переселялись тресковые рыбы, что произошло, видимо, в плиоцене [Световидов, 1948]. Высказана гипотеза о вселении предков тихоокеанской сельди несколько миллионов лет назад из Атлантического океана в Тихий [Laakkonen et al., 2013]. В послеледниковые европейские виды рыб, видимо, не прошли на восток дальше Таймыра [Боровикова и др., 2016; Osinov et al., 2017; ссылки в данной работе].

Доказательства расселения видов тихоокеанского происхождения вдоль арктического побережья Евразии

Известно несколько путей проникновения тихоокеанских видов в Атлантический океан. Ряд фактов доказывает возможность такого расселения вдоль арктического побережья Северной Америки [Несис, 1961; Carr et al., 1999; Rawson, Harper, 2009; Laakkonen et al., 2015b]. Однако рассматриваемые формы рыб отсутствуют на востоке Северной Америки, где наверняка они бы обитали, если бы проникали в Атлантику вдоль арктического побережья Северной Америки. Исключение – корюшки рода *Osmerus*, которые обитают на северо-востоке Северной Америки. Однако форма, обнаруженная в этом регионе, значительно дивергировала генетически от тихоокеанского предка и, видимо, прошла Северный Ледовитый океан еще в плиоцене [Taylor, Dodson, 1994].

Глубоководные виды рыб могли бы расселиться из Тихого океана в Атлантический в обход южной оконечности Южной Америки [Andriashev, 1991], но рассматриваемые виды – неглубоководные.

Некоторые авторы [Günther, 1880; Пузанов, 1949; Kosswig, 1967; Hrbek, Meyer, 2003; Teske et al., 2007; Артамонова и др., 2018] обосновывают возможность расселения ряда амфибореальных видов через древнее море Тетис, существовавшее несколько миллионов лет назад. Однако, как показано выше, рассматриваемые виды вселились из Тихого

океана совсем недавно (в эволюционных масштабах, конечно).

Некоторые из рассматриваемых видов рыб, такие как тихоокеанская сельдь, зубатая и малоротая корюшки, имеют небольшие популяции и в арктических морях восточной Евразии. Тихоокеанская минога в них не встречается, но в бассейнах этих морей широко распространена ее жилая форма [Makhrov et al., 2013].

Послеледниковое вселение из Тихого океана в Баренцево и Белое море вдоль арктического побережья Евразии предполагается также для моллюска *Macoma balthica* [Strelkov et al., 2007]. Вдоль этого побережья происходило расселение красных водорослей [Перестенко, 1994]. Отметим также, что вселенцы из Азии и даже из Северной Америки присутствуют и в фауне пресноводных рыб и беспозвоночных (включая паразитов) бассейнов Баренцева и Белого морей [Кудерский, 1987; Махров, Болотов, 2006; Барская и др., 2008; Боровикова, Махров, 2009; Доровских, 2011; Bernal et al., 2015; Сендек и др., 2016].

Эволюционные и экологические особенности рассматриваемых видов: гибридизация, реколонизация и иммобилизация

Дальнейшее изучение послеледниковых вселенцев из Тихого океана в западную часть Северного Ледовитого океана может дать значительный материал для развития теоретических вопросов эволюции и экологии. В частности, интересные результаты дало изучение гибридизации тихоокеанской и атлантической сельди в морях севера Европы. Оказалось, что некоторые популяции сельди с необычными экологическими особенностями имеют гибридное происхождение [Laakkonen et al., 2015a; Стрелков и др., 2016]. Подобное происхождение имеют и многие популяции маком [Strelkov et al., 2007] и мидий побережья Европы [Väinölä, Strelkov, 2011; Katolnikova et al., 2016].

Интересная особенность рассматриваемых видов – они практически не проникают в умеренные воды побережья Европы, хотя населяют умеренные воды бассейна Тихого океана. Особенно ярко эта особенность про-

является у малоротой корюшки, проникшей только в юго-восточную часть Баренцева моря. Важно отметить, что не продвигаются далеко на юг вдоль побережья Европы и представители группы аркто-тихоокеанских видов; они, как и тихоокеанская сельдь, могут образовывать реликтовые популяции в норвежских фиордах [Жирков, 2010]. Аркто-тихоокеанские виды отличаются от рассматриваемой группы видов только тем, что имеют непрерывный ареал в Арктике.

При этом недавние вселенцы из Тихого океана в моря севера Европы – камчатский краб, краб-стригун и горбуша – очень активно расселяются в новом для них регионе и достигли высокой численности [Кузьмин, Гудимова, 2002; Камчатский краб..., 2003; Зубченко и др., 2004; Биология..., 2008; Краб-стригун..., 2016].

Ограниченное распространение тихоокеанской сельди в морях севера Европы может объяснить гипотеза вселения предков этого вида в Тихий океан через Северный Ледовитый океан, высказанная Х. Лаакконен с соавт. [Laakkonen et al., 2013]. Предполагается, что предки тихоокеанской сельди по мере переселения из Атлантики в Пацифику несколько миллионов лет назад через Арктику приобрели дополнительную холодоустойчивость. В связи с этим вполне естественно, что при следующем потеплении потомки именно этой формы оказались лучше подготовленными для колонизации Арктики. В то же время, эта гипотеза хорошо объясняет и то, почему тихоокеанские сельди не идут дальше на запад – в более теплых условиях они попросту не выдерживают конкуренции с более теплолюбивой атлантической сельдью.

Эта гипотеза приложима также к тресковым рыбам, которые, видимо, возникли в холодных водах, возможно, в Арктике [Световидов, 1948]. Более того, навага и минтай, хотя и выделяются в отдельные роды, судя по молекулярно-генетическим данным, относительно недавно дивергировали от атлантических предков [Carr et al., 1999], которые проходили через Северный Ледовитый океан. Предположение о том, что навага не распространяется западнее Восточного Мурмана из-за недостаточного охлаждения там при-

брежных вод, высказано Т. Н. Покровской [1958].

Однако центры разнообразия, совпадающие в данном случае с местом происхождения, как у рода *Hypomesus* [Клюканов, 1970; Ilves, Taylor, 2008], так и у рода *Lethenteron* [Yamazaki, Goto, 2016], несомненно, находятся в бассейне Тихого океана.

Можно предположить, что в ходе расселения по бедному фауной Северному Ледовитому океану тихоокеанские виды в значительной степени утратили способность адаптироваться к новой абиотической и биотической среде, и представляют собой интересный пример утраты эволюционной пластичности. Этот процесс И. И. Шмальгаузен [1945] назвал иммобилизацией, а А. А. Любищев [1982] – рутинизацией.

Определенную роль в этом процессе могло сыграть снижение генетического разнообразия в ходе расселения. Ранее отмечено, что дальность расселения после оледенения и размер заселенной территории у лососевидных рыб снижается с уменьшением размера рефугиума [Боровикова, Махров, 2014].

В то же время, в Северном Ледовитом океане, к условиям которого рассматриваемая группа видов хорошо адаптирована, она может проявлять достаточно высокую пластичность (как и другие арктические виды). Тихоокеанская сельдь образовала генетически отличающиеся формы в Белом море [Lajus, 2002], тихоокеанская минога – в бассейне Белого моря жилую форму [Makhrov et al., 2013]. Возможно, образует подобные формы на севере Европы и азиатская зубчатая корюшка, но этот вопрос нуждается в изучении [Сидоров, Решетников, 2014].

Отметим, что для более древних вселенцев из Тихого океана в Атлантику иммобилизация, видимо, нехарактерна. В частности, отмечено ускорение молекулярной эволюции и быстрое видообразование у морских окуней (*Sebastes*) после вселения из Тихого в Атлантический океан [Рольский и др., 2017].

Изучение процесса снижения эволюционной пластичности у рассматриваемых видов рыб представляется весьма интересным. Это явление рассматривается на примере атлантического лосося, *Salmo salar* [Махров и др.,

2013] и пресноводных жемчужниц, *Margaritifera* [Махров и др., 2016], но в случае этих организмов имеем дело с иммобилизацией у видов и даже родов. Тихоокеанские рыбы, вселившиеся в моря севера Европы, позволяют изучить процесс иммобилизации на популяционном уровне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видим, после отступления ледника происходило расселение тихоокеанских гидробионтов вдоль арктического побережья Евразии, и некоторые виды достигли морей севера Европы. Однако широкого расселения их по Атлантическому океану не произошло, хотя исходно они населяли умеренные воды бассейна Тихого океана, вполне соответствующие по условиям северной Атлантике. Объяснением этого может служить то, что тихоокеанские вселенцы оказываются менее конкурентоспособными по сравнению с аборигенными атлантическими видами в силу холодолюбивости и снижения эволюционного потенциала (иммобилизации) в связи с их арктическим прошлым. Эта гипотеза подтверждается еще и тем, что некоторые тихоокеанские виды, появившиеся в северной Атлантике в результате деятельности человека и не имевшие “арктического прошлого” – такие как горбуша и камчатский краб, вполне успешно продвигаются на наших глазах в западном направлении.

Выполнение работы поддержано грантом Российского научного фонда (№ 16-14-10001).

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. Сельди Белого моря Ч. 1 // Тр. науч. ин-та рыбного хозяйства. 1927. Т. 2. С. 41–77.
- Аверинцев С. В. Сельди Белого моря. Ч. 2, 3 // Там же. 1928. Т. 3-4. С. 73–142.
- Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
- Андрияшев А. П. Некоторые вопросы амфибореального распространения с замечаниями о возможном происхождении наваги и малопозвонковой сельди // Мат-лы по комплексному изучению Белого моря. 1957. Вып. 1. С. 117–125.
- Артамонова В. С., Колмакова О. В., Кириллова Е. А., Махров А. А. Филогения лососевидных рыб (Salmonoidei) по данным анализа митохондриального гена COI (баркодинг) // Сиб. экол. журн. 2018. № 3. С. 293–310. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. М.: Наука, 2003.
- Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2008. 168 с.
- Биология и физиология камчатского краба побережья Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. 170 с.
- Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А., Мельниченко И. П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2000. 88 с.
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848, в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2009. № 1. С. 95–99 [Borovikova E. A., Makhrov A. A. Detection of the mitochondrial DNA haplotype characteristic of the least cisco (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) in the vendace (*C. albula* Linnaeus, 1758) population of Vodlozero (the Baltic sea basin) // Biol. Bull. 2009. Vol. 36. P. 80–83].
- Боровикова Е. А., Махров А. А. Адаптивные возможности популяций и история их формирования: успех в расселении лососевидных рыб зависит от размеров приледниковых рефугиумов // Любичевские чтения – 2014. Современные проблемы экологии и эволюции: сб. мат-лов Междунар. конф. (Ульяновск, 7–9 апреля 2014 г.). Ульяновск, 2014. С. 70–76.
- Боровикова Е. А., Романов В. И., Никулина Ю. С. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae: Coregonus* sp.) озера Собачье (плато Путорана) // Экол. генетика. 2016. Т. 14, № 3. С. 47–55.
- Васильева Е. Д. Морфологическая дивергенция двух видов тресковых рыб, *Eleginus navaga* и *E. gracilis* (Gadidae), с дизъюнктивным ареалом // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 6. С. 791–797 [Vasil'eva E. D. Morphological divergence of two species of gadid fishes *Eleginus navaga* and *E. gracilis* (Gadidae) with disjunctive area // J. Ichthyol. 1997. Vol. 37, N 9. P. 754–760].
- Гладенков А. Ю., Гладенков Ю. Б. Начало формирования межконтинентальных связей Пасифики и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12, № 2. С. 72–89.
- Гурьянова Е. Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1948. 132 с.
- Гурьянова Е. Ф. Особенности фауны Северного Ледовитого океана и их значение в понимании истории его формирования // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое / под ред. А. И. Толмачева. Л.: Гидрометеиздат, 1970. С. 126–161.
- Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. 1928. Вып. 7-8. 511 с.
- Доровских Г. Н. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. гос. ун-та, 2011. 142 с.
- Жирков И. А., Азовский А. И., Максимова О. В. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 453 с.

- Жукова К. А., Привалихин А. М. Новые данные о распространении норвежского (атлантического) минтая *Theragra finnmarchica* (Gadidae) в Баренцевом море // *Вопр. ихтиологии*. 2014. Т. 54, № 2. С. 140–146 [Zhukova K. A., Privalikhin A. M. New data on distribution of Norwegian (Atlantic) Pollock *Theragra finnmarchica* (Gadidae) in the Barents sea // *J. Ichthyol.* 2014. Vol. 54, N 3. P. 217–222].
- Зверькова Л. М. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: ТИНРО-центр, 2003. 248 с.
- Зубченко А. В., Веселов А. Е., Калюжин С. М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbusha*): проблемы акклиматизации на Европейском Севере России. Петрозаводск; Мурманск: “Фолиум”, 2004. 82 с.
- Иванова Е. И. О нахождении малоротой корюшки на Европейском Севере // *Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва*. 1952. Т. 4. С. 252–259.
- Камчатский краб в Баренцевом море. Изд. 2-е, перераб. и доп. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 383 с.
- Кирпичников В. С. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // *Тр. ВНИРО*. 1935. Т. 2. С. 101–194.
- Козьмин А. К. Рыбные ресурсы рек и озер европейского северо-востока России: их сохранение и использование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2011. 314 с.
- Клюканов В. А. Морфологические основы систематики малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) // *Зоол. журн*. 1970. Т. 49, вып. 10. С. 1534–1542.
- Краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* в Баренцевом и Карском морях. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2016. 242 с.
- Кругликова С. Б., Бьерклунд К. Р. Вторжение современных Polycystina (Euradiolaria) в Северный Ледовитый океан. Палеоэкологические аспекты // *Рос. журн. биол. инвазий*. 2008. № 2. С. 67–77 [Kruglikova S. B., Bjørklund K. R. Invasion of the modern Polycystina (Euradiolaria) into the Arctic Ocean: Paleoeological aspects // *Rus. Journ. Biol. Invasions*. 2010. Vol. 1, N 2. P. 95–101].
- Кудерский Л. А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. 1987. Вып. 258. С. 102–121.
- Кузьмин С. А., Гудимова Е. Н. Вселение камчатского краба в Баренцево море. Особенности биологии, перспективы промысла. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2002. 236 с.
- Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Малюткина А. М., Пичугин М. Ю., Поляков М. П., Кузичин К. В. Малоротая корюшка *Hypomesus olidus* – новый вид в ихтиофауне Командорских островов // *Вопр. ихтиологии*. 2017. Т. 57, № 1. С. 49–58 [Malyutkina A. M., Pichugin M. Yu., Polyakov M. P., Kuzishchin K. V. Pond smelt *Hypomesus olidus*, a new species of the ichthyofauna of the Commander Islands // *J. Ichthyol.* 2017. Vol. 57. P. 89–98].
- Махров А. А., Болотов И. Н. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // *Генетика*. 2006. Т. 42, № 10. С. 1319–1334 [Makhrov A. A., Bolotov I. N. Dispersal routes and species identification of freshwater animals in Northern Europe: A review of molecular evidence // *Rus. Journ. Genet.* 2006. Vol. 42, N 10. P. 1101–1115].
- Махров А. А., Болотов И. Н., Артамонова В. С. Экологические причины и следствия возникновения таксонов с пониженным адаптивным потенциалом (на примере пресноводных жемчужниц, *Margaritifera*) // *Тр. Карел. науч. центра РАН*. 2016. № 12. С. 68–82.
- Махров А. А., Пономарева М. В., Хаймина О. В., Гиллепп В. Е., Ефимова О. В., Нечаева Т. А., Василенкова Т. И. Нарушение развития гонад карликовых самок и пониженная выживаемость их потомства как причины редкости жилых популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // *Онтогенез*. 2013. Т. 44, № 6. С. 423–433 [Makhrov A. A., Ponomareva M. V., Khaimina O. V., Gilepp V. E., Efimova O. V., Nechaeva T. A., Vasilenkova T. I. Abnormal development of gonads of dwarf females and low survival of their offspring as the cause of rarity of resident populations of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) // *Rus. Journ. Developmental Biol.* 2013. Vol. 44. P. 326–335].
- Махров А. А., Попов И. Ю. Жизненные формы миног (Petromyzontidae) как проявление внутривидового разнообразия онтогенеза // *Там же*. 2015. Т. 46, № 4. С. 240–251 [Makhrov A. A., Popov I. Yu. Life forms of lampreys (Petromyzontidae) as a manifestation of intraspecific diversity of ontogenesis // *Ibid.* 2015. Vol. 46, N 4. P. 196–207].
- Миронов А. Н., Дильман А. Б. Влияние восточносибирского барьера на расселение иглокожих в Северном Ледовитом океане // *Океанология*. 2010. Т. 50, № 3. С. 371–386 [Mironov A. N., Dilman A. B. Effect of the East Siberian barrier on the echinoderm dispersal in the Arctic Ocean // *Oceanology*. 2010. Vol. 50, N 3. P. 342–355].
- Неретина Т. В. Генетическая ревизия беспозвоночных Кандалакшского залива Белого моря: дис. ... канд. биол. наук. М.: Моск. гос. ун-т, 2015. 144 с.
- Несис К. Н. Пути и время формирования разорванного ареала у амфибореальных видов морских донных животных // *Океанология*. 1961. Т. 1, вып. 5. С. 893–903.
- Новоселов А. П., Кондаков А. В., Гофаров М. Ю., Болотов И. Н. Обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Osmeridae): новый вид для фауны Баренцева моря // *Вопр. ихтиологии*, 2018. Т. 58, № 3. С. 353–357.
- Орлов А. М., Байталюк А. А. Сравнительный анализ распределения двух видов анадромных паразитических миног в Северной Пацифике // *Тр. ВНИРО*. 2015. Т. 154. С. 39–56.
- Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Изд-во “Ольга”, 1994. 331 с.
- Покровская Т. Н. О причинах, обуславливающих современное распространение наваги (род *Eleginus*) // *Зоол. журн*. 1958. Т. 37, вып. 8. С. 1181–1194.
- Полякова Е. И. Арктические моря Евразии в позднем кайнозое. М.: Науч. мир, 1997. 146 с.
- Привалихин А. М., Норвилло Г. В. О нахождении редкого вида – норвежского (атлантического) минтая – *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Gadidae) в Ба-

- ренцевом море // *Вопр. ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 2. С. 179–183 [Privalikhin A. M., Norvillo G. V. On the finding of a rare species – Norwegian Pollock *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Gadidae) – in the Barents sea // *J. Ichthyol.* 2010. Vol. 50, N 2. P. 143–147].
- Пузанов И. Некоторые спорные вопросы амфибореального распространения морской фауны // *Тр. Одесского гос. ун-та им. И. И. Мечникова*. 1949. Т. 4. С. 25–31.
- Рольский А. Ю., Махров А. А., Артамонова В. С. Процессы видообразования морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // *Современные проблемы биологической эволюции: мат-лы III Междунар. конф. к 130-летию со дня рождения Н. И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея*. 16–20 октября 2017 г., г. Москва. М., 2017. С. 101–104.
- Романов В. И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем южного Таймыра: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск: Том. гос. ун-т, 2005. 44 с.
- Рыжановский В. Н., Богданов В. Д. Каталог позвоночных животных горно-равнинной страны Урал: аннотированный список и региональное распределение: справ. пособие. Екатеринбург: Голицынский, 2013. 172 с.
- Световидов А. Н. Трескообразные // *Фауна СССР. Рыбы*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 9, вып. 4. 221 с.
- Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae) // *Фауна СССР. Рыбы*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 2, вып. 1. 331 с.
- Световидов А. Н. О нахождении в Баренцевом море представителя рода *Theragra* в связи с некоторыми вопросами происхождения амфибореальных тресковых и сельдевых // *Зоол. журн.* 1959. Т. 38, вып. 3. С. 449–464.
- Свиточ А. А. Морской плейстоцен побережий России. М.: ГЕОС, 2003. 362 с.
- Сендек Д. С., Новоселов А. П., Бознак Э. И. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // *Сиб. экол. журн.* 2016. № 2. С. 194–201 [Sendek D. S., Novoselov A. P., Boznak E. I. Genetic differentiation of coregonid fishes in Pechora River // *Contemporary Problems of Ecology*. 2016. Vol. 9. P. 166–171].
- Сидоров Г. П., Решетников Ю. С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 346 с.
- Скурихина Л. А., Олейник А. Г., Рухлевский А. Д., Ковпак Н. Е., Сендек Д. С., Мазникова О. А. Генетическая дифференциация тихоокеанской корюшки *Ostmerus mordax dentex* по данным анализа митохондриальной ДНК // *Генетика*. 2015. Т. 51, № 12. С. 1410–1422.
- Стрелков П. П., Лайус Д. Л., Вайнола Р. О. В погоне за гибридной сельдью // *Природа*. 2016. № 10. С. 51–59.
- Черешнев И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.
- Черешнев И. А., Кириллов А. Ф. Рыбообразные и рыбы морских и пресных вод бассейнов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // *Вестн. СВЦ ДВО РАН*. 2007. № 2. С. 95–106.
- Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // *Журн. общ. биологии*. 1945. Т. 6, № 3. С. 3–25.
- Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 200 с.
- Addison J. A., Hart M. W. Colonization, dispersal, and hybridization influence phylogeography of North Atlantic sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) // *Evolution*. 2005. Vol. 59. P. 532–543.
- Andriashev A. P. Possible pathways of *Paraliparis* (Pisces: Liparididae) and some other North Pacific secondary deep-sea fishes into the North Atlantic and Arctic depths // *Polar Biol.* 1991. Vol. 11. P. 213–218.
- Artamonova V. S., Kucheryavyu A. V., Makhrov A. A. 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*. 2015. Vol. 757. P. 197–208.
- Artamonova V. S., Rolskiy A. Yu., Makhrov A. A. Genetic diversity of beaked redfish (*Sebastes mentella*) populations in the North Atlantic and the Arctic ocean // *A variety of interactions in marine environment. Abstracts volume from 49th European marine biology Symposium*. September 8–12, 2014. St. Petersburg, Russia. 2014. P. 82.
- Balakirev E. S., Parensky V. A., Ayala F. A. Complete mitochondrial genomes of the anadromous and resident forms of the lamprey *Lethenteron camtschaticum* // *Mitochondrial DNA*. 2014. Sept. 22: 1–2.
- Bauch H. A., Erlenkeuser H., Spielhagen R. F., Struck U., Matthiessen J., Thiede J., Heinemeier J. A multi-proxy reconstruction of the evolution of deep and surface waters in the subarctic Nordic seas over the last 30,000 yr // *Quaternary Sci. Rev.* 2001. Vol. 20. P. 659–678.
- Berg L. S. Über die amphiboreale (discontinuierliche) Verbreitung der Meeresfauna in der nördlichen Hemisphäre // *Zoogeographica*. 1934. Bd. 2, H. 3. P. 393–409.
- Bespalaya Yu., Bolotov I., Aksenova O., Kondakov A., Gofarov M., Paltser I. 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.* 2015. Vol. 38. P. 1545–1551.
- Bolotov I. N., Aksenova O. V., Bespalaya Y. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Paltser I. S., Stefansson A., Travina O. V., Vinarski M. V. Origin of a divergent mtDNA lineage of a freshwater snail species, *Radix balthica*, in Iceland: Cryptic glacial refugia or a postglacial founder event? // *Hydrobiologia*. 2017. Vol. 787. P. 73–98.
- Briggs J. C. A faunal history of the North Atlantic Ocean // *Systematic Zool.* 1970. Vol. 19. P. 19–34.
- Byrkjedal I., Rees D. J., Christiansen J. S., Fevolden S.-E. The taxonomic status of *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Teleostei: Gadidae): Perspectives from morphological and molecular data // *J. Fish Biol.* 2008. Vol. 73. P. 1183–1200.

- Carr S. M., Kivlichan D. S., Pepin P., Crutcher D. C. Molecular systematics of gadid fishes: Implications for the biogeographic origins of Pacific species // *Canad. Journ. Zool.* 1999. Vol. 77. P. 19–26.
- Chernova N. V. Distribution patterns and chorological analysis of fish fauna of the Arctic region // *J. Ichthyol.* 2011. Vol. 51, N 10. P. 825–924.
- Christiansen J. S., Fevolden S.-E., Byrkjedal I. The occurrence of *Theragra finnmarchica* Koefoed, 1956 (Teleostei, Gadidae), 1932–2004 // *J. Fish Biol.* 2005. Vol. 66. P. 1193–1197.
- Christiansen J. S., Mecklenburg C. W., Karamushko O. V. Arctic marine fishes and their fisheries in light of global change // *Global Change Biol.* 2014. Vol. 20. P. 352–359.
- Coyer J. A., Hoarau G., Van Schaik J., Luijckx P., Olsen J. L. Trans-Pacific and trans-Arctic pathways of the intertidal macroalga *Fucus distichus* L. reveal multiple glacial refugia and colonizations from the North Pacific to the North Atlantic // *J. Biogeogr.* 2011. Vol. 38. P. 756–771.
- Dmitrenko I. A., Polyakov I. V., Kirillov S. A., Timokhov L. A., Frolov I. E., Sokolov V. T., Simmons H. L., Ivanov V. V., Walsh D. Toward a warmer Arctic Ocean: Spreading of the early 21st century Atlantic Water warm anomaly along the Eurasian Basin margins // *J. Geophys. Res.* 2008. Vol. 113. C05023.
- Dodson J. J., Tremblay S., Colombani F., Carscadden J. E., Lecomte F. Trans-Arctic dispersal and the evolution of a circumpolar marine fish species complex, the capelin (*Mallotus villosus*) // *Molec. Ecol.* 2007. Vol. 16. P. 5030–5043.
- Ekman S. Zoogeography of the Sea. London: Sidgwick and Jackson Limited, 1953. 417 p.
- Fossheim M., Primicerio R., Johannesen E., Ingvaldsen R. B., Aschan M. M., Dolgov A. V. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic // *Nature Climate Change.* 2015. Vol. 5. P. 673–677.
- Gladenkov A. Yu., Oleinik A. E., Marincovich L., Jr., Barinov K. B. A refined age for the earliest opening of Bering strait // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2002. Vol. 183. P. 321–328.
- Golikov N. A., Scarlato O. A. Evolution of Arctic ecosystems during the Neogene period // *The Arctic seas. Climatology, oceanography, geology and biology* / ed. Y. Herman. New York: Van Nostrand Reinhold Company, 1989. P. 257–279.
- Grant W. S. Biochemical genetic divergence between Atlantic, *Clupea harengus*, and Pacific, *C. pallasii*, Herring // *Copeia.* 1986. Vol. 1986. P. 714–719.
- Günther A. C. L. G. An Introduction to the Study of Fishes. Edinburgh: Adam and Charles Black, 1880. 720 p.
- Hardy S. M., Carr C. M., Hardman M., Steinke D., Corstorphine E., Mah C. Biodiversity and phylogeography of Arctic marine fauna: Insights from molecular tools // *Marine Biodiversity.* 2011. Vol. 41. P. 195–210.
- Heads M. Dating nodes on molecular phylogenies: A critique of molecular biogeography // *Cladistics.* 2005. Vol. 21. P. 62–78.
- Heincke F. Naturgeschichte des Herings. I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren (Natural history of herring. I. Local races and distribution of herring in European seas) // *Abhandlungen der Deutsche Seefischerei Verein.* 1898. Vol. 2, S. 136, 128.
- Hrbek T., Meyer A. Closing of the Tethys Sea and the phylogeny of Eurasian killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae) // *J. Evolutionary Biol.* 2003. Vol. 16. P. 17–36.
- Hunter J. G., Leach S. T., McAllister D. E., Steigerwald M. B. A distributional atlas of records of the marine fishes of Arctic Canada in the National Museums of Canada and Arctic Biological Station // *Syllogeus.* 1984. N 52. P. 1–35.
- Hyde J. R., Vetter R. D. The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier) // *Molec. Phylogenet. and Evol.* 2007. Vol. 44. P. 780–811.
- Jones E. P. Circulation in the Arctic Ocean // *Polar Res.* 2001. Vol. 20. P. 139–146.
- Ilves K. L., Taylor E. B. Evolutionary and biogeographical patterns within the smelt genus *Hypomesus* in the North Pacific Ocean // *J. Biogeogr.* 2008. Vol. 35. P. 48–64.
- Katolikova M., Khaitov V., Väinölä R., Gantsevich M., Strelkov P. Genetic, ecological and morphological distinctness of the Blue Mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea // *PLoS ONE.* 2016. Vol. 11 (4): e0152963.
- Kettle A. J., Morales-Muñiz A., Roselló-Izquierdo E., Heinrich D., Vøllestad L. A. Refugia of marine fish in the northeast Atlantic during the last glacial maximum: concordant assessment from archaeozoology and palaeotemperature reconstructions // *Climate of the Past.* 2011. Vol. 7. P. 181–201.
- Koefoed E. *Theragra finnmarchica* n. sp. // Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations. 1956. Vol. XI, N 5. P. 3–11.
- Kosswig C. Tethys and its relation to the peri-Mediterranean faunas of freshwater fishes // *Aspects of Tethyan biogeography* / eds. C. G. Adams, D. V. Ager. L.: Published by the Systematic Association, 1967. P. 313–324.
- Krylova E. M., Ivanov D. L., Mironov A. N. The ratio of species of Atlantic and Pacific origin in modern Arctic fauna of bivalve molluscs // *Invertebrate Zool.* 2013. Vol. 10, N 1. P. 89–126.
- Kuklinski P., Taylor P. D., Denisenko N. V., Berning B. Atlantic origin of the arctic biota? Evidence from phylogenetic and diogeographical analysis of the cheilostome bryozoan genus *Pseudoflustra* // *PLoS ONE.* 2013. Vol. 8 (3): e59152.
- Laakkonen H. M., Lajus D. L., Strelkov P., Väinölä R. Phylogeography of amphi-boreal fish: Tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // *BMC Evolutionary Biol.* 2013. Vol. 13:67. doi:10.1186/1471-2148-13-67.
- Laakkonen H. M., Strelkov P., Lajus D. L., Väinölä R. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe // *Marine Biol.* 2015a. Vol. 162. P. 39–54.

- Laakkonen H. M., Strelkov P., Väinölä R. Molecular lineage diversity and interoceanic biogeographical history in *Hiatella* (Mollusca, Bivalvia) // *Zool. Scripta*. 2015b. Vol. 44. P. 383–402.
- Lajus D. L. Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring: historical perspective and present state // *ICES Marine Sci. Symp.* 2002. Vol. 215. P. 315–322.
- Makhrov A. A., Kucheryavyy A. V., Savvaitova K. A. Review on parasitic and non-parasitic forms of the Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) in the Eurasian Arctic // *J. Ichthyol.* 2013. Vol. 53, N 11. P. 944–958.
- Makhrov A. A., Skaala O., Altukhov Yu. P. Alleles of *sAAT-1,2** isoloci in brown trout: Potential diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe // *J. Fish Biol.* 2002. Vol. 61. P. 842–846.
- Makhrov A. A., Verspoor E., Artamonova V. S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: Pioneers from North America // *Ibid.* 2005. Vol. 67, suppl. A. P. 68–79.
- Mäkinen H. S., Merilä J. Mitochondrial DNA phylogeography of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Europe – evidence for multiple glacial refugia // *Molec. Phylogen. and Evol.* 2008. Vol. 46. P. 167–182.
- Mecklenburg C. W., Mecklenburg T. A., Thorsteinson L. K. *Fishes of Alaska*. Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc., 2002. 1037 p.
- Mecklenburg C. W., Møller P. R., Steinke D. Biodiversity of arctic marine fishes: Taxonomy and zoogeography // *Marine Biodiversity*. 2011. Vol. 41. P. 109–140.
- Møller P. R., Nielsen J. G., Anderson M. E. Systematics of polar fishes // *Fish Physiology*. Vol. 22. Physiology of Polar Fishes / ed. A. P. Farrell, J. F. Steffensen. San Diego: Elsevier Academic Press, 2005. P. 25–78.
- Møller P. R., Nielsen J. G., Knudsen S. W., Poulsen J. Y., Sünksen K., Jørgensen O. A. A Checklist of the Fish Fauna of Greenland Waters. Auckland: Magnolia Press, 2010. 84 p.
- Mueter F. J., Nahrgang J., Nelson R. J., Berge J. The ecology of gadid fishes in the circumpolar Arctic with a special emphasis on the polar cod (*Boreogadus saida*) // *Polar Biol.* 2016. Vol. 39. P. 961–967.
- Nellbring S. The ecology of smelts (genus *Osmerus*): A literature review // *Nordic Journ. Freshwater Res.* 1989. N 65. P. 116–145.
- Orti G., Bell M. A., Reimchen T. E., Meyer A. Global survey of mitochondrial DNA sequences in the three-spine stickleback: Evidence for recent migrations // *Evolution*. 1994. Vol. 48. P. 608–622.
- Osinov A. G., Volkov A. A., Alekseyev S. S., Sergeev A. A., Ificwrov V. V., Kirillov A. F. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherehen' (middle Kolyma River basin): Controversial genetic data // *Polar. Biol.* 2017. Vol. 40. P. 777–786.
- Palumbi S. R., Wilson A. C. Mitochondrial DNA diversity in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. droebachiensis* // *Evolution*. 1990. Vol. 44. P. 403–415.
- Rawson P. D., Harper F. M. Colonization of the northwest Atlantic by the blue mussel, *Mytilus trossulus* post-dates the last glacial maximum // *Marine Biol.* 2009. Vol. 156. P. 1857–1868.
- Renaud C. B., Naseka A. M. Redescription of the Far Eastern brook lamprey *Lethenteron reissneri* (Dybowski, 1869) (Petromyzontidae) // *ZooKeys*. 2015. Vol. 506. P. 75–93.
- Sawatzky C. D., Michalak D., Reist J. D., Carmichael T. J., Mandrak N. E., Heuring L. G. Distribution of freshwater and anadromous fishes from the mainland Northwest Territories, Canada // *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2007. 2793. xiv + 239 p.
- Scott W. B., Crossman E. J. *Freshwater Fishes of Canada*. Ottawa: Fisheries Research Board of Canada, 1973. 966 p.
- Strelkov P., Nikula R., Väinölä R. *Macoma balthica* in the White and Barents Seas: Properties of a widespread marine hybrid swarm (Mollusca: Bivalvia) // *Molec. Ecol.* 2007. Vol. 16. P. 4110–4127.
- Svetovidov A. N. The atlantic origin of some groups of fishes // XIV Int. Congr. of zoology. Copenhagen, 5–12 August 1953. Proceedings. Copenhagen, 1956. P. 118–124.
- Svetovidov A. N. A note on *Theragra finmarchica* Koefoed // *Univ. i Bergen Årbok. Naturvitenskaplig rekke*. 1959. N 11. 11 p.
- Taylor E. B., Dodson J. J. A molecular analysis of relationships and biogeography within a species complex of Holarctic fish (genus *Osmerus*) // *Molec. Ecol.* 1994. Vol. 3. P. 235–248.
- Teske P. R., Hamilton H., Matthee C. A., Barker N. P. Signatures of seaway closures and founder dispersal in the phylogeny of a circumglobally distributed seahorse lineage // *BMC Evolutionary Biol.* 2007. Vol. 7. P. 138.
- Ursvik A., Breines R., Christiansen J. S., Fevolden S.-E., Coucheron D. H., Johansen S. D. A mitogenetic approach to the taxonomy of pollocks: *Theragra chalcogramma* and *T. finmarchica* represent one single species // *Ibid.* 2007. Vol. 7. P. 86.
- Väinölä R., Strelkov P. *Mytilus trossulus* in Northern Europe // *Marine Biol.* 2011. Vol. 158 (4). P. 817–833.
- van Oppen M. J. H., Draisma S. G. A., Olsen J. L., Stam W. T. Multiple trans-Arctic passages in the red alga *Phycodryis rubens*: Evidence from nuclear rDNA ITS sequences // *Ibid.* 1995. Vol. 123. P. 179–188.
- Vermeij G. J. Anatomy of an invasion: The trans-Arctic interchange // *Paleobiology*. 1991. Vol. 17. P. 281–307.
- Walters V. *Fishes of Western Arctic America and Eastern Arctic Siberia*. Taxonomy and zoogeography // *Bull. Am. Museum of Natural History*. 1955. Vol. 106. Article 5. P. 257–368.
- Wisz M. S., Broennimann O., Grønkjær P., Møller P. R., Olsen S. M., Swingedouw D., Hedeholm R. B., Nielsen E. E., Guisan A., Pellissier L. Arctic warming will promote Atlantic – Pacific fish interchange // *Nature Climate Change*. 2015. Vol. 5. P. 261–265.

Yamazaki Y., Goto A. Molecular phylogeny and speciation of East Asian lampreys (genus *Lethenteron*) with reference to their life-history diversification // Jaw-

less Fishes of the World / eds. A. Orlov, R. Beasmish. Cambridge Scholars Publishing, 2016. Vol. 1. P. 20–62.

Post-Glacial Colonization of the North European Seas by Pacific Fishes and Lamprey

A. A. MAKHROV^{1,2}, D. L. LAYUS³

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
119071, Moscow, Lenin ave., 33
E-mail: makhrov12@mail.ru

² Institute of Biophysics of Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of SB RAS”
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50

³ St. Petersburg State University
199178, St. Petersburg, 16th line of Vasilyev Island, 29
E-mail: dlajus@gmail.com

The critical analysis of literature data on the distribution, morphology and phylogeography of the Pacific lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) and five species of marine and anadromous fish such as navaga (*Eleginus navaga*), pollock (*Theragra chalcogramma*), Asian smelt (*Osmerus mordax dentex*), Pacific herring (*Clupea pallasii*), and pond smelt (*Hypomesus olidus*) has been performed. The results show that all these species colonized the North European seas, distributing along the Arctic coastline of Eurasia after the glacier retreat. The reasons which may impede the dispersal of these species in the Atlantic Ocean, such as preference for a cold environment, presence of competitors and decrease of the evolutionary potential, are discussed.

Key words: Arctic Ocean, zoogeography, phylogeography, fish, lamprey, evolution, immobilization.