

Ускорение темпов фиксации нуклеотидных замен в митохондриальной ДНК у видов костных рыб (Osteichthyes), возникших в Арктике или расселявшихся через нее

В. С. АРТАМОНОВА¹, А. Ю. РОЛЬСКИЙ², М. В. ВИНАРСКИЙ³, А. А. МАХРОВ^{1, 3}

¹Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН

119071, Москва, Ленинский пр., 33

E-mail: valar99@mail.ru

E-mail: makhrov12@mail.ru

²Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного
хозяйства и океанографии (ФГБНУ “ПИНРО” им. Н. М. Книповича)

183038, Мурманск, ул. Академика Книповича, 6

E-mail: rol-lex@mail.ru

³Лаборатория макроэкологии и биогеографии беспозвоночных,
Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

E-mail: radix.vinarski@gmail.com

Статья поступила 23.08.2023

После доработки 02.10.2023

Принята к печати 03.10.2023

АННОТАЦИЯ

Проблема различий в скоростях эволюции между разными видами животных и растений обсуждается в последние годы очень интенсивно, и в связи с этим остро встает вопрос о том, насколько справедлива так называемая гипотеза молекулярных часов. Мы провели поиск научных публикаций, содержащих медианные сети, включающие гаплотипы митохондриальных генов для близкородственных бореальных и арктических (или расселявшихся через Арктику) видов рыб. Во всех семи случаях, проанализированных нами, у арктических таксонов или таксонов, прошедших через Арктику в ходе филогенеза, скорость нуклеотидных замен была выше, причем данная закономерность, как оказалось, подтверждается статистически. Таким образом, формирование новых таксонов рыб в полярных широтах сопровождается быстрой эволюцией митохондриальной ДНК, что, по-видимому, отражает проявление их адаптации к новой среде обитания. Помимо этого видообразование у рыб в Арктике сопровождается, как правило, множественными слияниями хромосом. Таким образом, и наши, и литературные данные дают веские основания сомневаться в справедливости гипотезы молекулярных часов.

Ключевые слова: полярные экосистемы, естественный отбор, сальтационизм, медианные сети, Северный Ледовитый океан.

ВВЕДЕНИЕ

Революция в биологии, совершенная Ч. Дарвином [Darwin, 1859], поставила вопрос не только о механизмах эволюционных преобразований, но и об их абсолютной скорости. Самому Ч. Дарвину, который являлся сторонником градуалистической модели видообразования и был согласен с известным афоризмом Лейбница “*Natura non facit saltus*”, иногда приписывают не только убежденность в медленном ходе эволюции, но и в постоянстве ее темпа. И отчасти это было действительно так, поскольку Дарвин находился под большим влиянием теории унiformизма геолога Ч. Лайеля, согласно которой “общая совокупность энергии геологических процессов на Земле всегда остается постоянной” и потому “совокупность скоростей всех геологических процессов остается в целом неизменной” [Завадский, Колчинский, 1977, с. 87].

Однако ни Лайель, ни Дарвин не абсолютизировали это утверждение, допуская наличие исключений из общего правила. Например, Дарвин утверждал, что “виды, относящиеся к различным родам и классам, претерпели изменения не с одинаковой скоростью и не в одинаковой степени” и что “наземные формы изменялись, по-видимому, быстрее, чем морские организмы” [Дарвин, 2001, с. 291–292]. Таким образом, уже при возникновении современной эволюционной биологии ее создатель допускал зависимость скорости эволюции от условий обитания живых существ.

Что же касается современного взгляда на процесс эволюции, то здесь важно отметить, что наряду с последователями градуализма среди ученых имеется немало сторонников сальтационизма – представления о “скакаках”, т. е. резких ускорениях хода эволюции [Колчинский, 2002; Gould, 2002]. Кроме того, в прошлом веке сформировалось представление о филогенетической иммобилизации – значительном замедлении эволюции ряда таксонов, имеющем место при сочетании некоторых условий [Шмальгаузен, 1945]. В XXI в. эта гипотеза была развита в ряде теоретических и эмпирических работ [Махров, 2019].

Помимо вопросов, касающихся скорости эволюции, в XX в. разгорелись и жаркие дискуссии о факторах, определяющих ход эво-

люции. Так, Л. С. Берг [1922], разработавший в противовес дарвиновской теории естественного отбора концепцию номогенеза (т. е. эволюции на основе закономерности), включил в нее представление о нейтральных, т. е. не имеющих адаптивного значения признаках. И поначалу с этим положением были солидарны даже представители новой науки – генетики, которая возникла в самом начале XX в. и на начальных этапах также встала в оппозицию к дарвиновской теории естественного отбора. Появилось представление о генетико-автоматических, т. е. нейтральных процессах, определяющих ход эволюции в малых популяциях (в настоящее время эти процессы известны как дрейф генов). Лишь в середине прошлого века гипотеза о “нейтральной” эволюции была подвергнута обоснованной критике представителями другой новой науки – экологии [Калабухов, 1941].

Позже, во второй половине XX в. появилась молекулярная генетика, и некоторые ее сторонники сочли, что отбор, хотя и вносит некоторый вклад в эволюцию, но может влиять только на отдельные гены. Так возникла гипотеза нейтральности молекулярной эволюции, предполагающая постоянство скорости нуклеотидных замен в ДНК [Кимура, 1985].

Подобные взгляды легли в основу хорошо известной и получившей широкое признание концепции, которая стала известна как гипотеза молекулярных часов [Zuckerkandl, Pauling, 1962; Bromham, Penny, 2003; Банникова, Лебедев, 2022]. В наши дни ее используют в подавляющем большинстве частных исследований, и совсем не редкость, когда рецензенты и редакторы научных журналов в жесткой форме требуют от авторов обязательно провести расчеты с использованием модели молекулярных часов. По аналогии с принципом абсолютного датирования геологических событий на основе радиоизотопного анализа многие специалисты полагают, что изменения в ДНК на уровне замены нуклеотидов в ее последовательности – это процесс, не зависящий от воздействия внешних факторов, и, зная его скорость, можно выстроить абсолютную систему отсчета, позволяющую датировать эволюционные преобразования любого рода и любой степени давности.

Эта концепция логически проста и удобна при расчетах как исходное допущение, а потому сегодня ее кладут в основу большого числа эволюционных, филогенетических и палеобиогеографических построений. Однако имеются все основания считать, что в своей основе подобный подход является собой сверхупрощение, о чем говорит, в том числе, огромное количество фактов, свидетельствующих о различиях в скорости молекулярной эволюции организмов. На практике многие сторонники “молекулярных часов” признают такие факты, но не пересматривают теоретические основы своих представлений, а пытаются “вписать” факты в теорию с помощью сложных математических расчетов (подобно тому, как сторонники геоцентрической модели мироздания вынуждены были разработать сложный математический аппарат для объяснения видимых траекторий движения планет, не совпадавших с теоретическими предсказаниями модели).

Между тем многие данные экологической генетики прямо противоречат представлениям о нейтральности молекулярной эволюции. Так, в литературе имеются данные о различиях в скорости фиксации нуклеотидных замен (т. е. скорости молекулярной эволюции) под влиянием различий в температурном режиме среды обитания. Например, есть работы, в которых авторы доказывают ускорение молекулярной эволюции при повышении температуры среды [Gillman, Wright, 2013]. И в то же время другие авторы указывают на возможное ускорение молекулярной эволюции у арктических морских беспозвоночных, причем для *Echinodermata* такое ускорение не вызывает сомнений [Loeza-Quintana et al., 2019]. Мы полагаем, что противоречие – при каких именно температурах происходит ускорение или замедление данного процесса, может быть связано с тем, что в первом случае исследователи сравнивали скорости эволюции в основном для видов умеренных широт и тропического пояса, а во втором – для видов, населяющих в основном умеренный пояс, и арктических видов.

Важно также отметить, что в работе [Loeza-Quintana et al., 2019] были изучены виды гидробионтов, мигрировавшие между Тихим и Атлантическим океанами через Северный Ледовитый океан. Таким образом, эти виды существенным образом меняли среду

обитания: из умеренной зоны вселялись в Арктику, а потом вновь возвращались в умеренную зону.

Отметим, что еще в 1987 г. в ходе обстоятельного исследования сестринских атлантических и тихоокеанских видов рыб W. S. Grant пришел к выводу, что “genetic distance between specific pairs of taxa cannot be used with any degree of accuracy to estimate time since their divergence” [1987, p. 245] (“генетические дистанции между конкретными парами таксонов не дают возможности с какой-либо степенью точности оценить время их дивергенции”).

В недавнем обзоре, где выполнено генетическое сравнение родственных атлантических и тихоокеанских видов гидробионтов [Laakonen et al., 2021], утверждается, что для большинства таксономических групп оценки времени дивергенции указывают на то, что межокеанические связи имели место на протяжении плиоцена – плейстоцена – голоцена. Однако важно отметить, что в ряде случаев, описанных в данном обзоре, расчетное время дивергенции таксонов по генетическим данным соответствует миоцену, когда Берингов пролив не существовал. А это, в свою очередь, дает основания говорить об ускорении молекулярной эволюции, по крайней мере, в случае некоторых таксонов, прошедших через Арктику.

Логично предположить, что темп молекулярной эволюции ускоряется именно при смене среды обитания, например, при освоении видами, происходящими из умеренных широт, арктических областей. В пользу этого предположения говорит факт ускорения молекулярной эволюции балтийского прудовика *Amphioxus balticus* после его вселения в воды Исландии [Bolotov et al., 2017].

Для проверки этой гипотезы целесообразно сопоставить темпы эволюции, характерные для относительно недавних вселенцев в Арктику и для родственных групп, оставшихся в умеренной зоне. В последние годы развитие методов филогеографии и, в частности, использование медианных сетей гаплотипов [Bandelt et al., 1999] позволило определять направление расселения, в том числе для ряда холодноводных групп гидробионтов. Например, хорошо прослеживается вселение ряда таксонов из умеренного пояса Евразии

в Арктику [Makhrov et al., 2019; Deng et al., 2020; Artamonova et al., 2021]. Анализ медианных сетей гаплотипов позволяет также оценить скорость фиксации нуклеотидных замен в “северных” и “южных” ветвях таких таксонов.

Задача этого исследования – проверить гипотезу о возрастании скорости молекулярной эволюции при вселении животных в высокие широты путем анализа данных, полученных на одной достаточно хорошо изученной группе – костных рыбах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы провели поиск научных работ, где было выполнено генетическое сравнение близкородственных бореальных и арктических (или расселявшихся через Арктику) видов рыб. Среди этих работ выбраны исследования, содержащие медианные сети гаплотипов митохондриальной ДНК. Арктической зоной в данной работе считали для морских рыб акваторию Северного Ледовитого океана, для пресноводных и проходных рыб – области севернее полярного круга.

В некоторых случаях молекулярно-генетические данные указывали на конспецифичность сравниваемых видов – дальневосточного (*Theragra chalcogramma*) и норвежского (атлантического) минтая (*T. finnmarchica*) [Byrkjedal et al., 2008], тихоокеанской (*Lethenteron camtschaticum*) и сибирской (*L. kessleri*) миног [Artamonova et al., 2015; Interesova et al., 2022], европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушки [Borovikova, Artamonova, 2021]. В работе, где сравнивали два вида наваг (*Eleginus*), анализ медианной сети гаплотипов не давал возможности однозначно определить филогенетические взаимоотношения [Chikurova et al., 2023]. Все эти случаи были исключены из рассмотрения.

При анализе сети гаплотипов для каждого анализируемого вида оценивали число филогенетических ветвей, считая отдельной ветвью группу, содержащую как минимум два гаплотипа, происходящих один от другого. В каждой ветви определяли число нуклеотидных замен, принимая за точку отсчета гаплотип, от которого берут свое начало все сравниваемые ветви. Такой подход позволяет однозначно соотнести длину каждой ветви со скоростью молекулярной эволюции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенный нами поиск литературы позволил выявить семь публикаций, содержащие данные, соответствующие заданным нами критериям (таблица). В двух случаях с тихоокеанскими родственниками сравнивали бореальные рыб, расселявшихся из Тихого океана в Атлантический через Арктику. Это чернопятнистая колюшка *Gasterosteus wheatlandi* (эндемик северо-востока Северной Америки) и группа атлантических морских окуней рода *Sebastes*. В двух других случаях (род *Salvelinus* и семейство *Gadidae*) виды или рода, обитающие исключительно в Арктике, сравнивали с родственными таксонами, обитающими преимущественно в умеренных широтах. В трех оставшихся случаях (семейство *Coregonidae*, рода *Salmo* и *Acipenser*) виды и отдельные филогенетические линии, обитающие в Арктике и умеренных широтах, сравнивали с родственными видами и филогенетическими линиями, обитающими только в умеренных широтах.

Во всех семи случаях скорость фиксации нуклеотидных замен была выше у арктических таксонов или таксонов, прошедших через Арктику в ходе филогенеза (см. таблицу). Эту тенденцию невозможно объяснить случайными причинами. Если принять за нуль-гипотезу, что скорости нуклеотидных замен у родственных бореальных и арктических таксонов одинаковы (что предполагает гипотезу “молекулярных часов”), то вероятность наблюдаемой картины составляет $1/2^7 < 0,008$. Если учесть, что доли филогенетических линий арктических и бореальных таксонов не одинаковы (бореальных больше), то вероятность случайного получения наблюдаемой картины еще ниже – около 0,0001. Таким образом, в данном случае гипотеза постоянства скорости молекулярной эволюции опровергается, а факт ускорения фиксации нуклеотидных замен у арктических таксонов или таксонов, прошедших через Арктику в ходе филогенеза, с высокой степенью значимости подтверждается простым (и потому максимально надежным) статистическим методом.

У всех пяти проанализированных арктических видов из семейства сиговых (*Coregonidae*) отмечена высокая скорость молекулярной эволюции. Она заведомо выше, чем у бореальных и арктических линий вида *C. lavaretus*.

Сравнение числа нуклеотидных замен у родственных видов и филогенетических ветвей, обитающих в умеренном пояс и в арктической зоне

* Пределы колебаний, в скобках – средняя.

Различие в числе нуклеотидных замен в ходе эволюции арктических видов сиговых и арктических линий *C. lavaretus* значимо (критерий Манна–Уитни $U = 60$, $p < 0,01$). Ускорение молекулярной эволюции у атлантических представителей рода *Sebastes* ранее было подтверждено статистически в работе А. Ю. Рольского и соавт. [2023].

Заслуживает также упоминания и тот факт, что многие арктические (или прошедшие через Арктику в ходе эволюции) виды произошли от ныне живущих видов. Судя по медианным сетям гаплотипов, *Salvelinus svetovidovi* произошел от *S. alpinus* [Osinov et al., 2015], *Acipenser baerii* – от *A. gueldenstaedtii* [Ludwig et al., 2000], *Salmo salar* – от *S. trutta* [Артамонова и др., 2020], *Arctogadus glacialis* – от *Boreogadus saida* [Emelianova et al., 2022], *Gasterosteus wheatlandi* – от *G. aculeatus* [Artamonova et al., 2022]. В отличие от видеообразования путем “расщепления” предкового вида на два, происхождение одного вида от другого без исчезновения последнего в литературе получило особое название “видеообразование почкованием” (budding speciation) [Foote, 1996; Caetano, Quental, 2023]. В отличие от анагенеза (когда один вид переходит в другой), при видеообразовании путем почкования от одного вида может произойти сразу несколько других видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, у рыб, как и у некоторых групп беспозвоночных [Bolotov et al., 2017; Loeza-Quintana et al., 2019], наблюдается ускорение молекулярной эволюции при попадании в арктические условия. Судя по нашим данным, это ускорение эволюции особенно хорошо выражено у видов, эндемичных для Арктики. При этом характерно, что в тех случаях, когда северные виды возникли путем видеообразования почкованием, эволюция некоторых митохондриальных генов у их южных предков может фактически останавливаться. Например, в южных популяциях кумжи (*Salmo trutta*) сохранился гаплотип, предковый для атлантического лосося, *S. salar* [Артамонова и др., 2020].

При определенных условиях ускорение молекулярной эволюции может иметь место и в случае отдельных филогенетических ли-

ний бореальных видов, проникших в Арктику [Bolotov et al., 2017], однако в настоящей работе мы не обнаружили подобного эффекта для арктических линий бореальных видов. Не обнаружен такой эффект и для филогенетических линий рыб тихоокеанского происхождения, прошедших через Арктику относительно недавно, в голоцене [Махров, Лайус, 2018]. Не выражено подобное ускорение эволюции и в случае пресноводных моллюсков бореального происхождения, образовавших популяции на территории Российской Арктики [Беспалая и др., 2022; Bulakhova et al., 2023]. Таким образом, есть основания предполагать, что ускорение молекулярной эволюции в Арктике связано преимущественно с процессом видеообразования, но не адаптации уже существующего вида к новым для него условиям обитания.

Это подтверждается тем, что у многих арктических рыб видеообразование сопровождалось не только высокой частотой закрепления мутаций в митохондриальном геноме, но также крупными перестройками кариотипа. Так, некоторые виды лососевидных претерпели множественные слияния хромосом. Это явление обнаружено у палии Световидова (*S. svetovidovi*), атлантического лосося, чира (*Coregonus nasus*), пеляди (*C. peled*) [Фролов, 2000; Phillips, Rab, 2001; Зелинский, Махров, 2002; Sutherland et al., 2016; Makhrov, 2017].

У арктической трески (*Arctogadus glacialis*) диплоидное число хромосом ($2n$) варьирует от 28 до 33 [Ghigliotti et al., 2020], в то время как у атлантической трески (*Gadus morhua* L.) $2n$ равно 46, т. е. значению, характерному для многих групп рыб. Судя по всему, именно $2n = 46$ – это то число хромосом, которое было у предка всех тресковых [Васильев, 1985; Ghigliotti et al., 2012, и ссылки в этих работах]. Резко уменьшено число хромосом (до $2n = 26$) также у наваги (*Eleginops pava-ga*) – вида, расселившегося через Арктику [Васильев, 1985]. В ходе филогенеза чернопятнистый колюшок происходила быстрая эволюция половых хромосом [Sardell et al., 2021].

Важно отметить, что в эволюции холодноводных антарктических рыб семейства нототениевые (Nototheniidae) описаны как крупные транспозиции, дупликации и инверсии в митохондриальной ДНК [Papetti et al., 2021], так

и случаи множественных слияний хромосом [Auvinet et al., 2020].

Таким образом, у многих видов рыб в полярных условиях наблюдаются ускорение молекулярной эволюции и рост числа хромосомных перестроек. Анализ медианных сетей гаплотипов указывает на ускорение молекулярной эволюции и у некоторых арктических беспозвоночных [Bolotov et al., 2017; Артамонова и др., 2023; Kolbasova et al., 2023].

Можно также предположить, что ускорение хода эволюции происходит не только при попадании вида в жесткие условия Арктики. По-видимому, такому ускорению может способствовать любое, но достаточно сильное изменение среды обитания. В пользу этого предположения свидетельствует быстрая эволюция некоторых белков у амфипод Байкала [Stolyarova et al., 2019]. С другой стороны, изменение среды обитания не обязательно вызывает немедленное ускорение эволюции (как это видно на примере ряда популяций “умеренных” видов, обитающих в Арктике). Подобный эффект не выявлен и при изучении генетической изменчивости пресноводных моллюсков семейства *Lymnaeidae*, вселяющихся в геотермальные источники – не типичную для группы среду обитания [Vinarski et al., 2023].

Судя по всему, ускорение молекулярной и хромосомной эволюции связано не просто с глубокими адаптивными процессами, но и с утратой некоторых черт, характерных для предкового вида. Так, атлантический лосось, в отличие от кумжи, от которой он происходит, практически не образует жилые речные популяции (в литературе описаны только два случая [Gibson et al., 1996; Thorstad et al., 2009]), а чернопятнистая колюшка, в отличие от предка, трехглой колюшки, обитает только в морской воде [Зюганов, 1991]. Не исключено, что именно утрата подобных черт, являющаяся платой за выживание в условиях, экстремальных для вида-предшественника, и ведет к возникновению новых видов и родов. Ведь при утрате одной из филогенетических линий важных черт фенотипа и/или физиологии единство вида разрушается, но зато у нового таксона появляются новые возможности формирования механизмов адаптации.

Механизмы приспособительной эволюции полярных рыб еще недостаточно изучены, но

уже имеются сведения об уникальных экологических адаптациях сибирского осетра *Acipenser baerii* [Рубан, 2019], морфологических адаптациях к жизни во льдах у сайки *Boreogadus saida* [Evseenko, Bolshakova, 2020], глубоких перестройках физиологии, обеспечивающих приспособление к суровой среде обитания паллии Световидова [Esin et al., 2021].

Адаптация к полярным условиям включает изменения целого ряда особенностей экологии, биохимии и физиологии организмов. Более того, адаптация к другим факторам среды полярных регионов может быть даже важнее адаптации к холоду, например, сибирская лягушка *Rana amurensis* переживает суровые зимы на дне водоемов, поэтому ее холодоустойчивость ограничена, но очень велика устойчивость к гипоксии [Berman et al., 2019].

Представление о том, что адаптация к условиям Арктики у видов и внутривидовых форм происходит разными путями, согласуется с описанными ранее представлениями о различии механизмов эволюции при образовании внутривидовых форм и видообразовании [Шварц, 1980; Алтухов, 2003]. Эволюция внутри вида – это градуалистические и в значительной степени обратимые процессы, образование новых видов – часто довольно быстрый (в пределе – сальтационный) и необратимый процесс.

Полученные нами данные дают дополнительный материал для критики теории нейтральности молекулярной эволюции – той основы, на которой построена концепция молекулярных часов. До недавнего времени считалось, что молекулярная эволюция в целом нейтральна, поскольку отбор может идти одновременно только по немногим генам (“дilemma Холдейна”) [Haldane, 1957; обзор: Медников, 1987]. Однако экспериментальные данные показывают, что это не обязательно так: в одной из линий *Drosophila melanogaster* доля адаптивных замещений, происходивших под действием естественного отбора, в течение долгого времени оставалась близкой к 50 % [Базыкин, 2018]. Мы не исключаем, что отбор действительно может изменять одновременно частоты аллелей только небольшого числа генов, но, как мы показали в этом исследовании, он может это сделать очень быстро, а потом за столь же короткий период изменить частоты аллелей в другой

группе генов и так далее, повлияв на значительную часть генома.

Возможна и одновременная адаптивная эволюция целого ряда функционально связанных генов за счет их сцепления. Причем в некоторых случаях, как, например, у трехиглой колюшки, рекомбинация внутри таких блоков генов становится невозможной из-за инверсии определенного участка хромосомы [обзор: Reid et al., 2021]. Можно высказать осторожное предположение, что наблюдаемые в ходе образования полярных видов и родов рыб слияния хромосом – проявление процессов образования новых комплексов генов, обеспечивающих адаптацию к суровым условиям среды.

Ранее на материале самых разных организмов были получены данные об отсутствии единой шкалы “молекулярного времени” даже для близкородственных таксонов [Ayala, 1999, 2000; Yi et al., 2002; Elango et al., 2006; Moorjani et al., 2016; Но, 2020]. Некоторые сторонники гипотезы “молекулярных часов” признают эти факты, но никак их не объясняют. Между тем, изменение скорости эволюции не укладывается в рамки “теории нейтральности” (основы представления о “молекулярных часах”) и прямо свидетельствует о действии естественного отбора. Таким образом, и наши, и литературные данные дают серьезные основания сомневаться в справедливости гипотезы молекулярных часов, которая вполне может оказаться очередным примером частного случая, возведенного в ранг универсального правила [Pulquérío, Nichols, 2006; Schwarz, Maresca, 2006].

Благодарности

Авторы признательны за обсуждение затронутых в работе проблем Ю. П. Алтухову, А. А. Баниковой, И. Н. Болотову, В. С. Лебедеву.

Вклад авторов

Артамонова В. С. – формулировка цели работы, написание текста; Рольский А. Ю. – поиск публикаций, написание и редактирование текста; Винарский М. В. – анализ публикаций, написание текста; Махров А. А. – поиск публикаций, обобщение данных, написание текста.

Финансирование

Данное исследование полностью финансировалось грантом Российского научного фонда № 19-14-00066-П, <https://rsccf.ru/project/19-14-00066>.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных или человека в качестве объектов.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
- Артамонова В. С., Афанасьев С. А., Бардуков Н. В., Голод В. М., Кокодий С. В., Кулиш А. В., Пашков А. Н., Пипоян С. Х., Решетников С. И., Махров А. А. Центр происхождения и пути расселения благородных лососей *Salmo* (Salmonidae, Actinopterigii) // Докл. РАН. Науки о жизни. 2020. Т. 493, № 1. С. 333–340. [Artamonova V. S., Afanasyev S. A., Bardukov N. V., Golod V. M., Kokodiy S. V., Kulish A. V., Pashkov A. N., Pipoyan S. K., Reshetников S. I., Makhrov A. A. The Center of Origin and Colonization Routes of Noble Salmonids of the Genus *Salmo* (Salmonidae, Actinopterigii) // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2020. Vol. 493. P. 171–177.]
- Артамонова В. С., Бизин М. С., Ефейкин Б. Д., Макарова О. Л. На о. Колгуев обнаружены две линии панцирных клещей, морфологически соответствующие циркумполярному виду *Ameronothrus nigrofemoratus* (Acari, Oribatida), но генетически различающиеся на уровне видов // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 512, № 1. С. 511–516. [Artamonova V. S., Bizin M. S., Efeykin B. D., Makarova O. L. Two Lineages of Oribatid Mites Morphologically Correspond to the Circumpolar Species *Ameronothrus nigrofemoratus* (Acari, Oribatida) but Differ Genetically as Distinct Species Are Revealed on the Kolguev Island // Doklady Biological Sciences. 2023. Vol. 512. P. 321–325.]
- Базыкин Г. А. Положительный и эпистатический отбор в эволюции аминокислотных последовательностей: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 199 с.
- Банникова А. А., Лебедев В. С. Концепция современных молекулярных часов и опыт оценки времен дивергенции насекомоядных и грызунов // Журн. общ. биологии. 2022. Т. 83, № 1. С. 3–28.
- Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Госиздат, 1922. 306 с.
- Беспалая Ю. В., Травина О. В., Томилова А. А., Хребтова И. С., Аксенова О. В., Аксенов А. С., Винарский М. В., Кондаков А. В., Некхеев И. О., Палатов Д. М., Спицын В. М., Шевченко А. Р., Болотов И. Н. Видовое разнообразие, пути расселения и экология пресноводных моллюсков о. Колгуев (Баренцево море, Россия) // Биология внутр. вод. 2022. № 6. С. 734–748. [Bespalaia Yu. V., Travina O. V., Tomilova A. A., Khrebtova I. S., Aksenova O. V., Aksenov A. S., Vinarskii M. V., Kondakov A. V., Nekhaev I. O., Palatov D. M., Spitsyn V. M., Shevchenko A. R., Bolotov I. N. Species Diversity, Settlement Routes, and Ecology of Freshwater Mollusks of Kolguev Island (Barents Sea, Russia) // Inland Water Biol. 2022. Vol. 15, N 6. P. 836–849.]

- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 304 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. 2-е изд., доп. СПб.: Наука, 2001. 568 с.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 236 с.
- Зелинский Ю. П., Махров А. А. Гомологические ряды по числу хромосом и перестройки генома в филогенезе лососеобразных рыб (Salmonoidei) // Генетика. 2002. Т. 38, № 10. С. 1317–1323. [Zelinsky Yu. P., Makhrov A. A. Homological series by chromosome number and the genome rearrangements in the phylogeny of Salmonoidei // Russ. J. Genet. 2002. Vol. 38, N 10. P. 1115–1120.]
- Зюганов В. В. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 261 с.
- Калабухов Н. И. Изменчивость и массовое размножение // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 3. С. 381–394.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 394 с. [Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge etc.: Cambridge University Press, 1983.]
- Колчинский Э. И. Неокатастрофизм и селекционизм: вечная дилемма или возможность синтеза? (Историко-критические очерки). СПб.: Наука, 2002. 554 с.
- Махров А. А. Снижение эволюционной пластичности в результате филогенетической иммобилизации и его экологическое значение // Сиб. экол. журн. 2019. Т. 26, № 5. С. 491–505. [Makhrov A. A. Decreased evolutionary plasticity as a result of phylogenetic immobilization and its ecological significance // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, N 5. P. 405–417.]
- Махров А. А., Лайус Д. Л. Последниковое вселение рыб и миноги из Тихого океана в моря севера Европы // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 3. С. 265–279. [Makhrov A. A., Lajus D. L. Postglacial colonization of the North European seas by Pacific fishes and lamprey // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 3. P. 247–258.]
- Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 15–26.
- Рольский А. Ю., Артамонова В. С., Махров А. А. Эволюция морских окуней рода *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов: “видообразование путем почкования” в “букете видов” (budding speciation in the species flock) // Изв. РАН. Сер. биол. 2023. № 6. С. 597–608. [Rolskii A. Yu., Artamonova V. S., Makhrov A. A. The evolution of redfishes of the genus *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) of the Atlantic and Arctic oceans: budding speciation in a species flock // Biol. Bull. 2023. Vol. 50, N 6. P. 1071–1080.]
- Рубан Г. И. Адаптивные экологоморфологические особенности сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) // Биология внутр. вод. 2019. № 2. С. 71–78. [Ruban G. I. Adaptive Ecological and Morphological Features of the Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii* Brandt) // Inland Water Biol. 2019. Vol. 12, N 2. P. 210–216.]
- Фролов С. В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососеобразных рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблема устойчивости органических форм (онтогенезов) в их историческом развитии // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 1. С. 3–25.
- Artamonova V. S., Bardukov N. V., Aksenova O. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V. et al. Round-the-World Voyage of the Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): Phylogeographic Data Covering the Entire Species Range // Water. 2022. Vol. 14. 2484. <https://doi.org/10.3390/w14162484>
- Artamonova V. S., Bolotov I. N., Vinarski M. V., Makhrov A. A. Fresh- and Brackish-Water Cold-Tolerant Species of Southern Europe: Migrants from the Paratethys That Colonized the Arctic // Water. 2021. Vol. 13. P. 1161.
- Artamonova V. S., Kucheryavyy A. V., Makhrov A. A. Nucleotide sequence diversity of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (COI) gene of the Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) in the Eurasian part of the range // Hydrobiologia. 2015. Vol. 757, Iss. 1. P. 197–208.
- Auvinet J., Graça P., Dettai A., Amores A., Postlethwait J. H., Detrich H. W. III, Ozouf-Costaz C., Corrion O., Higuet D. Multiple independent chromosomal fusions accompanied the radiation of the Antarctic teleost genus *Trematomus* (Notothenioidei: Nototheniidae) // BMC Evolut. Biol. 2020. Vol. 20. P. 39.
- Ayala F. J. Molecular clock mirages // Bioessays. 1999. Vol. 21. P. 71–75.
- Ayala F. J. Neutralism and selectionism: the molecular clock // Genes. 2000. Vol. 261. P. 27–33.
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16, N 1. P. 37–48.
- Berman D. I., Bulakhova N. A., Meshcheryakova E. N. The Siberian wood frog survives for months underwater without oxygen // Sci. Rep. 2019. Vol. 9. P. 13594. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31974-6>
- Bolotov I. N., Aksenova O. V., Bespalaya Y. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Paltser I. S., Stefansson A., Travina O. V., Vinarski M. V. Origin of a divergent mtDNA lineage of a freshwater snail species, *Radix balthica*, in Iceland: cryptic glacial refugia or a postglacial founder event? // Hydrobiologia. 2017. Vol. 787. P. 73–98.
- Borovikova E. A., Artamonova V. S. Vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) are a single species: evidence from revised data on mitochondrial and nuclear DNA polymorphism // Hydrobiologia. 2021. Vol. 848. P. 4241–4262.
- Bromham L., Penny D. The modern molecular clock // Nat. Rev. Genet. 2003. Vol. 4. P. 216–224.
- Bulakhova N. A., Makhrov A. A., Lazutkin A. N., Shekhovtsov S. V., Poluboyarova T. V., Berman D. I. Beringian Freshwater Mussel *Beringiana beringiana* (Unionidae) in Northeast Asia // Water. 2023. Vol. 15. P. 3538. <https://doi.org/10.3390/w15203538>
- Byrkjedal I., Rees D. J., Christiansen J. S., Fevolden S.-E. The taxonomic status of *Theragra finnmarchica* Koenfoed, 1956 (Teleostei: Gadidae): perspectives from morphological and molecular data // J. Fish Biol. 2008. Vol. 73. P. 1183–1200.
- Caetano D. S., Quental T. B. How important is budding speciation for comparative studies? // System. Biol. 2023. syad050. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syad050>
- Chikurova E. A., Orlov A. M., Shchepetov D. M., Orlova S. Yu. Separated by Space and Time but United by

- Kinship: Phylogeographical and Phylogenetic History of Two Species of *Eleginops* (Gadidae) Based on the Polymorphism of *Cyt b* Mitochondrial DNA Gene // J. Ichthyol. 2023. Vol. 63, N 2. P. 216–241.
- Darwin C. The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray, 1859. 502 p.
- Deng T., Wu F., Zhou Z., Su T. Tibetan Plateau: An evolutionary junction for the history of modern biodiversity // Sci. China Earth Sci. 2020. Vol. 63. P. 172–187.
- Elango N., Thomas J. W., Yi S. V. Variable molecular clocks in hominoids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. Vol. 103. P. 1370–1375.
- Emelianova O. R., Grigorov I. V., Orlov A. M., Orlova S. Yu. Polymorphism of mtDNA gene *Cyt b* of the Chukchi Sea polar cod, *Boreogadus saida* (Gadidae, Gadiformes) // Deep-Sea Research II. 2022. Vol. 206. 105212.
- Esin E. V., Markevich G. N., Zlenko D. V., Shkil F. N. Thyroid-Mediated Metabolic Differences Underlie Ecological Specialization of Extremophile Salmonids in the Arctic Lake El'gygytgyn // Front. Ecol. Evolut. 2021. Vol. 9. P. 715110.
- Evseenko S. A., Bolshakova Ya. Yu. Morphological Adaptations of Polar Cod *Boreogadus saida* (Gadidae) to a Life in the Ice Conditions // J. Ichthyol. 2020. Vol. 60, N 2. P. 230–235.
- Foote M. On the probability of ancestors in the fossil record // Paleobiology. 1996. Vol. 22, N 2. P. 141–151.
- Ghigliotti L., Christiansen J. S., Carlig E., di Blasi D., Pisano E. Latitudinal Cline in Chromosome Numbers of Ice Cod *A. glacialis* (Gadidae) from Northeast Greenland // Genes. 2020. Vol. 11. 1515. doi: 10.3390/genes11121515
- Ghigliotti L., Fevolden S.-E., Cheng C.-H. C., Babiak I., Dettai A., Pisano E. Karyotyping and cytogenetic mapping of Atlantic cod (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758) // Animal Genet. 2012. Vol. 43. P. 746–752.
- Gibson R. J., Williams D. D., McGowan C., Davidson W. S. The ecology of dwarf fluvial Atlantic salmon, *Salmo salar* L., cohabiting with brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in southeastern Newfoundland, Canada // Pol. Arch. Hydrobiol. 1996. Vol. 43. P. 145–166.
- Gillman L. N., Wright S. D. Patterns of Evolutionary Speed: In Search of a Causal Mechanism // Diversity. 2013. Vol. 5. P. 811–823. doi: 10.3390/d5040811
- Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge, MA and London, England: Harvard University Press, 2002. 1392 p.
- Grant W. S. Genetic divergence between congeneric Atlantic and Pacific ocean fishes // Population Genetics & Fishery Management / Eds.: N. Ryman, F. Utter. Seattle, Lndon: University of Washington Press, 1987. P. 225–246.
- Haldane J. B. S. The cost of natural selection // J. Genet. 1957. Vol. 55, N 3. P. 511–524.
- Ho S. Y. W. The molecular clock and evolutionary rates across the tree of life // The Molecular Evolutionary Clock. Cham: Springer, 2020. P. 3–24.
- Interesova E. A., Babkina I. B., Romanov V. I., Pozdnjak I. V., Davletshina G. I., Trifonov V. A. New Data on Small Lampreys of the Genus *Lethenteron* (Petro-myontidae) of the Tom River, a Typical Habitat of the Siberian Brook Lamprey *Lethenteron kessleri* // J. Ichthyol. 2022. Vol. 62, N 7. P. 1230–1236.
- Kolbasova G., Schmidt-Rhaesa A., Syomin V., Bredikhin D., Morozov T., Neretina T. Cryptic species complex or an incomplete speciation? Phylogeographic analysis reveals an intricate Pleistocene history of *Priapus caudatus* Lamarck, 1816 // JCZ: Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology. 2023. Vol. 302. P. 113–130.
- Laakkonen H. M., Hardman M., Strelkov P., Väinölä R. Cycles of trans-Arctic dispersal and vicariance, and diversification of the amphi-boreal marine fauna // J. Evol. Biol. 2021. Vol. 34. P. 73–96.
- Loeza-Quintana T., Carr C. M., Khan T., Bhatt Y. A., Lyon S. P., Hebert P. D. N., Adamowicz S. J. Recalibrating the molecular clock for Arctic marine invertebrates based on DNA barcodes // Genome. 2019. Vol. 62. P. 200–216.
- Ludwig A., May B., Debus L., Jennekeins I. Heteroplasmy in the mtDNA Control Region of Sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) // Genetics. 2000. Vol. 156. P. 1933–1947.
- Makhrov A. A. A narrowing of the phenotypic diversity range after large rearrangements of the karyotype in Salmonidae: The relationship between saltational genome rearrangements and gradual adaptive evolution // Genes. 2017. Vol. 8. P. 297.
- Makhrov A. A., Bolotov I. N., Artamonova V. S., Borovikova E. A. Mountain regions are the putative place of origin of many Arctic animal and plant forms // Зоол. журн. 2019. Т. 98, № 11. С. 1291–1303.
- Moorjani P., Amorim C. E. G., Arndt P. F., Przeworski M. Variation in the molecular clock of primates // P.N.A.S. 2016. Vol. 113. P. 10607–10612.
- Osinov A. G., Senchukova A. L., Mugue N. S., Pavlov S. D., Cherehnev I. A. Speciation and genetic divergence of three species of charr from ancient Lake El'gygytgyn (Chukotka) and their phylogenetic relationships with other representatives of the genus *Salvelinus* // Biological Journal of the Linnean Society. 2015. Vol. 116. P. 63–85.
- Papetti C., Babbucci M., Dettai A., Basso A., Lucassen M., Harms L., Bonillo C., Heindler F. M., Patarnello T., Neigrisolo E. Not Frozen in the Ice: Large and Dynamic Rearrangements in the Mitochondrial Genomes of the Antarctic Fish // Genome Biol. Evol. 2021. Vol. 13, N 3. doi: 10.1093/gbe/evab017
- Phillips R., Rab P. Chromosome evolution in Salmonidae (Pisces): an update // Biol. Rev. 2001. Vol. 76. P. 1–25.
- Pulquério M. J. F., Nichols R. A. Dates from the molecular clock: how wrong can we be? // TREE. 2006. Vol. 22, N 4. P. 180–184.
- Reid K., Bell M. A., Veeramah K. R. Threespine Stickleback: A Model System For Evolutionary Genomics // Annu. Rev. Genom. Hum. Genet. 2021. Vol. 22. P. 357–383.
- Sardell J. M., Josephson M. P., Dalziel A. C., Peichel C. L., Kirkpatrick M. Heterogeneous histories of recombination suppression on stickleback sex chromosomes // Mol. Biol. Evol. 2021. Vol. 38. P. 4403–4418.
- Schwartz J. H., Maresca B. Do Molecular Clocks Run at All? A Critique of Molecular Systematics // Biol. Theor. 2006. Vol. 1. P. 357–371.
- Stolyarova A. V., Bazykin G. A., Neretina T. V., Kondrashov A. S. Bursts of amino acid replacements in protein evolution // R. Soc. Open Sci. 2019. Vol. 6. 181095.
- Sukhanova L. V., Smirnov V. V., Smirnova-Zalumi N. S., Belomestnykh T. V., Kirilechik S. V. Molecular Phylogeny of Lake Baikal Coregonid Fishes // Advanc. Limnol. 2012. Vol. 63. P. 261–283.

- Sutherland B. J. G., Gosselin T., Normandeau E., Lamotte M., Isabel N., Audet C., Bernatchez L. Salmonid Chromosome Evolution as Revealed by a Novel Method for Comparing RADseq LinkageMaps // *Genome Biol. Evolut.* 2016. Vol. 8. P. 3600–3617.
- Thorstad E. B., Hindar K., Berg O. K., Saksgård L., Norrum I. C. J., Sandlund O. T., Saksgård L. Status for småblankbestanden I Namsen // *NINA Rapport*. 2009. Vol. 403. 95.
- Vinarski M. V., Aksanova O. V., Bespalaya Y. V., Gofarov M. Y., Kondakov A. V., Khrebtova I. S., Makhrov A. A., Bolotov I. N. How an Ecological Race Is Forming: Morphological and Genetic Disparity among Thermal and Non-Thermal Populations of Aquatic Lymnaeid Snails (Gastropoda: Lymnaeidae) // *Diversity*. 2023. Vol. 15. 548. <https://doi.org/10.3390/d15040548>
- Yi S., Ellsworth D. L., Li W. H. Slow molecular clocks in Old World monkeys, apes, and humans // *Mol. Biol. Evolut.* 2002. Vol. 19. P. 2191–2198.
- Zuckerkandl E., Pauling L. Molecular disease, evolution, and genic heterogeneity // *Horizons in Biochemistry* / Eds.: M. Kasha, B. Pullman, New York, London: Academic Press, 1962. P. 189–225.

The increased rate of fixation of nucleotide substitutions in mitochondrial DNA in bony fish (Osteichthyes) species that originated in the Arctic or dispersed through it

V. S. ARTAMONOVA¹, A. Yu. ROLSKII², M. V. VINARSKI³, A. A. MAKHROV^{1, 3}

¹*A. N. Severtzov Institute of Ecology and Evolution of RAS*
33, Leninsky ave., Moscow, 119071, Russia
E-mail: valar99@mail.ru

²*Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)*
6, Academician Knipovich str., Murmansk, 183038, Russia

³*Laboratory of Macroecology & Biogeography of Invertebrates*
Saint Petersburg State University
7/9, Universitetskaya Emb., Saint Petersburg, 199034, Russia

The problem of differences in the rates of evolution among different species of animals and plants has been discussed very intensively in recent years, and, in connection with this, the question of whether the so-called molecular clock hypothesis is valid is acutely raised. We conducted a search for scientific papers providing median networks that include mitochondrial gene haplotypes for closely related boreal and Arctic (or dispersed through the Arctic) fish species. In all seven cases analyzed by us, in Arctic taxa or taxa that passed through the Arctic during their phylogeny, the rate of nucleotide substitutions was higher, and this difference, as it turned out, is statistically significant. Thus, the formation of new fish taxa in polar latitudes is accompanied by rapid evolution of mitochondrial DNA, which, apparently, is the manifestation of their adaptation to a new habitat. In addition, speciation in fish in the Arctic is usually accompanied by multiple chromosome fusions. Thus, both our and the literature data give new strong reasons to doubt the validity of the molecular clock hypothesis.

Key words. Polar ecosystems, natural selection, saltations, median networks, Arctic ocean.