

УДК 575.86:597.553.2

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ И ВЫЯСНЕНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ УНИКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS*

Алла Геннадьевна Олейник, Андрей Данилович Кухлевский, Любовь Андреевна Скурихина

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН, Владивосток, Россия, alla_oleinik@mail.ru, kukhlevskiy@hotmail.com, skurikhina@gmail.com

Аннотация. Род *Salvelinus* — один из самых богатых видами родов лососевых (Salmoniformes: Salmonidae). На всем широком циркумполярном ареале гольцы являются идеальными модельными объектами для экологических и эволюционных исследований и хорошими индикаторами состояния северных экосистем в ответ на увеличивающуюся эксплуатацию Арктики. Одновременно гольцы проявляют биологические признаки, затрудняющие реконструкцию филогении рода: высокая морфологическая и экологическая изменчивость, быстрая радиация, интрогрессивная гибридизация, локальные адаптации. Это приводит к неточному определению видовой принадлежности отдельных популяций и, как следствие, ошибочным филогенетическим выводам. Мы представляем недавнее исследование полных митохондриальных геномов гольцов рода *Salvelinus*, посвященное биоразнообразию в Северо-Восточной Азии. Наше исследование показало, что митохондриальные геномы могут обеспечить устойчивое и надежное филогенетическое дерево с возможностью разрешения отношений между близкородственными видами гольцов. Наличие реперных последовательностей позволяет не только идентифицировать узкоареальные, эндемичные таксоны, межвидовые группы, важные для эволюции, и/или спорные таксоны, но в дальнейшем тестировать случаи интрогрессивной гибридизации между ледниковыми филогенетическими линиями.

Ключевые слова: гольцы, *Salvelinus*, мтДНК, митогеном, филогения, биоразнообразие

Благодарности: авторы посвящают эту статью памяти выдающегося ихтиолога Игоря Александровича Черешнева и выражают глубокую признательность коллегам, безвозмездно пополнившим коллекцию препаратов ДНК гольцов рода *Salvelinus* лаборатории генетики ННЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 20-04-00205).

THE USE OF MOLECULAR MARKERS FOR IDENTIFICATION AND FIGURING OUT THE ORIGIN OF UNIQUE POPULATIONS OF *SALVELINUS*

Alla G. Oleinik, Andrey D. Kukhlevsky, Lubov A. Skurikhina

Zhirumunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia, alla_oleinik@mail.ru, kukhlevskiy@hotmail.com, skurikhina@gmail.com

Abstract. Genus *Salvelinus* is one of the most species-rich genera of salmonids (Salmoniformes: Salmonidae). Throughout its wide circumpolar range, charrs are perfect model objects for ecological and evolutionary studies and good indicators of the state of northern ecosystem in response to increasing exploitation of the Arctic. Charrs demonstrate biological traits that complicate the reconstruction of the genus phylogeny: high morphological and ecological variability, rapid radiation, introgressive hybridization, local adaptations. That leads to inaccurate identification of the species affiliation of particular populations and, as a result, can provide erroneous tree topologies and phylogenetic mistakes. We are presenting results of recent study of *Salvelinus* mitochondrial genomes focusing on the biodiversity within northeastern Asia. Our research has shown that the mitochondrial genomes can provide a robust and reliable phylogenetic tree and resolve the relationships of closely related charr species. Presence of the reference sequences allows not only to identify narrow-range endemic taxa, interspecies groups important for evolution and/or disputable charr taxa, but also to test cases of the introgressive hybridization between glacial phylogenetic lineages.

Keywords: charr, *Salvelinus*, mtDNA, mitogenome, phylogeny, biodiversity

Acknowledgments: authors dedicate this article to the memory of the outstanding ichthyologist Igor Alexandovich Chershevnev, and express their deep gratitude to their colleagues who donated to the collection of DNA samples of charrs of the genus *Salvelinus* in the Laboratory of Genetics, A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS. The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No. 20-04-00205).

Митогеномика, или изучение полных последовательностей митохондриальных геномов, была предложена в качестве полезного инструмента для филогенетического анализа почти всех видов организмов, включая рыб (Miya, Nishida, 2015). Митохондриальные геномы оказались более информативны, чем отдельные гены митохондриальной (мтДНК), их фрагменты или некодирующие участки (Yamanoue et al., 2008). Учитывая экономическую важность рыбных ресурсов, для рыб была развернута общедоступная специализированная международная программа MitoFish (<http://mitofish.aori.u-tokyo.ac.jp>). По данным на 20 октября 2021 года база MitoFish включает 3074 полных митохондриальных геномов, представляющих отдельные виды. Очевидно, что применительно к рыбам произошел революционный перелом в секвенировании митохондриальных геномов.

На основе новых данных были опубликованы несколько филогений для отдельных родов и семейства лососевых рыб (Balakirev et al., 2016; Norreo, 2017; и др.). Но проблема таких филогенетических реконструкций заключается в представительстве разными видами/подвидами/формами того или иного исследуемого таксона. Самый полный набор данных для лососевых рыб до недавнего времени включал последовательности для 25 таксонов, а наименее изученным в этом отношении оказался род *Salvelinus*, который является доминирующим по биоразнообразию среди лососевых рыб (Klemetsen, 2010). Одновременно гольцы проявляют биологические признаки, затрудняющие реконструкцию филогении рода: высокая морфологическая и экологическая изменчивость, быстрая радиация, интрогрессивная гибридизация, локальные адаптации (Савваитова, 1989; Taylor, 2016). К сожалению, подавляющее большинство филогенетических исследований гольцов ограничивается анализом последовательностей мтДНК разной длины одного или нескольких генов. Поэтому, несмотря на достаточное число работ, к настоящему времени не удалось обобщить молекулярно-генетические данные в консенсусную филогению. Остался целый ряд филогенетических проблем, требующих решений на основе новых методов и методологических подходов.

Филогенетические исследования узкоареальных, эндемичных и спорных таксонов гольцов, оригинальные описания большинства из которых основаны исключительно на морфологических признаках, значительно выигрывают от секвенирования полных

митохондриальных геномов (Balakirev et al., 2016; но см. Олейник и др., 2019б). Среди таких таксонов мы выделили следующих эндемичных гольцов: из оз. Начикинского (Камчатка) *Salvelinus* sp. 4 (согласно: Богущкая, Насека, 2004), из оз. Эльгыгытгын (Чукотка) малоротую палию *S. elgyticus*, боганидскую палию *S. boganidae*, длинноперую палию Световидова *Salvethymus svetovidovi* и гольца Леванидова *S. levanidovi*, сведения о которых отсутствовали в международных базах данных NCBI/GenBank. Каждый из этих таксонов по-своему уникален и интересен, со специфическим набором морфологических признаков. Гольц Леванидова впервые был описан как вид, обитающий на небольшом ареале в северной части Охотского моря. В процессе эволюции он сохранил примитивный кариотип, свойственный также американским видам гольцов (американской и озерной палии). Три других вида, *S. elgyticus*, *S. boganidae* и *Salvethymus svetovidovi*, входят в уникальное сообщество древнего высокогорного озера Эльгыгытгын. По мнению Викторовского (1978), своеобразие *Salvelinus* sp. 4 связано с депрессией ледникового Начикинского озера, которое никогда не подвергалось влиянию трансгрессий.

Идентификация на основе полных митохондриальных геномов дополнит традиционные методы анализа и обеспечит более точное разрешение филогенетических отношений внутри рода. Полученные результаты необходимы для оценки и мониторинга биологического разнообразия, а также природоохранных мер в условиях усиливающегося антропогенного воздействия на популяционные системы промысловых рыб, к которым относятся гольцы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на оригинальном материале из коллекции ДНК лососевых рыб лаборатории генетики ННЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, которая использовалась для филогенетических (Олейник и др., 2015) и широких филогеографических исследований (Yamamoto et al., 2014; Олейник и др., 2019а). Большинство образцов в коллекции хранится в виде спиртовых препаратов тотальной ДНК, выделенной из мышечной ткани и плавников по стандартной методике (Sambrook et al., 1989).

Для определения нуклеотидных последовательностей (секвенирования) полных митохондриальных геномов гольцов использовали два подхода. Во-первых,

проводили деление мтДНК на 6 участков с последующей амплификацией высокоточной полимеразой Phusion High-Fidelity DNA. Полученные таким образом продукты PCR (длина 2000–5000 bp) нормализовались по концентрации и фрагментировались ультразвуком. На следующей стадии к образцам лигировались баркод-адаптеры и, после дополнительных протокольных процедур, выполнялось секвенирование с использованием ионного полупроводникового секвенатора Ion S5 (ThermoFisherScientific). Однако для некоторых коллекционных препаратов длинные последовательности мтДНК амплифицировать не удалось. В этом случае амплификацию и последующее секвенирование геномных фрагментов (700–1100 bp) проводили с использованием 23 пар специфических праймеров и набора BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, США). Специфические праймеры для амплификации и секвенирования были разработаны авторами на основе опубликованных в Genbank митогеномов голецов рода *Salvelinus* с помощью программы mitoPrimer_V1 (Yang et al., 2011). Последовательности нуклеотидов определяли в генетическом анализаторе GA3500 (Applied Biosystems, США). Секвенированные фрагменты были собраны в геномы и аннотированы с использованием Geneious R11 (<http://www.geneious.com/>).

Таблица 1. Список таксонов голецов рода *Salvelinus* и внешних групп (*Parahucho*, *Salmo*) с Genbank — номерами полных митохондриальных геномов, включенных в филогенетический анализ
Table 1. List of the taxa of charrs of the genus *Salvelinus* and outgroups (*Parahicho*, *Salmo*) with the Genbank numbers of complete mitochondrial genomes included in phylogenetic analysis

Таксон	Видовое название	Длина (bp)	GenBank - номер
<i>Salvelinus albus</i>	Белый голец	16653	NC_028018
<i>Salvelinus albus</i>	Белый голец	16653	KT266871
<i>Salvelinus alpinus</i>	Арктический голец	16659	NC_000861
<i>Salvelinus alpinus alpinus</i>	Арктический голец	16657	MN957795
<i>Salvelinus alpinus alpinus</i>	Арктический голец	16655	MN957796
<i>Salvelinus alpinus alpinus</i>	Арктический голец	16655	MN957797
<i>Salvelinus alpinus erythrinus</i>	Арктический голец	16652	MW664921
<i>Salvelinus alpinus erythrinus</i>	Арктический голец	16652	MW664922
<i>Salvelinus boganidae</i>	Боганидский голец	16655	NC_046706
<i>Salvelinus curilus</i>	Южная мальма	16654	NC_024585
<i>Salvelinus curilus</i>	Южная мальма	16652	NC_037502
<i>Salvelinus elgyticus</i>	Малоротая паляя	16654	NC_046707
<i>Salvelinus elgyticus</i>	Малоротая паляя	16654	MK695625
<i>Salvelinus fontinalis</i>	Американская малоротая паляя	16624	NC_000860
<i>Salvelinus leucomaenis</i>	Кунджа	16655	KF974451
<i>Salvelinus levanidovi</i>	Гонец Леванидова	16624	NC_046708
<i>Salvelinus malma kuznetzovi</i>	Каменный голец	16654	NC_029877
<i>Salvelinus malma kuznetzovi</i>	Каменный голец	16654	KU674352
<i>Salvelinus malma malma</i>	Северная мальма	16654	KJ746618
<i>Salvelinus namaycush</i>	Озерная паляя	16653	NC_036392
<i>Salvelinus</i> sp. 4	Начикинский голец	16654	MW181766
<i>Salvelinus</i> sp. 4	Начикинский голец	16654	MW181767
<i>Salvelinus</i> sp. 4	Начикинский голец	16654	MW181768
<i>Salvelinus taranetzi</i>	Гонец Таранца	16654	NC_046710
<i>Salvelinus taranetzi</i>	Гонец Таранца	16654	MK695631
<i>Salvethymus svetovidovi</i>	Длинноперая паляя Световидова	16655	NC_046709
<i>Salvethymus svetovidovi</i>	Длинноперая паляя Световидова	16655	MK695628
<i>Salvethymus svetovidovi</i>	Длинноперая паляя Световидова	16655	MK695629
<i>Salmo salar</i>	Атлантический лосось	16669	AF133701
<i>Salmo trutta trutta</i>	Кумжа	16677	AM910409
<i>Parahucho perryi</i>	Сахалинский таймень	16652	KJ816315
<i>Parahucho perryi</i>	Сахалинский таймень	16653	KJ816316

Примечание. Номера, выделенные жирным шрифтом — полные митохондриальные геномы, секвенированные авторами

Для представления филогенетических отношений были построены дендрограммы: *BioNJ* на основе LogDet дистанций, и наибольшего правдоподобия (*ML*) для GTR + G + I модели нуклеотидных замещений, выбранной на основе BIC-критерия. Эвристический поиск *ML*-деревьев выполнен в 100 повторностях, со случайным включением последовательностей, перестановками по SPR-алгоритму. Устойчивость топологий всех деревьев оценивалась с помощью бутстрэп-анализа (1000 реплик). Статистический и филогенетический анализы проводили в программе MEGA X (Kumar et al., 2018). Для идентификации новых последовательностей из базы данных GenBank в анализ были включены 22 митохондриальных генома представителей рода *Salvelinus* и внешних групп (*Parahucho*, *Salmo*) (Таблица 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

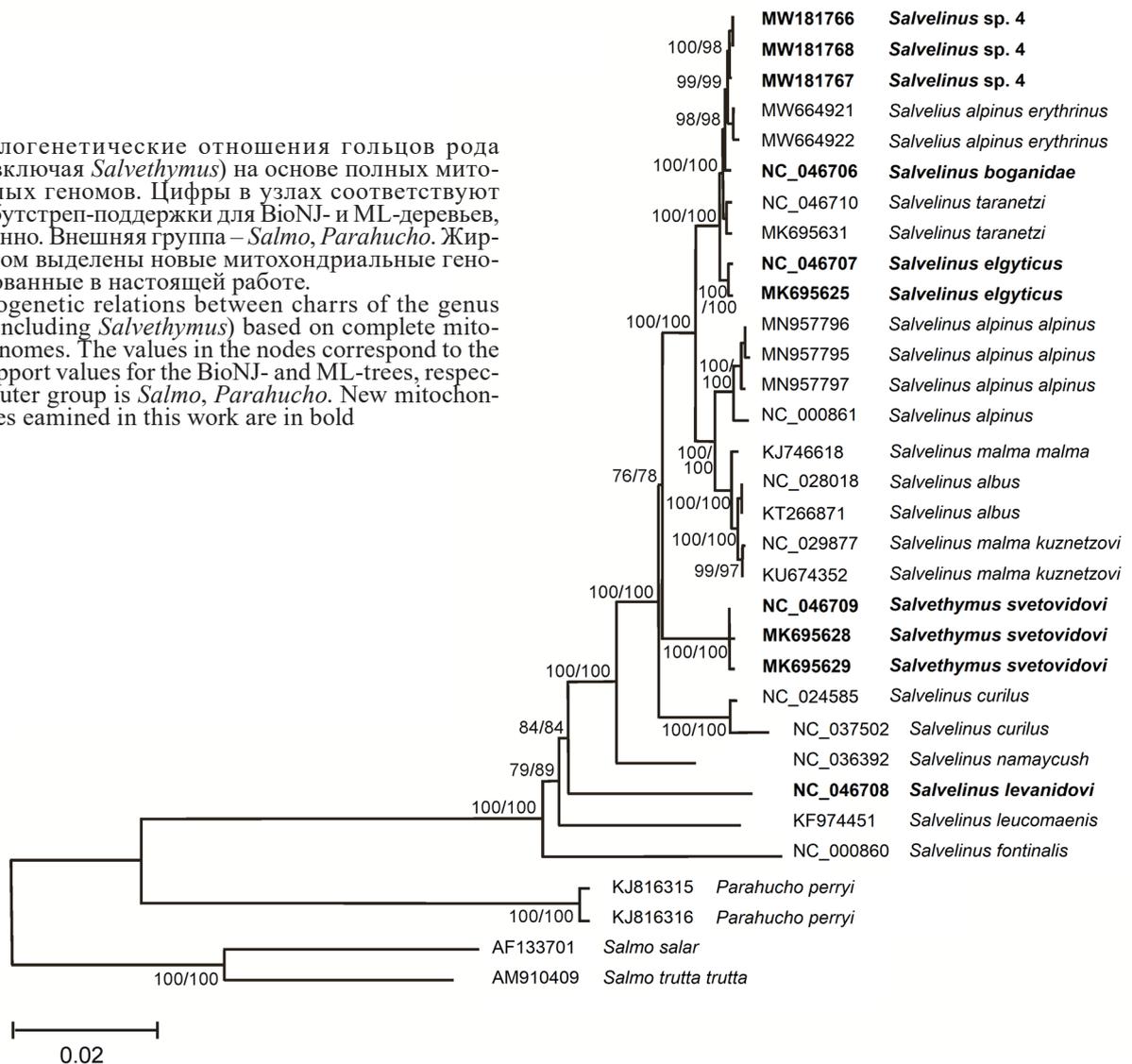
Впервые секвенированы десять полных митохондриальных геномов представителей голецов рода *Salvelinus*, сведения о которых отсутствовали в базах данных. Образцы ДНК рыб хранятся в коллекции лаборатории генетики НИЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Оригинальные последовательности депонированы в базе данных GenBank (таблица 1).

Длина новых полных митохондриальных геномов варьировала от 16 624 до 16 656 пар нуклеотидов. Геномная организация была идентична типичному митохондриальному геному лососевых рыб: 37 структурных генов, которые кодируют малую (12S) и большую (16S) рибосомальные РНК (рРНК), 22 транспортных РНК (тРНК) и 13 мРНК, относящихся к четырем белок-кодирующим комплексам; два некодирующих участка CR (control region) и OL (replication origin). Состав нуклеотидных оснований соответствовал митохондриальным геномам гольцов (Balakirev et al., 2016; Oleinik et al., 2019): 28,0% А, 26,4% Т, 28,6% С, и 17,0% G при небольшом смещении А+Т (54,5%). Наблюдается неравномерность распределения изменчивых сайтов по геному, около 56% выявленных замен находится в области генов, кодирующих субъединицы NADH — дегидрогеназы. Число нуклеотидных замещений на сайт (D_{xy}) новых митохондриальных геномов с геномами гольцов, доступными из GenBank, соответствует уровню межвидовой дивергенции рода *Salvelinus* (Олейник и др., 2015).

Филогенетические деревья гольцов рода *Salvelinus* (BioNJ, ML), построенные на основе полных митохондриальных геномов, имеют сходную топологию с очень высокой статистической поддержкой большинства узлов (рис. 1). Филогенетический анализ свидетельствует, что гольцы рода *Salvelinus*, включая *Salvethymus*, являются монофилетической группой лососевых рыб. На филограммах *Sl. svetovidovi* представляет ветвь, которая дивергирует после базальной группы таксонов (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. leucomaenis* и *S. levanidovi*). Первоначально предполагалось, что *Sl. svetovidovi* является одним из самых древних таксонов лососевых рыб, филогенетически близким к общему предку гольцов рода *Salvelinus* (Черешнев и др., 2002). В дальнейшем эта гипотеза вызвала широкую дискуссию. Было отмечено, что *Sl. svetovidovi* характеризуется мозаичным сочетанием морфологических и кариологических признаков, свойственным как филогенетически продвинутым, так и архаичным таксонам лососевых рыб, что может свидетельствовать о глубоко зашедшей

Рис. 1. Филогенетические отношения гольцов рода *Salvelinus* (включая *Salvethymus*) на основе полных митохондриальных геномов. Цифры в узлах соответствуют значениям бутстреп-поддержки для BioNJ- и ML-деревьев, соответственно. Внешняя группа – *Salmo*, *Parahucho*. Жирным шрифтом выделены новые митохондриальные геномы, исследованные в настоящей работе.

Fig. 1. Phylogenetic relations between charrs of the genus *Salvelinus* (including *Salvethymus*) based on complete mitochondrial genomes. The values in the nodes correspond to the bootstrap support values for the BioNJ- and ML-trees, respectively. The outer group is *Salmo*, *Parahucho*. New mitochondrial genomes examined in this work are in bold



специализации. Кроме этого, были выдвинуты и альтернативные гипотезы, предполагающие ревизию существующих представлений о древнем происхождении и таксономическом статусе *Sl. svetovidovi* (Osinov et al., 2015). Согласно сравнительному анализу митохондриальных геномов, реальная степень генетической обособленности *Sl. svetovidovi* примерно соответствует *S. curilus*, и он не является древним таксоном, близким к предку рода. В отличие от предыдущих реконструкций (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014; Osinov et al., 2015), филогения на основе полных митохондриальных геномов позволяет точно определить положение ветви *Salvethymus* внутри рода *Salvelinus*.

Секвенирование митохондриального генома гольца Леванидова *S. levanidovi* позволяет обсуждать последовательность дивергенции ветвей в основании филограм при полном представительстве базальных таксонов. Филогения митохондриальных геномов дает новые доказательства того, что *S. levanidovi* связан с общим предком рода. Четыре вида — *S. fontinalis*, *S. levanidovi*, *S. leucomaensis* и *S. namaycus* — образуют базальную группу таксонов, каждый из которых принадлежит к независимой эволюционной линии. Филогенетические деревья, выведенные из различных ДНК-маркеров с использованием различных методов филогенетического анализа, продемонстрировали, что базальное положение внутри рода может занимать любой из этих четырех видов (Олейник и др., 2015; Crête-Lafrenière et al., 2012; Osinov et al., 2015). Новые данные доказывают, что ручьевая форель *S. fontinalis* наиболее близка к общему предку рода. Филогенетические отношения между базальными ветвями несколько отличаются от ранее опубликованных, поскольку не поддерживается последовательная дивергенция сестринских групп *S. fontinalis* – *S. namaycush* и *S. levanidovi* – *S. leucomaensis* (Lecaudey et al., 2018).

Современные взгляды на филогению рода основаны на изучении изменчивости контрольного участка мтДНК (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2014). Выделено несколько филогенетических линий, объединяющих близкородственных гольцов (Атлантическая, Сибирская, Акадийская, Арктическая, Берингская, Западная и Восточная тихоокеанские). Также было предложено выделить самостоятельную Арктическую линию *S. taranetzi* (Олейник и др., 2015), в которую входят азиатские и североамериканские гольцы с соответствующими гаплотипами. Наши результаты свидетельствуют, что *Salvelinus* sp. 4, *S. a. erythrinus* (NWT), *S. boganidae* и *S. elgyticus* принадлежат к Арктической линии *S. taranetzi*. Положе-

ние *Salvelinus* sp. 4 на филограмме строго определено и статистически подтверждено ($BS = 99\%$), так же как и сестринские отношения между *Salvelinus* sp. 4 – *S. a. erythrinus* и *S. taranetzi* ($BS = 100\%$).

Полученные результаты позволили реконструировать филогенетические связи двух видов гольцов из сообщества оз. Эльгыгытгын. Подтверждена филогенетическая близость *S. boganidae* и *S. elgyticus* и их происхождение от общего предка. Однако на филограмме эти симпатричные озерные гольцы не формируют общий кластер; *S. boganidae* кластеризуется с *S. taranetzi* с Чукотки, а *S. elgyticus* выступает по отношению к ним сестринским таксоном. Появление двух видов гольцов в озере, вероятно, связано с двумя последовательными вселениями предковых ледниковых линий гольца Таранца. Эти линии во время последнего ледникового максимума существовали в разных рефугиумах (убежищах), а потом, расселяясь, вступали во вторичный контакт. Несмотря на устойчивость топологии деревьев, показана возможность исторической интрогрессивной гибридизации между *S. boganidae* и *S. elgyticus*, хотя гибридов между этими озерными гольцами в настоящее время не наблюдается (Oleinik et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании филогении полных митохондриальных геномов подтверждены: (1) самостоятельный таксономический статус *S. levanidovi* и его близость к общему предку рода; (2) принадлежность *S. boganidae* и *S. elgyticus* из оз. Эльгыгытгын, а также *Salvelinus* sp. 4 из оз. Начикинского к Арктической линии *S. taranetzi*. Новые данные по митохондриальным геномам подтверждают, что базальная группа рода включает четыре вида — *S. fontinalis*, *S. levanidovi*, *S. leucomaensis* и *S. namaycus*, которые формируют независимые эволюционные линии. При сравнении митохондриальных геномов мы получили доказательства того, что популяция гольцов из оз. Начикинского, характеризующихся уникальным набором морфологических признаков (Савваитова, 1989), тем не менее является изолированной популяцией *S. taranetzi*. Одновременно было показано, что генетическое сходство географических выборок *Salvelinus* sp. 4 и *S. a. erythrinus* (NWT) обусловлено последней колонизацией из общих источников. Низкий уровень дивергенции митохондриальных геномов в данном случае связан с недавней фрагментацией ареала общего предка. Ранее нам удалось решить проблему взаимоотношений *S. taranetzi* из Азии и *S. a. erythrinus* Северной Америки (NWT), доказав их филогенетическую близость (Олейник и др., 2019a).

Не вызывает сомнений, что гольцы Арктической линии из Северной Америки *S. a. erythrinus* (sins. *S. a. stagnalis*, *S. a. taranetzi*) и Северо-Восточной Азии принадлежат к одному виду, который впервые был описан как голец Таранца *S. taranetzi* Кагановский, 1955 из оз. Аччен (Чукотка).

По сравнению с филогенетическими деревьями в предыдущих исследованиях гольцов рода *Salvelinus* (Crête-Lafrenière et al., 2012; Yamamoto et al., 2014; Олейник и др., 2015; Osinov et al., 2015), филогенетическое дерево, основанное на полных митохондриальных геномах, стало более устойчивым и надежным. Ранее было показано, что длинные последовательности мтДНК надежно поддерживают монофилетические группы и дивергенцию ветвей дендрограмм на высших иерархических уровнях у рыб (Miya, Nishida, 2015). Наше исследование подтвердило, что полные митохондриальные геномы могут обеспечить адекватное разрешение противоречивых филогенетических взаимоотношений близкородственных видов гольцов. Наличие реперных митохондриальных геномов позволяет не только идентифицировать узкоареальные, эндемичные таксоны и эволюционно значимые внутривидовые группировки гольцов, но и в дальнейшем поможет тестировать случаи интрогрессивной гибридизации между ледниковыми филогенетическими линиями.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Богущая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 389 с.
- Викторовский Р.М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 110 с.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2015. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 51, № 1. С. 63–77.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. 2019б. О родственных связях каменного гольца *Salvelinus malma kuznetzovi* Taranetz, 1933 (Salmoniformes: Salmonidae) из бассейна реки Камчатка по данным генетического анализа // Биология моря. Т. 45, № 1. С. 35–43.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Бондарь Е.И. 2019а. Генетическая дифференциация гольцов Арктической группы Северо-Восточной Азии и Северной Америки // Генетика. Т. 55, № 3. С. 325–336.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат. 224 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Balakirev E.S., Parendy V.A., Kovalev M.Yu., Ayala F.J. 2016. Complete mitochondrial genome of the stone char *Salvelinus kuznetzovi* (Salmoniformes, Salmonidae) // Mitochondrial DNA B. Vol. 1. № 1. P. 287–288.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A., Wilson C.C., Bernatchez L.

- L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. Vol. 55. № 5. P. 573–586.
- Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: a more comprehensive picture from increased taxon sampling // PLoS ONE 7(10): e46662. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046662>
- Horreo J.L. 2017. Revisiting the mitogenomic phylogeny of Salmoninae: new insights thanks to recent sequencing advances // PeerJ 5: e3828. <https://doi.org/10.7717/peerj.3828>
- Klemetsen A. 2010. The charr problem revisited: Exceptional phenotypic plasticity promotes ecological speciation in postglacial lakes // Freshwater Reviews. Vol. 3. P. 49–74.
- Kumar S., Stecher G., Li M., Nnyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Molecular Biology and Evolution. Vol. 35. P. 1547–1549.
- Lecaudey L.A., Schliwen U.K., Osinov A.G., Taylor E.B., Bernatchez L., Weiss S.J. 2018. Inferring phylogenetic structure, hybridization and divergence times within Salmoninae (Teleostei: Salmonidae) using RAD-sequencing // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 124. P. 82–99.
- Miya M., Nishida M. 2015. The mitogenomic contributions to molecular phylogenetics and evolution of fishes: a 15-year retrospect // Ichthyological Research. Vol. 62. P. 29–71.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D., Semenchenko A.A. 2019. Complete mitochondrial genome and phylogenetic position of the Taranetz charr *Salvelinus taranetzi* Kaganovsky, 1955 (Salmoniformes: Salmonidae) // Mitochondrial DNA B. Vol. 4. № 2. P. 2491–2492.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D., Semenchenko A.A. 2021. The first complete mitochondrial genomes of two species of charr, *Salvelinus boganidae* and *Salvelinus elgyticus*, from Lake El'gygytyn (Chukotka) // Polar Biology. Vol. 44. P. 1209–1217.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Chereshnev I.A. 2015. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 116. № 1. P. 63–85.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press. 1626 p.
- Taylor E.B. 2016. The Arctic char (*Salvelinus alpinus*) “complex” in North America revisited // Hydrobiologia. Vol. 783. № 1. P. 283–293.
- Yamamoto S., Maekawa K., Morita K., Crane P.A., Oleinik A.G. 2014. Phylogeography of the salmonid fish, Dolly Varden (*Salvelinus malma*): multiple glacial refugia in the North Pacific rim // Zoological Sciences. Vol. 31. № 10. P. 660–670.
- Yamanoue Y., Miya M., Matsuura K., Katoh M., Sakai H., Nishida M. 2008. A new perspective on phylogeny and evolution of tetraodontiform fishes (Pisces: Acanthopterygii) based on whole mitochondrial genome sequences: Basal ecological diversification? // BMC Evolutionary Biology. Vol. 8. P. 212.
- Yang C.H., Chang H.W., Ho C.H., Chou Y.C., Chuang L.Y. 2011. Conserved PCR primer set designing for closely-related species to complete mitochondrial genome sequencing using a sliding window-based PSO algorithm // PLoS ONE 6(3): e17729. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017729>