

УДК 575.86:574.9

doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.1.29

БОЛОТОВ Иван Николаевич

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН

адрес: 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23; e-mail: inepras@yandex.ru

АКСЕНОВА Ольга Владимировна

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН

адрес: 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23; e-mail: olgausa4eva@yandex.ru

БЕСПАЛАЯ Юлия Владимировна

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН

адрес: 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23; e-mail: jbespalaja@yandex.ru

СПИЦЫН Виталий Михайлович

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН

адрес: 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23; e-mail: vitalik91993@ya.ru

ЭНДЕМИЗМ ФАУНЫ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ В ГЕОТЕРМАЛЬНЫХ РЕГИОНАХ: ОБЗОР МОЛЕКУЛЯРНО-БИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ¹

Геотермальные регионы отличаются подтоком подогретых вод и газов из недр к земной поверхности, что оказывает отопляющее влияние на экосистемы. В горячих источниках, теплых ручьях, подогретых озерах и болотах формируется необычная фауна, которая очень давно привлекает внимание зоологов и биогеографов. Многие из термальных популяций гидробионтов были описаны как локальные эндемичные таксоны видового или подвидового ранга на основании морфологических признаков. Однако их статус был предметом длительных дискуссий. В обзоре обобщены результаты молекулярных исследований различных видов пресноводных рыб, которые были обнаружены в термальных местообитаниях. Показано, что некоторые

¹Авторы благодарны А.А. Махрову (Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва), А.П. Новоселову (Северное отделение Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии имени Н.М. Книповича, г. Архангельск) и Б.Ю. Филиппову (Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, г. Архангельск), которые взяли на себя труд прочитать первый вариант рукописи и высказали ценные замечания, позволившие улучшить обзор. Работа выполнена при финансовой поддержке Президента РФ (грант № МД-7660.2016.5), Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 16-05-00854, №14-04-98801 и №15-04-05638), РАН (проект №0410-2015-0032) и Федерального агентства научных организаций (проект №0410-2014-0028).

из них на самом деле представляют собой внутривидовые формы широко распространенных видов. Такие формы имеют четкие морфологические отличия от зональных популяций, но генетически идентичны или же очень близки к ним. Ряд других видов действительно представляет собой дивергентные филогенетические линии, которые можно рассматривать как локальные термофильные эндемики. Наибольшее число таких эндемиков обитает на юге США и в Мексике. Высокий уровень эндемизма фауны рыб в термах этих регионов может быть обусловлен их древностью, а также сходством условий среды зональных пустынных водоемов с термальными системами. Термальные водоемы Евразии, Северной и Центральной Америки наиболее успешно осваивают различные представители карпообразных рыб. В отдельных термах Крайнего Севера Евразии также встречаются популяции лососеобразных и колюшкообразных рыб. Субтропические термальные источники в Южной Америке активно заселяют харацинообразные, сомообразные и окунеобразные рыбы. Гидротермальные системы можно рассматривать как своего рода «эволюционные ловушки» для пресноводных рыб, из которых практически невозможно вернуться в зональное местообитание, поскольку эволюция в термах идет по пути специализации, адаптации к уникальному и очень локальному набору условий.

Ключевые слова: *филогеография, молекулярная филогения, горячие источники, карпообразные, Cyprinodontiformes, эндемичные виды.*

Геотермальные регионы отличаются спецификой температурного режима, обусловленной подтоком глубинного тепла из недр Земли [1–3]. Большинство из них находятся в зонах активного вулканизма [2, 4–8]. Однако имеется целый ряд геотермальных областей и в пределах платформенных территорий, где идет подток подогретых вод и газов по системам глубинных разломов [9]. В местах выхода глубинного тепла формируются положительные аномалии теплового поля, которые устойчиво сохраняются в течение относительно длительных временных промежутков, обычно в пределах $n \cdot 10^4 - n \cdot 10^5$ лет [10, 11]. Такие подогретые участки могут занимать площадь от нескольких квадратных метров до десятков квадратных километров [3, 9, 12, 13]. При этом в пределах каждого геотермального участка наблюдается высокая изменчивость температурных условий, обусловленная неоднородностью локальных тепловых потоков, а также термальными градиентами, связанными с потерями тепла по мере удаления от источников выхода энергии [9, 13]. Обычно в пределах конкретной геотермальной области существуют источники с разными тепловыми характеристиками – от

относительно высокотемпературных до более холодных, что связано с большей или меньшей примесью холодных подземных вод к растворам-теплоносителям [9, 13, 14]. Такая неоднородность тепловых условий приводит к формированию широкого спектра местообитаний для живых организмов в пределах каждой из геотермальных областей [13, 14].

В большинстве геотермальных областей вынос тепла во многом связан с водными потоками, которые выходят на дневную поверхность в виде гейзеров и горячих источников, в свою очередь образующих теплые реки, ручьи, озера, болота и др. Очевидно, что геотермальная активность должна оказывать наибольшее влияние на популяции гидробионтов, заселяющих такие экосистемы [12, 13]. В одном из предыдущих наших обзоров [11] были рассмотрены основные экологические условия гидротермальных экосистем и сформировано теоретическое представление о специфической гидротермальной среде обитания. Освоение такой среды ограничивается целым рядом экстремальных факторов, среди которых высокая температура, повышенная минерализация и особый газовый состав с высоким содержа-

нием углекислого газа и низкой концентрации кислорода [11, 13, 15]. Живые организмы должны обладать целым рядом преадаптаций для вселения в такие экосистемы. Более того, для устойчивого существования популяций в термах необходима выработка специфических физиолого-биохимических адаптивных механизмов, формирование которых происходит в соответствии с условиями той или иной системы [11, 13, 15]. В силу сходного набора экологических факторов, свойственных термам, обитающие в них популяции филогенетически далеких линий могут конвергентно приобретать сходные морфологические признаки [11].

Обитатели горячих источников издавна служили объектом пристального внимания зоологов [16–23]. Так, в качестве локальных эндемиков тех или иных терм описано большое количество гидробионтов [24–30]. Ранее мы предположили, что многие из термальных популяций гидробионтов, в т. ч. и описанные как самостоятельные локальные эндемичные виды, на самом деле представляют собой различные экологические формы, подвиды и «полувиды» широко распространенных полиморфных видов [11]. При этом уровень их дивергенции от исходных форм будет определяться длительностью существования той или иной популяции в условиях горячего источника, т. е., по сути, возрастом соответствующей гидротермальной системы и более точно – временем вселения в нее тех или иных гидробионтов. Мы исходили из того, что большинство эндемичных таксонов, связанных с термами, не превышает видового уровня. Лишь в отдельных случаях были описаны эндемичные таксоны надвидового ранга, в основном рода, обитающие в термальных водотоках. Примерами служат такие группы, как водные клещи *Thermacarus* [28], остракоды *Thermopsis* [30], изоподы *Thermosphaeroma* [31], карпообразные рыбы *Moapa*, *Eremichthys* и *Crenichthys* [32].

С позиций современной интегративной таксономии статус термальных эндемиков может быть достоверно определен с применением молекулярно-генетических методов [11, 33–35]. За последние 5 лет появилось довольно много подобных работ, содержащих сведения о филогенетическом положении некоторых обитателей терм. Настоящий обзор представляет собой первую попытку сбора и обобщения такой информации по пресноводным рыбам и не претендует на исчерпывающую полноту. Мы старались использовать работы, основанные на секвенировании и анализе нуклеотидных последовательностей генов митохондриальной и ядерной ДНК (далее мтДНК и яДНК). Поскольку большинство статей не было нацелено собственно на определение статуса термальных популяций рыб, во многих случаях мы проводили дополнительную проверку, используя опубликованные нуклеотидные последовательности, размещенные в Генбанке² или в базе данных штрихкодирования ДНК на портале BOLD³. Для поиска сходных сиквенсов использовали системы BLAST⁴ (The Basic Local Alignment Search Tool) [36, 37] или BOLD IDS (The BOLD Identification System) [38]. В отдельных случаях учитывались также результаты работ, в ходе которых применялись методики анализа микросателлитов (коротких tandemных повторов ДНК).

Филогеография эндемичных таксонов рыб из геотермальных источников.

Красноперка Раковитца, *Scardinius racovitzai* Müller (Cyprinidae). Под *Scardinius* насчитывает 10 видов, большинство из них были описаны как локальные эндемики различных водоемов Европы [39]. Так, Мюллером [29] в 1958 году был описан новый вид карликовой красноперки, *S. racovitzai*, эндемик небольшого термального озера (Lake Petzea) в Румынии с температурой воды 28–40 °С. Длина тела

²The National Center for Biotechnology Information. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank> (дата обращения: 25.02.2016).

³The Barcode of Life Data System. URL: <http://www.boldsystems.org> (дата обращения: 25.02.2016).

⁴BLAST Assembled Genomes. URL: <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> (дата обращения: 25.02.2016).

этой красноперки – до 7,7 см. Мюллер отметил очень высокую численность вида в пределах местообитания и предположил, что это реликтовая форма, сохранившаяся в озерке с миоцена [29]. Вплоть до настоящего времени вид рассматривается в качестве валидного таксона [39]. В том же термальном озерке были найдены карликовые формы еще 2 видов рыб, в частности щиповок *Cobitis elongatoides* Băcescu et Mayer и *Sabanejewia balcanica* (Karaman) [40].

В 2011–2012 годах расход термального источника, питающего озеро, резко снизился, что привело к резкому падению уровня воды и сокращению численности гидробионтов [41]. Последовательности нуклеотидов гена COI мтДНК у особей карликовой термальной популяции, размещенные в базе данных штрихкодирования ДНК на портале BOLD (The Barcode of Life Data System) [38], не имеют отличий от широко распространенной красноперки *S. erythrophthalmus*. Анализ ядерного гена RН1 также показал, что красноперка Раковитца не имеет отличий от обыкновенной красноперки из зональных водотоков [42]. Исходя из этих данных можно сделать вывод, что *S. racovitzai* на самом деле представляет собой карликовую термальную форму широко распространенного вида.

Термальный лжеосман, *Schizopygopsis thermalis* Herzenstein (Cyprinidae). Род *Schizopygopsis* включает 8 видов, населяющих высокогорные азиатские реки [43]. Радиация рода была во многом увязана с тектоническими перестройками речной сети Центральной Азии, обусловленной поднятием Тибетского плато и формированием Гималаев [44–47]. Различные виды этого рода – одна из немногих групп рыб, успешно осваивающих такие экстремальные местообитания, как порожистые ледниковые реки и холодные соленые озера Цинхай-Тибетского плато [46, 48]. Герценштейн [49], который обрабатывал коллекции тибетских рыб, собранные Пржевальским, в 1891 году описал новый вид лжеосмана, *S. thermalis*, из высокогорных горячих источников горной системы Тангла (Tanggula Mountains). Источники расположены в диапазоне вы-

сот 4,6–4,9 км [49] в истоке р. Салуин [45, 47, 50]. Длина тела термального лжеосмана – до 22 см [49]. Анализ нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК [45] показал, что этот вид очень близок к *S. malacanthus* Herzenstein из истоков Янцзы. В более поздней работе почти того же по составу коллектива авторов [47] на основании анализа 6 генов мтДНК (*cytb*, ND1, ND2, COI, COII и COIII) было установлено, что *S. thermalis* очень близок к другому виду, *S. younghusbandi* Regan, из истоков Брахмапутры. Сиквенсы *S. malacanthus* в данном анализе не использовались. В свою очередь, полный митохондриальный геном *S. thermalis* [50] почти идентичен таковому у трех особей рыб, определенных как *S. younghusbandi* Regan [51], *Gymnocypris namensis* (Wu et Ren) [52] и *G. dobula* Günther [53]. К сожалению, авторы не указали, из каких пунктов были взяты эти образцы рыб для геномного секвенирования.

В целом ситуация с филогенетическим положением *S. thermalis* весьма нетривиальная и может быть связана как с ошибками определения особей тех или иных видов, так и с интрогрессивной межвидовой гибридизацией. При любом варианте представленные данные свидетельствуют, что *S. thermalis* вряд ли является локальным термальным эндемиком. Скорее всего, этот таксон может оказаться внутривидовой формой какого-то вида, широко распространенного и в зональных водотоках. Однако маловероятно, чтобы наличие очень близких нуклеотидных последовательностей генов мтДНК у особей из истоков Янцзы, Салуина и Брахмапутры [45, 47] было связано с естественно-историческими причинами. Как известно, величайшие реки Юго-Восточной Азии, в частности Брахмапутра, Салуин, Меконг и Янцзы, берут начало на юге Тибета и в своих истоках текут сравнительно недалеко друг от друга в глубоко врезанных скальных ущельях. Анализ геологических данных указывает на неоднократные соединения между этими речными системами в прошлом [54], что подтверждается сходством фауны гидро-

бионтов этих бассейнов на уровне родов [55]. Но современные молекулярно-биогеографические данные показывают, что для каждого бассейна характерен свой набор эндемичных видов, что свидетельствует об их длительной изоляции [56–58]. Даже виды, ранее считавшиеся широко распространенными, показывают высокий уровень генетической дивергенции между группировками из разных бассейнов, что указывает на сборный характер таких таксонов [59]. Таким образом, находки особей с почти одинаковыми нуклеотидными последовательностями генов быстро эволюционирующей мтДНК в разных бассейнах могут быть связаны с расселением рыб человеком. Так, ритуальный выпуск рыб в водоемы, практикуемый тибетскими буддистами, способствует расселению некоторых видов, например амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel), недавно найденного даже в верховьях Брахмапутры вблизи Лхасы [60].

Моапский гольян, *Moapa coriacea* Hubbs et Miller (Cyprinidae). Этот эндемичный термофильный вид из теплых источников и ручьев в верховьях р. Мадди (Muddy River) на юго-востоке Невады, США, единственный представитель рода *Moapa*, был описан в 1948 году [24]. Здесь, в Моапской долине, на участке радиусом около 2 км разгружаются более 20 источников, образующих теплую речку [61, 62]. Холодная часть реки ниже геотермальной области служит эффективным барьером для расселения вида [63]. Рыба мелкая, длина тела – до 12 см [61]. Массовый вид в пределах местообитания, хотя численность подвержена сильным межгодовым флуктуациям [61, 62]. Нерестится только при температуре 30–32 °С на локальном участке термального ручья протяженностью 150 м в самой верхней части бассейна реки [61]. Анализ нуклеотидных последовательностей ряда генов мтДНК и яДНК [64–66] показал, что моапский гольян обладает сравнительно высоким уровнем дивергенции, что подтверждает его таксономический статус как самостоятельного вида. При этом он принадлежит к четко обособленной филогенетической группе близ-

кородственных видов, которая включает представителей родов *Gila*, *Ptychocheilus* и *Acrocheilus* [64, 65, 67]. Последнее вызывает вполне обоснованные сомнения в самостоятельности монотипического рода *Moapa*, который, скорее всего, является младшим синонимом рода *Gila*. В роде *Gila* также имеются эндемичные таксоны, связанные с термами, например *G. bicolor isolata* Hubbs et Miller из горячих источников в Долине Независимости (Independence Valley), Невада, вымерший в 1960-е годы [32, 68]. Между тем моапский гольян является настоящим термальным эндемиком видового уровня. Высказанное ранее мнение об этом таксоне как о теплолюбивом реликте [63] вряд ли соответствует действительности. Скорее, предок этого вида был широко распространен в пределах бассейна реки и заселял как зональные, так и термальные местообитания. Далее можно предполагать обособление термальной популяции в силу ее специализации, что постепенно привело к возникновению нового термофильного вида. На это указывают тесные филогенетические связи *M. coriacea* с большим числом видов, заселяющих водоемы зонального типа [67].

Пустынный гольян-эремичтус, *Eremichthys acros* Hubbs et Miller (Cyprinidae). Род *Eremichthys* включает единственный термофильный вид, который обитает в теплых источниках в долине Солдьер Мидоу (Soldier Meadow) в Неваде, США [69]. Вид был описан в 1948 году одновременно с *Moapa* [24]. Рыба мелкая, длина тела – до 7,7 см. По морфологии вид заметно отличается от всех остальных пустынных гольянов Невады, что позволило выдвинуть предположение о его длительной эволюции в условиях изоляции [69]. Ареал его охватывает 7 групп источников, расположенных на участке радиусом около 8 км, причем в пределах этих местообитаний вид многочислен [69]. Анализ нуклеотидных последовательностей ряда генов мтДНК и яДНК [67] показал, что *E. acros* является сестринской формой по отношению к филогенетической линии, включающей представителей родов *Gila*, *Moapa*,

Ptychocheilus и *Acrocheilus*, но обладает высоким уровнем дивергенции. Таким образом, молекулярные данные подтверждают видовой и родовой статус этого термофильного эндемика.

Ципринодоны, род *Cyprinodon* (Cyprinodontidae). Это большой род эврибионтных рыб, распространенных преимущественно в Мексике, на юге США и на Антильских островах [27, 70]. Ципринодоны способны заселять самые разнообразные местообитания, в т. ч. гиперсоленые озера, эстуарии и временные пустынные водоемы [27, 70–72]. Они рассматриваются как «экстремофильные» формы из-за устойчивости к высоким температурам и солености, низкому содержанию или даже почти полному отсутствию кислорода в воде [71, 73, 74]. Некоторые виды этого рода широко известны благодаря специфическим адаптациям к обитанию в эфемерных водоемах. Их икринки способны переносить длительное высыхание, а быстрый рост и ускоренное развитие позволяют успешно завершать жизненный цикл в пересыхающих лужах и болотах.

Род включает и несколько локальных эндемичных таксонов из определенных термальных источников [75, 76]. Так, *C. diabolis* Wales, *C. nevadensis* Eigenmann et Eigenmann и *C. salinus* Miller с несколькими подвидами представляют собой реликтовые популяции, сохранившиеся в источниках и ручьях (в т. ч. термальных) в районе Долины Смерти (Death Valley) на юго-западе США [27, 76]. Некоторые из подвигов, например *C. nevadensis calidae* Miller, уже вымерли из-за хозяйственной деятельности человека [68, 71]. Наиболее широкой известностью среди них пользуется вид *C. diabolis* Wales, который называют ципринодон Норы Дьявола (Devil's Hole pupfish). Очень мелкая рыба, длина тела – до 3 см [77]. Он заселяет термальные воды небольшой пещеры и считается одним из самых малочисленных видов рыб в мире, хотя в пределах своего локального местообитания может достигать высокой плотности особей [77].

Анализ нуклеотидных последовательностей контрольного региона и гена ND2 мтДНК [76]

показал, что разные популяции ципринодонов из источников Долины Смерти, в т. ч. и описанные как самостоятельные виды или подвида, генетически очень близки между собой. Эти данные хорошо соотносятся с палеогеографическими реконструкциями, согласно которым Долина Смерти была заполнена озером, глубина которого 10–12 тыс. лет назад достигала 100 м и 2 тыс. лет назад – 10 м [71]. Некоторые источники могли обособиться еще позже, несколько сотен лет назад. Так, детальное исследование *C. diabolis* с использованием микросателлитов показало, что он был изолирован от *C. nevadensis mionectes* в течение немногих сотен или тысяч лет [77]. Авторы предлагают две гипотезы, объясняющие вселение вида в пещеру, среди них расселение по подземным водотокам и интродукция аборигенным индейским населением. Моделирование на основе метода Байеса показало, что медианная оценка времени до вымирания популяции *C. diabolis* в пещере Нора Дьявола с 90 % вероятностью – всего лишь 30–275 лет, а вероятность ее существования на протяжении ближайших 10 тыс. лет составляет менее 2,1 % [77]. При этом более ранние оценки времени дивергенции *C. diabolis* в пределах 500–700 тыс. лет назад [78], основанные на некоторых генах мтДНК (cytb, ND2 и контрольный регион), оказались некорректными [77]. Сравнение нативной популяции *C. diabolis* с двумя искусственно созданными популяциями показало возникновение значимой фенотипической и генетической (микросателлиты) дифференциации между ними за 30-летний период, что подчеркивает высокую изменчивость ципринодонов наряду с их потенциалом быстрой микроэволюции [79]. Кроме того, еще в первой половине XX века были проведены опыты, показавшие отсутствие репродуктивной изоляции между некоторыми популяциями ципринодонов в Долине Смерти [27]. В целом можно полагать, что эти популяции на самом деле принадлежат к единому полиморфному виду, который филогенетически близок к широко распространенному *C. macularius* Baird et Girard [76].

Еще 2 вида эндемичных ципринодонов, *C. julimes* De la Maza-Benignos et Vela-Valladares и *C. pachycephalus* Minckley et Minckley, были обнаружены в изолированных термальных источниках в Чихуахуа, Мексика [26, 71, 75]. Эти виды обитают при температурах воды от 38 до 46 °C [71, 75]. На основании анализа нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК установлено, что *C. julimes* и *C. pachycephalus* очень близки между собой [75]. Более того, оба термальных ципринодона очень слабо отличаются от особей распространенного вида *C. eximius* Girard по этому генетическому маркеру. Один из двух гаплотипов *cytb* (haplotype B), выявленных у особей *C. julimes*, идентичен таковому у *C. eximius* [75]. Авторы статьи делают вывод о древней интрогрессивной гибридизации между этими видами, хотя вполне можно предположить и недавнее вселение в источник особей с соответствующим гаплотипом. Так или иначе, низкий уровень дивергенции особей *C. julimes* и *C. pachycephalus* от широко распространенного вида вызывает обоснованные сомнения в видовой самостоятельности этих изолированных термальных популяций.

Кренихтисы, род *Crenichthys* (Cyprinodontidae). Род включает 2 вида: *C. nevadae* Hubbs и *C. baileyi* (Gilbert), которые обитают исключительно в термах Невады и отличаются очень локальными ареалами [32]. Рыбы мелкие, длина тела – до 5 см. Первый вид известен лишь из одной термальной системы, а *C. baileyi* насчитывает пять подвидов, каждый из которых является локальным эндемиком определенной группы теплых источников, причем *C. baileyi moapaе* обитает симпатрично с моапским гольяном [32, 61, 80]. Оба вида многочисленны в пределах локальных местобитаний. К сожалению, молекулярные данные имеются только для моапского подвида [81]. Анализ гена COI и контрольного региона мтДНК показал, что этот таксон обладает высоким уровнем дивергенции от *Empetrichthys latos*, единственного сохранившегося вида из близкого рода, также эндемика пустынных источников Невады. Второй вид, термофиль-

ный *E. merriami* Gilbert, вымер в 1950-е годы [68]. Судя по имеющимся данным, *Crenichthys* можно рассматривать как один из немногих таксонов родового уровня, эндемичных для определенного геотермального региона [81]. Не исключено, что более детальное филогенетическое исследование этого интересного рода позволит повысить таксономический статус форм, описанных как подвиды *C. baileyi*.

Термальный афаниус, *Aphanius ginaonis* (Holly) (Cyprinodontidae). Многочисленные эврибионтные представители рода *Aphanius* широко распространены в водных системах бассейнов Средиземного и Красного морей, а также Персидского залива [82]. Локальный эндемичный вид *A. ginaonis* был выявлен в термальном источнике Гино (Gino spring) в Иране [83, 84]. Мелкая рыба, длина тела – до 7 см. Массовый вид в пределах местообитания [84–86]. Изучение морфологии отолитов подтверждает статус термального афаниуса как самостоятельного таксона [84]. Популяция вида сокращается в численности из-за антропогенной нагрузки [85]. Анализ нуклеотидных последовательностей нескольких генов мтДНК [87] показал, что этот таксон филогенетически близок к одной из популяций широко распространенного вида *A. dispar*, которая обитает недалеко от теплого источника. Авторы установили, что *A. dispar* является сборным таксоном, который, видимо, включает в себя несколько криптических видов, увязанных с определенными изолированными бассейнами.

Пецилии, род *Poecilia* (Poeciliidae). Род *Poecilia* включает большое число видов, распространенных преимущественно на юго-востоке США, в Центральной Америке и на Больших Антильских островах [88]. Многие виды – эврибионты, успешно осваивающие экстремальные местообитания, в т. ч. гуппи, *P. reticulata* Peters, широко известная аквариумистам и интродуцированная во многих регионах [88–90]. *P. thermalis* Steindachner была описана в 1863 году – обнаружена в термальном источнике Ла Эсперанца (La Esperanza), Чьяпас, Мексика [89]. Позднее, в 1947 году, в дру-

гом термальном источнике, Баньос дель Азуфре (Baños del Azufre), в том же регионе, была выявлена и описана *P. sulphuraria* (Alvarez) [89, 91]. Рыбы мелкие, длина тела – до 5 см. В пределах локальных местообитаний оба вида многочисленны [89, 91]. Анализ нуклеотидных последовательностей ряда генов мтДНК и яДНК [89] показал, что два термальных эндемика очень близки и образуют монофилетическую кладу, что указывает на их принадлежность к одному виду. Эта термальная группа филогенетически близка еще к двум обособленным кладам, включающим особей широко распространенного вида *P. mexicana*. Эти данные позволяют предположить, что в исследуемом бассейне обитает 3 близких таксона подвидового или видового ранга, 1 из которых заселяет термальные местообитания, и еще 2 обитают в зональных водотоках. Анализ гена *cytb* мтДНК показал значимую дивергенцию между особями *P. mexicana* (в т. ч. из термального источника) и *P. sulphuraria* [92].

Термальная гамбузия, *Gambusia eurystoma* Miller (Poeciliidae). Как и пецилии, преимущественно эврибионтные представители рода *Gambusia* широко распространены на юго-востоке США, в Центральной Америке и на Антильских островах [93]. Один из видов, *G. affinis* (Baird et Girard), был почти повсеместно интродуцирован в теплых регионах планеты для борьбы с переносчиками малярии [94]. Термальная гамбузия была описана в 1975 году. Обитает в мексиканском горячем источнике Баньос дель Азуфре совместно с *P. sulphuraria* [91]. Рыба очень мелкая, длина тела – до 5 см. Массовый вид в пределах местообитания [91]. Было выявлено, что популяции *G. eurystoma* и *P. sulphuraria* испытывают повышенный пресс со стороны рыбоядных птиц по сравнению с обитателями зональных биотопов [95]. Анализ нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК [92, 93, 96] показал, что *G. eurystoma* очень близка к виду *G. sexradiata* Hubbs, широко распространенному в Северной и Латинской Америке. Согласно этим данным термальная гамбузия на самом деле может оказаться локальным экотипом *G. sexradiata*.

Эндемизм рыб и геотермальная активность. Краткий обзор современных молекулярно-биографических исследований показывает, что постоянные популяции в геотермальных источниках Евразии, а также Северной и Центральной Америки образуют преимущественно различные представители карпообразных рыб. Ранее аналогичный вывод был сделан на основании анализа данных по обитателям сероводородных источников, многие из которых одновременно являются термальными [15]. Между тем в некоторых термах на севере Евразии выявлены и популяции лососеобразных и колюшкообразных рыб [13, 97–99]. Известен даже уникальный случай возникновения карликового термального экотипа у кунджи, *Salvelinus leucomaenis*, в теплом ручье на Камчатке [98]. В свою очередь, субтропические термальные источники в Южной Америке успешно осваивают харацинообразные, сомообразные и окунеобразные рыбы [100].

Многие из локальных эндемиков терм принадлежат к широко распространенным родам, насчитывающим большое число эврибионтных видов, т. е. представляют собой единичные филогенетические линии в гораздо более масштабных радиациях (рода *Poecilia*, *Gambusia*, *Cyprinodon*, *Gila/Moapa*, *Aphanius*). Можно предполагать, что формирование таких эндемиков было основано на дивергенции исходно эврибионтной предковой формы, имеющей определенные преадаптации к освоению термальных экосистем (устойчивость к высоким температурам, повышенной минерализации и недостатку кислорода), но вселившейся в термальные источники из водоема зонального типа. Начальный этап такой радиации, включающей как освоение зональных биотопов, так и геотермальных систем, прослежен на примере родов *Poecilia* и *Gambusia* [92]. Способность тех или иных популяций существовать при различных термических режимах может быть ограничена на генетическом уровне. Например, особи, специализированные для обитания при низких температурах, зачастую не способны адаптироваться к более высокой температу-

ре (и наоборот) из-за высоких энергетических затрат на перестройку ферментативных систем [101].

Большое число популяций рыб вселилось в термы сравнительно недавно и пока еще не имеет значимых морфологических отличий от популяций соответствующего вида в водоемах зонального типа. Большой список таких термальных популяций широко распространенных видов рыб из родов *Gambusia*, *Cyprinodon*, *Aphanius*, *Poecilia*, *Limia*, *Acanthophaeus*, *Brachyrhaphis*, *Poeciliopsis*, *Priapichthys*, *Xiphophorus* и других имеется в недавнем обзоре по фауне сероводородных источников (данные по рыбам были собраны только для юга США, Центральной Америки и Ближнего Востока) [15]. Интересные данные приводятся для термальной системы Агуа Калиенте (Agua Caliente) в Аргентине [100]. Здесь выявлено 16 видов рыб, из них большинство довольно широко распространены и в зональных местообитаниях. Конечно, родовой состав термальной фауны в этом неотропическом регионе совсем иной и включает представителей *Astyanax*, *Bujurquina*, *Bryconamericus*, *Hypostomus*, *Loricaria*, *Hoplias*, *Characidium*, *Acrobrycon*, *Parodon*, *Cichlasoma*, *Loricarichthys* и *Odontostilbe*.

Другие популяции обитали в термах в течение несколько большего промежутка времени, который оказался достаточным для формирования заметных морфологических отличий от зональных группировок, но слишком коротким для накопления значительного числа мутационных замен даже в быстро эволюционирующих митохондриальных генах. Типичным примером служит красноперка Раковитца, превратившаяся в карликовую форму, но не имеющая отличий по нуклеотидной последовательности гена COI мтДНК от обыкновенной красноперки. Выше были рассмотрены сходные примеры из родов *Schizopygopsis*, *Gambusia*, *Cyprinodon* и *Aphanius*. В пределах термальных местообитаний такие популяции могут достигать очень высокой плотности особей. В ряде современных работ было показано, что для рыб и дру-

гих гидробионтов характерен очень высокий уровень внутривидовой морфологической изменчивости в зависимости от экологических и географических градиентов при отсутствии существенных генетических различий между разными формами [34, 35, 102–109]. Ранее наличие заметных морфологических различий между термальными и зональными формами одного вида нередко приводило к их описанию в качестве самостоятельных видов. В целом для термальных источников наиболее характерны карликовые экотипы разных видов гидробионтов, возможно, из-за ускоренного развития особей под влиянием высокой температуры [11]. Сейчас постепенно проводятся ревизии таксономического статуса таких таксонов гидробионтов на основе интегративного подхода, предусматривающего комплексное использование сравнительно-морфологических и молекулярных данных [33–35].

В случае длительно существующих терм дальнейшая эволюция вселенцев идет по пути узкой специализации популяции на основе формирования системы адаптаций к обитанию в конкретных специфических условиях. В результате формируются собственно стенобионтные термофильные эндемики (рода *Crenichthys*, *Eremichthys*, *Moapa coriacea*), которые также обладают очень мелкими размерами. Наибольшие шансы на длительное выживание имеют популяции рыб, заселяющие не единственный горячий источник, а группу источников, распределенных в пространстве и составляющих единую систему. В любом случае термальные эндемики закономерно обладают очень маленьким ареалом, обычно охватывающим одну или несколько взаимосвязанных термальных систем. Помимо геологических преград барьерами для их расселения служат и участки водотоков зонального типа, которые не пригодны для длительного существования и (или) размножения термофильных эндемиков. Эндемики обычно являются доминирующими по численности видами рыб в соответствующих местообитаниях, если баланс экосистемы не был нарушен вселением чужеродных видов.

Наибольшее число термальных эндемиков, статус которых подтвержден молекулярными методами, обитает в геотермальных регионах юга США и Мексики. В качестве примеров можно привести *Crenichthys*, *Eremichthys*, *Moapa coriacea*, *Cyprinodon nevadensis* complex, *Poecilia thermalis*/*P. sulphuraria*. С одной стороны, высокий уровень эндемизма геотермальной фауны рыб в этих регионах может быть обусловлен их древностью. Второй вероятный фактор, способствующий успешному освоению терм аридных регионов рыбами, – сходство условий среды зональных пустынных водоемов [71, 110–112] с геотермальными водными системами. Так, температура воды в зональных водоемах пустынь летом может повышаться до 40 °С и более [71, 113], что вполне сопоставимо с температурой горячих источников. Недостаток кислорода, высокая минерализация (вплоть до образования рассолов), обильное развитие бактериально-водорослевых матов – все эти параметры типичны как для зональных водоемов аридной зоны [71, 113], так и для геотермальных источников в самых разных частях планеты. С некоторой долей допущения водоемы пустынь и геотермальные системы можно рассматривать как экологические аналоги. Обитателю пустынных водоемов гораздо проще вселиться в горячие источники в силу наличия необходимых преадаптаций.

Гидротермальные системы обычно имеют небольшие размеры и отличаются сильной изменчивостью параметров среды обитания (динамика уровня воды, температуры, химического состава, оползневые процессы и т. д.). Поэтому большинство узких термальных эндемиков в течение всего своего существования находятся под угрозой вымирания от есте-

ственных причин. Кроме того, многие термы служат объектом активной хозяйственной деятельности человека, что в последние годы является серьезным негативным фактором, нередко приводящим к вымиранию обитателей терм, в т. ч. локальных эндемиков [32, 68]. При этом создание аквакультур или переселение в другие местообитания не всегда приводит к желаемому результату в силу трудностей подбора экологических параметров для таких стенобионтных видов.

В целом гидротермальные системы можно рассматривать как некие «эволюционные ловушки» для рыб. В такие системы непросто вселиться, т. к. на начальном этапе необходимы исходные преадаптации, позволяющие освоить это местообитание. Более того, сформировавшемуся термальному виду-эндемику практически невозможно вернуться обратно на зональную арену, а любое значимое изменение местообитания скорее всего будет губительным для него, поскольку эволюция в термах идет по пути специализации, приспособления к уникальному и очень локальному набору условий. Между тем эндемичные термальные виды рыб, имеющие сложные системы адаптаций к обитанию в экстремальных условиях таких «эволюционных ловушек», представляют собой уникальные генетические ресурсы, требующие особых мер охраны. Без специальных программ по поддержанию численности популяций большинство термальных эндемиков обречено на вымирание как в силу локальности и «эфемерности» их местообитаний, так и из-за биологических причин, связанных с их существованием в форме изолированных малочисленных популяций с низким генетическим разнообразием и пониженными репродуктивными возможностями.

Список литературы

1. Chapman D.S., Clement M.D., Mase C.W. Thermal Regime of the Escalante Desert, Utah, with an Analysis of the Newcastle Geothermal System // JGR-Solid Earth. 1981. Vol. 86, № B12. P. 11735–11746.

2. Kiryukhin A.V., Rychkova T.V., Dubrovskaya I.K. Formation of the Hydrothermal System in Geysers Valley (Kronotsky Nature Reserve, Kamchatka) and Triggers of the Giant Landslide // *Applied Geochemistry*. 2012. Vol. 27, № 9. P. 1753–1766.
3. O’Gorman E.J., Benstead J.P., Cross W.F., Friberg N., Hood J.M., Johnson P.W., Sigurdsson B.D., Woodward G. Climate Change and Geothermal Ecosystems: Natural Laboratories, Sentinel Systems, and Future Refugia // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20, № 11. P. 3291–3299.
4. Donnelly-Nolan J.M., Burns M.G., Goff F.E., Peters E.K., Thompson J.M. The Geysers-Clear Lake Area, California; Thermal Waters, Mineralization, Volcanism, and Geothermal Potential // *Economic Geology*. 1993. Vol. 88, № 2. P. 301–316.
5. Hashimoto T., Tanaka Y. A Large Self-Potential Anomaly on Unzen Volcano, Shimabara Peninsula, Kyushu Island, Japan // *Geophys. Res. Lett.* 1995. Vol. 22, № 3. P. 191–194.
6. Лаверов Н.П., Коваленко В.И., Ярмолюк В.В., Богатилов О.А., Акинин В.В., Гурбанов А.Г., Евдокимов А.Н., Кудряшова Е.А., Певзнер М.М., Пономарева В.В., Сахно В.Г. Новейший вулканизм Северной Евразии: районирование и обстановки формирования // *Докл. Академии наук*. 2006. Т. 410, № 4. С. 498–502.
7. Bindeman I.N., Leonov V.L., Izbekov P.E., Ponomareva V.V., Watts K.E., Shipley N.K., Perepelov A.B., Bazanova L.I., Jicha B.R., Singer B.S., Schmitt A.K., Portnyagin M.V., Chen C.H. Large-Volume Silicic Volcanism in Kamchatka: Ar–Ar and U–Pb Ages, Isotopic, and Geochemical Characteristics of Major Pre-Holocene Caldera-Forming Eruptions // *Journal of Volcanology and Geothermal Research*. 2010. Vol. 189, № 1. P. 57–80.
8. Nikulin A., Levin V., Carr M., Herzberg C., West M. Evidence for Two Upper Mantle Sources Driving Volcanism in Central Kamchatka // *Earth and Planetary Science Letters*. 2012. Vol. 321. P. 14–19.
9. Malov A.I., Bolotov I.N., Pokrovsky O.S., Zykov S.B., Tokarev I.V., Arslanov K.A., Druzhinin S.V., Lyubas A.A., Gofarov M.Y., Kostikova I.A., Kriauciunas V.V., Chernov S.B., Maksimov F.E., Besspalaya Yu.V., Aksenova O.V. Modeling Past and Present Activity of a Subarctic Hydrothermal System Using O, H, C, U and Th Isotopes // *Applied Geochemistry*. 2015. Vol. 63. P. 93–104.
10. Смирнов Я.Б. Тепловое поле территории СССР: поясн. зап. к картам теплового потока и глубин. температур в м-бе 1:10000000. М., 1980. 150 с.
11. Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Усачева О.В. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы // *Успехи соврем. биологии*. 2012. Т. 132, № 1. С. 78–87.
12. Woodward G., Dybkjaer J.B., Ólafsson J.S., Gislason G.M., Hannesdóttir E.R., Friberg N. Sentinel Systems on the Razor’s Edge: Effects of Warming on Arctic Geothermal Stream Ecosystems // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16, № 7. P. 1979–1991.
13. O’Gorman E.J., Pichler D.E., Adams G., Benstead J.P., Coen H., Craig N., Cross W.F., Demars B.O.L., Friberg N., Gislason G.M., Gudmundsdóttir R., Hawczak A., Hood J.M., Hudson L.N., Johansson L., Johansson M.P., Junker J.R., Laurila A., Manson J.R., Mavromati E., Nelson D., Ólafsson J.S., Perkins D.M., Petchey O.L., Plebani M., Reuman D.C., Rall B.C., Stewart R., Thompson M.S.A., Woodward G. Impacts of Warming on the Structure and Functioning of Aquatic Communities: Individual- to Ecosystem-Level Responses // *Advances in Ecological Research*. 2012. Vol. 47. P. 81–176.
14. Friberg N., Dybkjaer J.B., Ólafsson J.S., Gislason G.M., Larsen S.E., Lauridsen T.L. Relationships Between Structure and Function in Streams Contrasting in Temperature // *Freshwater Biology*. 2009. Vol. 54, № 10. P. 2051–2068.
15. Greenway R., Arias-Rodriguez L., Diaz P., Tobler M. Patterns of Macroinvertebrate and Fish Diversity in Freshwater Sulphide Springs // *Diversity*. 2014. Vol. 6, № 3. P. 597–632.
16. Brues C.T. Observation on Animal Life in the Thermal Waters of Yellowstone Park, with Consideration of the Thermal Environment // *Proc. American Academy of Arts and Sci.* 1924. Vol. 59. P. 371–437.
17. Brues C.T. Animal Life in Hot Springs // *The Quarterly Review of Biology*. 1927. Vol. 2, № 2. P. 181–203.
18. Brues C.T. Studies of the Fauna of Hot Springs in the Western United States and the Biology of Thermophilous Animals // *Proc. American Academy of Arts and Sci.* 1928. Vol. 63. P. 139–228.
19. Brues C.T. Further Studies of the Fauna of North American Hot Springs // *Proc. American Academy of Arts and Sciences*. 1932. Vol. 67. P. 185–303.
20. Brues C.T. Studies of the Fauna of Same Thermal Springs in the Dutch East Indies // *Proc. American Academy of Arts and Sci.* 1939. Vol. 73. P. 71–95.

21. Mason I.L. Studies on the Fauna of an Algerian Hot Spring // The Journal of Experimental Biology. 1939. Vol. 16. P. 487–498.
22. Tuxen S.L. The Hot Spring of Iceland, Their Animal Communities and Their Zoogeographical Significance // The Zoology of Iceland. 1944. Vol. 1. № 11. P. 1–216.
23. Жадин В.И. Жизнь в источниках // Жизнь пресных вод СССР. Т. 3 / под ред. Е.Н. Павловского и В.И. Жадина. М.; Л., 1950. С. 707–724.
24. Hubbs C.L., Miller R.R. The Great Basin with Emphasis on Glacial and Postglacial Times. II. The Zoological Evidence // Bulletin of the University of Utah. 1948. Vol. 38, № 20. P. 17–166.
25. Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Guide to Recent Molluscs of Northern Eurasia. 3. Annotated and Illustrated Catalogue of Species of the Family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palaearctic and Adjacent River Drainage Areas. Part 1 // Ruthenica. 1993. Vol. 3, № 1. P. 65–92.
26. Minckley W.L., Minckley C.O. *Cyprinodon Pachycephalus*, a New Species of Pupfish (Cyprinodontidae) from the Chihuahuan Desert of Northern Mexico // Copeia. 1986. № 1. P. 184–192.
27. Miller R.R. The Cyprinodont Fishes of the Death Valley System of Eastern California and Southwestern Nevada // Miscellaneous Publications of Museum of Zoology of University of Michigan. 1948. Vol. 68. P. 1–155.
28. Marshall R. A New Species of Water Mite from Thermal Springs // Psyche. 1928. Vol. 35. P. 92–97.
29. Müller G.J. *Scardinius racovitzai* n. sp. (Pisces, Cyprinidae), eine reliktdäre Rotfeder aus Westrumänien // Senckenbergiana biologica. 1958. Vol. 39. P. 165–168.
30. Külköylüoğlu O., Meisch C., Rust R.W. *Thermopsis thermophila* n. gen. n. sp. from Hot Springs in Nevada, USA (Crustacea, Ostracoda) // Hydrobiologia. 2003. Vol. 499, № 1–3. P. 113–123.
31. Shuster S.M., Miller M.P., Lang B.K., Zorich N., Huynh L., Keim P. The Effects of Controlled Propagation on an Endangered Species: Genetic Differentiation and Divergence in Body Size among Native and Captive Populations of the Socorro Isopod (Crustacea: Flabellifera) // Conservation Genetics. 2005. № 6. P. 355–368.
32. Deacon J.E., Williams J.E. Annotated List of the Fishes of Nevada // Proc. Biol. Soc. of Washington. 1984. Vol. 97, № 1. P. 103–118.
33. Bolotov I., Bepalaya Y., Aksenova O., Aksenov A., Bolotov N., Gofarov M., Kondakov A., Paltser I., Vikhrev I. A Taxonomic Revision of Two Local Endemic *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) from Khodutka Geothermal Area, Kamchatka, Russian Far East // Zootaxa. 2014. Vol. 3869, № 5. P. 585–593.
34. Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bepalaya Y.V., Bolotov I.N., Schniebs K., Gofarov M.Y., Kondakov A.V. *Radix dolgini*: The Integrative Taxonomic Approach Supports the Species Status of a Siberian Endemic Snail (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) // Comptes Rendus Biologies. 2016. Vol. 339, № 1. P. 24–36.
35. Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bepalaya Y.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V. *Ladislavella catascopium tumrokensis* (Kruglov et Starobogatov, 1985): The First Molecular Evidence of a Nearctic Clade of Lymnaeid Snails Inhabiting Eurasia // Systematics and Biodiversity. 2016. (в печати).
36. Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y., Merezhuik Y., McGinnis S., Madden T.L. NCBI BLAST: a Better Web Interface // Nucleic Acids Research. 2008. Vol. 36. P. W5–W9.
37. McGinnis S., Madden T.L. BLAST: at the Core of a Powerful and Diverse Set of Sequence Analysis Tools // Nucleic Acids Research. 2004. Vol. 32. P. W20–W25.
38. Ratnasingham S., Hebert P.D.N. A DNA-Based Registry for All Animal Species: The Barcode Index Number (BIN) System // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 8. P. e66213.
39. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Freshwater Fishes. Berlin, 2007. 646 p.
40. Bohlen J., Freyhof J., Nolte A. Sex Ratio and Body Size in *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia balcanica* (Cypriniformes, Cobitidae) from a Thermal Spring // Folia Zoologica. 2008. Vol. 57, № 1/2. P. 191–197.
41. Sirbu I., Gagi A., Benedek A.M. On the Brink of Extinction: Fate of the Pețea Thermal Lake (Romania) and Its Endemic Species // Tentacle. 2013. № 21. P. 34–37.
42. Behrens-Chapuis S., Herder F., Geiger M.F., Esmaili H.R., Hamidan N.A., Özuluğ M., Šanda R. Adding Nuclear Rhodopsin Data Where Mitochondrial Coi Indicates Discrepancies – Can This Marker Help to Explain Conflicts in Cyprinids? // DNA Barcodes. 2015. Vol. 3, № 1. P. 187–199.
43. Wu Y., Wu C. The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau. Chengdu, China, 1992. 599 p.
44. Ahmad S.M., Bhat F.A., Balkhi M.U.H., Bhat B.A. Mitochondrial DNA Variability to Explore the Relationship Complexity of Schizothoracine (Teleostei: Cyprinidae) // Genetica. 2014. Vol. 142, № 6. P. 507–516.

45. Qi D., Guo S., Tang J., Zhao X., Liu J. Mitochondrial DNA Phylogeny of Two Morphologically Enigmatic Fishes in the Subfamily Schizothoracinae (Teleostei: Cyprinidae) in the Qinghai-Tibetan Plateau // Journal of Fish Biology. 2007. Vol. 70, № SA. P. 60–74.
46. Qi D., Guo S., Zhao X., Yang J.I.E., Tang W. Genetic Diversity and Historical Population Structure of *Schizopygopsis pylzovi* (Teleostei: Cyprinidae) in the Qinghai-Tibetan Plateau // Freshwater Biology. 2007. Vol. 52, № 6. P. 1090–1104.
47. Qi D., Guo S., Chao Y., Kong Q., Li C., Xia M., Xie B., Zhao K. The Biogeography and Phylogeny of Schizothoracine Fishes (*Schizopygopsis*) in the Qinghai-Tibetan Plateau // Zoologica Scripta. 2015. Vol. 44, № 5. P. 523–533.
48. Zhang R., Ludwig A., Zhang C., Tong C., Li G., Tang Y., Peng Z., Zhao K. Local Adaptation of *Gymnocypris przewalskii* (Cyprinidae) on the Tibetan Plateau // Scientific Reports. 2015. № 5. P. no9780.
49. Герценштейн С. Рыбы // Научные результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Отдел зоологический. Т. 3. Ч. 2. Вып. 3. СПб., 1891. С. 181–262.
50. Qiao H., Cheng Q., Chen Y. Sequence and Organization of the Complete Mitochondrial Genome of *Schizopygopsis thermalis* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Mitochondrial DNA. 2014. Vol. 25, № 1. P. 23–24.
51. Qiao H., Cheng Q., Chen Y., Ren G. The Complete Mitochondrial Genome Sequence of *Schizopygopsis Younghusbandi* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Mitochondrial DNA. 2013. Vol. 24, № 4. P. 388–390.
52. Qiao H., Cheng Q., Chen Y. Characterization of the Complete Mitochondrial Genome of *Gymnocypris namensis* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Mitochondrial DNA. 2014. Vol. 25, № 1. P. 17–18.
53. Qiao H., Cheng Q., Chen Y. Complete Mitochondrial Genome Sequence of *Gymnocypris dobula* (Cypriniformes: Cyprinidae) // Mitochondrial DNA. 2014. Vol. 25, № 1. P. 21–22.
54. Clark M.K., Schoenbohm L.M., Royden L.H., Whipple K.X., Burchfiel B.C., Zhang X., Tang W., Wang E., Chen L. Surface Uplift, Tectonics, and Erosion of Eastern Tibet from Large-Scale Drainage Patterns // Tectonics. 2004. Vol. 23. P. TC1006.
55. The Status and Distribution of Freshwater Biodiversity in Indo-Burma / eds.: D.J. Allen, K.G. Smith, W.R.T. Darwall. Cambridge, UK; Gland, Switzerland, 2012. 158 p.
56. Min R., Yang J.X., Chen X.Y., Whitterbottom R., Mayden R. Phylogenetic Relationships of the Genus *Homatula* (Cypriniformes: Nemacheilidae), with Special Reference to the Biogeographic History Around the Yunnan-Guizhou Plateau // Zootaxa. 2012. Vol. 3586. P. 78–94.
57. Yang J., Yang J.X., Chen X.Y. A Re-Examination of the Molecular Phylogeny and Biogeography of the Genus *Schizothorax* (Teleostei: Cyprinidae) through Enhanced Sampling, with Emphasis on the Species in the Yunnan-Guizhou Plateau, China // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2012. Vol. 50, № 3. P. 184–191.
58. Wang M., Yang J.X., Chen X.Y. Molecular Phylogeny and Biogeography of *Percocypris* (Cyprinidae, Teleostei) // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 6. P. e61827.
59. Wu X., Luo J., Huang S., Chen Z., Xiao H., Zhang Y. Molecular Phylogeography and Evolutionary History of *Poropuntius huangchuchieni* (Cyprinidae) in Southwest China // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 11. P. e79975.
60. Махров А.А., Артамонова В.С., Карабанов Д.П. Обнаружение амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) в бассейне реки Брахмапутра (Тибетское плато, Китай) // Рос. журн. биол. инвазий. 2013. № 1. С. 66–74.
61. Scoppettone G.G., Burge H.L., Tuttle P.L. Life History, Abundance, and Distribution of Moapa Dace (*Moapa coriacea*) // The Great Basin Naturalist. 1992. Vol. 52, № 3. P. 216–225.
62. Scoppettone G.G., Rissler P.H., Nielsen M.B., Harvey J.E. The Status of *Moapa coriacea* and *Gila seminuda* and Status Information on Other Fishes of the Muddy River, Clark County, Nevada // The Southwestern Naturalist. 1998. Vol. 43, № 2. P. 115–122.
63. La Rivers I., Trelease T.J. An Annotated Check List of Fishes of Nevada // California Fish and Game. 1952. Vol. 38, № 1. P. 113–123.
64. April J., Mayden R.L., Hanner R.H., Bernatchez L. Genetic Calibration of Species Diversity among North America's Freshwater Fishes // Proc. National Academy of Sci. 2011. Vol. 108, № 26. P. 10602–10607.
65. April J., Hanner R.H., Mayden R.L., Bernatchez L. Metabolic Rate and Climatic Fluctuations Shape Continental Wide Pattern of Genetic Divergence and Biodiversity in Fishes // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 7. P. e70296.
66. Martin S.D., Bonett R.M. Biogeography and Divergent Patterns of Body Size Disparification in North American Minnows // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2015. Vol. 93. P. 17–28.
67. Schoenhuth S., Shiozawa D.K., Dowling T.E., Mayden R.L. Molecular Systematics of Western North American Cyprinids (Cypriniformes: Cyprinidae) // Zootaxa. 2012. Vol. 3586. P. 281–303.

68. Miller R.R., Williams J.D., Williams J.E. Extinctions of North American Fishes during the Past Century // Fisheries. 1989. Vol. 14, № 6. P. 22–38.
69. Vinyard G.L. Distribution of a Thermal Endemic Minnow, the Desert Dace (*Eremichthys acros*), and Observations of Impacts of Water Diversion on Its Population // The Great Basin Naturalist. 1996. P. 360–368.
70. Miller R.R. Coevolution of Deserts and Pupfishes (genus *Cyprinodon*) in the American Southwest // Fishes in North American Deserts / eds.: R.J. Naiman, D.L. Soltz. N. Y., 1981. P. 39–94.
71. Hillyard S.D., Podrabsky J.E., van Breukelen F. Desert Environments // Extremophile Fishes: Ecology, Evolution, and Physiology of Teleosts in Extreme Environments / eds.: R. Riesch, M. Tobler, M. Plath. Switzerland, 2015. P. 59–83.
72. Martin C.H., Wainwright P.C. A Remarkable Species Flock of *Cyprinodon* Pupfishes Endemic to San Salvador Island, Bahamas // Bulletin of the Peabody Museum of Natural History. 2013. Vol. 54, № 2. P. 231–241.
73. Heuton M., Ayala L., Burg C., Dayton K., McKenna K., Morante A., Puenteadura G., Urbina N., Hillyard S., Steinberg S., van Breukelen F. Paradoxical Anaerobism in Desert Pupfish // Journal of Experimental Biology. 2015. Vol. 218, № 23. P. 3739–3745.
74. Tobler M., Riesch R., Plath M. Extremophile Fishes: an Integrative Synthesis // Extremophile Fishes: Ecology, Evolution, and Physiology of Teleosts in Extreme Environments / eds.: R. Riesch, M. Tobler, M. Plath. Switzerland, 2015. P. 279–296.
75. Carson E.W., de la Maza-Benignos M., de Lourdes Lozano-Vilano M., Vela-Valladares L., Banda-Villanueva I., Turner T.F. Conservation Genetic Assessment of the Critically Endangered Julimes Pupfish, *Cyprinodon julimes* // Conservation Genetics. 2014. Vol. 15, № 2. P. 483–488.
76. Duvernell D.D., Turner B.J. Evolutionary Genetics of Death Valley Pupfish Populations: Mitochondrial DNA Sequence Variation and Population Structure // Molecular Ecology. 1998. Vol. 7, № 3. P. 279–288.
77. Reed J.M., Stockwell C.A. Evaluating an Icon of Population Persistence: the Devil's Hole Pupfish // Proc. Biol. Sci. 2014. Vol. 281, № 1794. P. 20141648.
78. Echelle A.A., Carson E.W., Echelle A.F., Van Den Bussche R.A., Dowling T.E., Meyer A. Historical Biogeography of the New-World Pupfish Genus *Cyprinodon* (Teleostei: Cyprinodontidae) // Copeia. 2005. № 2. P. 320–339.
79. Wilcox J.L., Martin A.P. The Devil's in the Details: Genetic and Phenotypic Divergence between Artificial and Native Populations of the Endangered Pupfish (*Cyprinodon diabolis*) // Animal Conservation. 2006. Vol. 9, № 3. P. 316–321.
80. Scoppettone G.G., Rissler P.H. Status of the Preston White River Springfish (*Crenichthys baileyi albivallis*) // Western North American Naturalist. 2002. Vol. 62, № 1. P. 82–87.
81. Webb S.A., Graves J.A., Macias-Garcia C., Magurran A.E., Foighil D.O., Ritchie M.G. Molecular Phylogeny of the Livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 30, № 3. P. 527–544.
82. Esmaeili H.R., Teimori A., Gholami Z., Reichenbacher B. Two New Species of the Tooth-Carp *Aphanius* (Teleostei: Cyprinodontidae) and the Evolutionary History of the Iranian Inland and Inland-Related *Aphanius* Species // Zootaxa. 2014. Vol. 3786, № 3. P. 246–268.
83. Coad B.W. A Re-Description of *Aphanius ginaonis* (Holly, 1929) from Southern Iran (Osteichthyes: Cyprinodontiformes) // Journal of Natural History. 1980. Vol. 14, № 1. P. 33–40.
84. Reichenbacher B., Kamrani E., Esmaeili H.R., Teimori A. The Endangered Cyprinodont *Aphanius ginaonis* (Holly, 1929) from Southern Iran is a Valid Species: Evidence from Otolith Morphology // Environmental Biology of Fishes. 2009. Vol. 86, № 4. P. 507–521.
85. Golmoradizadeh A., Kamrani E., Sajjadi M.M. Life History Traits of *Aphanius ginaonis* Holly, 1929 (Cyprinodontidae) and Potential Risks of Extinction in the Geno Hot Spring (Iran) Population // Journal of Applied Ichthyology. 2012. Vol. 28, № 1. P. 31–33.
86. Zare P., Naderi M., Asghari S. Reproductive Biology of the Geno Hot Spring Tooth-Carp (*Aphanius ginaonis* Holly, 1929) in Southern Iran // Environmental Biology of Fishes. 2015. Vol. 98, № 5. P. 1365–1371.
87. Hrbek T., Meyer A. Closing of the Tethys Sea and the Phylogeny of Eurasian Killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae) // Journal of Evolutionary Biology. 2003. Vol. 16, № 1. P. 17–36.
88. Rosen D.E., Bailey R.M. The Poeciliid Fishes (Cyprinodontiformes), Their Structure, Zoogeography, and Systematics // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1963. Vol. 126. P. 1–176.

89. Palacios M., Arias-Rodriguez L., Plath M., Eifert C., Lerp H., Lamboj A., Voelker G., Tobler M. The Rediscovery of a Long Described Species Reveals Additional Complexity in Speciation Patterns of Poeciliid Fishes in Sulfide Springs // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 8. P. e71069.
90. van Oosterhout C., Mohammed R.S., Hansen H., Archard G.A., McMullan M., Weese D.J., Cable J. Selection by Parasites in Spate Conditions in Wild Trinidadian Guppies (*Poecilia reticulata*) // International Journal for Parasitology. 2007. Vol. 37, № 7. P. 805–812.
91. Tobler M., Riesch R., Garcíade León F.J., Schlupp I., Plath M. Two Endemic and Endangered Fishes, *Poecilia sulphuraria* (Alvarez, 1948) and *Gambusia eurystoma* Miller, 1975 (Poeciliidae, Teleostei) as Only Survivors in a Small Sulphidic Habitat // Journal of Fish Biology. 2008. Vol. 72, № 3. P. 523–533.
92. Riesch R., Plath M., Schlupp I., Tobler M., Brian Langerhans R. Colonisation of Toxic Environments Drives Predictable Life-History Evolution in Livebearing Fishes (Poeciliidae) // Ecology Letters. 2014. Vol. 17, № 1. P. 65–71.
93. Lydeard C., Wooten M.C., Meyer A. Molecules, Morphology, and Area Cladograms: a Cladistic and Biogeographic Analysis of *Gambusia* (Teleostei: Poeciliidae) // Systematic Biology. 1995. Vol. 44, № 2. P. 221–236.
94. Tabibzadeh I., Behbehani G., Nakhai R. Use of *Gambusia* Fish in the Malaria Eradication Programme of Iran // Bulletin of the World Health Organization. 1970. Vol. 43, № 4. P. 623–626.
95. Riesch R., Oranath A., Dzienko J., Karau N., Schiefl A., Stadler S., Wigh A., Zimmer C., Arias-Rodrigue L., Schlupp I., Plath M. Extreme Habitats are not Refuges: Poeciliids Suffer from Increased Aerial Predation Risk in Sulphidic Southern Mexican Habitats // Biological Journal of the Linnean Society. 2010. Vol. 101, № 2. P. 417–426.
96. Lydeard C., Wooten M.C., Meyer A. Cytochrome B Sequence Variation and a Molecular Phylogeny of the Live-Bearing Fish Genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) // Canadian Journal of Zoology. 1995. Vol. 73, № 2. P. 213–227.
97. Болотов И.Н., Новосёлов А.П., Беспалая Ю.В., Усачёва О.В. Питание европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Salmoniformes: Thymallidae) в раннезимний период в ручье Пымвадор (субарктическая гидротермальная система) // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52, № 2. С. 256–260.
98. Есин Е.В., Сорокин Ю.В. Жилая кунджа *Salvelinus leucomaenis* из термального ручья, впадающего в Семлячский лиман (Кроноцкий заповедник, Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 2012. Т. 52, № 2. С. 207–214.
99. Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан, 2008. 324 с.
100. Menni R.C., Miquelarena A.M., Gómez S.E. Fish and Limnology of a Thermal Water Environment in Subtropical South America // Environmental Biology of Fishes. 1998. Vol. 51, № 3. P. 265–283.
101. Hasnain S.S., Shuter B.J., Minns C.K. Phylogeny Influences the Relationships Linking Key Ecological Thermal Metrics for North American Freshwater Fish Species // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2013. Vol. 70, № 7. P. 964–972.
102. Artamonova V.S., Kucheryavyy 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, № 1. P. 197–208.
103. Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Gofarov M.Y., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Kondakov A.V., Lyubas A.A., Paltser I.S., Konopleva E.S., Tumpeesuwan S., Bolotov N.N., Voroshilova I.S. Taxonomy and Distribution of the Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) in the Far East of Russia // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, № 5. P. e0122408.
104. Артамонова В.С., Кучерявый А.В., Павлов Д.С. Последовательности гена субъединицы I цитохромоксидазы (COI) мтДНК миног, относимых к *Lethenteron camtschaticum* и *L. reissneri* complex, не имеют различий видового уровня // Докл. РАН. 2011. Т. 437, № 5. С. 703–708.
105. Болотов И.Н., Махров А.А., Беспалая Ю.В., Вихрев И.В., Аксенова О.В., Аспхольм П.Э., Гофаров М.Ю., Островский А.Н., Попов И.Ю., Пальцер И.С., Рудзитис М., Рудзитис М., Ворошилова (Сергеева) И.С., Соколова С.Е. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Изв. РАН. Сер. Биол. 2013. № 2. С. 245–256.
106. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход // Успехи соврем. биологии. 2009. Т. 129, № 1. С. 58–66.
107. Боровикова Е.А., Махров А.А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. Т. 1, № 4. С. 5–20.

108. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Тр. Карел. науч. центра РАН. 2013. № 6. С. 105–115.
109. 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.
110. Brown J.H., Feldmeth C.R. Evolution in Constant and Fluctuating Environments: Thermal Tolerances of Desert Pupfish (*Cyprinodon*) // *Evolution*. 1971. Vol. 25, № 2. P. 390–398.
111. Unmack P.J. Fish Persistence and Fluvial Geomorphology in Central Australia // *Journal of Arid Environments*. 2001. Vol. 49, № 4. P. 653–669.
112. Williams W.D. Biotic Adaptations in Temporary Lentic Waters, with Special Reference to Those In Semi-arid and Arid Regions // *Hydrobiologia*. 1985. Vol. 125, № 1. P. 85–110.
113. Kavembe G.D., Machado-Schiaffino G., Meyer A. Pronounced Genetic Differentiation of Small, Isolated and Fragmented Tilapia Populations Inhabiting the Magadi Soda Lake in Kenya // *Hydrobiologia*. 2014. Vol. 739, № 1. P. 55–71.

References

1. Chapman D.S., Clement M.D., Mase C.W. Thermal Regime of the Escalante Desert, Utah, with an Analysis of the Newcastle Geothermal System. *JGR-Solid Earth*, 1981, vol. 86, no. B12, pp. 11735–11746.
2. Kiryukhin A.V., Rychkova T.V., Dubrovskaya I.K. Formation of the Hydrothermal System in Geysers Valley (Kronotsky Nature Reserve, Kamchatka) and Triggers of the Giant Landslide. *Applied Geochemistry*, 2012, vol. 27, no. 9, pp. 1753–1766.
3. O’Gorman E.J., Benstead J.P., Cross W.F., Friberg N., Hood J.M., Johnson P.W., Sigurdsson B.D., Woodward G. Climate Change and Geothermal Ecosystems: Natural Laboratories, Sentinel Systems, and Future Refugia. *Global Change Biology*, 2014, vol. 20, no. 11, pp. 3291–3299.
4. Donnelly-Nolan J.M., Burns M.G., Goff F.E., Peters E.K., Thompson J.M. The Geysers-Clear Lake Area, California; Thermal Waters, Mineralization, Volcanism, and Geothermal Potential. *Economic Geology*, 1993, vol. 88, no. 2, pp. 301–316.
5. Hashimoto T., Tanaka, Y. A Large Self-Potential Anomaly on Unzen Volcano, Shimabara Peninsula, Kyushu Island, Japan. *Geophys. Res. Lett.*, 1995, vol. 22, no. 3, pp. 191–194.
6. Laverov N.P., Kovalenko V.I., Yarmolyuk V.V., Bogatkov O.A., Akinin V.V., Gurbanov A.G., Evdokimov A.N., Kudryashova E.A., Pevzner M.M., Ponomareva V.V., Sakhno V.G. Recent Volcanism of Northern Eurasia: Regionalization and Formation Settings. *Doklady Earth Sciences*, 2006, vol. 410, no. 1, pp. 1048–1052.
7. Bindeman I.N., Leonov V.L., Izbekov P.E., Ponomareva V.V., Watts K.E., Shipley N.K., Perepelov A.B., Bazanova L.I., Jicha B.R., Singer B.S., Schmitt A.K., Portnyagin M.V., Chen C.H. Large-Volume Silicic Volcanism in Kamchatka: Ar–Ar and U–Pb Ages, Isotopic, and Geochemical Characteristics of Major Pre-Holocene Caldera-Forming Eruptions. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 2010, vol. 189, no. 1, pp. 57–80.
8. Nikulin A., Levin V., Carr M., Herzberg C., West M. Evidence for Two Upper Mantle Sources Driving Volcanism in Central Kamchatka. *Earth and Planetary Science Letters*, 2012, vol. 321, pp. 14–19.
9. Malov A.I., Bolotov I.N., Pokrovsky O.S., Zykov S.B., Tokarev I.V., Arslanov K.A., Druzhinin S.V., Lyubas A.A., Gofarov M.Y., Kostikova I.A., Kriauciunas V.V., Chernov S.B., Maksimov F.E., Besspalaya Yu.V., Aksenova O.V. Modeling Past and Present Activity of a Subarctic Hydrothermal System Using O, H, C, U and Th Isotopes. *Applied Geochemistry*, 2015, vol. 63, pp. 93–104.
10. Smirnov Ya.B. *Teplovoe pole territorii SSSR: po yasnitel’naya zapiska k kartam teplovogo potoka i glubinnnykh temperatur v masshtabe 1:10000000* [Thermal Field of the Territory of the USSR: the Explanatory Memorandum to the Maps of a Heat Flow and Abyssal Temperatures in the Scale of 1:10000000]. Moscow, 1980. 150 p.
11. Bolotov I.N., Besspalaya Y.V., Usacheva O.V. Ecology and Evolution of Hydrobionts in Hot Springs of the Subarctic and Arctic: Formation of Similar Assemblages, Adaptation of Species, and Microevolutionary Processes. *Biology Bulletin Reviews*, 2012, vol. 2, no. 4, pp. 340–348.
12. Woodward G., Dybkjaer J.B., Ólafsson J.S., Gíslason G.M., Hannesdóttir E.R., Friberg N. Sentinel Systems on the Razor’s Edge: Effects of Warming on Arctic Geothermal Stream Ecosystems. *Global Change Biology*, 2010, vol. 16, no. 7, pp. 1979–1991.

13. O'Gorman E.J., Pichler D.E., Adams G., Benstead J.P., Coen H., Craig N., Cross W.F., Demars B.O.L., Friberg N., Gislason G.M., Gudmundsdottir R., Hawczak A., Hood J.M., Hudson L.N., Johansson L., Johansson M.P., Junker J.R., Laurila A., Manson J.R., Mavromati E., Nelson D., Olafsson J.S., Perkins D.M., Petchey O.L., Plebani M., Reuman D.C., Rall B.C., Stewart R., Thompson M.S.A., Woodward G. Impacts of Warming on the Structure and Functioning of Aquatic Communities: Individual- to Ecosystem-Level Responses. *Advances in Ecological Research*, 2012, vol. 47, pp. 81–176.
14. Friberg N., Dybkjaer J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Larsen S.E., Lauridsen T.L. Relationships Between Structure and Function in Streams Contrasting in Temperature. *Freshwater Biology*, 2009, vol. 54, no. 10, pp. 2051–2068.
15. Greenway R., Arias-Rodriguez L., Diaz P., Tobler M. Patterns of Macroinvertebrate and Fish Diversity in Freshwater Sulphide Springs. *Diversity*, 2014, vol. 6, no. 3, pp. 597–632.
16. Brues C.T. Observation on Animal Life in the Thermal Waters of Yellowstone Park, with Consideration of the Thermal Environment. *Proc. American Academy of Arts and Sci.*, 1924, vol. 59, pp. 371–437.
17. Brues C.T. Animal Life in Hot Springs. *The Quarterly Review of Biology*, 1927, vol. 2, no. 2, pp. 181–203.
18. Brues C.T. Studies of the Fauna of Hot Springs in the Western United States and the Biology of Thermophilous Animals. *Proc. American Academy of Arts and Sci.*, 1928, vol. 63, pp. 139–228.
19. Brues C.T. Further Studies of the Fauna of North American Hot Springs. *Proc. American Academy of Arts and Sci.*, 1932, vol. 67, pp. 185–303.
20. Brues C.T. Studies of the Fauna of Some Thermal Springs in the Dutch East Indies. *Proc. American Academy of Arts and Sci.*, 1939, vol. 73, pp. 71–95.
21. Mason I.L. Studies on the Fauna of an Algerian Hot Spring. *The Journal of Experimental Biology*, 1939, vol. 16, pp. 487–498.
22. Tuxen S.L. The Hot Spring of Iceland, Their Animal Communities and Their Zoogeographical Significance. *The Zoology of Iceland*, 1944, vol. 1, no. 11, pp. 1–216.
23. Zhadin V.I. Zhizn' v istochnikakh [The Life in the Water Bodies]. *Zhizn' presnykh vod SSSR* [The Life of Fresh Waters of the USSR. Vol. 3]. Ed. by E.N. Pavlovskiy, V.I. Zhadin. Moscow; Leningrad, 1950, pp. 707–724.
24. Hubbs C.L., Miller R.R. The Great Basin with Emphasis on Glacial and Postglacial Times. II. The Zoological Evidence. *Bulletin of the University of Utah*, 1948, vol. 38, no. 20, pp. 17–166.
25. Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Guide to Recent Molluscs of Northern Eurasia. 3. Annotated and Illustrated Catalogue of Species of the Family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palearctic and Adjacent River Drainage Areas. Part 1. *Ruthenica*, 1993, vol. 3, no. 1, pp. 65–92.
26. Minckley W.L., Minckley C.O. *Cyprinodon pachycephalus*, a New Species of Pupfish (Cyprinodontidae) From the Chihuahuan Desert of Northern Mexico. *Copeia*, 1986, no. 1, pp. 184–192.
27. Miller R.R. The Cyprinodont Fishes of the Death Valley System of Eastern California and Southwestern Nevada. *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology of University of Michigan*, 1948, vol. 68, pp. 1–155.
28. Marshall R. A New Species of Water Mite From Thermal Springs. *Psyche*, 1928, vol. 35, pp. 92–97.
29. Müller G.J. *Scardinius racovitzai* n. sp. (Pisces, Cyprinidae), eine reliktdäre Rotfeder aus Westrumänien. *Senckenbergiana biologica*, 1958, vol. 39, pp. 165–168.
30. Külköylüoglu O., Meisch C., Rust R.W. *Thermopsis Thermophila* n. Gen. n. sp. from Hot Springs in Nevada, USA (Crustacea, Ostracoda). *Hydrobiologia*, 2003, vol. 499, no. 1–3, pp. 113–123.
31. Shuster S.M., Miller M.P., Lang B.K., Zorich N., Huynh L., Keim P. The Effects of Controlled Propagation on an Endangered Species: Genetic Differentiation and Divergence in Body Size among Native and Captive Populations of the Socorro Isopod (Crustacea: Flabellifera). *Conservation Genetics*, 2005, no. 6, pp. 355–368.
32. Deacon J.E., Williams J.E. Annotated List of the Fishes of Nevada. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 1984, vol. 97, no. 1, pp. 103–118.
33. Bolotov I., Bespalaya Y., Aksenova O., Aksenov A., Bolotov N., Gofarov M., Kondakov A., Paltser I., Vikhrev I. A Taxonomic Revision of Two Local Endemic Radix Spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) from Khodutka Geothermal Area, Kamchatka, Russian Far East. *Zootaxa*, 2014, vol. 3869, no. 5, pp. 585–593.
34. Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Schniebs K., Gofarov M.Y., Kondakov A.V. Radix Dolgini: The Integrative Taxonomic Approach Supports the Species Status of a Siberian Endemic Snail (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae). *Comptes Rendus Biologies*, 2016, vol. 339, no. 1, pp. 24–36.

35. Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bepalaya Y.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V. *Ladislavella catascopium tumrokensis* (Kruglov et Starobogatov, 1985): The First Molecular Evidence of a Nearctic Clade of Lymnaeid Snails Inhabiting Eurasia. *Systematics and Biodiversity*, 2016 (in press).
36. Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y., Merezhuik Y., McGinnis S., Madden T.L. NCBI BLAST: a Better Web Interface. *Nucleic Acids Research*, 2008, vol. 36, pp. W5–W9.
37. McGinnis S., Madden T.L. BLAST: at the Core of a Powerful and Diverse Set of Sequence Analysis Tools. *Nucleic Acids Research*, 2004, vol. 32, pp. W20–W25.
38. Ratnasingham S., Hebert P.D.N. A DNA-Based Registry for All Animal Species: the Barcode Index Number (BIN) System. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 8, p. e66213.
39. Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Berlin, 2007. 646 p.
40. Bohlen J., Freyhof J., Nolte A. Sex Ratio and Body Size in *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia balcanica* (Cypriniformes, Cobitidae) from a Thermal Spring. *Folia Zoologica*, 2008, vol. 57, no. 1/2, pp. 191–197.
41. Sîrbu I., Găgiu A., Benedek A.M. On the Brink of Extinction: Fate of the Pețea Thermal Lake (Romania) and Its Endemic Species. *Tentacle*, 2013, no. 21, pp. 34–37.
42. Behrens-Chapuis S., Herder F., Geiger M.F., Esmacili H.R., Hamidan N.A., Özuluğ M., Șanda R. Adding Nuclear Rhodopsin Data Where Mitochondrial COI Indicates Discrepancies – Can This Marker Help to Explain Conflicts in Cyprinids? *DNA Barcodes*, 2015, vol. 3, no. 1, pp. 187–199.
43. Wu Y., Wu C. *The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau*. Chengdu, China, 1992. 599 p.
44. Ahmad S.M., Bhat F.A., Balkhi M.U.H., Bhat B.A. Mitochondrial DNA Variability to Explore the Relationship Complexity of Schizothoracine (Teleostei: Cyprinidae). *Genetica*, 2014, vol. 142, no. 6, pp. 507–516.
45. Qi D., Guo S., Tang J., Zhao X., Liu J. Mitochondrial DNA Phylogeny of Two Morphologically Enigmatic Fishes in the Subfamily Schizothoracinae (Teleostei: Cyprinidae) in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Fish Biology*, 2007, vol. 70, pp. 60–74.
46. Qi D., Guo S., Zhao X., Yang J.I.E., Tang W. Genetic Diversity and Historical Population Structure of *Schizopygopsis pylzovi* (Teleostei: Cyprinidae) in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Freshwater Biology*, 2007, vol. 52, no. 6, pp. 1090–1104.
47. Qi D., Guo S., Chao Y., Kong Q., Li C., Xia M., Xie B., Zhao K. The Biogeography and Phylogeny of Schizothoracine Fishes (*Schizopygopsis*) in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Zoologica Scripta*, 2015, vol. 44, no. 5, pp. 523–533.
48. Zhang R., Ludwig A., Zhang C., Tong C., Li G., Tang Y., Peng Z., Zhao K. Local Adaptation of *Gymnocypris przewalskii* (Cyprinidae) on the Tibetan Plateau. *Sci. Rep.*, 2015, no. 5, p. 9780.
49. Gertsenshteyn S. Ryby [Fish]. *Nauchnye rezul'taty puteshestviy N.M. Przheval'skogo po Tsentral'noy Azii. Otdel zoologicheskoy. T. 3. Ch. 2. Vyp. 3* [Scientific Results of the N.M. Przhevalski's Travel in Central Asia. Department of Zoology. Vol. 3. Part 2. Iss. 3]. St. Petersburg, 1891, pp. 181–262.
50. Qiao H., Cheng Q., Chen Y. Sequence and Organization of the Complete Mitochondrial Genome of *Schizopygopsis thermalis* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, vol. 25, no. 1, pp. 23–24.
51. Qiao H., Cheng Q., Chen Y., Ren G. The Complete Mitochondrial Genome Sequence of *Schizopygopsis younghusbandi* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA*, 2013, vol. 24, no. 4, pp. 388–390.
52. Qiao H., Cheng Q., Chen Y. Characterization of the Complete Mitochondrial Genome of *Gymnocypris namensis* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, vol. 25, no. 1, pp. 17–18.
53. Qiao H., Cheng Q., Chen Y. Complete Mitochondrial Genome Sequence of *Gymnocypris dobula* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA*, 2014, vol. 25, no. 1, pp. 21–22.
54. Clark M.K., Schoenbohm L.M., Royden L.H., Whipple K.X., Burchfiel B.C., Zhang X., Tang W., Wang E., Chen L. Surface Uplift, Tectonics, and Erosion of Eastern Tibet from Large-Scale Drainage Patterns. *Tectonics*, 2004, vol. 23, iss. 1, citeID TC1006.
55. Allen D.J., Smith K.G., Darwall W.R.T. *The Status and Distribution of Freshwater Biodiversity in Indo-Burma*. Cambridge, UK; Gland, Switzerland, 2012. 158 p.
56. Min R., Yang J.X., Chen X.Y., Whitterbottom R., Mayden R. Phylogenetic Relationships of the Genus *Homatula* (Cypriniformes: Nemacheilidae), with Special Reference to the Biogeographic History Around the Yunnan-Guizhou Plateau. *Zootaxa*, 2012, vol. 3586, pp. 78–94.

57. Yang J., Yang J.X., Chen X.Y. A Re-Examination of the Molecular Phylogeny and Biogeography of the Genus *Schizothorax* (Teleostei: Cyprinidae) through Enhanced Sampling, with Emphasis on the Species in the Yunnan–Guizhou Plateau, China. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2012, vol. 50, no. 3, pp. 184–191.
58. Wang M., Yang J.X., Chen X.Y. Molecular Phylogeny and Biogeography of *Percocypris* (Cyprinidae, Teleostei). *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 6, p. e61827.
59. Wu X., Luo J., Huang S., Chen Z., Xiao H., Zhang Y. Molecular Phylogeography and Evolutionary History of *Poropuntius huangchuchieni* (Cyprinidae) in Southwest China. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 11, p. e79975.
60. Makhrov A.A., Artamonova V.S., Karabanov D.P. Finding of Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel) (Actinopterygii: Cyprinidae) in the Brahmaputra River Basin (Tibetan Plateau, China). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2013, vol. 4, no. 3, pp. 174–179.
61. Scoppettone G.G., Burge H.L., Tuttle P.L. Life History, Abundance, and Distribution of Moapa Dace (*Moapa coriacea*). *The Great Basin Naturalist*, 1992, vol. 52, no. 3, pp. 216–225.
62. Scoppettone G.G., Rissler P.H., Nielsen M.B., Harvey J.E. The Status of *Moapa coriacea* and *Gila seminuda* and Status Information on Other Fishes of the Muddy River, Clark County, Nevada. *The Southwestern Naturalist*, 1998, vol. 43, no. 2, pp. 115–122.
63. La Rivers I., Trelease T.J. An Annotated Check List of Fishes of Nevada. *California Fish and Game*, 1952, vol. 38, no. 1, pp. 113–123.
64. April J., Mayden R.L., Hanner R.H., Bernatchez L. Genetic Calibration of Species Diversity among North America's Freshwater Fishes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2011, vol. 108, no. 26, pp. 10602–10607.
65. April J., Hanner R.H., Mayden R.L., Bernatchez L. Metabolic Rate and Climatic Fluctuations Shape Continental Wide Pattern of Genetic Divergence and Biodiversity in Fishes. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 7, p. e70296.
66. Martin S.D., Bonett R.M. Biogeography and Divergent Patterns of Body Size Disparification in North American Minnows. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015, vol. 93, pp. 17–28.
67. Schoenhuth S., Shiozawa D.K., Dowling T.E., Mayden R.L. Molecular Systematics of Western North American Cyprinids (Cypriniformes: Cyprinidae). *Zootaxa*, 2012, vol. 3586, pp. 281–303.
68. Miller R.R., Williams J.D., Williams J.E. Extinctions of North American Fishes During the Past Century. *Fisheries*, 1989, vol. 14, no. 6, pp. 22–38.
69. Vinyard G.L. Distribution of a Thermal Endemic Minnow, the Desert Dace (*Eremichthys acros*), and Observations of Impacts of Water Diversion on Its Population. *The Great Basin Naturalist*, 1996, pp. 360–368.
70. Miller R.R. Coevolution of Deserts and Pupfishes (Genus *Cyprinodon*) in the American Southwest. *Fishes in North American Deserts*. Ed. by R.J. Naiman, D.L. Soltz. New York, 1981, pp. 39–94.
71. Hillyard S.D., Podrabsky J.E., van Breukelen F. Desert Environments. *Extremophile Fishes: Ecology, Evolution, and Physiology of Teleosts in Extreme Environments*. Ed. by R. Riesch, M. Tobler, M. Plath. Switzerland, 2015, pp. 59–83.
72. Martin C.H., Wainwright P.C. A Remarkable Species Flock of *Cyprinodon* Pupfishes Endemic to San Salvador Island, Bahamas. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 2013, vol. 54, no. 2, pp. 231–241.
73. Heuton M., Ayala L., Burg C., Dayton K., McKenna K., Morante A., Puente G., Urbina N., Hillyard S., Steinberg S., van Breukelen F. Paradoxical Anaerobism in Desert Pupfish. *Journal of Experimental Biology*, 2015, vol. 218, no. 23, pp. 3739–3745.
74. Tobler M., Riesch R., Plath M. Extremophile Fishes: an Integrative Synthesis. *Extremophile Fishes: Ecology, Evolution, and Physiology of Teleosts in Extreme Environments*. Switzerland, 2015, pp. 279–296.
75. Carson E.W., de la Maza-Benignos M., de Lourdes Lozano-Vilano M., Vela-Valladares L., Banda-Villanueva I., Turner T.F. Conservation Genetic Assessment of the Critically Endangered Julimes Pupfish, *Cyprinodon julimes*. *Conservation Genetics*, 2014, vol. 15, no. 2, pp. 483–488.
76. Duvernell D.D., Turner B.J. Evolutionary Genetics of Death Valley Pupfish Populations: Mitochondrial DNA Sequence Variation and Population Structure. *Molecular Ecology*, 1998, vol. 7, no. 3, pp. 279–288.
77. Reed J.M., Stockwell C.A. Evaluating an Icon of Population Persistence: the Devil's Hole Pupfish. *Proc. Biol. Sci.*, 2014, vol. 281, no. 1794, p. 20141648.
78. Echelle A.A., Carson E.W., Echelle A.F., Van Den Bussche R.A., Dowling T.E., Meyer A. Historical Biogeography of the New-World Pupfish Genus *Cyprinodon* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia*, 2005, no. 2, pp. 320–339.

79. Wilcox J.L., Martin A.P. The Devil's in the Details: Genetic and Phenotypic Divergence between Artificial and Native Populations of the Endangered Pupfish (*Cyprinodon diabolis*). *Animal Conservation*, 2006, vol. 9, no. 3, pp. 316–321.
80. Scoppetone G.G., Rissler P.H. Status of the Preston White River Springfish (*Crenichthys baileyi albivallis*). *Western North American Naturalist*, 2002, vol. 62, no. 1, pp. 82–87.
81. Webb S.A., Graves J.A., Macias-Garcia C., Magurran A.E., Foighil D.O., Ritchie M.G. Molecular Phylogeny of the Livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, vol. 30, no. 3, pp. 527–544.
82. Esmaili H.R., Teimori A., Gholami Z., Reichenbacher B. Two New Species of the Tooth-Carp *Aphanius* (Teleostei: Cyprinodontidae) and the Evolutionary History of the Iranian Inland and Inland-Related *Aphanius* Species. *Zootaxa*, 2014, vol. 3786, no. 3, pp. 246–268.
83. Coad B.W. A Re-Description of *Aphanius ginaonis* (Holly, 1929) from Southern Iran (Osteichthyes: Cyprinodontiformes). *Journal of Natural History*, 1980, vol. 14, no. 1, pp. 33–40.
84. Reichenbacher B., Kamrani E., Esmaili H.R., Teimori A. The Endangered Cyprinodont *Aphanius ginaonis* (Holly, 1929) from Southern Iran is a Valid Species: Evidence from Otolith Morphology. *Environmental Biology of Fishes*, 2009, vol. 86, no. 4, pp. 507–521.
85. Golmoradzadeh A., Kamrani E., Sajjadi M.M. Life History Traits of *Aphanius ginaonis* Holly, 1929 (Cyprinodontidae) and Potential Risks of Extinction in the Geno Hot Spring (Iran) Population. *Journal of Applied Ichthyology*, 2012, vol. 28, no. 1, pp. 31–33.
86. Zare P., Naderi M., Asghari S. Reproductive Biology of the Geno Hot Spring Tooth-Carp (*Aphanius ginaonis* Holly, 1929) in Southern Iran. *Environmental Biology of Fishes*, 2015, vol. 98, no. 5, pp. 1365–1371.
87. Hrbek T., Meyer A. Closing of the Tethys Sea and the Phylogeny of Eurasian Killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 2003, vol. 16, no. 1, pp. 17–36.
88. Rosen D.E., Bailey R.M. The Poeciliid Fishes (Cyprinodontiformes), Their Structure, Zoogeography, and Systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1963, vol. 126, pp. 1–176.
89. Palacios M., Arias-Rodriguez L., Plath M., Eifert C., Lerp H., Lamboj A., Voelker G., Tobler M. The Rediscovery of a Long Described Species Reveals Additional Complexity in Speciation Patterns of Poeciliid Fishes in Sulfide Springs. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 8, p. e71069.
90. van Oosterhout C., Mohammed R.S., Hansen H., Archard G.A., McMullan M., Weese D.J., Cable J. Selection by Parasites in Spate Conditions in Wild Trinidadian Guppies (*Poecilia reticulata*). *International Journal for Parasitology*, 2007, vol. 37, no. 7, pp. 805–812.
91. Tobler M., Riesch R., García de León F.J., Schlupp I., Plath M. Two Endemic and Endangered Fishes, *Poecilia sulphuraria* (Alvarez, 1948) and *Gambusia eurystoma* Miller, 1975 (Poeciliidae, Teleostei) as Only Survivors in a Small Sulphidic Habitat. *Journal of Fish Biology*, 2008, vol. 72, no. 3, pp. 523–533.
92. Riesch R., Plath M., Schlupp I., Tobler M., Brian Langerhans R. Colonisation of Toxic Environments Drives Predictable Life-History Evolution in Livebearing Fishes (Poeciliidae). *Ecology Letters*, 2014, vol. 17, no. 1, pp. 65–71.
93. Lydeard C., Wooten M.C., Meyer A. Molecules, Morphology, and Area Cladograms: a Cladistic and Biogeographic Analysis of *Gambusia* (Teleostei: Poeciliidae). *Systematic Biology*, 1995, vol. 44, no. 2, pp. 221–236.
94. Tabibzadeh I., Behbehani G., Nakhai R. Use of *Gambusia* Fish in the Malaria Eradication Programme of Iran. *Bulletin of the World Health Organization*, 1970, vol. 43, no. 4, pp. 623–626.
95. Riesch R., Oranth A., Dzienko J., Karau N., Schiebl A., Stadler S., Wigh A., Zimmer C., Arias-Rodrigue L., Schlupp I., Plath M. Extreme Habitats are not Refuges: Poeciliids Suffer from Increased Aerial Predation Risk in Sulphidic Southern Mexican Habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, vol. 101, no. 2, pp. 417–426.
96. Lydeard C., Wooten M.C., Meyer A. Cytochrome-B Sequence Variation and a Molecular Phylogeny of the Live-Bearing Fish Genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Canadian Journal of Zoology*, 1995, vol. 73, no. 2, pp. 213–227.
97. Bolotov I.N., Novoselov A.P., Bepalaya Y.V., Usacheva O.V. Feeding of European Grayling *Thymallus thymallus* (Salmoniformes: Thymallidae) in the Early Winter Period in the Pymvashor Stream (Subarctic Hydrothermal System). *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, no. 2, pp. 180–184.
98. Esin E.V., Sorokin Y.V. Residential Form of White-Spotted Char *Salvelinus leucomaenis* Inhabiting the Warm Stream Discharging into Semlyachikskii Firth (Kronotskii Natural Reserve, Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, no. 2, pp. 172–179.

99. Chereshev I.A. *Presnovodnye ryby Chukotki* [Freshwater Fish of Chukotka]. Magadan, 2008. 324 p.
100. Menni R.C., Miquelarena A.M., Gómez S.E. Fish and Limnology of a Thermal Water Environment in Subtropical South America. *Environmental Biology of Fishes*, 1998, vol. 51, no. 3, pp. 265–283.
101. Hasnain S.S., Shuter B.J., Minns C.K. Phylogeny Influences the Relationships Linking Key Ecological Thermal Metrics for North American Freshwater Fish Species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2013, vol. 70, no. 7, pp. 964–972.
102. Artamonova V.S., Kucheryavyy 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, no. 1, pp. 197–208.
103. Bolotov I.N., Besspalaya Y.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspholm P.E., Gofarov M.Y., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Kondakov A.V., Lyubas A.A., Paltser I.S., Konopleva E.S., Tumpeesuwan S., Bolotov N.N., Voroshilova I.S. Taxonomy and Distribution of the Freshwater Pearl Mussels (Unionoida: Margaritiferidae) in the Far East of Russia. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, no. 5, p. e0122408.
104. Artamonova V.S., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. Posledovatel'nosti gena sub"edinitiy I tsitokhromoksidazy (COI) mtDNK minog, odnosimykh k *Lethenteron camtschaticum* i *L. reissneri* complex, ne imeyut razlichnyy vidovogo urovnya [The Sequences of Cytochrome Oxidase Subunit I (COI) Gene of Lampreys MtDNA Attributable to *Lethenteron camtschaticum* and *L. reissneri* Complex, do Not Have the Species-Level Differences]. *Doklad RAN* [Proc. Russian Academy of Sci.], 2011, vol. 437, no. 5, pp. 703–708.
105. Bolotov I.N., Makhrov A.A., Besspalaya Yu.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aspkhol'm P.E., Gofarov M.Yu., Ostrovskiy A.N., Popov I.Yu., Pal'tser I.S., Rudzite M., Rudzitis M., Voroshilova (Sergeeva) I.S., Sokolova S.E. Itogi testirovaniya komparatornogo metoda: krivizna frontal'nogo secheniya stvorki rakoviny ne mozhet sluzhit' sistematicheskim priznakom u presnovodnykh zhemchuzhnits roda *Margaritifera* [The Results of the Comparator Method Test: the Curvature of the Front Section of a Scallop-Shell Can Not be Used as a Systematic Feature of Freshwater Pearl Mussels of the Genus *Margaritifera*]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* [Biology Bulletin], 2013, no. 2, pp. 245–256.
106. Borovikova E.A., Makhrov A.A. Sistematischeskoe polozhenie i proiskhozhdenie sigov (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Evropy. Geneticheskiy podkhod [Systematic Position and Origin of the Whitefish (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) in Europe. The Genetic Approach]. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Biology Bulletin Reviews], 2009, vol. 129, no. 1, pp. 58–66.
107. Borovikova E.A., Makhrov A.A. Izucheniye populyatsiy perekhodnoy zony mezhdru evropeyskoy i sibirskoy ryapushkami (*Coregonus*): rol' sredi obitaniya v vidoobrazovanii [The Study of the Populations of the Transition Zone Between the European and Siberian Whitefish (*Coregonus*): the Role of the Environment in Speciation]. *Printsiipy ekologii* [The Principles of Ecology], 2012, vol. 1, no. 4, pp. 5–20.
108. Borovikova E.A., Makhrov A.A. Sistematischeskoe polozhenie i proiskhozhdenie sigov (*Coregonus*) Evropy: morfoekologicheskiy podkhod [Systematic Position and Origin of the Whitefish (*Coregonus*) of Europe: the Morphoecological Approach]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN* [Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences], 2013, no. 6, pp. 105–115.
109. Makhrov A.A., Bolotov I.N. Puti rasseleniya i vidovaya prinadlezhnost' presnovodnykh zhivotnykh severa Evropy (obzor molekulyarno-geneticheskikh issledovaniy) [The Resettlement Paths and Specific Assignment of Freshwater Animals of the North of Europe (Overview of Molecular Genetic Studies)]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2006, vol. 42, no. 10, pp. 1319–1334.
110. Brown J.H., Feldmeth C.R. Evolution in Constant and Fluctuating Environments: Thermal Tolerances of Desert Pupfish (*Cyprinodon*). *Evolution*, 1971, vol. 25, no. 2, pp. 390–398.
111. Unmack P.J. Fish Persistence and Fluvial Geomorphology in Central Australia. *Journal of Arid Environments*, 2001, vol. 49, no. 4, pp. 653–669.
112. Williams W.D. Biotic Adaptations in Temporary Lentic Waters, with Special Reference to Those in Semi-Arid and Arid Regions. *Hydrobiologia*, 1985, vol. 125, no. 1, pp. 85–110.
113. Kavembe G.D., Machado-Schiaffino G., Meyer A. Pronounced Genetic Differentiation of Small, Isolated and Fragmented Tilapia Populations Inhabiting the Magadi Soda Lake in Kenya. *Hydrobiologia*, 2014, vol. 739, no. 1, pp. 55–71.

doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.1.29

Bolotov Ivan Nikolaevich

Institute of Ecological Problems of the North,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation;
e-mail: inepnas@yandex.ru

Aksenova Ol'ga Vladimirovna

Institute of Ecological Problems of the North,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation;
e-mail: olgausa4eva@yandex.ru

Bespalaya Yuliya Vladimirovna

Institute of Ecological Problems of the North,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation;
e-mail: jbespalaja@yandex.ru

Spitsyn Vitaliy Mikhaylovich

Institute of Ecological Problems of the North,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation;
e-mail: vitalik91993@ya.ru

ENDEMISM OF FRESHWATER FISH FAUNA IN THE GEOTHERMAL REGIONS: A REVIEW OF THE MOLECULAR AND BIOGEOGRAPHIC STUDIES

The geothermal regions differ by the underflow of thermally enriched waters and gases from the earth interior to the surface, which has a warming effect on the ecosystems. An unusual fauna formed in the hot springs, warm streams, warmed lakes and swamps has been of a special interest of the zoologists and biogeographers for a long time. Many of the thermal hydrobiont populations were described as local endemic taxa of the species or subspecies rank on the basis of morphological characters. However, their status is the matter of long debate. The results of the molecular studies of various freshwater fish species, which have been described from the thermal habitats, are summarized in the review. Some of them actually belong to the intraspecific forms of prevailing species. These forms have distinct morphological differences from the zonal populations but are genetically identical or analogous. Some other species really belong to the divergent phylogenetic lineages, which can be considered as local thermophilic endemics. The largest number of endemic species inhabits the South of the United States and Mexico. The high-level fish fauna endemism in thermal systems of these regions can be due to their ancient origin as well as the similarity of the environmental conditions of zonal desert water bodies with thermal systems. Various species of cyprinodont fishes inhabit the geothermal water bodies of Eurasia, North and Central America. The populations of Salmoniformes and Gasterosteiformes are also found in some geothermal systems of the Far North of Eurasia. Characiformes, Siluriformes and Perciformes actively populate subtropical thermal springs in South America. The hydrothermal systems can be considered as a kind of “evolutionary traps” for freshwater fishes, which cannot return to the non-geothermal habitats, as the evolution in thermal systems develops in the direction of specialization, adaptation to a unique and very local set of environmental conditions.

Keywords: *phylogeography, molecular phylogeny, hot springs, cyprinodont fishes, Cyprinodontiformes, endemic species, speciation.*