

УДК 575.86:597.553.2

ФИЛОГЕНИЯ ГОЛЬЦОВ РОДА *Salvelinus* ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК

© 2015 г. А. Г. Олейник¹, Л. А. Скурихина¹, Вл. А. Брыков^{1,2}

¹Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток 690041
e-mail: alla_oleinik@mail.ru

²Дальневосточный федеральный университет, кафедра клеточной биологии и генетики, Владивосток 690600
Поступила в редакцию 17.03.2014 г.

Гольцы рода *Salvelinus* (включая *Salvethymus*) являются монофилетической группой лососевых рыб, дивергировавшей от общего предка, без разделения на подродовые таксоны. В филогенезе рода прошло четыре цикла дивергенции митохондриального генома. Первый, относящийся к позднему миоцену, границе между миоценом и плиоценом (6–4 млн лет назад), связан с последовательной дивергенцией базальных ветвей *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi* и *S. leucomaenis*. На период 3–2 млн лет назад попадают два дивергентных события: обособление предковой линии *западной тихоокеанской* группы *S. m. krascheninnikovi*, и последующее разделение общего предка рода на два митохондриальных филума. Следующий цикл относится к временному отрезку около 1 млн лет назад и включает дивергенцию обоих филумов. В одном филуме сравнительно быстро произошли обособление *арктической* и *восточной тихоокеанской* филогрупп и дивергенция общего предка последней на линии *S. confluentus* и *S. m. lordi*. Второй филум в это же время дивергировал на филогенетические группы *S. m. malma* и *S. alpinus*. На последнем этапе, в среднем–позднем плейстоцене, происходила дифференциация таксонов внутри филогенетических групп.

DOI: 10.7868/S0016675815010099

Гольцы рода *Salvelinus* (Salmoniformes: Salmonidae) являются важной составной частью арктических и субарктических пресноводных экосистем Европы, Восточной Сибири, северо-востока Азии и Северной Америки, относящихся к бассейнам Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов. При этом степень морфоэкологической изменчивости гольцов оказалась намного выше, чем у других представителей ихтиофауны северных арктических сообществ. Большинство исследователей отмечают, что гольцы — одна из самых интересных и одновременно сложных в таксономическом отношении групп среди лососевых рыб. Поэтому, несмотря на хорошую морфологическую изученность [1–4 и др.], многие принципиальные вопросы филогении рода остаются невыясненными. В этой связи молекулярно-генетические исследования гольцов, несомненно, представляют интерес, так как позволяют определять генетические различия между популяциями, находящимися на разных уровнях фенотипической дивергенции, и таким образом способствуют установлению иерархии родственных связей таксонов, их взаимной обособленности, времени возникновения и степени дивергенции от общего предка рода.

Перспективы решения филогенетических проблем в молодых близкородственных группах, к которым относятся и гольцы рода *Salvelinus*,

связаны с использованием анализа митохондриальной ДНК. В этом случае применение более медленно эволюционирующих ядерных маркеров часто сталкивается с проблемой ограниченного числа филогенетически информативных признаков (синапоморфий), что приводит к построению политомических дендрограмм с большим числом слабо поддержанных узлов. Однако, несмотря на большое количество публикаций [5–17 и др.], к настоящему времени не удалось синтезировать все имеющиеся данные в обобщенную филогению митохондриальных групп, согласованную с морфологической филогенией рода *Salvelinus*. Наши исследования генетической дифференциации и дивергенции гольцов рода *Salvelinus* на основании PCR-RFLP анализа фрагментов мтДНК [11–13] позволили получить представление об эволюции основных филогенетических групп гольцов. Но предложенная филогенетическая гипотеза не была свободна от ограничений, связанных с составом анализируемых таксонов и признаков. Поэтому полученную реконструкцию и сформулированную на ее основе филогенетическую гипотезу [11] мы изначально рассматривали как предварительную, требующую подтверждения для расширенного состава таксонов. Все это стимулировало проведение дальнейших филогенетических исследований гольцов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на оригинальном материале из коллекции авторов, собранном в период с 1995 по 2005 г. Исследованы следующие голцы рода *Salvelinus*: белый голец *S. albus*, арктический голец *S. alpinus alpinus* и *S. a. oquassa*, чукотский голец *S. andriashevi*, бычья форель *S. confluentus*, голец Крогиус *S. krogiusae*, длинноголовый голец *S. kronocius*, кунджа *S. leucotaenis*, голец Леванидова *S. levanidovi*, северная мальма *S. malma malma*, южная азиатская мальма *S. m. krascheninnikovi*, южная североамериканская мальма *S. m. lordi*, носатый голец *S. schmidtii*, голец Таранца *S. taranetzi*, начикийский голец *Salvelinus* sp. 4 [согласно: 18], *Salvelinus* sp. (табл. 1). В качестве внешней группы в анализ был включен атлантический лосось *Salmo salar*. Подробно общая схема лабораторного протокола анализа мтДНК изложена ранее [11–13]. В соответствии с задачами исследований использовали разные наборы из 20 рестрикционных эндонуклеаз (“MBI Fermentas”, Литва; “СибЭнзим”, Россия): *AsuI*, *AvaI*, *AvaII*, *BstNI*, *BstUI*, *DdeI*, *EcoRV*, *HhaI*, *HinfI*, *MboI*, *MboII*, *MspI*, *RsaI*, *StyI*, *BsuRI*, *VspI*, *BclI*, *SspI*, *BmeI390I*, *TaqI*. Данные о размерах фрагментов рестрикции и составе комбинированных гаплотипов могут быть получены по запросу от авторов. Математический анализ данных проводили, используя пакеты филогенетических программ MRBAYES version 3.2 [19], PAUP version 4.0b10 [20], PHYLIP 3.67 [21], REAP [22].

При формировании таксон-признаковых матриц для филогенетического анализа в качестве признаков рассматривали рестрикционные сайты, в качестве операционных таксономических единиц (OTU) — комбинированные гаплотипы мтДНК или выделенные таксономические группы. Статистический анализ включал феноетический анализ генетического сходства по всему массиву признаков, филогенетический анализ родственных отношений, кладистический анализ филогенетически информативных признаков для определения последовательности дивергенции, тестирование устойчивости связей при изменении количества и качества дифференцирующих признаков, состава терминальных групп, с использованием дистанционных (UPGMA, NJ) и признаковых (MP, ML, BI) методов.

Для построения дендрограмм на основании алгоритмов кластер-анализа (UPGMA, NJ) в качестве меры генетических дистанций между гаплотипами мтДНК использовали оценки нуклеотидной дивергенции. Расчет выполняли по оригинальным, разработанным для рестрикционных сайтов [23–25], и модифицированной (K2P) [26] формулам. В случае, когда в качестве терминальных групп выступали таксоны, нуклеотидная дивергенция оценивалась на основе эволюционной

модели Неи и Таджимы [27, 28] (программа DA в пакете REAP). В дальнейшем матрицу дистанций переносили в PHYLIP 3.67 для кластеризации и тестирования топологии дендрограмм. Фенетический анализ в программах PAUP 4.0b10 и PHYLIP 3.67 (шаги: RESTDIST, SEQBOOT, NEIGHBOR, CONSENSE) был последовательно выполнен для каждой матрицы данных. На этом этапе также проведено тестирование устойчивости связей в зависимости от количества и качества дифференцирующих признаков, выбранной модели нуклеотидных замещений для расчета парных дистанций.

Филогенетический анализ методом максимальной экономии (MP) для каждого набора признаков был выполнен для нескольких моделей замещений нуклеотидов с использованием двух поисковых стратегий (*heuristic search*, *branch-and-bound*). Программа в пакете PAUP 4.0b10 выполняла эвристический поиск оптимального дерева (опции TBR и MulTrees) в 100 повторностях с ограничением максимально возможного числа деревьев до 1000. В случае, когда не удавалось обнаружить одного лучшего дерева, различия между альтернативными топологиями оценивали с помощью тестов Темплетона [29] и Кишино–Хэсегавы [30]. Поиск оптимального MP-дерева также был выполнен по *branch-and-bound* алгоритму программы PENNY, среди 1000 псевдослучайных реплик, полученных из исходной матрицы в программе SEQBOOT.

Филогенетический анализ методами максимальной правдоподобия (ML, BI) выполнен на основе оптимальной для рестрикционных сайтов модели нуклеотидных замещений F84 [30], *a priori* выбранной программой MRBAYES 3.2. Эвристический поиск наиболее правдоподобного ML-дерева проводили в 30–100 повторностях (опция TBR) со случайным характером включения OTU. Анализ методом Байесовского максимального правдоподобия (BI) выполняли при следующих заданных параметрах алгоритма Монте-Карло (MCMC): одновременный запуск десяти цепей Маркова (девяи “горячих” и одной “холодной”), 5 100 000 циклов, отбор каждого 500-го и исключение первых 5001 из генерированных деревьев (*burnin* = 5001). Реконструкция кладограмм выполнена методом максимальной экономии, на основе максимального количества филогенетически информативных (синапоморфных) признаков, с использованием эвристического поиска в программе PAUP 4.0b10 и *branch-and-bound* алгоритма в программе PENNY. Во всех вариантах сохранялись описанные выше параметры анализа.

Достоверность всех топологий оценивалась бутстрэпом [31], включающим 1000 итераций для каждого набора данных. Устойчивость точек ветвления определяли по значениям бутстрэп-под-

Таблица 1. Данные об исследованных таксонах гольцов рода *Salvelinus*

Таксон	Локальность (обозначение)	Объем выборки	
		N_1	N_2
<i>S. leucomaenis</i>	зал. Измены (LEIZ)*, р. Камчатка (LEKA)	13	10
<i>S. levanidovi</i>	р. Яма (LVYA)*	13	13
<i>S. taranetzi</i>	оз. Аччен (TRAC)*, оз. Пекульнейское (TRMP)	27	15
<i>S. krogiusae</i>	оз. Дальнее (KGDA)*	5	5
<i>S. andriashevi</i>	оз. Эстихед (ANES)*	2	2
<i>Salvelinus</i> sp. 4	оз. Начикинское (SPNA)*	17	17
<i>S. alpinus alpinus</i>	оз. Лама, оз. Арилах, оз. Айли (ARGA.002-014)* оз. Фьеллфросватнет (Fjellfrosvatnet Lake) (ARGA.015-017)*, оз. Ситасьяуре (Sitasjaure Lake) (ARLS), оз. Макрос (Muckross Lake) (AMUC)	49	9
<i>S. alpinus oquassa</i>	пруд Фладс (Floods Pond) (ARMA)*	22	
<i>S. albus</i>	р. Радуга (ALKA)*, оз. Кроноцкое (ALKR)	58	10
<i>S. kronocius</i>	оз. Кроноцкое (KRKR)*	36	36
<i>S. schmidtii</i>	оз. Кроноцкое (SHKR)*	44	44
<i>S. confluentus</i>	р. Накина (Nakina R.), р. Мистик-Крик (Mystic Creek), р. Мюррей (Murray R.), р. Човвика (Chowika R.) (BTNA)*	5	5
<i>S. malma krascheninnikovi</i>	р. Акур (MSAK)*, р. Вал (MSVL), руч. Анива (MSAN), руч. Теплый (MSTE), руч. Безымянный (MSRU), р. Лесная (MSLE), руч. Смольный (MSSM), р. Тумнин (MSTU), р. Шамора (MSSC), р. Татарка (MSTT), р. Грязная (MSGR), р. Ювиши (MSYU), р. Ташиусу (MSTA)	238	10
<i>S. malma malma</i>	оз. Аччен (MNAC), оз. Пекульнейское (MNMP), р. Анадырь (MNAN), р. Апука (MNAP), р. Камчатка (MNKA)*, р. Кроноц- кая (MNKR)*, оз. Крокур (MNKK), руч. Гришкин (MNNA)*, р. Паратунка (MNPA)*, р. Яма (MNYA), руч. Холодный (MNHL), р. Кухтуй (MNKU), р. Конгакут (Kongakut R.) (DKON), р. Савюквяк (Saviukviak R.) (DSAV), р. Кивалина (Kivalina R.) (DKIV), р. Келли (Kelly R.) (DKEL), р. Кобльстоун (Cobblestone R.) (DCOB), р. Синук (Sinuk R.) (DSIN), р. Соломон (Solomon R.) (DSOL), р. Канекток (Kanektok R.) (DKAN), р. Кашаяк (Kashaiak R.) (DKR), оз. Бечаров (Becharof L.) (DBEL), р. Фрости-Крик (Frosty Creek) (DFRO), р. Рассел-Крик (Russel Creek) (DRUS), р. Кварц-Крик (Quartz Creek) (DQUA), р. Сноу- Крик (Snow Creek) (DSNO), бухта Оук-Бей (Auke Bay) (DAUK)	436	30
<i>S. malma lordi</i>	бухта Оук-Бей (Auke Bay) (DSAU)*, р. Зебаллос (Zeballos R.) (DSZE)*, р. Мил-Крик (Mill Creek) (DSMI)*, р. Тоба (Toba R.) (DSTO)*, р. Нуксек (Nooksack R.) (DSNO)*, р. Дандженесс (Dungeness R.) (DSDA)*	14	14
<i>Salvelinus</i> sp.	оз. Гранд (MNGR)	30	

Примечание. Объем выборки: N_1 – участки ND1/ND2, Cytb/D-loop, ND5/ND6; N_2 – участки ND1/ND2, Cytb/D-loop, ND5/ND6, ND3/ND4L/ND4, A8/A6/COIII, COI/COII. Выборки, проанализированные по шести участкам мтДНК, обозначены звездочкой.

держек (BS), а также апостериорных вероятностей (PP) для BI-деревьев. Графическое изображение дендрограмм было получено в программе TreeView (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treeview.html>). Расчет времени дивергенции вы-

полнен на основе генетической дивергенции между таксонами [27, 28] для трех оценок скорости эволюции мтДНК: 0.92% [32], 1% [33], 1.6% [34] нуклеотидных замен за миллион лет на две линии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Филогенетические отношения между гаплотипами мтДНК гольцов рода *Salvelinus*

Филогенетический анализ объединил два последовательных этапа реконструкций на основе PCR-RFLP анализа трех (*ND1/ND2*, *Cytb/D-loop*, *ND5/ND6*) (185 гаплотипов) и шести (*ND1/ND2*, *Cytb/D-loop*, *ND5/ND6*, *ND3/ND4L/ND4*, *A8/A6/COIII*, *COI/COII*) (93 гаплотипа) участков мтДНК. Отсутствие данных для участка *12S/16S* не может привести к сколько-нибудь значимому смещению конечных результатов, так как, согласно сравнительному анализу 67 полностью секвенированных митохондриальных геномов шести видов лососевидных рыб [35], в этой группе рибосомальные гены являются высоко консервативными. Независимо от набора признаков отсутствуют принципиальные изменения как в группировке гаплотипов, так и в последовательности присоединения ветвей внутри кластеров, объединяющих близкие таксоны гольцов. Поэтому мы приводим только одну топологию дендрограммы с максимальным числом терминальных групп, выявленных у 1012 исследованных рыб (рис. 1). Определяются несколько групп гаплотипов, дифференцирующих следующие таксоны: *S. levanidovi* (гаплотипы LV), *BS* > 98%; *S. leucomaenis* (LE), *BS* > 98%; *S. m. krascheninnikovi* (MS), *BS* > 98%; *S. taranetzi* (TR), *BS* > 50%; *Salvelinus* sp. 4 (SP), *BS* > 85%; *S. alpinus* (AL), *BS* > 98%; *S. m. lordi* (LO), *BS* > 98%; *S. confluentus* (BT), *BS* > 98%. К статистически достоверным элементам топологии относятся следующие макрокластеры гаплотипов мтДНК: 1) ((*S. m. malma*, *S. albus*, *S. kronocius*, *S. schmidtii*) *S. alpinus*) (*BS* > 94%); 2) ((*S. taranetzi*, *S. andriashevi*, *S. krogiasae*) *Salvelinus* sp. 4) (*BS* > 96%); 3) (*S. m. lordi*, *S. confluentus*) (*BS* > 50%). Увеличение числа признаков, во-первых, приводит к разрешению политомии в основании дерева и определяет дивергенцию трех базальных ветвей *S. leucomaenis*, *S. levanidovi* и *S. m. krascheninnikovi*; во-вторых, позволяет установить последовательность дивергенции в группе гаплотипов (*S. taranetzi*, *S. krogiasae*, *S. andriashevi*). В то же время увеличение числа признаков не отразилось на структуре кластера гаплотипов группы (*S. m. malma*, *S. albus*, *S. kronocius*, *S. schmidtii*), в которой не наблюдается устойчивых структурных элементов, связанных с предполагаемой таксономической дифференциацией.

Характерной особенностью топологий деревьев филогенетической группы *Salvelinus* является присутствие двух кластеров, в которых полифилетический состав гаплотипов поддерживается высокими статистическими оценками. В качестве причины слабого разрешения ветвей филогенетической группы (*S. taranetzi*, *Salvelinus* sp. 4, *S. krogiasae*,

S. andriashevi) для генных деревьев предложено рассматривать истинную полиномию, связанную с радиацией. Радиация является предпочтительным объяснением в этом случае, так как она коррелирует с расселением в новой адаптивной зоне. Кроме неразрешенной топологии, вызванной в большей степени сохранением предкового полиморфизма, такой сценарий предполагает также сходные оценки дивергенции между основными кладами. Монофилетическая группа (*S. taranetzi*, *Salvelinus* sp. 4, *S. krogiasae*, *S. andriashevi*) демонстрирует соответствие указанным параметрам описания. Несомненно, предложенная гипотеза требует подтверждения, и, учитывая особенность наследования мтДНК, на уровне ядерных генов.

В то же время вторая филогенетическая группа (*S. m. malma*, *S. albus*, *S. schmidtii*, *S. kronocius*) формирует устойчивые кластеры гаплотипов мтДНК на всех деревьях, но без поддержанной кластеризации гаплотипов согласно таксономической принадлежности. Проведенный ранее генеалогический анализ гаплотипов мтДНК свидетельствует, что наблюдаемая картина, вероятно, является следствием сложного сочетания нескольких факторов, также на фоне сохранения предкового полиморфизма [12, 13]. Однако на современном этапе разделить действие неполного расхождения линий и исторической интрогрессии, а также оценить величину потока генов у молодых таксонов, сохраняющих предковый полиморфизм, не представляется возможным [36].

Филогенетические взаимоотношения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа мтДНК

На основе результатов кладистического анализа, а также фенетического и филогенетического анализов гаплотипов мтДНК была реконструирована филограмма, представляющая дивергенцию материнских филогенетических линий гольцов рода *Salvelinus* (рис. 2). Из филограммы следует, что в эволюции группы существовало четыре цикла дивергенции. Первые два включают последовательную дивергенцию базальных ветвей *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*, *S. m. krascheninnikovi* и более позднее разделение филума общего предка рода. Следующий цикл привел к формированию филогенетических групп *S. alpinus* и *S. m. malma* в одной филетической ветви. Одновременно с этим второй филум дивергировал на общего предка *S. confluentus* и *S. m. lordi*, а также общего предка филогенетической группы *S. taranetzi*. На последнем этапе эволюции происходила дивергенция таксонов внутри филогенетических групп.

Согласно филограмме подтверждаются монофилетические группы гольцов, маркируемые соответствующими филогенетическими группами гаплотипов мтДНК: (*S. m. lordi*, *S. confluentus*);

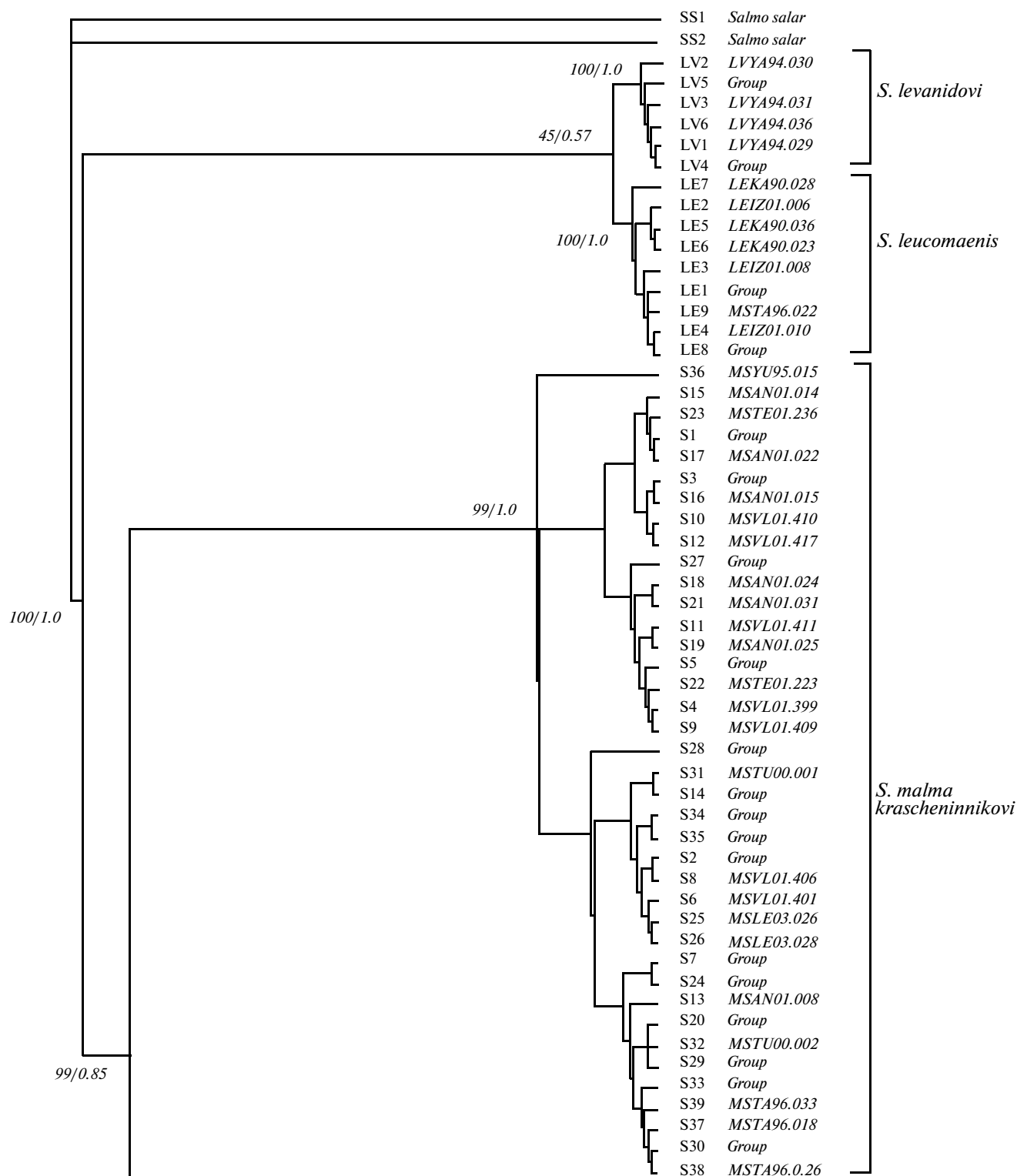


Рис 1. Филогенетические отношения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа *ND1/ND2*, *Cytb/D-loop*, *ND5/ND6* участков мтДНК. Консенсусная топология дендрограмм 185 гаплотипов мтДНК, полученных методами МР (*heuristic search*, $l = 609$, $CI = 0.486$, $HI = 0.514$, $RI = 0.923$, $RC = 0.449$) и ВІ ($\ln L = -3281.85$). Цифрами обозначена статистическая поддержка узлов *BS* ($>50\%$) для МР и *PP* для ВІ деревьев. Обозначение особей, несущих определенные гаплотипы, приводится согласно обозначению локальности (табл. 1). Группы объединяют особи из разных локальностей, имеющие соответствующий гаплотип.

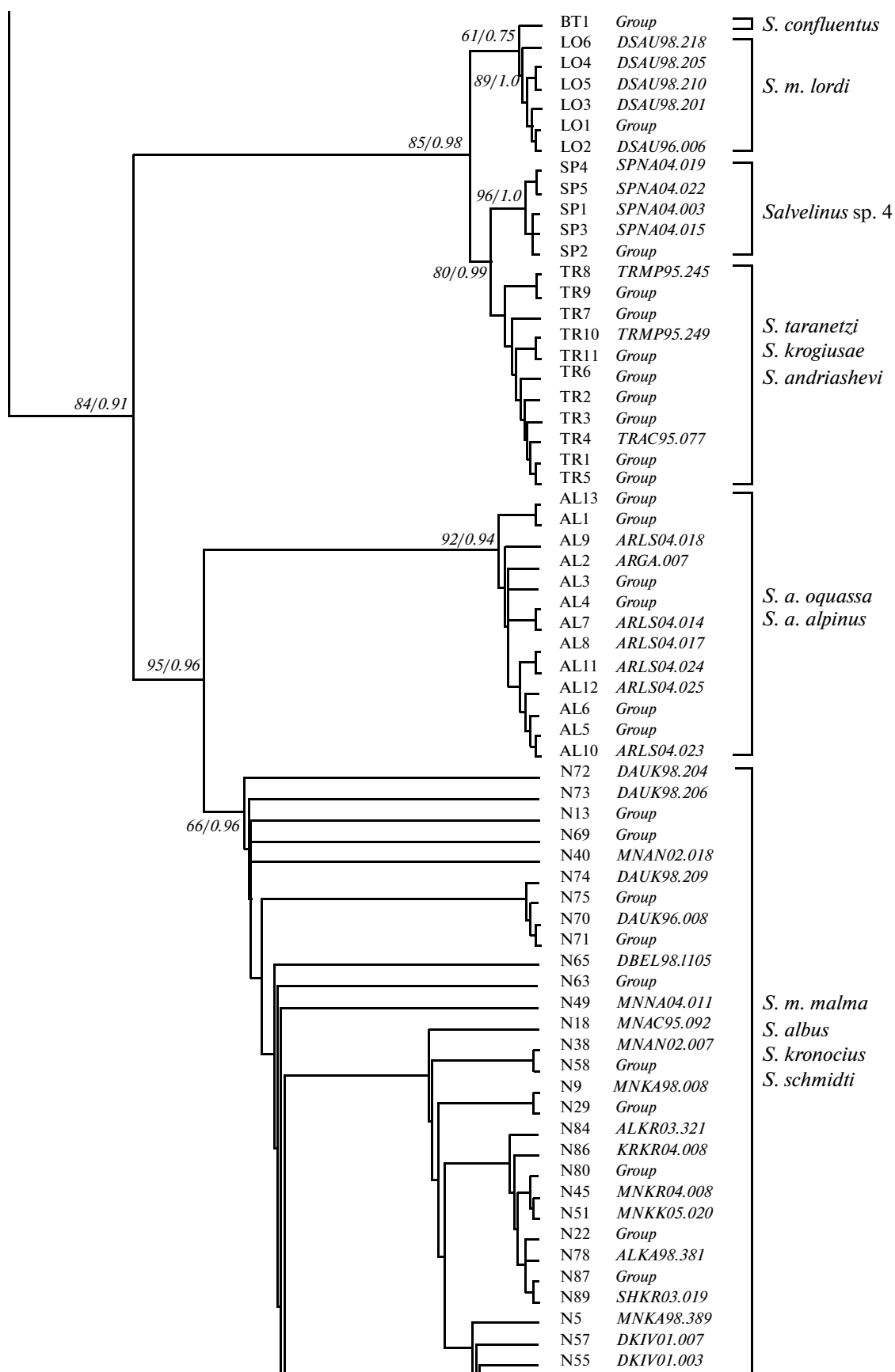


Рис. 1. Продолжение.

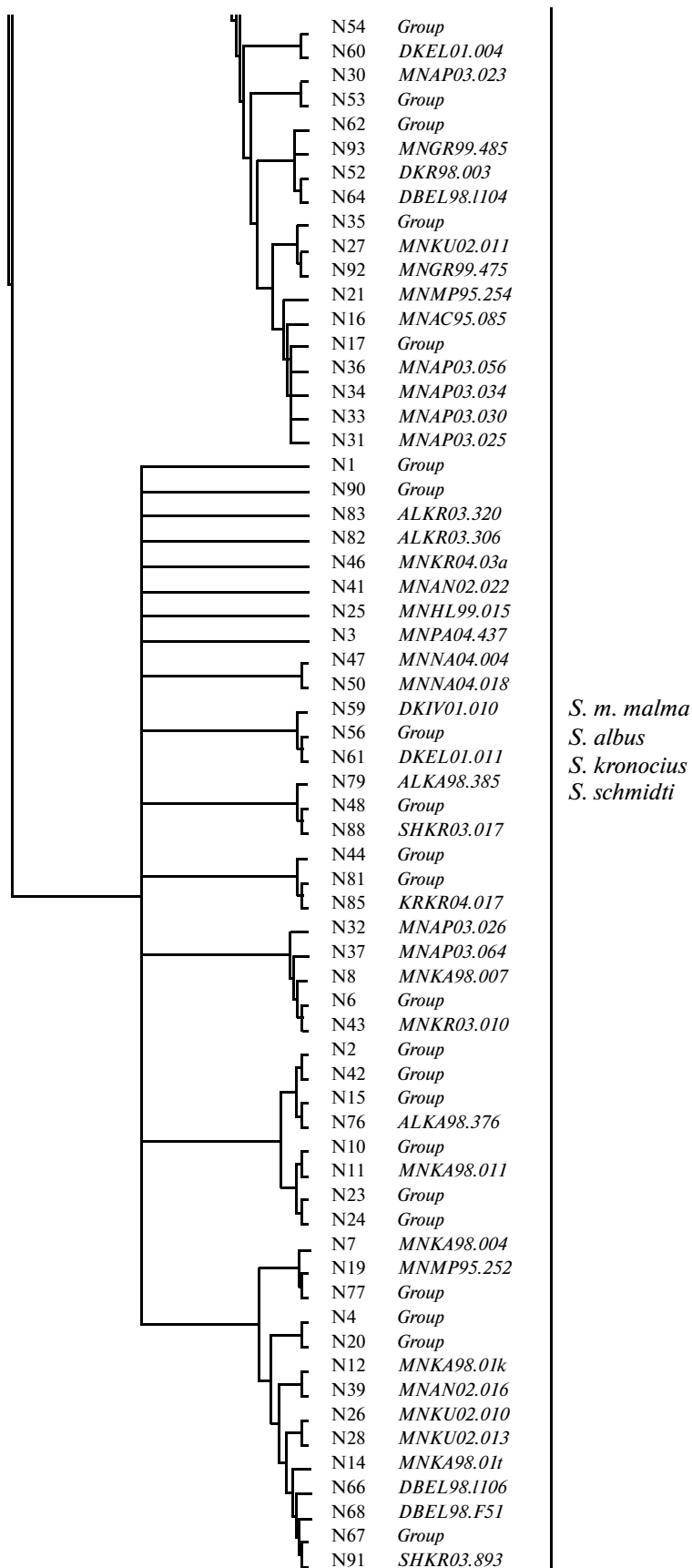


Рис. 1. Окончание.

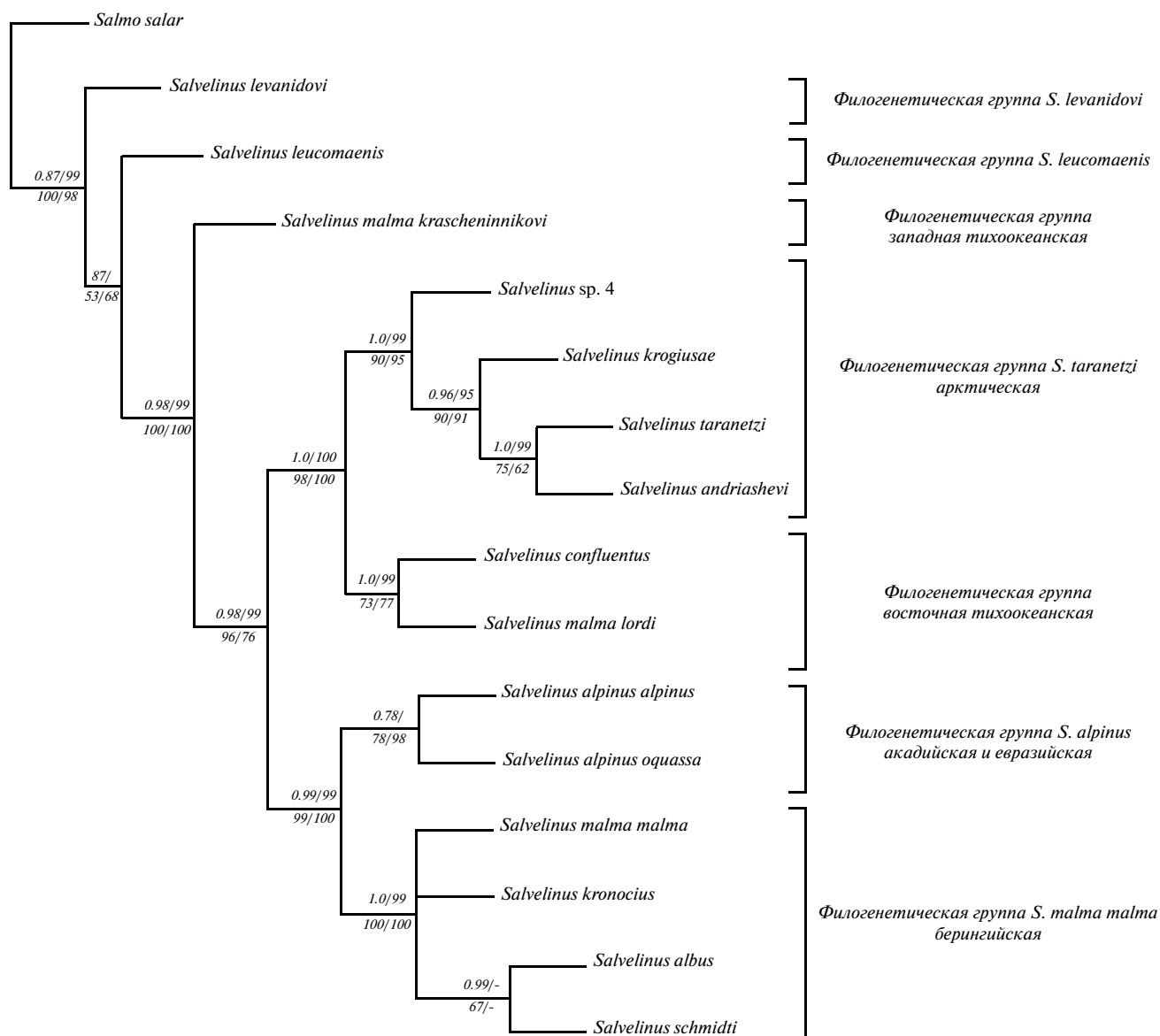


Рис. 2. Филогенетические отношения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа *ND1/ND2*, *Cytb/D-loop*, *ND5/ND6*, *ND3/ND4L/ND4*, *A8/A6/COIII*, *COI/COII* участков мтДНК (912 признаков, 297 филогенетически информативных): консенсусная филограмма. Внешняя группа — *Salmo salar*. Цифры в узлах соответствуют значениям статистической поддержки *PP* и *BS* (>50%) для *BI* и *ML* деревьев (выше оси), *BS* для *NJ* и *MP* деревьев (ниже оси).

((*S. taranetzi*, *S. andriashevi*, *S. krogiusae*) *Salvelinus* sp. 4); ((*S. confluentus*, *S. m. lordi*) (*Salvelinus* sp. 4, *S. krogiusae*, *S. taranetzi*, *S. andriashevi*)); (*S. m. malma*, *S. albus*, *S. kronocius*, *S. schmidtii*); ((*S. m. malma*, *S. albus*, *S. kronocius*, *S. schmidtii*) *S. alpinus*). Сопоставление топологий кладограмм и оптимальных деревьев, построенных для разного рода терминальных групп, свидетельствует, что использованный комплекс признаков содержит филогенетический сигнал, представляющий определенную информацию о процессе филогенеза.

Филогенез гольцов рода *Salvelinus*: вероятная модель эволюции

Сравнительный анализ дендрограмм, полученных на основе генетических данных [5–11, 13, 14, 16, 17, 37–41], позволил с большей степенью надежности подтвердить последовательность дивергенции и эволюционные связи гольцов рода *Salvelinus*. Для тестирования присутствия филогенетического сигнала также привлекались данные об эволюции кариотипов [1, 42, 43 и др.]. Согласно молекулярно-генетическим исследованиям,

род *Salvelinus* является достоверно монофилетическим. Базальным филумом, наиболее близким к общему предку рода, вероятно, является американская папия *S. fontinalis*. К базальным таксонам также относятся *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*, *S. m. krascheninnikovi*. Для этой группы показано совпадение темпов и направления эволюции разных генетических маркеров, поскольку перечисленные таксоны представляют две кариологические линии (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*) и (*S. leucomaenis*, *S. m. krascheninnikovi*), первая из которых объединяет виды с наиболее примитивными кариотипами среди гольцов [43]. Важно, что *S. m. krascheninnikovi* представляет последнюю ветвь, дивергировавшую от общего предка рода, и выступает в качестве сестринской группы по отношению ко всем остальным таксонам гольцов.

Следующий этап филогенеза связан с разделением предкового ствола на два филума, дивергенция которых привела к образованию четырех монофилетических групп. Несмотря на некоторые топологические расхождения, генетические данные хорошо согласуются с предложенной филогенетической гипотезой. Объединив результаты исследований филогеографии гаплотипов мтДНК [7–9, 15, 16, 39–41, 44–50] и аллозимных ядерных локусов [51–54], можно привести расширенный таксономический состав филогенетических групп гольцов.

Филогенетическая группа *Salvelinus taranetzi* (арктическая) включает азиатские популяции гольца Таранца *S. taranetzi*, *Salvelinus* sp. 4 (оз. Нацикинское), гольца Крогиус *S. krogiusae* (оз. Дальнее), чукотского гольца *S. andriashevi* (оз. Эстихед), боганидскую папию *S. boganidae* и малоротую папию *S. elgyticus* (оз. Эльгыгытгын), колымско-чукотскую группу озерных гольцов *Salvelinus* sp. (оз. Найвак, Чукотка; оз. Макси, оз. Джульетта, бассейн р. Колыма). В эту филогенетическую группу также входит *S. a. erythrinus* (первоначально *S. a. stagnalis*) с арктического побережья Канады (NWT) и из изолированных озерных популяций Северной Аляски, а также, вероятно, *Salvelinus svetovidovi*.

Филогенетическая восточная тихоокеанская группа объединяет *S. m. lordi* и формально не названные “coastal” и “interior” формы *S. confluentus*.

Филогенетическая группа арктического гольца *Salvelinus alpinus* включает озерных гольцов *S. a. salvelinus* Центральной Европы, европейские популяции *S. a. alpinus*, принадлежащие бассейнам Атлантического и Северного Ледовитого океанов, восточно-сибирские популяции *S. a. alpinus*, *S. a. oquassa* с восточного побережья Северной Америки. Все исследованные популяции, виды (или формы) гольцов Забайкалья и Таймыра также относятся к этой группе: голец Дрягина

S. drjagini (оз. Лама), боганидская папия *S. boganidae* (оз. Лама), голец–“пучеглазка” *S. a. alpinus* (оз. Лама, оз. Собачье), голец–“путоранчик” *S. a. alpinus* (оз. Аян), даватчан *S. a. erythrinus* (оз. Фролиха, оз. Гольцовое, оз. Леприндо). По согласованным данным, филогенетическая группа арктического гольца объединяет акадийскую, атлантическую и сибирскую (согласно: [7]), или акадийскую и евразийскую (согласно: [16]) филогруппы *S. alpinus*.

Филогенетическая группа *Salvelinus malma* (берингийская) объединяет северную мальму *S. m. malma* Азии и Северной Америки, белого гольца *S. albus*, эндемичных гольцов оз. Кроноцкого – длинноголового гольца *S. kronocius* и гольца Шмидта *S. schmidtii*. К этой группе относятся каменный голец (бассейн р. Камчатка), озерные гольцы *Salvelinus* sp. из водоемов, принадлежащих к бассейну Охотского моря (Элекчанские озера, оз. Мак-Мак, оз. Хадды, оз. Гранд) и, возможно, нейва *S. neiva* (оз. Уегинское).

Опираясь на результаты проведенного филогенетического анализа и оценки генетической дивергенции (табл. 2), рассчитаны молекулярные датировки основных этапов дивергенции мтДНК гольцов рода *Salvelinus*. Несмотря на широкий доверительный интервал абсолютных временных оценок периодов дивергенции гольцов, представленные результаты сопоставимы с датировками, полученными для других генетических данных, основанных на анализе нуклеотидных последовательностей отдельных ядерных и митохондриальных генов [32, 55], а также совокупности данных по пяти митохондриальным генам [32]. Отметим, что в цитированных работах расчеты проводились на основе нескольких калибровочных точек, с использованием более точных статистических методов, допускающих нестрогое постоянство скоростей молекулярной эволюции в разных линиях. Это позволило включить имеющиеся литературные данные в собственную кладогенетическую гипотезу.

Согласно гипотезе, дивергенция базальной группы таксонов (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*) относится к позднему миоцену, границе миоцена и плиоцена (6–4 млн лет назад). На период 3–2 млн лет назад приходятся два дивергентных события: обособление предковой линии западной тихоокеанской группы и последующее разделение гипотетического предка на два митохондриальных филума, объединяющих независимо эволюционирующие таксоны гольцов. Третий цикл относится к временному отрезку около 1 млн лет назад (ранний плейстоцен) и включает дивергенцию обоих филумов. В одном филуме сравнительно быстро произошли обособление арктической и восточной тихоокеанской филогрупп и дивергенция общего предка последней на *S. confluentus* и *S. m. lordi*. Другой филум в

Таблица 2. Степень дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК (*ND1/ND2*, *Cytb/D-loop*, *ND5/ND6*, *ND3/ND4L/ND4*, *A8/A6/COIII*, *COI/COII*) гольцов рода *Salvelinus* (в процентах нуклеотидных замен на сайт) [27, 28]

№ п. п.	Таксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Salmo salar</i>														
2	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	13.63													
3	<i>S. levanidovi</i>	14.56	8.53												
4	<i>S. taranetzi</i>	12.82	6.74	7.00											
5	<i>S. andriashevi</i>	12.80	6.78	7.11	0.055										
6	<i>S. krogiusae</i>	12.78	6.76	7.02	0.130	0.075									
7	<i>Salvelinus</i> sp. 4	12.56	6.94	7.17	0.282	0.226	0.250								
8	<i>S. malma lordi</i>	12.35	6.69	7.00	0.882	0.843	0.919	1.02							
9	<i>S. alpinus</i>	12.05	6.74	7.02	2.04	2.03	2.06	2.11	2.11						
10	<i>S. malma krascheninnikovi</i>	13.03	6.54	6.39	1.98	2.06	2.03	2.18	2.15	2.67					
11	<i>S. malma malma</i>	12.55	7.36	6.85	2.33	2.38	2.35	2.41	2.56	1.25	3.16				
12	<i>S. albus</i>	12.53	7.24	6.81	2.25	2.30	2.27	2.35	2.49	1.24	3.09	0.015			
13	<i>S. kronocius</i>	12.58	7.35	6.89	2.29	2.34	2.31	2.39	2.52	1.23	3.15	0.038	0.018		
14	<i>S. schmidtii</i>	12.53	7.24	6.72	2.21	2.25	2.22	2.30	2.43	1.24	3.04	0.035	0.019	0.022	
15	<i>S. confluentus</i>	12.58	6.87	7.04	0.971	0.912	0.937	1.09	0.89	2.57	2.49	2.92	2.84	2.88	2.78

это же время дивергировал на филогенетические группы *S. m. malma* и *S. alpinus*. Диверсификация внутри филогенетических групп проходила в среднем—позднем плейстоцене (0.781–0.0117 млн лет назад).

Ранее на основе сравнительного анализа разного рода данных о дивергенции мтДНК в нескольких семействах морских, проходных и полупроходных рыб (Salmonidae, Osmeridae, Cyprinidae), занимающих общий исторический ареал, были выявлены два периода дивергентной эволюции видов в Северной Пацифике, которые совпадают с глобальными палеоклиматическими и палеогеологическими перестройками [34]. Определяющую роль биогеографических факторов в кладогенезе разных групп рыб неоднократно подчеркивали и другие авторы [56, 57]. Оценки временных интервалов первых двух этапов дивергенции предков основных митохондриальных линий гольцов совпадают с периодами радиации лососевых рыб рода *Oncorhynchus*, рассчитанными как для ядерных аллозимных локусов, так и для митохондриальных генов [34, 58]. Однако оказалось, что у гольцов было еще два периода радиации в плейстоцене, в течение которых дифференцировалась большая часть таксонов. Можно предположить, что процессы видообразования в этой группе преимущественно определялись климатическими и географическими изменениями в позднем кайнозое.

Отдельного внимания заслуживает проблема выделения подродовых таксонов гольцов. Согласно морфологическим и кариологическим данным, сформировалось консенсусное мнение, что гольцы таксономически разделяются на подроды *Baione*, *Cristivomer*, *Salvelinus* [59, 60]. При этой трактовке *Salvelinus fontinalis* (*Baione*) и *Salvelinus namaycush* (*Cristivomer*) являются самостоятельными филетическими линиями, дивергировавшими от общего предка рода. Реконструкции филогенетических отношений гольцов на основе молекулярно-генетических маркеров не позволили однозначно ответить на вопрос о взаимоотношениях базальных ветвей, так как на многих дендрограммах *S. fontinalis* и *S. namaycush* образовывали сестринскую группу [6, 10, 40] или кластеризовались с таксонами, принадлежащими к подроду *Salvelinus* [7, 10, 15, 17, 40, 61]. Было предложено несколько таксономических решений, одно из которых разделяет род *Salvelinus* на три подрода: 1) *Salvethymus* с одним видом *Salvethymus svetovidovi*; 2) *Baione* с двумя видами *Salvelinus fontinalis* и *Salvelinus namaycush*; 3) *Salvelinus* [62]. Одновременно отстаивались противоположные позиции, согласно которым: 1) *S. fontinalis* и *S. namaycush* следует рассматривать в рамках рода *Salvelinus* [40]; 2) не существует оснований для выделения любых надвидовых таксонов гольцов [3].

Хотелось бы обратить внимание на то, что в контексте поднятой проблемы можно выделить

два взаимосвязанных аспекта обсуждения. Один из них касается установления соответствия между уровнем дивергенции независимо эволюционирующих филогенетических линий гольцов и их возможным таксономическим статусом. Второй связан с рассмотрением возможных причин кластеризации базальных ветвей на дендрограммах, полученных для комплексов качественно различных признаков. Можно отметить, что в большинстве случаев исследователи при получении статистически поддерживаемых узлов, как правило, не акцентируют внимание на втором аспекте. Но если на основании топологии строится дальнейшее обсуждение филогении группы, то именно эта сторона проблемы является определяющей для дальнейших таксономических выводов. Например, формирование общего кластера *S. fontinalis* и *S. namaycush* чаще всего связывают с гибридизацией [6, 10, 37, 40, 61]. Однако выводы об устойчивости филогенетических связей и составе сестринских пар гольцов, как правило, поддерживаются данными по одному гену. Поскольку монофилетическая группа (*S. namaycush*, *S. fontinalis*) образуется на дендрограммах, полученных на основе данных, включающих последовательно-сти внутреннего интрона рДНК ITS2 [6, 10, 61], то присутствие филогенетического сигнала можно связать с особенностями эволюции гена. Анализ последовательностей других генов или комбинаций генетических маркеров приводит к другим топологиям дендрограмм, включая и такие, где *S. fontinalis* и *S. namaycush* не занимают положения базальных ветвей [10, 17, 40].

Следует отметить, что спекулятивная гипотеза о возможном разделении гольцов рода *Salvelinus* на две группы, одна из которых объединяет *S. fontinalis*, *S. namaycush* и *S. leucomaenis*, была выдвинута К.А. Савваитовой на основе сравнительного анализа меристических морфологических признаков [63]. В настоящее время установлено, что четыре вида (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*) являются наиболее дивергировавшими таксонами рода [5, 7, 11, 37, 39]. Анализ оптимальных генных деревьев гольцов указывает на заметные различия между ветвями, соединяющими близкие таксоны, и ветвями, приводящими к удаленным базальным видам, которые часто формируют общие кластеры [7, 15, 17]. Согласно собственным и литературным [39] данным, число нуклеотидных замещений на сайт у *S. levanidovi* и *S. leucomaenis* (0.08531–0.06393) в несколько раз превышает оценки между остальными таксонами (0.03163–0.01230). Сопоставимые оценки получены для всего митохондриального генома [5], индивидуальных генов *ND3*, *Cytb* у *S. fontinalis*, *S. namaycush* и *S. leucomaenis* [6, 37], внутреннего интрона ITS2 рДНК у *S. fontinalis* [6]. Вероятно, специфика рода *Salvelinus* состоит в объединении таксонов с филогенией разной

сложности: первая группа включает таксоны с высокой степенью дивергенции, соответствующей длинным ветвям филогенетического дерева (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*); вторая включает остальные таксоны с невысокой дивергенцией, формирующие короткие внутренние ветви на филогенетических деревьях. Для такого состава таксонов конфликт между топологиями генных деревьев определяют высокий уровень дивергенции и неравная длина ветвей [64, 65]. В итоге, для получения стабильной топологии генетически удаленных таксонов необходимо преодолеть эффект притяжения длинных ветвей [66], который проявляется на деревьях, полученных как по мтДНК, так и по нуклеотидным и белковым последовательностям ядерных генов [67, 68].

Очевидно, что для обсуждения филогенеза базальной группы таксонов имеющихся генетических данных недостаточно. Нет ни одного исследования, в котором все перечисленные виды анализировались бы в рамках единой таксон-признаковой матрицы. Это значительно затрудняет обнаружение филогенетического сигнала о дивергенции филогенетических линий в основании филограммы рода *Salvelinus*. На каждом дереве могут проявляться конфликтные филогенетические сигналы, связанные с особенностями эволюции конкретных генов, и нефилогенетические сигналы от эффекта притяжения длинных базальных ветвей в данной группе таксонов. Поэтому единственным способом получить стабильную, хорошо поддержанную филогенетическую гипотезу является добавление новых данных к уже существующим, с последующей переоценкой результатов. Однако поскольку обсуждаемая группа таксонов, кроме *S. fontinalis* и *S. namaycush*, включает также *S. levanidovi* и *S. leucomaenis*, то логичнее рассматривать все перечисленные виды, представляющие род *Salvelinus*, в равном таксономическом ранге. Отметим, что против таксономического выделения на подвидовом уровне двух групп, представляющих архаичные (*Salvelinus svetovidovi*, *S. fontinalis* и *S. namaycush*) и продвинутые виды гольцов, ранее высказывался М.К. Глубоковский [3]. В качестве основного аргумента он отмечал, что объединение архаичных видов приводит к образованию парафиетического с кластических позиций таксона.

В рамках обсуждаемой проблемы следует обратить внимание на длинноперую палию Световидова, *Salvelinus svetovidovi*, эндемичный отдельный род и вид семейства Salmonidae [69]. По уровню морфологической и экологической дифференциации предполагалось, что *Sv. svetovidovi* является одним из самых древних таксонов лососевых рыб, филогенетически близким к общему предку гольцов рода *Salvelinus* [4, 69]. Результаты кариологического анализа в основном подтвер-

дили этот вывод, так как *Sv. svetovidovi* имеет уникальный кариотип, эволюционировавший за счет робертсоновских транслокаций независимо от видов рода *Salvelinus*, но сохранивший некоторые общие с гольцами признаки [43]. Позже было отмечено, что в целом длинноперая палия характеризуется мозаичным сочетанием морфологических и кариологических признаков, свойственным как филогенетически продвинутому, так и архаичным таксонам лососевых рыб, что может свидетельствовать о глубоко зашедшей специализации [4]. Кроме этого, были выдвинуты и другие альтернативные гипотезы, предполагающие, что *Sv. svetovidovi* может быть как продвинутым видом рода *Salvelinus*, так и самой ранней дивергировавшей ветвью среди гольцов [70].

Молекулярно-генетические исследования родственных взаимоотношений *Sv. svetovidovi* ограничены анализом последовательностей *CR* области мтДНК [7, 9, 15, 17, 41, 49, 50], генов *Cytb* и *COI* [17] и RAPD-PCR маркеров [40]. При этом во всех исследованиях мтДНК использовались одни и те же данные по двум экземплярам длинноперой палии, представленные в базе GenBank. Согласно полученным результатам, *Sv. svetovidovi* формирует отдельную филогенетическую ветвь, приблизительно в равной степени дивергировавшую от шести филогрупп, объединяющих гаплотипы большинства исследованных таксонов гольцов (*S. alpinus*, *S. m. malma*, *S. taranetzi*, *S. confluentus*, *S. m. lordi*, *S. boganidae*, *S. elgyticus*, *S. albus*). Однако на разных генных деревьях филум *Sv. svetovidovi* не занимает базального положения относительно монофилетической группы рода *Salvelinus*, а находится внутри дендрограмм, дивергируя после *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. leucomaenis* [7] или *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. leucomaenis* и *S. m. krascheninnikovi* [9, 15, 41, 50]. Тем не менее имеющиеся данные однозначно указывают на самостоятельный таксономический статус *Sv. svetovidovi* в рамках рода *Salvelinus*, не подтверждая филогенетические гипотезы, постулирующие раннюю дивергенцию ветви *Salvethymus* от общего предка гольцов [3, 70]. Еще большее родство длинноперой палии с гольцами наблюдается по RAPD-PCR маркерам [40], по которым у *Sv. svetovidovi* выявлены две синапоморфии с *S. neiva*.

Таким образом, комплексный анализ собственных и литературных данных свидетельствует, что гольцы рода *Salvelinus* (включая *Salvethymus svetovidovi*) являются монофилетической группой, дивергировавшей от общего предка, без разделения на подродовые таксоны. Установлено, что спецификой рода *Salvelinus* является объединение таксонов, имеющих филогенетические проблемы разной степени сложности. Первая группа включает таксоны с высокой дивергенцией и длинными ветвями (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, *S. leucomaenis*), вторая — остальные так-

соны с невысокой дивергенцией, формирующие короткие внутренние ветви на деревьях. Поэтому общую топологию дендрограмм рода *Salvelinus* следует охарактеризовать как сложную, с длинными внешними и короткими внутренними ветвями, неустойчивую к эффекту притяжения длинных ветвей при филогенетических реконструкциях. В итоге, кластеризация базальных ветвей с большей степенью вероятности представляет нефилогенетический сигнал и, таким образом, не может интерпретироваться как отношения монофилетических групп.

Авторы посвящают эту статью памяти выдающегося русского ихтиолога Игоря Александровича Черешнева, вклад которого в развитие генетических исследований гольцов рода *Salvelinus* невозможно переоценить.

Исследование осуществлено при частичной финансовой поддержке Президиума РАН (проект 12-I-П30-08, № 11.G.34.31.001.0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кротоцкого озера. М.: Наука, 1978. 110 с.
2. Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
3. Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
4. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
5. Grewe P.M., Billington N., Hebert P.D.N. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47. № 5. P. 984–991.
6. Phillips R.B., Oakley T.H. Phylogenetic relationships among the Salmoninae based on their nuclear and mitochondrial sequences // Molecular Systematics of Fishes / Eds Kocher T.D., Sepien C.A. San Diego, CA: Acad. Press, 1997. P. 145–162.
7. Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2001. V. 55. № 3. P. 573–586.
8. Redenbach Z., Taylor E.B. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America // Evolution. 2002. V. 56. № 5. P. 1021–1035.
9. Elz A.E. A hierarchical analysis of historical processes and phylogeographic patterns in *Salvelinus* (Pisces: Salmonidae): MSc thesis. Univ. British Columbia, Vancouver, 2003. 126 p.
10. Crespi B.J., Fulton M.J. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny // Mol. Phylogenet. Evol. 2004. V. 31. P. 658–679.

11. Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A. Divergence of the *Salvelinus* species mitochondrial DNA from northeastern Asia // Ecol. of Freshwater Fish. 2007. V. 16. № 1. P. 87–98.
12. Oleinik A.G., Skurikhina L.A. Mitochondrial DNA diversity and relationships of endemic charrs of the genus *Salvelinus* from lake Kronotskoye (Kamchatka Peninsula) // Hydrobiologia. 2010. V. 650. P. 145–159.
13. Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. Генетическая дивергенция митохондриальной ДНК белого гольца *Salvelinus albus* и северной мальмы *Salvelinus malma malma* // Генетика. 2010. Т. 46. № 3. С. 389–400.
14. Hubert N., Hanner R., Holm E. et al. Identifying Canadian Freshwater Fishes through DNA Barcodes // PLoS ONE. 2008. V. 3. № 6. e2490.
15. Taylor E.B., Lowery E., Liliestrale A. et al. 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. 2008. V. 21. P. 1609–1625.
16. Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // J. Fish Biol. 2009. V. 75. P. 368–392.
17. Crête-Lafrenière A., Weir L.K., Bernatchez L. Framing the salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling // PLoS ONE. 2012. V. 7. № 10. e46662.
18. Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2004. 389 с.
19. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
20. Swofford D.L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods) Version 4.0b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Assoc. Associates, 2002.
21. Felsenstein J. PHYLIP – Phylogeny Inference Package (Version 3.2) // Cladistics. 1989. V. 5. P. 164–166.
22. McElroy D., Moran P., Bermingham E., Kornfield I. REAP: an integrated environment for the manipulation and phylogenetic analysis of restriction data // J. Heredity. 1992. V. 83. P. 153–158.
23. Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1979. V. 76. P. 5269–5273.
24. Nei M., Tajima F. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // Genetics. 1981. V. 97. P. 145–163.
25. Nei M., Miller J.C. A simple method for estimating average number of nucleotide substitution within and between populations from restriction date // Genetics. 1990. V. 125. P. 873–879.
26. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. V. 16. P. 111–120.
27. Nei M., Tajima F. Maximum likelihood estimation of the number of nucleotide substitutions from restriction site data // Genetics. 1983. V. 105. P. 207–217.
28. Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
29. Templeton A.R. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the evolution of humans and the apes // Evolution. 1983. V. 37. P. 221–244.
30. Kishino H., Hasegawa M. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data, and the branching order in Hominoidea // J. Mol. Evol. 1989. V. 29. P. 170–179.
31. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. V. 39. P. 783–791.
32. Осинев А.Г., Лебедев В.С. Лососевые рыбы (Salmonidae, Salmoniformes): положение в надотряде Protacanthopterygii, основные этапы эволюционной истории, молекулярные датировки // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 6. С. 738–765.
33. Smith G.R. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // Syst. Biol. 1992. V. 41. P. 41–57.
34. Брыков В.А., Олейник А.Г., Полякова Н.Е. и др. Неравномерность дивергентной эволюции у рыб Северной Пацифики // Генетика. 2010. Т. 46. № 7. С. 967–973.
35. Wilhelm V., Villegas J., Miquel Á. et al. The complete sequence of the mitochondrial genome of the chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // Biol. Res. 2003. V. 36. P. 223–231.
36. Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2003. V. 34. P. 397–423.
37. Phillips R.B., Sajdak S.L., Domanico M.J. Relationships among charrs based on DNA sequences // Nordic J. Freshw. Res. 1995. V. 71. P. 378–391.
38. Phillips R.B., Gudex L.I., Westrich K.M., DeCicco A.L. Combined phylogenetic analysis of ribosomal ITS1 sequences and new chromosome data supports three subgroups of Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1504–1511.
39. Радченко О.А. Изменчивость митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus*. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2005. 153 с.
40. Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Гриценко О.Ф. Популяционные структуры гольцов северных Курильских островов и положение мальмы в системе рода *Salvelinus* (Salmonidae: Teleostei) // Журн. общей биологии. 2006. Т. 67. № 4. С. 280–297.
41. Yamamoto S., Maekawa K., Morita K. et al. Population genetic structure and phylogeography of a salmonid fish, Dolly Varden *Salvelinus malma*: multiple glacial refugia in the North Pacific rim // 7th Intern. Charr

- Symposium: Program and Abstracts of Presentations. Yuzhno-Sakhalinsk, Russia, 2012. P. 16.
42. Phillips R.B., Manley S.A., Daniels T.J. Systematics of the salmonid genus *Salvelinus* inferred from ribosomal DNA sequences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. Suppl. 1. P. 198–204.
 43. Фролов С.В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.
 44. Wilson C.C., Hebert P.D.N. Phylogeography and post-glacial dispersal of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. P. 2764–2775.
 45. Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B. et al. Nested analysis of genetic diversity in northwestern North American char, Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. V. 58. P. 406–420.
 46. Yamamoto S., Morita K., Kitano S. et al. Phylogeography of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA sequences // Zool. Sci. 2004. V. 21. P. 229–240.
 47. Радченко О.А. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК голец рода *Salvelinus* // Генетика. 2004. Т. 40. № 3. С. 322–333.
 48. Радченко О.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Анализ изменчивости гена цитохрома *b* у симпатричных голоцов Кроноцкого озера (Камчатская область) // Генетика. 2006. Т. 42. № 2. С. 233–243.
 49. Шедько С.В., Гинатулина Л.К., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогеография митохондриальной ДНК южной азиатской мальмы *Salvelinus curilus* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Salmonidae): опосредованная интрогрессия генов? // Генетика. 2007. Т. 43. № 2. С. 227–239.
 50. Ayers S.D. A review of the species status of the Angayukaksurak charr (*Salvelinus anaktuvukensis*) of northern Alaska: perspectives from molecular and morphological data: MSc thesis. Univ. Alaska Fairbanks, 2010. 83 p.
 51. Osinov A.G. The Dolly Varden (*Salvelinus malma*) of Eurasia and the chars of the Kamchatka river basin: data from allozyme analysis // ISACF Information Series. 1999. № 7. P. 173–181.
 52. Осинев А.Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus* — *Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 167–183.
 53. Осинев А.Г. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра: генетическая дифференциация и происхождение // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 2. С. 149–160.
 54. Осинев А.Г., Алексеев С.С., Кирилов А.Ф. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Сиян-Кюель (бассейн реки Яны): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 1. С. 58–72.
 55. Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена *RAG 1* // Генетика. 2012. Т. 48. № 5. С. 676–680.
 56. Montgomery D.R. Coevolution of the Pacific salmon and Pacific Rim topography // Geology. 2000. V. 28. № 12. P. 1107–1110.
 57. Ives K.L., Taylor E.B. Evolutionary and biogeographical patterns within the smelt genus *Hypomesus* in the North Pacific Ocean // Biogeogr. 2008. V. 35. P. 48–64.
 58. Олейник А.Г. О темпах эволюции митохондриального и ядерного геномов лососевых рыб сем. Salmonidae // Биология моря. 2000. Т. 26. № 6. С. 410–416.
 59. Behnke R.J. A systematics review of the genus *Salvelinus* // Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980. P. 441–480.
 60. Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Jap. 1989. Spec. V. 1. P. 35–48.
 61. Westrich K.M., Konkol N.R., Matsuoka M.P., Phillips R.B. Interspecific relationships among charrs based on phylogenetic analysis of nuclear growth hormone intron sequences // Environ. Biol. Fishes. 2002. V. 64. P. 217–222.
 62. Nelson J.S. Fishes of the World. 4d ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 2006. 601 p.
 63. Savvaitova K.A. Taxonomy and biogeography of charrs in the Palearctic // Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* / Ed. Balon E.K. The Hague: Dr. W. Junk Publ., 1980. P. 281–294.
 64. Collins T. M., Fedrigo O., Naylor G.J.P. Choosing the best genes for the job: The case for stationary genes in genome-scale phylogenies // Syst. Biol. 2005. V. 54. P. 493–500.
 65. Hedtke S. M., Townsend T.M., Hillis D.M. Resolution of phylogenetic conflict in large data sets by increased taxon sampling // Syst. Biol. 2006. V. 55. P. 522–529.
 66. Felsenstein J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading // Syst. Zool. 1978. V. 27. P. 401–410.
 67. Anderson F.E., Swofford D.L. Should we be worried about long-branch attraction in real data sets? Investigations using metazoan 18S rDNA // Mol. Phylogenet. Evol. 2004. V. 33. P. 440–451.
 68. Gatesy J., DeSalle R., Wahlberg N. How many genes should a systematist sample? Conflicting insights from a phylogenomic matrix characterized by replicated incongruence // Syst. Biol. 2007. V. 56. № 2. P. 355–363.
 69. Черешнев И.А., Сконец М.Б. *Salvelinus svetovidovi* gen. et. sp. nova — новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 2. С. 201–213.
 70. Stearley R.F., Smith G.R. Phylogeny of the Pacific trout and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Trans. Amer. Fish. Soc. 1993. V. 122. № 1. P. 1–33.

Phylogeny of Charrs of the Genus *Salvelinus* Based on Mitochondrial DNA Data

A. G. Oleinik^a, L. A. Skurikhina^a, and V. A. Brykov^{a, b}

^a*Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*
e-mail: alla_oleinik@mail.ru

^b*Far Eastern Federal University, School of Natural Sciences, Vladivostok, 690600 Russia*

Charrs of the genus *Salvelinus* (including *Salvethymus*) represent a monophyletic group of salmonid fishes that diverged from the common ancestor without subdivision into subgenera. The phylogenesis of the genus is characterized by four cycles of mitochondrial genome divergence. The first one, belonging to the Late Miocene—the border between Miocene and Pliocene (6 to 4 million years ago)—was associated with the consecutive divergence of the *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi*, and *S. leucomaenis* basal branches. Two divergence events, including separation of the ancestral lineage of western Pacific group of *S. m. krascheninikov* and the following segregation of the common ancestor into two mitochondrial phyla, happened within the period of 3 to 2 million years ago. The next cycle is attributed to the time interval of about 1 million years ago and includes the divergence of both phyla. In one phylum, a relatively quick isolation of Arctic and eastern Pacific phylogroups, along with the divergence of the latter phylogroup into *S. confluentus* and *S. m. lordi* lineages, took place. At the same time, the second phylum diverged into the *S. m. malma* and *S. alpinus* phylogenetic groups. At the final stage (Middle to Late Pleistocene), differentiation of the taxa within the phylogenetic groups took place.

English translation of paper is published in “Russian J. Genetics” (2015, vol. 51, no. 1), www.maik.ru.