

УДК 597.553.2.575.17

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СОСТАВ И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА *SALVELINUS ALPINUS* (SALMONIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И СИБИРИ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

© 2018 г. Н. В. Гордеева¹ *, С. С. Алексеев², А. Ф. Кириллов³, А. И. Вокин⁴, И. В. Самусенок⁴

¹Институт общей генетики РАН – ИОГен, Москва, Россия

²Институт биологии развития РАН – ИБР, Москва, Россия

³Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства – Госрыбцентр, Якутск, Россия

⁴Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия

*E-mail: ribka04@mail.ru

Поступила в редакцию 09.01.2018 г.

Для расширения географии генетических исследований арктического гольца *Salvelinus alpinus* на его обширном циркумполярном ареале было исследовано 25 популяций из водоёмов европейской части России и Сибири с помощью секвенирования контрольной области мтДНК (537–547 п.н.). В большинстве обследованных водоёмов найдены гаплотипы атлантической или сибирской филогенетических групп. Слабая обособленность этих групп друг от друга позволяет рассматривать их в качестве двух подгрупп единой евроазиатской группы; уточнены состав и ареалы этих подгрупп. Гольцы с гаплотипами атлантической подгруппы обнаружены в Карелии, на Кольском п-ове, Полярном Урале, Новой Земле, Таймыре, с гаплотипами сибирской – в Забайкалье, в горных верховьях бассейнов Яны и Индигирки, в низовьях Анабара. В бассейне нижнего Анабара также обнаружены арктические гольцы с интрогрессированным от северной мальмы гаплотипом берингийской группы. Полученные данные свидетельствуют о широкомасштабном последнем расселении проходной формы гольцов атлантической подгруппы по атлантическому и ледовитоморскому бассейнам; об общем происхождении и близких филогенетических связях арктических гольцов сибирской подгруппы из разных областей Сибири и их возможных миграциях между этими областями в периоды плейстоценовых похолоданий. Они также подтверждают участие гольцов из Берингии в заселении арктических побережий Сибири и свидетельствуют об их проникновении на запад ещё дальше, чем было известно ранее.

Ключевые слова: арктический голец *Salvelinus alpinus*, мтДНК, контрольная область, филогеография, филогенетические группы, плейстоценовые оледенения, генетическое разнообразие, расселение, интрогрессия, Россия, Сибирь.

DOI: 10.1134/S0042875218050107

Арктический голец *Salvelinus alpinus* – полно-комплексный (по: Мина, 1986) вид семейства лососёвых (Salmonidae), который включает в себя большое число аллопатрических и симпатрических группировок разного иерархического уровня (Johnson, 1980; Савваитова, 1989; Jonsson, Jonsson, 2001; Klemetsen, 2013) и считается одним из самых изменчивых позвоночных животных на Земле (Klemetsen, 2013). Разнообразие, структура и таксономия входящих в его состав группировок были предметом активных исследований и неутрачивающих дискуссий на протяжении более полувека (McPhail, 1961; Савваитова, Волобуев, 1978; Behnke, 1984; Taylor, 2016), но лишь с примени-

ем молекулярно-генетических методов появилась возможность преодолеть ограничения, накладываемые параллельной изменчивостью морфологических признаков на определение родственных отношений его представителей (Есин, Маркевич, 2018).

Основа современных представлений о филогенетической и филогеографической структуре арктических гольцов была заложена в работе Бруннера с соавторами (Brunner et al., 2001), основанной на изучении изменчивости контрольной области митохондриальной ДНК (мтДНК) в их популяциях из разных частей ареала, а также у мальмы *S. malma* – близкородственного вида из

Северной Пацифики. Были выделены пять филогенетических групп гаплотипов, из которых одна (берингийская) соответствовала северной форме мальмы, остальные (арктическая, атлантическая, сибирская и акадийская) — арктическим гольцам. Дальнейшие исследования мтДНК гольцов существенно расширили знания об их генетическом разнообразии и филогенетических взаимоотношениях в тихоокеанском бассейне (Радченко 2003а, 2003б, 2004; Олейник и др., 2003, 2004, 2005, 2010, 2011, 2015; Олейник, Скурихина, 2007; Oleinik et al., 2007, 2013; Шедько и др., 2007; Oleinik, Skurikhina, 2010; Senchukova et al., 2013, Yamamoto et al., 2014; Osinov et al., 2015; Сошнина и др., 2015; Esin et al., 2017), в Восточной Сибири (Alekseyev et al., 2009; Osinov et al., 2017), в арктических районах Северной Америки (Moore et al., 2015). Было предложено пересмотреть систематику рода, выделив виды, которые соответствуют монофилетическим группам, обнаруженным при анализе участков мтДНК, в частности *S. taranetzi* (по: Олейник, 2013), включающего азиатских и североамериканских гольцов с гаплотипами арктической группы (Осинов, 2001; Осинов и др., 2003; Олейник, 2013). В то же время филогенетические связи гольцов, обитающих на обширных территориях севера европейской части России, Урала, Сибири за пределами Таймыра и Забайкалья, а также на российских арктических островах, остаются слабо изученными. Так, в европейской части России последовательности контрольной области мтДНК были изучены лишь у 2 экз. из одного озера Кольского п-ова (Brunner et al., 2001), а данные по островным популяциям совершенно отсутствуют.

Важным результатом исследований мтДНК гольцов явилось обнаружение интрогрессивной гибридизации между разными видами и, в частности, широкое проникновение митохондриальных клонов северной мальмы в геном арктических гольцов (Taylor et al., 2008; Alekseyev et al., 2009; Esin et al., 2017; Osinov et al., 2017). При этом остаётся открытым вопрос о границах распространения этих клонов за пределами современного ареала мальмы.

Цель настоящей работы — выяснение филогенетических связей и распространения арктических гольцов разных линий мтДНК, представленных в европейской и сибирской частях российского ареала, включая уточнение границ распространения интрогрессивированных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили последовательности мтДНК арктических гольцов (89 экз.), собранных в 25 водоёмах Кольского п-ова, Карелии, архипелага Новая Земля, Полярного Урала и Восточной Сибири в 2005–2017 гг. (табл. 1, рис. 1). В их число

вошли как водоёмы с известными популяциями гольца (Берг, 1948; Кириллов, 1972; Амстиславский, 1976; Алексеев и др., 1999), так и те, где они ранее не описывались, — в частности, оз. Амут (бассейн верхней Ангары–Байкала: не путать с одноимённым озером в бассейне р. Баргузин), в котором совместной экспедицией ИБР РАН и Иркутского государственного университета в 2010 г. была обнаружена популяция, представляющая важную зоогеографическую находку. Из рассматриваемых водоёмов изучение мтДНК гольцов ранее проводили в двух озёрах — Леприндокан и Падоринское (Alekseyev et al., 2009); в настоящую работу включён новый материал по редким и малоизученным гольцам крупной формы. Гольцов отлавливали жаберными сетями с ячейёй 16–40 мм и на крючковую снасть.

ДНК выделяли из фиксированных 96%-ным этанолом жировых плавников или кусочков мышц стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook et al., 1989). Секвенировали фрагмент (537–547 п.н.), включающий весь левый участок контрольной области мтДНК гольцов, используя праймеры и условия, описанные в работе Алексеева с соавторами (Alekseyev et al., 2009).

Редактирование хроматограмм и выравнивание последовательностей проводили при помощи программы Geneious (Kearse et al., 2012). Новым гаплотипам присваивали названия, аналогичные использовавшимся в литературе (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017), состоящие из номера и 3-буквенного сокращения филогенетической группы гольцов (по: Brunner et al., 2001): ATL — атлантическая, SIB — сибирская, ACD — акадийская, BER — берингийская, ARC — арктическая. Разграничение близких гаплотипов атлантической и сибирской групп (подгрупп) проводили на основании их положения в сети гаплотипов.

Кроме обнаруженных в настоящей работе были использованы последовательности *S. alpinus*, *S. malma*, “*S. boganidae*”, *S. elgyticus*, *S. fontinalis* и *S. (Salvethymus) svetovidovi* из опубликованных ранее работ (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Senchukova et al., 2013; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2015, 2017), взятые из GenBank (№ AF297987, AF297991, AF297994, AF298010-12, AF298020, EU310898-901, EU310903-26, JN868490, KC907317, KP200673, KP200676, KP200679, KP200681, KP200682, KU173865, KU173866, KR011246, KR011258-60). При этом, учитывая, что ряд гаплотипов, приведённых Бруннером с соавторами (Brunner et al., 2001), содержали ошибки прочтения последовательности (Moore et al., 2015), мы, как и авторы последней работы, использовали лишь те из них, которые были подтверждены дальнейшими исследованиями, включая настоя-

Таблица 1. Характеристика водоёмов, объём исследованного материала и обнаруженные гаплотипы контрольной области мтДНК у арктического гольца *Salvelinus alpinus*

№	Водоём	Бассейн	Координаты		Длина, км	Максимальная		Высота над уровнем моря, м	Гаплоглотип	Число рыб экз.
			с.ш.	в.д.		ширина, км	глубина, м			
Карелия										
1	Маслозеро	Белое море	63°29'	32°58'	21.5	6.0	140	124	SIB3	2
2	Онежское озеро	То же	61°48'	35°25'	245	91.6	127	33	SIB2	2
Кольский п-ов										
3	Колвицкое озеро	»	67°05'	33°27'	27	8.0	20	58	SIB3 ATL28	1 1
4	Песчаное озеро	Баренцево море	69°08'	35°52'	1.2	0.3	—	21	ATL4	1
5	Михайловское озеро	То же	68°53'	36°48'	0.8	0.4	—	76	ATL1	4
6	Луйтозеро	»	68°20'	38°18'	0.6	0.2	—	50	ATL4	4
7	Р. Варзина (проходная форма)	»	68°21'	38°19'	—	—	—	—	ATL1	1
8	Оз. Нехватова 2-е	»	71°25'	53°53'	11.0	3.1	—	2	SIB2 ATL22 ATL23 ATL24	1 1 1 1
9	Большое Пуховое озеро	»	72°38'	53°30'	10.0	1.5	—	3	SIB2 ATL25	1 1
10	Безымянное озеро ¹	»	—	—	—	—	—	—	ATL29	3
Полярный Урал										
11	Большое Щучье озеро	Обь	67°53'	66°20'	12.5	1.1	136	185	ATL26 ATL22	1 1
12	Малое Щучье озеро	То же	67°49'	66°10'	7.0	0.6	—	287	ATL26 SIB2	1 1
13	Оз. Большая Хадата	»	67°36'	66°02'	4.8	0.8	—	209	ATL26 ATL27	1 1
14	Оз. Малая Хадата	»	67°36'	65°55'	5.2	0.8	—	211	ATL27	5
15	Оз. Усваты	Печора	67°44'	66°01'	3.8	0.7	—	246	ATL22	5
16	Оз. Чаньты	То же	67°41.5'	65°41'	2.4	0.6	—	244	ATL22	3
Восточная Сибирь										
17	Оз. Глубокое	Пясины	69°16'	90°10'	44.5	6.0	185	49	ATL22	4
18	Оз. Сииске	Анабар	72°44'	112°34'	0.9	0.5	—	10	SIB25	4
19	Безымянное озеро ²	»	—	—	—	—	—	—	BER10	2
20	Оз. Амут	Байкал	56°31.5'	112°00'	4.1	0.7	29	936	SIB10 SIB32	11 6
21	Оз. Леприндокан	Витим	56°33'	117°29'	6.6	2.5	26	1056	SIB15 SIB17 SIB33	5 1 2
22	Оз. Падоринское	То же	57°08'	115°36'	1.1	0.3	14	1300	SIB14	2
23	Оз. Вова	Олекма	57°12'	119°43'	0.4	0.15	17	1240	SIB20	3
24	Оз. Индеркей	Яна	64°41'	132°18'	4	1	—	932	SIB21	2
25	Оз. Лабынкыр	Индикирка	62°30'	143°36'	14.3	4.1	75	1020	SIB10 SIB29	2 1
Всего										89

Примечание. ¹ Западная часть Южного острова, точное местоположение не известно; ² 30 км от левого берега Анабара, точное местоположение не известно.

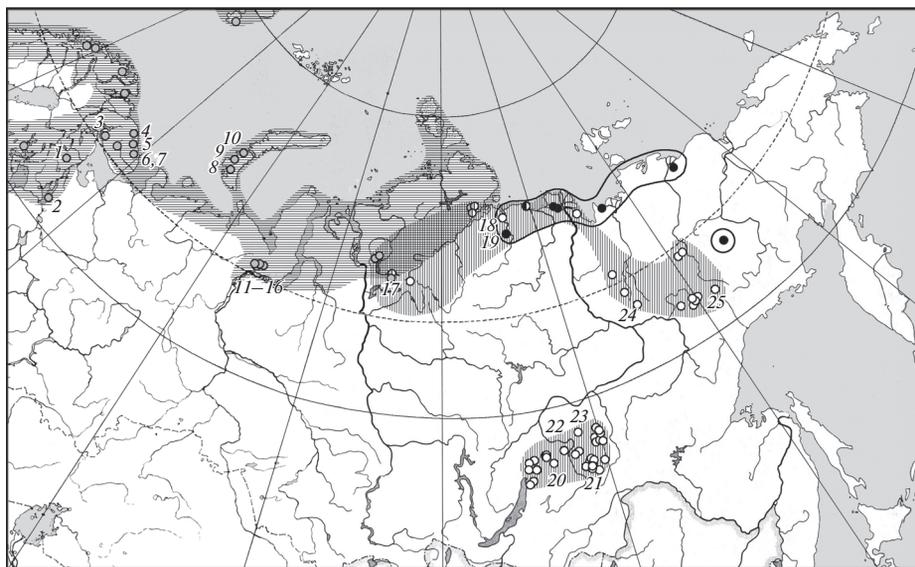


Рис. 1. Ареалы филогенетических групп и подгрупп гаплотипов мтДНК арктического гольца *Salvelinus alpinus* европейской части России и Сибири (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017; наши данные); (●) и (▨) – атлантическая подгруппа евроазиатской группы (включая гаплотипы SIB1-3, 5), (○) и (▩) – сибирская подгруппа евроазиатской группы, (●) и (—) – гаплотипы северной мальмы (берингийская группа), обнаруженные у арктических гольцов. Водоёмы: 1 – Маслозеро, 2 – Онежское озеро, 3 – оз. Колвицкое, 4 – оз. Песчаное, 5 – оз. Михайловское, 6 – оз. Луйтозеро, 7 – р. Варзина, 8 – оз. Нехватова 2-е, 9 – оз. Б. Пуховое, 10 – оз. Безымянное, 11–16 – озёра Полярного Урала, 17 – оз. Глубокое, 18 – оз. Сииске, 19 – оз. Безымянное, 20 – оз. Амут, 21 – оз. Леприндокан, 22 – оз. Падоринское, 23 – оз. Вова, 24 – оз. Индеркей, 25 – оз. Лабынкыр.

шее. В случаях разных названий одинаковых последовательностей, опубликованных и размещённых в GenBank разными авторами, использовали опубликованные ранее, а именно: SIB3, 4 (Brunner et al., 2001), а не ATL20, SIB31 (Moore et al., 2015); BER3 (Brunner et al., 2001), а не BER12 (Alekseyev et al., 2009); ATL21, 22 (Moore et al., 2015), а не ATL20, 19 (Osinov et al., 2017).

Бескорневое консенсусное дерево гаплотипов строили в программе PAUP* 4b10 (Swofford, 1998) с использованием алгоритма ближайшего связывания (NJ). Устойчивость полученных филогенетических деревьев оценивали при помощи бутстреп-анализа (Felsenstein, 1985) (1000 реплик). Сеть гаплотипов строили по алгоритму Median-Joining (MJ) с помощью программы PopART (Leigh, Bryant, 2015). Генетическое разнообразие внутри групп оценивали при помощи показателей гаплотипического и нуклеотидного разнообразия (Nei, Tajima, 1981; Nei, 1987). Последовательности, выявленные в настоящем исследовании, помещены в базу GenBank под номерами MF320245–MF320251, MG520498 и MG674532.

РЕЗУЛЬТАТЫ

После выравнивания по самой короткой среди полученных нами последовательностей длина исследуемого фрагмента составила 537 п.н., а по самой короткой среди взятых из Genbank – 500 п.н.

Выявлено 23 изменчивых сайта и 22 гаплотипа: 13 ранее опубликованных (ATL1,4, SIB2,3 – Brunner et al., 2001; ATL22 – Moore et al., 2015; SIB10, 14, 15, 20, 21,2 5, 29, BER10 – Alekseyev et al., 2009) и девять новых (ATL23–29, SIB32, 33) (табл. 1), два из которых (ATL22 и ATL29) различаются наличием вставки/делеции в 40-й позиции. Между остальными гаплотипами наблюдаются от 1 до 18 (в среднем 4.1 ± 1.1) нуклеотидных замен (0.77% всей последовательности).

На Кольском п-ове в водоёмах бассейна Баренцева моря обнаружены гаплотипы ATL1 (оз. Михайловское, р. Варзина), который ранее отмечался здесь же, а также в Альпах, Норвегии, Шотландии, Гренландии, на п-ове Лабрадор и о-ве Ньюфаундленд, и ATL4 (озёра Песчаное, Луйтозеро), известный из Исландии (Brunner et al., 2001; Moore et al., 2015); в бассейне Белого моря (оз. Колвицкое) – гаплотип SIB3, отмечавшийся на Шпицбергене (Brunner et al., 2001) и (под обозначением ATL20) в Шотландии (Moore et al., 2015), а также новый гаплотип ATL28. В Карелии в Онежском озере отмечен гаплотип SIB2, встречающийся в Финляндии (Brunner et al., 2001), в Маслозере – SIB3. Гаплотип SIB2 также обнаружен нами на Новой Земле (озёра Нехватова 2-е, Большое Пуховое) и Полярном Урале (оз. Малое Щучье). Кроме того, в двух последних районах найден гаплотип ATL22 (озёра Нехватова 2-е, Большое Щучье, Усваты, Чаньты), отмечав-

шийся на Таймыре (Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017 – как ATL19), и шесть новых гаплотипов: ATL23, 24 (оз. Нехватова 2-е), ATL25 (оз. Большое Пуховое), ATL29 (оз. Безымянное), ATL26 (озёра Большое и Малое Щучье, Большая Хадата), ATL27 (озёра Большая и Малая Хадата) (табл. 1).

В Восточной Сибири найдены в основном уже известные гаплотипы, за исключением двух новых из Забайкалья – SIB32 (оз. Амут, бассейн Байкала) и SIB33 (оз. Леприндокан, бассейн Витима–Лены). В оз. Глубокое на Таймыре встречен гаплотип ATL22; в оз. Амут, помимо SIB33, и в оз. Лабынкур (бассейн Индигирки) – наиболее широко распространённый во внутренних районах Сибири гаплотип SIB10, в последнем – также SIB29, характерный для Индигирского бассейна (Alekseyev et al., 2009); в оз. Индеркей (бассейн Яны) – SIB21, в оз. Вова (бассейн Олекмы–Лены) – SIB20. В оз. Сииске (низовья бассейна Анабара) обнаружен широко распространённый вдоль арктических побережий гаплотип SIB25, а в безымянном озере из того же бассейна – гаплотип берингийской группы BER10, ранее отмечавшийся на арктических побережьях от Оленекской губы до дельты Индигирки (Alekseyev et al., 2009).

В NJ дереве (рис. 2) выделяются два кластера гаплотипов с высокой (> 90%) бутстрэп-поддержкой, соответствующие арктической и акадийской группам (по: Brunner et al., 2001), кластер с невысокой (40%) поддержкой, соответствующий берингийской группе, и кластер с низкой (15%) поддержкой, включающий атлантические гаплотипы и гаплотипы SIB2, 3, 5, а также не образующие единого кластера группировки сибирских гаплотипов, имеющие низкую поддержку. Все атлантические, сибирские и акадийские гаплотипы объединяются в один крупный кластер, соответствующий атлантическо-сибирско-акадийской супергруппе (по: Brunner et al., 2001), который имеет поддержку >50%.

В медианной филогенетической сети гаплотипов (рис. 3) выделяются группы гаплотипов, соответствующие арктической, берингийской, акадийской и объединённой атлантической и сибирской филогенетическим группам (по: Brunner et al., 2001), отделённые друг от друга четырьмя–восемью мутациями. В последней можно выделить две группировки, разделённые двумя мутациями, граница между которыми проходит между гаплотипами SIB2 и SIB26. Одна включает большинство гаплотипов, обозначаемых как сибирские, и соответствует восточносибирской подгруппе евроазиатской группы (по: Alekseyev et al., 2009), другая – все атлантические, а также гаплотипы SIB2, 3, 5 и соответствует атлантической и евросибирской подгруппам, разделение которых не очевидно. В группировке восточносибирских гаплотипов центральное место занимает

гаплотип SIB10, он же является наиболее широко распространённым; в группировке атлантических – ATL22. Интересно отметить, что гаплотип длиннопёрой палии Световидова SVET1 оказывается наиболее близок к сибирскому гаплотипу SIB26. В табл. 2 приведены вычисленные с привлечением ранее опубликованных данных (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017) оценки генетического разнообразия популяций арктического гольца, сгруппированных по рассматриваемым в работе филогенетическим группам и подгруппам, районам и бассейнам. Сибирская подгруппа имеет более высокое гаплотипическое ($h = 0.877$) и нуклеотидное ($\pi = 0.00690$) разнообразие, чем атлантическая ($h = 0.730$, $\pi = 0.00323$). В пределах сибирской подгруппы наиболее высокие показатели разнообразия ($h = 0.843$, $\pi = 0.00653$) и наибольшее число гаплотипов (17) обнаружены в Забайкалье, а среди бассейнов – в бассейне Витима ($h = 0.821$, $\pi = 0.00610$, 10 гаплотипов). В пределах атлантической подгруппы наибольшее генетическое разнообразие отмечено на Новой Земле ($h = 0.806$, $\pi = 0.00333$, 6 гаплотипов). В области перекрытия ареалов сибирской и атлантической подгрупп на Таймыре и Путоране наблюдается наибольшее нуклеотидное разнообразие среди рассматриваемых районов России ($\pi = 0.00663$). На арктических побережьях от Анабара до дельты Индигирки генетическое разнообразие как сибирской подгруппы, так и берингийской группы равно нулю, так как каждая представлена лишь одним гаплотипом; общее разнообразие арктических гольцов в этом районе, несмотря на перекрытие ареалов двух филогенетических линий, также невелико ($h = 0.206$, $\pi = 0.00407$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранг и состав атлантической и сибирской подгрупп. Филогенетические группы гаплотипов гольцов были выделены Бруннером с соавторами (Brunner et al., 2001) как кластеры, имевшие высокую бутстрэп-поддержку в полученных ими филогенетических деревьях гаплотипов. Арктическая группа соответствовала гольцам арктических районов Северной Америки, Канадского Арктического архипелага, Гренландии и азиатскому гольцу Таранца, акадийская – арктическим гольцам Квебека и штата Мэн, сибирская – арктическим гольцам Сибири, Финляндии и Шпицбергена, атлантическая – арктическим гольцам Северной Европы, Альп, Британских островов, Исландии, Гренландии, Ньюфаундленда и Лабрадора. Две последние признавались наиболее близкими и вместе с акадийской объединялись авторами в супергруппу ASA (атлантико-сибирско-акадийскую). Гаплотипы пятой, берингийской, группы, отмеченные у северной

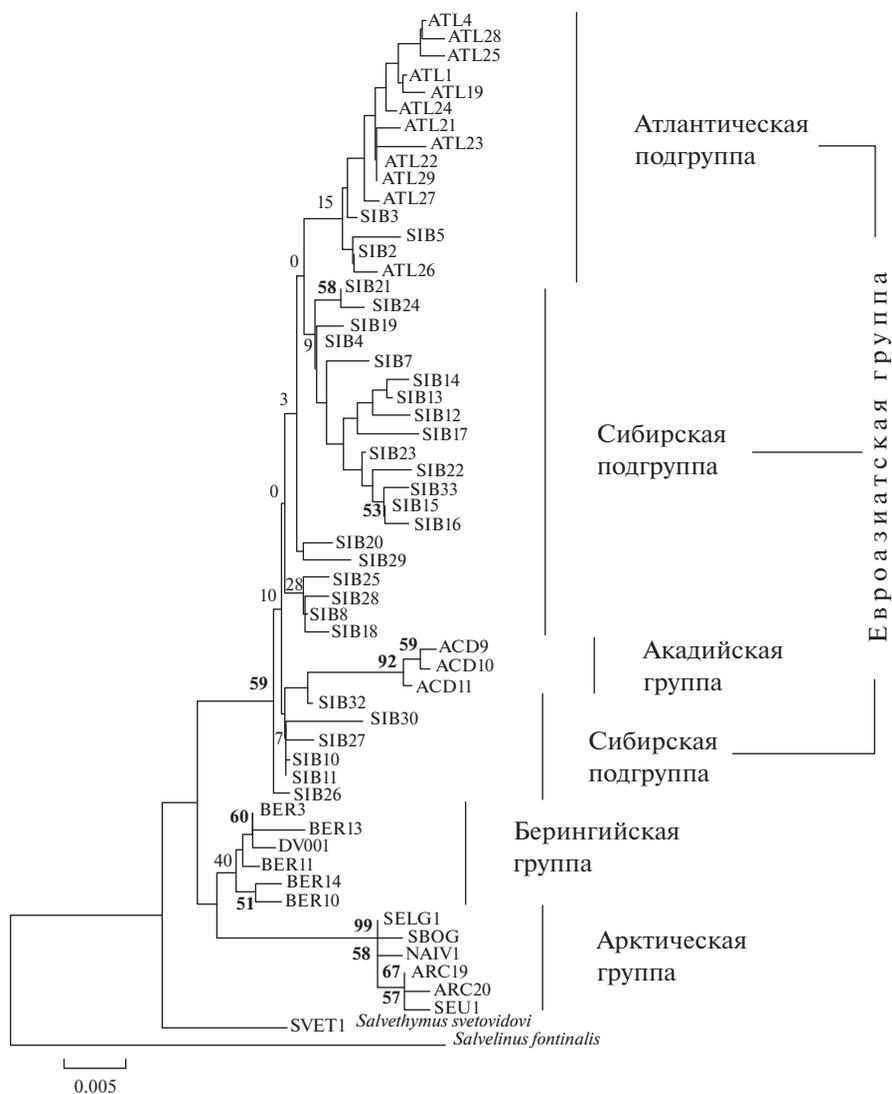


Рис. 2. Бескорневое консенсусное NJ-дерево гаплотипов контрольной области мтДНК арктического гольца *Salvelinus alpinus* и близких к нему форм (*S. fontinalis* и *S. (Salvelthymus) svetovidovi*). На ветвях приведены бутстрэп-оценки: полужирный шрифт – поддержка >50%, обычный шрифт – <50% (выборочно).

мальмы, были позже обнаружены и у арктического гольца, что трактуется как результат его прошлой гибридизации с ней (Taylor et al., 2008; Alekseyev et al., 2009; Moore et al., 2015; Сенчукова и др., 2015; Esin et al., 2017; Osinov et al., 2017).

С накоплением данных различия между атлантической и сибирской группами стали стираться. Добавление новых гаплотипов из Сибири привело к нарушению целостности последней, а бутстрэп-анализ не выявил высокой поддержки сибирских гаплотипов или каких-либо крупных их группировок (Alekseyev et al., 2009). Аналогичный результат в отношении как сибирской, так и атлантической групп был получен Муром с соавторами (Moore et al., 2015). Даже в дереве, приводимом Ямамото с соавторами (Yamamoto et al., 2014), включавшем лишь гаплотипы сибирской

группы, опубликованные Бруннером с соавторами, они разделились на два кластера, один из которых (SIB1-3, 5, 9) объединялся с кластером атлантической группы, хотя и без высокой бутстрэп-поддержки. Отмеченная Бруннером с соавторами дискретность атлантической и сибирской групп могла быть связана не только с ограниченностью имевшегося в их распоряжении материала из Сибири, но и с отмеченными ошибками секвенирования (Osinov et al., 2015; Moore et al., 2017). В связи с близостью этих групп, не соответствующих по уровню различий арктической и берингийской, было предложено объединить их в одну евроазиатскую с тремя подгруппами: атлантическую (все гаплотипы атлантической группы), восточносибирскую (большинство сибирских гаплотипов) и промежуточную между ними евросибирскую

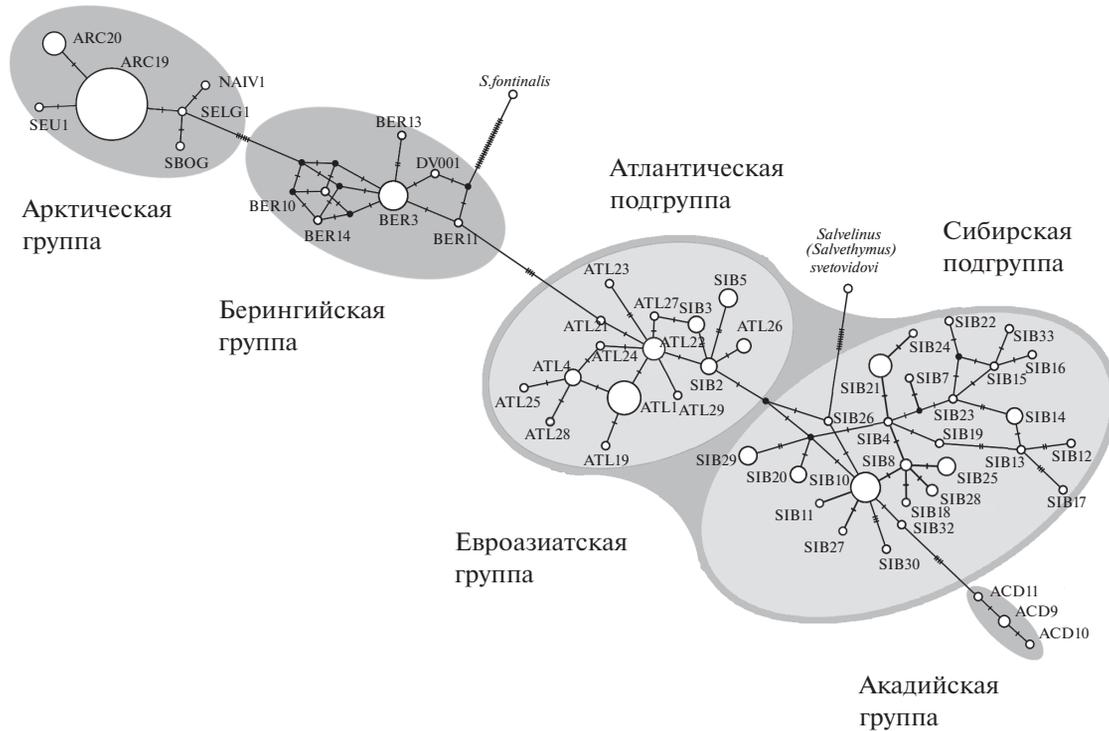


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов контрольной области мтДНК арктического гольца *Salvelinus alpinus* и близких к нему форм, добавлены данные по *S. fontinalis* и *S. (Salvelinus) svetovidovi*. Размер кружков пропорционален числу водоёмов, в которых обнаружен данный гаплотип (по нашим и литературным данным). Поперечными чёрточками на ветвях показано число нуклеотидных замен, число вставок/делеций не показано (по одной делеции у SELG, SIB11, ATL29; одна вставка у SIB24; одна вставка и одна делеция у *S. fontinalis*). Серой заливкой обозначены границы филогенетических групп и подгрупп.

(гаплотипы SIB1-3, 5, 9) (Alekseyev et al., 2009). Вопрос о необходимости пересмотра выделенных Бруннером с соавторами гаплогрупп обсуждался Осиновым с соавторами (Osinov et al., 2015).

Результаты нашего исследования ещё раз демонстрируют, что атлантические и сибирские гаплотипы не образуют в филогенетическом дереве поддержанных кластеров и подтверждают обоснованность создания объединённой евроазиатской группы, но лишь с двумя подгруппами – сибирской и атлантической; евросибирскую подгруппу следует включить в состав последней (рис. 2, 3). При отнесении гаплотипов SIB1-3, 5, 9 к атлантической, а не к сибирской (под)группе, как у Бруннера с соавторами, ареалы подгрупп приобретают более естественную конфигурацию. Ареал атлантической охватывает европейские Альпы, близкие к побережьям районы Европы, Сибири и Северной Америки и северные острова; ареал сибирской после исключения популяций Финляндии и Шпицбергена ограничивается Восточной Сибирью. Атлантическая и сибирская подгруппы очень близки, существующий между ними разрыв в две мутации может исчезнуть при обнаружении новых евроазиатских гаплотипов.

Географическое распространение и филогенетические связи гольцов с гаплотипами атлантической

и сибирской подгрупп. Гольцы с гаплотипами атлантической подгруппы обнаружены нами в Карелии, на Кольском п-ове, Новой Земле, Полярном Урале, Таймыре. На плато Путорана и Таймыре ареал этой подгруппы перекрывается с ареалом сибирской (Osinov et al., 2017) (рис. 1). Полученные данные вкупе с имеющимися (Brunner et al., 2001, Moore et al., 2015) свидетельствуют о широком распространении ряда атлантических гаплотипов. Гаплотипы ATL1, 4, 19, 22, SIB2, 3 встречаются в разных далеко удалённых друг от друга регионах Палеарктики, а два из них (ATL1, 19) – также в Северной Америке. Атлантическая подгруппа включает проходные и недавно произошедшие от них жилые популяции, в том числе островные. Всё это свидетельствует о широкомасштабном последнем расселении проходной формы гольцов атлантической подгруппы по Атлантическому и Ледовитоморскому бассейнам.

Гольцы с гаплотипами сибирской подгруппы обнаружены нами, как и ранее (Alekseyev et al., 2009), в Забайкалье, в горных верховьях бассейнов Яны и Индигирки, а также впервые в низовьях Анабара. Они встречаются также в прибрежных районах Восточной Сибири от Хатангской губы до дельты Лены (Alekseyev et al., 2009), на плато Путорана и Таймыре (Brunner et al., 2001;

Таблица 2. Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие в популяциях арктического гольца *Salvelinus alpinus*, сгруппированных по бассейнам, районам и рассматриваемым филогенетическим группам и подгруппам (по нашим и литературным данным)

Локальность (филогенетическая группа, подгруппа)	и, экз.	Число гаплотипов*	Разнообразие		Число сайтов	
			гаплотипическое (<i>h</i>)	нуклеотидное (π)	сегрегирующих (полиморфных)	филогенетически информативных
Бассейны						
Байкал (С)	45	2 (3)	0	0.00047 ± 0.00002	1	1
Лена–Чая (С)	56	1	0.821 ± 0.0010	0	0	0
Лена–Витим (С)	164	10	0.618 ± 0.0020	0.00610 ± 0.00002	11	11
Лена–Олекма (С)	159	5	0.167 ± 0.0387	0.00410 ± 0.00002	8	8
Лена–Алдан (С)	12	2	0.348 ± 0.0280	0.00066 ± 0.00015	2	0
Верхняя и средняя Яна (С)	21	4	0.547 ± 0.0930	0.00154 ± 0.00001	4	3
Верхняя и средняя Индигирка (С)	25	4	0.547 ± 0.0930	0.00525 ± 0.00085	7	6
Районы						
Забайкалье (С)	414	16 (17)	0.800 ± 0.0030	0.00653 ± 0.00001	15	15
Горы Восточной Сибири – бассейны Алдана, верхней и средней Яны и Индигирки (С)	58	8		0.00554 ± 0.00005	9	9
Побережье Восточной Сибири:			0			
– Анабар–дельта Лены (С)	14	1	0	0	0	0
– Анабар–дельта Индигирки (Б)	39	1	0.206 ± 0.0110	0	0	0
– Анабар–дельта Индигирки (С и Б)	48	2	0.607 ± 0.0590	0.00407 ± 0.00022	10	10
Таймыр, Путорана (С)	8	3	0.581 ± 0.0083	0.00573 ± 0.00056	7	5
Таймыр, Путорана (А)	29	3	0.728 ± 0.0072	0.00330 ± 0.00004	4	4
Таймыр, Путорана (С и А)	37	6	0.667 ± 0.1020	0.00663 ± 0.00013	12	10
Карелия (А)	4	2	0.659 ± 0.0240	0.00132 ± 0.00020	1	1
Кольский п-ов (А)	14	4	0.806 ± 0.0040	0.00218 ± 0.00020	5	1
Новая Земля (А)	9	5 (6)	0.684 ± 0.0160	0.00333 ± 0.00033	6	2
Полярный Урал (А)	19	4	0.684 ± 0.0160	0.00216 ± 0.00009	3	3
Филогенетические группы и подгруппы						
Евроазиатская группа	627	37 (39)	0.877 ± .0004	0.00851 ± 0.00001	25	23
Сибирская подгруппа	482	24 (26)	0.730 ± 0.003	0.00690 ± 0.00001	20	19
Атлантическая подгруппа	145	14 (15)			13	9

Примечание. С – сибирская подгруппа, А – атлантическая подгруппа, Б – берингийская группа; *в скобках указано общее число гаплотипов в тех случаях, когда не все они использовались при расчёте показателей разнообразия.

Moore et al., 2015; Osinov et al., 2017). К востоку от бассейна Индигирки сибирская подгруппа граничит с арктической, но положение границы и степень возможного перекрытия их ареалов не установлены. Сибирская подгруппа представлена почти исключительно жилыми континентальными популяциями; проходные (за исключением одной – из р. Новая, бассейн Хатангской губы) и островные пока не отмечены.

В разных изолированных участках ареала сибирской подгруппы обнаружены разные частичные перекрывающиеся наборы гаплотипов, однако в филогенетических деревьях гаплотипы не группируются по этим участкам. Отмечены (Alekseyev et al., 2009) общие для Забайкалья и бассейна Яны гаплотипы SIB8 и SIB10, нами гаплотип SIB10 те-

перь найден также в бассейне Индигирки, т.е. он встречается в трёх основных горных участках ареала арктического гольца в континентальной Сибири. Судя по наибольшей частоте встречаемости среди сибирских гаплотипов, широкому географическому распространению и положению в сети гаплотипов (рис. 2), он является предковым для гаплотипов сибирской подгруппы. В бассейне Яны мы отметили ещё один общий с Забайкальем гаплотип – SIB21, т.е. из четырёх найденных в этом бассейне гаплотипов в Забайкалье отсутствует лишь гаплотип SIB28. Эти данные свидетельствуют об общем происхождении и близких филогенетических связях арктических гольцов из разных областей Сибири и, возможно, об их миграциях между этими областями в периоды плей-

стоценовых похолоданий, хотя и не столь масштабных, как в атлантической подгруппе.

Генетическое разнообразие атлантической и сибирской подгрупп. Из двух подгрупп евроазиатской филогенетической группы генетическое разнообразие выше в сибирской. Это можно рассматривать либо как свидетельство её большей древности по сравнению с атлантической, либо того, что в связи с распространением в Восточной Сибири, где не было сплошного покровного оледенения (Розенбаум, Шполянская, 2000), она в меньшей степени подверглась негативному влиянию последнего ледникового периода и не прошла столь узких “бутылочных горлышек”, как атлантическая. Действительно, высокое разнообразие гаплотипов мтДНК гольцов этой подгруппы отмечено во внутренних горных районах Сибири, а наибольшее – в Забайкалье, самом южном из них, где хотя и имелись горно-долинные оледенения, покрывавшие большинство современных населённых гольцами озёр, но в периоды плейстоценовых похолоданий возникали условия для обитания гольцов в появлявшихся крупных ледниково-подпрудных озёрах (Еникеев, 2009) и в многочисленных мелких предгорных и равнинных водоёмах, в настоящее время слишком тепловодных для этих холодолюбивых рыб. При этом в северных прибрежных районах Сибири генетическая изменчивость гольцов сибирской подгруппы крайне низка, как у гольцов арктической группы в Канадской Арктике, недавно заселивших районы последнего оледенения ($h = 0.106$, $\pi = 0.000213$) (Moore et al., 2015). Очевидно, даже в отсутствие сплошного ледникового щита во время плейстоценовых оледенений, включая последнее, здесь складывались условия, малопригодные для жизни гольцов.

Интрогрессия. Интрогрессия гаплотипов северной мальмы (берингийская филогенетическая группа) в геном арктических гольцов отмечалась как в Северной Америке (Taylor et al., 2008; Moore et al., 2015), так и в Азии (Alekseyev et al., 2009; Сенчукова и др., 2015; Esin et al., 2017; Osinov et al., 2017), в то время как на Аляске и на Камчатке эта интрогрессия наблюдается в пределах области перекрытия ареалов двух видов. В бассейне Оленекской губы, в дельтах Лены, Яны и Индигирки гаплотип берингийской группы BER10 обнаружен у арктических гольцов далеко за пределами тихоокеанского ареала мальмы (Alekseyev et al., 2009). При этом он идентичен в пределах перекрывающегося участка гаплотипу SMAL-DL-4, отмеченному у мальмы из бухты Гаванская, о. Беринга (Сошнина и др., 2015). Нами гаплотип BER10 обнаружен в низовьях Анабара, что отодвигает границу его распространения вдоль ледовитоморских побережий Сибири ещё дальше на запад. Наличие гаплотипа SIB25 в расположенном в этом же районе оз. Сииске свидетельствует

о том, что в бассейне Анабара, как и в низовьях Лены и Оленька, перекрываются области распространения гаплотипов евроазиатской и берингийской филогенетических групп. Интрогрессивная гибридизация с мальмой могла иметь место в тихоокеанском бассейне во время одного из ледниковых максимумов, откуда затем, при потеплении климата, арктические гольцы с берингийским гаплотипом распространились вдоль ледовитоморского побережья. Можно также допустить прошлую экспансию самой мальмы на запад, её гибридизацию с гольцами евроазиатской группы в арктических районах с последующим её исчезновением. В любом случае наблюдаемые факты указывают на то, что в заселении восточных арктических побережий Сибири участвовали гольцы из района Берингии, а наличие лишь одного гаплотипа берингийской группы на обширном участке от Анабара до дельты Индигирки – нахождение их предков через узкое “бутылочное горлышко”.

ВЫВОДЫ

1. На территории европейской части России и Сибири обитают арктические гольцы, имеющие гаплотипы контрольной области мтДНК выделенных ранее (Brunner et al., 2001) атлантической, сибирской и берингийской филогенетических групп. Первые две обнаруживают большую близость, в связи с чем их предлагается рассматривать как подгруппы единой евроазиатской группы; при этом несколько гаплотипов, включавшихся ранее в сибирскую группу, отнесены к атлантической подгруппе.

2. Арктические гольцы с гаплотипами атлантической подгруппы распространены на севере России от западных границ острова Путораны и Таймыра, включая арктические острова; с гаплотипами сибирской подгруппы – в Сибири от Путораны и Таймыра, где их ареал перекрывается с ареалом атлантической подгруппы, до дельты Лены на севере и до горных верховий бассейнов Яны, Индигирки, Лены и Байкала на юге. Первые представлены проходными и молодыми жильными материковыми и островными популяциями, вторые – почти исключительно жильными континентальными популяциями, имеющими предположительно более древнее происхождение.

3. В прибрежных районах Сибири от низовий Анабара до дельты Индигирки обитают арктические гольцы с гаплотипами берингийской группы, попавшими в их геном в результате прошлой интрогрессивной гибридизации с северной формой мальмы. Их ареал перекрывается с ареалом сибирской подгруппы и сформировался в результате плейстоценовой экспансии носителей этих гаплотипов (самой мальмы или гибридизовавших с ней арктических гольцов) из Берингии на запад вдоль северных побережий.

4. В прибрежных районах Сибири от Анабара до дельты Индигирки генетическое разнообразие арктических гольцов, выявляемое по мтДНК, обусловлено только присутствием здесь гаплотипов двух разных филогенетических линий (сибирской подгруппы и берингийской группы), а внутри них равно нулю, что указывает на прохождение предками обитающих здесь гольцов “бутылочных горлышек” во время последнего оледенения. Наибольшее разнообразие наблюдается на юге Забайкалья, где такое обеднение генофонда не происходило.

5. Слабая географическая структурированность разнообразия мтДНК внутри атлантической и сибирской подгрупп на уровне крупных регионов свидетельствует о недавних межрегиональных контактах арктических гольцов, в частности, о широкомасштабном послеледниковом расселении проходной формы гольцов атлантической подгруппы и о возможных миграциях гольцов сибирской подгруппы между разными областями Сибири в периоды плейстоценовых похолоданий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность В.С. Боркичеву (СевПИНРО), С.А. Ганусевичу (Центр спасения диких животных), Е.В. Есину (ВНИРО), Г.Н. Маркевичу (Кроноцкий природный биосферный заповедник), А.А. Махрову (ИПЭЭ РАН), Е.А. Салменковой (ИОГен РАН), Т.П. Сипко (ИПЭЭ РАН) за сбор и предоставление материала для исследования; Р.С. Андрееву, А.Н. Матвееву, В.П. Самусенку, А.Л. Юрьеву, И.И. Юрьеву (ИГУ), Д.В. Щепоткину и Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН) – за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00092), программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России” (разделы государственного задания № 0112-2018-0025 и № 0108-2018-00015) и в рамках разделов государственного задания ИОГен РАН № 0112-2016-0002 (Н.В. Гордеева), ИБР РАН № 0108-2018-0007, ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (С.С. Алексеев).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. 1999. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 1. С. 48–56.

Амтиславский А.З. 1976. О двух формах гольца *Salvelinus alpinus* (L.) озера Большое Щучье (Полярный Урал) // *Экология*. № 2. С. 86–89.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.

Еникеев Ф.И. 2009. Плейстоценовые оледенения Восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // *Геоморфология*. № 2. С. 33–49.

Есин Е.В., Маркевич Г.Н. 2018. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Формирование и расселение видов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 58. № 2. С. 161–178.

Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука, 360 с.

Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 207 с.

Олейник А.Г. 2013. Молекулярная эволюция гольцов рода *Salvelinus*: филогенетические и филогеографические аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 48 с.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А. 2007. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // *Генетика*. Т. 43. № 8. С. 1097–1106.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2003. Генетическая дифференциация трех симпатричных видов гольцов рода *Salvelinus* по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 39. № 8. С. 1099–1105.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2004. Дифференциация мальмы *Salvelinus malma* и гольца Таранца *Salvelinus taranetzi* по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 40. № 3. С. 386–392.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. и др. 2005. Дифференциация мальмы *Salvelinus malma* Азии и Северной Америки по данным PCR-RFLP анализа митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 41. № 5. С. 626–634.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Чукова Е.И. 2010. Филогеография южной азиатской мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi*: генеалогический анализ митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 46. № 2. С. 226–238.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2011. Популяционно-генетическая структура северной мальмы *Salvelinus malma malma* Азии и Северной Америки // *Там же*. Т. 47. № 12. С. 1642–1654.

Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2015. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК // *Там же*. Т. 51. № 1. С. 63–77.

Осинов А.Г. 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*–*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // *Вопр. ихтиологии*. Т. 41. № 2. С. 167–183.

Осинов А.Г., Алексеев С.С., Кириллов А.Ф. 2003. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Силян-Кюель (бассейн реки Яна): биология, морфология, генетика, филогения // *Там же*. Т. 43. № 1. С. 58–72.

Радченко О.А. 2003а. Изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях озерных гольцов рода *Salvelinus* Дальнего Востока и Сибири // *Там же*. Т. 43. № 4. С. 553–561.

Радченко О.А. 2003б. Сравнительный рестрикционный анализ митохондриальной ДНК в некоторых популяциях озерного гольца рода *Salvelinus* // *Генетика*. Т. 39. № 1. С. 103–106.

Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // *Там же*. Т. 40. № 3. С. 322–333.

- Розенбаум Г.Э., Шполянская Н.А. 2000. Позднекайнозойская история криолитозоны Арктики и тенденции ее будущего развития. М.: Науч. мир, 100 с.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 223 с.
- Савваитова К.А., Волобуев В.В. 1978. К систематике арктических гольцов *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 10. С. 1534–1543.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Есин Е.В. и др. 2015. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) и их положение в филогенетической системе *S. alpinus*–*S. malma* // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 74–81.
- Сошнина В.А., Павлов С.Д., Зеленина Д.А. 2015. Филогенетические отношения мальмы *Salvelinus malma* Walbaum Командорских островов с другими представителями рода *Salvelinus* по результатам исследования митохондриальной ДНК // Тез. докл. XVI Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 340–344.
- Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. 2007. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus curilus* Pallas, 1814 (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интродукция генов? // Генетика. Т. 43. № 2. С. 227–239.
- Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. 2009. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. V. 75. P. 368–392.
- Behnke R.J. 1984. Organizing the diversity of Arctic charr complex // Biology of the Arctic charr / Eds. Johnson L., Burns B.L. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. P. 3–21.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. P. 573–586.
- Esin E.V., Bocharova E., Mugue N.S., Markevich G.N. 2017. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: a legacy of the last glaciations // J. Fish Biol. V. 91. № 2. P. 628–644.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. V. 39. P. 783–791.
- Johnson L. 1980. Arctic charr // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Perspectives in vertebrate science 1 / Ed. Balon E.K. Hague: W. Junk Publ. P. 15–98.
- Jonsson B., Jonsson N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr // J. Fish Biol. V. 58. P. 605–638.
- Kearse M., Moir R., Wilson A. et al. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data // Bioinformatics. V. 28. № 12. P. 1647–1649.
- Klemetsen A. 2013. The most variable vertebrate on Earth // J. Ichthyol. V. 53. V. 10. P. 781–791.
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol. V. 6. № 9. P. 1110–1116. doi 10.1111/2041-210X.12410
- McPhail J.D. 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // J. Fish. Res. Board Can. V. 18. P. 793–816.
- Moore J.-S., Bajno R., Reist J.D., Taylor E.B. 2015. Post-glacial recolonization of the North American Arctic by Arctic char (*Salvelinus alpinus*): genetic evidence of multiple northern refugia and hybridization between glacial lineages // J. Biogeogr. V. 42. P. 2089–2100.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 512 p.
- Nei M., Tajima F. 1981. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // Genetics. V. 105. P. 207–217.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A. 2010. Mitochondrial DNA diversity and relationships of endemic charrs of the genus *Salvelinus* from lake Kronotskoye (Kamchatka Peninsula) // Hydrobiologia. V. 650. № 1. P. 145–159.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. 2007. Divergence of the *Salvelinus* species mitochondrial DNA from northeastern Asia // Ecol. Freshw. Fish. V. 16. № 1. P. 87–98.
- Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Bondar E.I., Brykov V.A. 2013. Phylogeography of northern Dolly varden *Salvelinus malma malma* (Salmonidae) from Asia and North America: an analysis based on the mitochondrial DNA genealogy // J. Ichthyol. V. 53. V. 10. P. 820–832.
- Osinov A.G., Senchukova A.L., Mugue N.S. et al. 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* // Biol. J. Linnean Soc. V. 116. P. 63–85.
- Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S. et al. 2017. On the origin and phylogenetic position of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex, Salmonidae) from Lake Cherechen' (middle Kolyma River basin): controversial genetic data // Polar Biol. V. 40. P. 777–786
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1626 p.
- Senchukova A.L., Mugue N.S., Pavlov S.D., Mel'nikova M.N. 2013. Genetic differentiation in charrs of the genus *Salvelinus* of the Kronotskoe lake-river system and their relationships with other charr populations of the Kamchatka peninsula // J. Ichthyol. V. 53. V. 10. P. 840–848.
- Swofford D.L. 1998. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods). Sunderland, MA: Sinauer Associates, 140 p.
- Taylor E.B. 2016. The Arctic char (*Salvelinus alpinus*) “complex” in North America revisited // Hydrobiologia. V. 783. № 1. P. 283–293.
- Taylor E.B., Lowery E., Lilliestrale A. et al. 2008. Genetic analysis of sympatric char populations in western Alaska: Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly varden (*Salvelinus malma*) are not two sides of the same coin // J. Evol. Biol. V. 21. P. 1609–1625.
- Yamamoto S., Maekawa K., Morita K. et al. 2014. Phylogeography of the salmonid fish, Dolly varden *Salvelinus malma*: multiple glacial refugia in the North Pacific rim // Zool. Sci. V. 31. № 10. P. 660–670.