

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ КЕРЧАКОВ РОДА *Myoxocephalus* Gill, 1859 (Cottidae)

© 2020 г. О. А. Радченко¹, *, И. Н. Морева², А. В. Петровская¹

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Магадан, 685000 Россия

²Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: radchenko@ibpn.ru

Поступила в редакцию 30.12.2019 г.

После доработки 20.02.2020 г.

Принята к публикации 05.03.2020 г.

Проведено кариологическое и молекулярно-генетическое исследование керчаков рода *Myoxocephalus*. Молекулярно-генетический анализ показал, что в современном составе род гетерогенен и разделяется на тихоокеанскую и арктически-атлантическую группы. В тихоокеанской группе обнаружена тесная филогенетическая связь видов *M. stelleri*, *M. polyacanthocephalus*, *M. jaok*. Представитель арктически-атлантической группы *M. quadricornis* является монотипическим и сестринским с *Megalocottus platycephalus*. На основе молекулярно-генетических и кариологических данных выявлены близкородственные отношения *M. scorpius* и керчаков тихоокеанской группы. Анализ *M. brandtii*, *M. ochotensis* и *M. jaok* из разных частей ареалов показал отсутствие кариологической изменчивости. Установлены степень и направления дивергенции кариотипов тихоокеанских видов *M. brandtii*, *M. ochotensis*, *M. jaok*, *M. polyacanthocephalus*, *M. stelleri*, а также *M. scorpius*.

Ключевые слова: род *Myoxocephalus*, дивергенция, родственные отношения, митохондриальная ДНК (мтДНК), кариотип.

DOI: 10.31857/S0016675820100112

Род *Myoxocephalus* – самый многочисленный в группе морских бычков-керчаков подсемейства *Myoxocephalinae* (Cottidae). Виды рода являются представителями прибрежных и шельфовых вод северных морей Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов [1, 2]. На основании морфологических признаков в роде были выделены два подрода – *Myoxocephalus* и *Littocottus* [3]. Первый объединял 11 видов и два подвида, среди них – длинношипый керчак *M. octodecemspinus* и керчак-эней *M. aenaeus*, обитающие в Северной Атлантике. Европейский керчак *M. scorpius* с подвидами *M. s. scorpius* и *M. s. groenlandicus* распространены шире и встречаются в прилегающих к Атлантике арктических морях. Мраморный *M. stelleri*, снежный *M. brandtii*, бугорчатый *M. tuberculatus*, охотский *M. ochotensis* керчаки и керчак яок *M. jaok* известны из северо-западной части Тихого океана, в ареал последнего входят арктические воды. Многоиглый *M. polyacanthocephalus* и бородавчатый *M. verrucosus* керчаки обитают в северной части Тихого океана и в арктических морях. Самый широкий ареал у чукотского керчака *M. scorpioides* – Северо-Западная Атлантика, арктические моря, северная часть Тихого океана. Подрод *Littocot-*

tus представлен черным керчаком *M. (Littocottus) niger* из северной части Тихого океана [1, 3].

В современном каталоге содержатся данные о 14 видах рода [4]. Род *Triglopsis*, включавший четырехрогий бычка *T. quadricornis* и бычка Томпсона *T. thompsonii*, вновь сведен в синонимию к роду *Myoxocephalus* [1, 3, 5–8]. Подвиды европейский *M. s. scorpius* и гренландский *M. s. groenlandicus* керчаки признаны младшими синонимами *M. scorpius*. Единое мнение о таксономическом статусе *M. verrucosus* отсутствует. По мнению одних специалистов бородавчатый керчак является валидным видом [1]. В электронном каталоге видов рыб Мирового океана *M. verrucosus* рассматривается в синонимии *M. scorpius* [4]. Основанием для пересмотра таксономического статуса *M. s. scorpius*, *M. s. groenlandicus* и *M. verrucosus* послужили результаты ДНК-штрих-кодирования [2, 9, 10].

Для решения вопросов происхождения, родственных отношений, эволюции рода *Myoxocephalus* привлекались большей частью морфологические методы [3, 11]. В работе Кауэн [12] представлена реконструкция филогенетических отношений видов рода на основе морфологических призна-

ков, сейсмодатированной системы, аллозимной изменчивости.

После ревизии подсем. *Myoxocephalinae* 1979 г. сравнительный морфологический анализ видов рода *Myoxocephalus* не проводился. Генетические исследования дальневосточных представителей этой группы немногочисленны [2, 10, 13, 14]. Получены данные о митохондриальном геноме *M. polyacanthocephalus* из Японского и Охотского морей [15]. Изучены кариотипы *M. scorpius* из Белого моря и пяти дальневосточных керчаков (*M. stelleri*, *M. brandtii*, *M. polyacanthocephalus*, *M. ochotensis*, *M. jaok*) [16, 17]. Кариологические исследования *M. brandtii*, *M. jaok* и *M. ochotensis* ограничены изучением экземпляров из одной точки ареалов видов.

Цель настоящей работы – определить с помощью молекулярно-генетического и кариологического анализов уровень изменчивости, степень и направления дивергенции видов рода *Myoxocephalus*, уточнить их родственные отношения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объем и районы сбора материала представлены в табл. 1. Идентификация экземпляров проведена по внешним морфологическим признакам [3].

Молекулярно-генетический анализ. Проанализирован полиморфизм нуклеотидных последовательностей генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК мтДНК длиной 1008, 747, 600 пар нуклеотидов (пн) соответственно. Внешняя группа представлена шестью видами из семейства Cottidae, что обусловлено необходимостью тестирования монофилии рода *Myoxocephalus* и определения положения *M. quadricornis*.

Геномная ДНК выделена из мышечной ткани по стандартной методике, включающей лизис ткани 1% SDS в присутствии протеиназы К (0.2 мг/мл) и депротенинизацию фенолом [18]. Для амплификации и секвенирования ДНК использованы универсальные праймеры, описанные ранее [19]. В программе MEGA 6 [20] выровнены нуклеотидные последовательности, определены показатели изменчивости мтДНК и генетические дистанции, реконструировано филогенетическое дерево методом NJ (neighbor joining). В программе Modeltest v. 3.7 [21] с использованием критерия Akaike выбраны оптимальные модели нуклеотидных замещений. В программе MrBayes v. 3.1.2 [22] методом байесовского анализа выполнен филогенетический анализ мтДНК; из 10001 деревьев первые 1001 с нестабильными параметрами моделей нуклеотидных замещений отброшены, на основе остальных получены консенсусные деревья и апостериорные вероятности их ветвления. Узлы

ветвления с оценками вероятности $\geq 95\%$ приняты как достоверные [23].

Кариологический анализ. Материалом для работы послужили хромосомные препараты от восьми самок, четырех самцов и двух ювенильных особей *M. brandtii*, от четырех самок, трех самцов *M. ochotensis*, от семи самок, четырех самцов и пяти ювенильных особей *M. jaok*, приготовленные по методу воздушного высушивания [24]. Хромосомы окрашивали рутинно 4%-ным раствором красителя Гимза (Giemsa) и анализировали их качество под микроскопом, после чего готовили серии препаратов для подробного анализа. Кариотипы описаны на основании исследования у *M. brandtii* – 380, у *M. ochotensis* – 100 и у *M. jaok* – 250 метафазных пластинок.

В хромосомных наборах выделяли несколько морфологических типов хромосом. Равноплечие метацентрические (М) и неравноплечие субметацентрические (СМ) хромосомы относили к двуплечим, субтелоцентрические (СТ) с очень коротким вторым плечом и акроцентрические (А) с невидимым вторым плечом – к одноплечим. Размеры коротких плеч третьей пары хромосом у *M. brandtii* и *M. ochotensis* не позволяют однозначно определить их морфологию (СМ или СТ), поэтому число хромосомных плеч обозначено с учетом обоих возможных вариантов: 44 + 2. Для сравнения использованы данные об основных признаках кариотипов япономорского и охотоморского *M. stelleri*, *M. brandtii* и *M. jaok* из Японского моря, *M. ochotensis* из Охотского моря, *M. scorpius* из Белого моря [16, 17].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Молекулярно-генетический анализ. Полученные последовательности генов мтДНК размещены в GenBank/NCBI (номера в табл. 1). В мтДНК видов рода *Myoxocephalus* (без учета внешних групп) обнаружено: для гена *COI* – 125 (12.4%), цитохрома *b* – 104 (13.9%), 16S рРНК – 10 (1.7%) филогенетически информативных сайтов.

Выявлены нуклеотидные сайты, маркирующие керчаков рода *Myoxocephalus*. Во-первых, обнаружены замены нуклеотидов, объединяющие виды рода (кроме *M. quadricornis*) и отличающие их от видов внешней группы: 2, 5 и 12 замен для генов 16S рРНК, цитохрома *b* и *COI*. Во-вторых, выявлены сайты, нуклеотидный состав которых маркирует виды *Myoxocephalus*, определяя их генетическое сходство или различие: 10, 81 и 102 сайта-маркера для генов 16S рРНК, цитохрома *b* и *COI*. В последовательностях гена 16S рРНК *M. brandtii* обнаружена делеция аденина, отличающая его от других видов. Минимальные *p*-дистан-

Таблица 1. Материал, использованный в работе

Вид (№ образца)	Район сбора	Гены (номер в GenBank)		
		<i>COI</i>	16S рРНК	<i>цитb</i>
<i>M. stelleri</i> (1754)	Японское море, з. Восток	KY062754	KY062665	MN595735
<i>M. stelleri</i> (1736)	О. Шикотан, б. Горобец	MN115307	MN097163	MN115343
<i>M. stelleri</i> (1737)	О. Шикотан, б. Крабовая	MN115308	MN097164	MN115344
<i>M. stelleri</i> (1991)	Японское море, з. Ольга	MN115311	MN097167	MN115347
<i>M. stelleri</i> (2149)	Японское море, б. Золотая	MN115314	MN097170	MN115350
<i>M. stelleri</i> (2148)	Японское море, б. Джигит	MN115318	MN097174	MN115354
<i>M. stelleri</i> (2084)	Японское море, о. Сахалин, з. Александровский	MN115320	MN097176	MN115356
<i>M. stelleri</i> (1985)	»	MN115319	MN097175	MN115355
<i>M. stelleri</i> (1973)	Татарский пролив, з. Чихачева	MN115324	MN097180	MN115360
<i>M. stelleri</i> (1748)	Охотское море, устье р. Уты	MN115326	MN097182	MN115362
<i>M. polyacanthocephalus</i> (1745)	О. Шикотан, б. Горобец	MN115338	MN097194	MN115374
<i>M. polyacanthocephalus</i> (1746)	»	MN877715	MN871867	MN877740
<i>M. polyacanthocephalus</i> (1764)	Охотское море, устье р. Уты	MN877716	MN871868	MN877741
<i>M. polyacanthocephalus</i> (1765)	Охотское море, б. Шестакова	MN877717	MN871869	MN877742
<i>M. polyacanthocephalus</i> (1849)	Охотское море, о. Спафарьева	MN877718	MN871870	MN877743
<i>M. polyacanthocephalus</i> (1853)	»	MN877719	MN871871	MN877744
<i>M. jaok</i> (1728)*	О. Кунашир, б. Первухина	MN877720	MN871872	MN877745
<i>M. jaok</i> (1822)	»	MN877721	MN871873	MN877746
<i>M. jaok</i> (1772)*	Охотское море, б. Шестакова	MN877722	MN871874	MN877747
<i>M. jaok</i> (1773)	»	MN877723	MN871875	MN877748
<i>M. jaok</i> (1774)	»	MN877724	MN871876	MN877749
<i>M. jaok</i> (1775)	»	MN877725	MN871877	MN877750
<i>M. jaok</i> *	Охотское море, з. Одян	—	—	—
<i>M. jaok</i> *	Охотское море, западная Камчатка, б. Пычгыгын	—	—	—
<i>M. jaok</i> *	Охотское море, западная Камчатка, б. Квачина	—	—	—
<i>M. jaok</i> (1829)	Японское море, з. Восток	MN115336	MN097192	MN115372
<i>M. ochotensis</i> (1805)	Охотское море, о. Спафарьева	MN115339	MN097195	MN115375
<i>M. ochotensis</i> (1900)	Охотское море, з. Одян	MN595733	MN588265	MN595734
<i>M. ochotensis</i> (1905)	»	MN877726	MN871878	MN877751
<i>M. ochotensis</i> (1950)	Охотское море, о. Недоразумения	MN877727	MN871879	MN877752
<i>M. ochotensis</i> *	Охотское море, о. Б. Шантар	—	—	—
<i>M. ochotensis</i> *	»	—	—	—
<i>M. brandtii</i> (1741)*	О. Шикотан, б. Отрадная	MN115337	MN097193	MN115373
<i>M. brandtii</i> *	О. Шикотан, б. Димитрова	—	—	—
<i>M. brandtii</i> (1742)	»	MN877728	MN871880	MN877753
<i>M. brandtii</i> (1743)	»	MN877729	MN871881	MN877754
<i>M. brandtii</i> (1760)*	Японское море, з. Восток	MN877730	MN871882	MN877755
<i>M. brandtii</i> (1761)	»	MN877731	MN871883	MN877756
<i>M. brandtii</i> (1988)*	Татарский пролив, з. Шебунина	MN877732	MN871884	MN877757
<i>M. brandtii</i> *	Татарский пролив, з. Чихачева	—	—	—
<i>M. brandtii</i> (1990)*	Японское море, з. Ольга	MN877733	MN871885	MN877758

Таблица 1. Окончание

Вид (№ образца)	Район сбора	Гены (номер в GenBank)		
		<i>COI</i>	16S рРНК	цит <i>b</i>
<i>M. brandtii</i> (2092)	Японское море, о. Русский	MN877734	MN871886	MN877759
<i>M. brandtii</i> (2093)	»	MN877735	MN871887	MN877760
<i>M. quadricornis</i> (2079)	Восточно-Сибирское море, устье р. Пучевеим	MN877736	MN871888	MN877761
<i>M. quadricornis</i> (2167)	»	MN877737	MN871889	MN877762
<i>M. scorpius</i> (bg)	Северное море	KJ205094	—	—
<i>M. scorpius</i> (bg)	Чукотское море	NC042186	—	—
<i>M. quadricornis</i> (bg)	Швеция, оз. Скиресьон	KJ128649	—	—
<i>M. thompsonii</i> (bg)	США, Висконсин, оз. Мичиган	HQ557195	—	—
<i>M. thompsonii</i> (bg)	Канада, Онтарио, оз. Верхнее	KX145285	—	—
<i>M. scorpioides</i> (bg)	Канада, Гудзонов залив	MG421646	—	—
<i>M. octodecemspinus</i> (bg)	Канада, Новая Шотландия	KC015729	—	—
<i>M. aeneus</i> (bg)	»	KC015709	—	—
<i>Triglopsis quadricornis</i> (bg)	Канада, Гудзонов залив, з. Джеймс	EU524913	—	—
<i>Porocottus minutus</i>	Охотское море, о. Недоразумения	MH172269	MH167465	MH172287
<i>Microcottus sellaris</i>	Японское море, о. Русский	MN877738	MN871890	MN877763
<i>Megalocottus platycephalus</i>	Охотское море, б. Шестакова	MH016197	MH012123	MH016217
<i>Megalocottus platycephalus</i> (bg)	Берингово море, з. Нортон-Саунд	UW150203	—	—
<i>Argyrocottus zanderi</i>	О. Шикотан, б. Крабовая	MN877739	MN871891	MN877764
<i>Enophrys diceraus</i>	Охотское море, б. Шестакова	KY052781	KY038367	MN877765
<i>Alcichthys elongatus</i>	Японское море, з. Восток	MH172282	MH167478	MH172300

Примечание. * — образцы изучены кариологически, bg — данные из GenBank/NCBI.

Таблица 2. Средние значения *p*-расстояний (в %) по данным о нуклеотидных последовательностях генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК мтДНК. По диагонали даны значения *p*-расстояний в пределах видов

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. <i>M. stelleri</i>	0.35										
2. <i>M. polyacanthocephalus</i>	1.67	0.11									
3. <i>M. jaok</i>	1.89	2.05	0.56								
4. <i>M. ochotensis</i>	1.80	2.44	2.66	0.13							
5. <i>M. brandtii</i>	2.59	2.95	2.96	2.78	0.18						
6. <i>M. quadricornis</i>	7.07	6.98	7.19	6.96	7.68	0.21					
7. <i>Porocottus minutus</i>	8.19	8.25	8.55	8.33	8.49	8.31	—				
8. <i>Microcottus sellaris</i>	9.80	10.11	10.43	9.84	10.52	7.14	11.01	—			
9. <i>Megalocottus platycephalus</i>	8.10	7.96	8.28	8.13	8.78	2.79	10.34	8.24	—		
10. <i>Argyrocottus zanderi</i>	9.78	9.76	9.50	9.50	9.50	9.24	10.87	11.44	10.41	—	
11. <i>Enophrys diceraus</i>	10.86	10.84	10.88	10.79	11.39	8.95	11.52	11.34	10.40	12.93	—
12. <i>Alcichthys elongatus</i>	15.70	15.31	15.56	15.75	15.43	14.95	15.12	16.13	14.83	15.66	16.63

ции (табл. 2) получены при сравнении *M. stelleri* с *M. polyacanthocephalus* (1.67%), *M. ochotensis* (1.80%), *M. jaok* (1.89%). Максимальные оценки установлены между мтДНК *M. quadricornis* и остальных видов рода — от 6.96 до 7.68%.

В основании филогенетического дерева (рис. 1) расположены ДНК-линии *Alcichthys elongatus*, *Argyrocottus zanderi*, *Porocottus minutus*. МтДНК других видов внешней группы, *Enophrys diceraus*, *Microcottus sellaris* и *Megalocottus platycephalus*, объ-

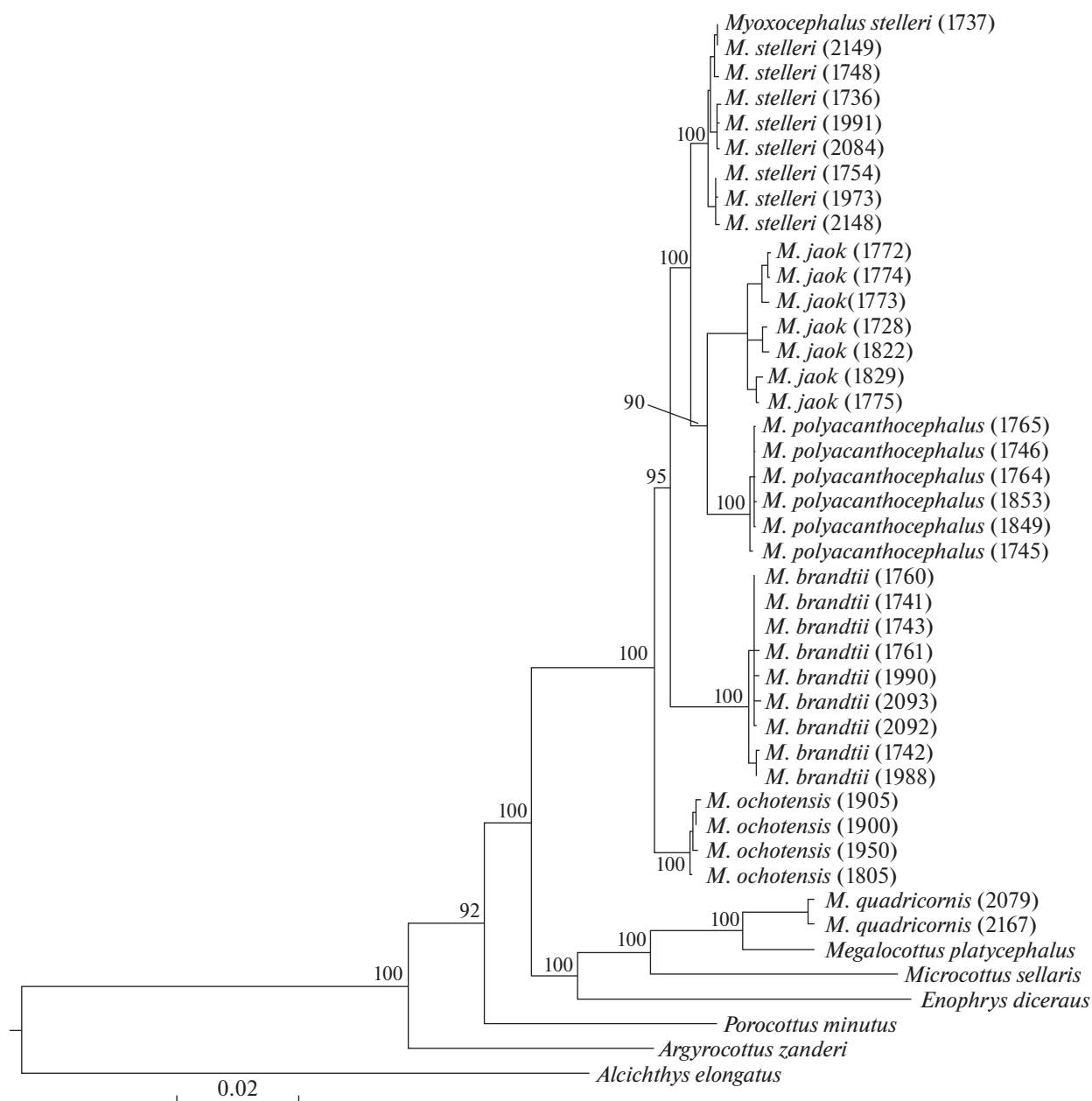


Рис. 1. Байесовское дерево, полученное на основе анализа нуклеотидных последовательностей генов *COI*, цитохрома *b*, 16S рРНК мтДНК. Числа в основаниях кластеров – оценки апостериорной вероятности. В скобках – номера образцов.

единяются с ДНК-линией *M. quadricornis*. Типы мтДНК остальных видов рода *Myoxocephalus* образуют единую группу, в которой базальную позицию занимает *M. ochotensis*, терминальную – *M. stelleri*. Основные узлы ветвления имеют достоверную статистическую поддержку.

Кариологический анализ. На основании проведенного анализа установлено, что кариотипы видов содержат: *M. brandtii* – 44 хромосомы ($2n$), среди них 2 М, 2 СМ-СТ, 18 СТ и 22 А хромосомы, число хромосомных плеч (NF) – $46 + 2$ (рис. 2,а); *M. ochotensis* – $2n = 42$, состоит из 2 М, 2 СМ-СТ,

18 СТ и 20 А хромосом, NF = $44 + 2$ (рис. 2,б); *M. jaok* – $2n = 24$, включает 16 М, 4 СМ и 4 А хромосомы, NF = 44 (рис. 2,в).

Пары М, СМ-СТ хромосом и две пары крупных СТ хромосом рассматриваются нами как маркерные в кариотипах *M. brandtii* и *M. ochotensis* (рис. 2,а, б: пары 1–4). Дополнительным маркерным признаком кариотипа *M. brandtii* является пара крупных А хромосом (рис. 2,а: пара 12). Изменчивость по числу и морфологии хромосом у изученных видов не обнаружена; различия между кариотипами самцов и самок не выявлены.

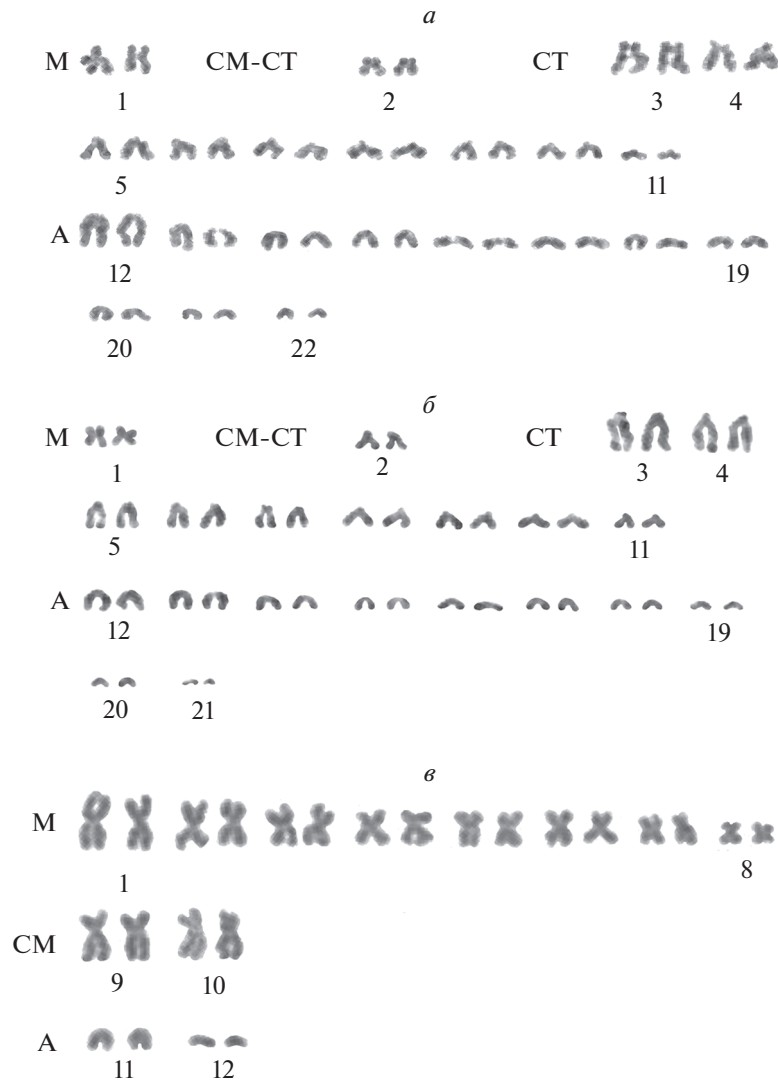


Рис. 2. Кариограммы: *Myoxocephalus brandtii* из залива Чихачева, Татарский пролив Японского моря – $2n = 44$, $NF = 46 + 2$ (а); *M. ochotensis* из бухты Топазная (о. Большой Шантар) Охотского моря – $2n = 42$, $NF = 44 + 2$ (б); *M. jaok* из бухты Квачина (Западная Камчатка) Охотского моря – $2n = 24$, $NF = 44$ (в). М – мета-, СМ – субмета-, СМ-СТ – субмета-субтело-, СТ – субтело-, А – акроцентрические хромосомы. Ув.: 10×100 .

Установлены общие признаки кариотипов *M. brandtii*, *M. ochotensis*, *M. jaok* и ранее изученных видов керчаков. *M. ochotensis* имеет одинаковое число хромосомных плеч с *M. polyacanthocephalus* и *M. stelleri* ($44 + 2$), а *M. jaok* с *M. scorpius* ($NF = 44$). В кариотипах видов можно выделить сходные по размерам и морфологии маркерные хромосомы. Средние М хромосомы *M. brandtii* (рис. 2,а: пара 1) соответствуют по размерам седьмой паре М хромосом *M. jaok* (рис. 2,в). Размеры мелких М хромосом *M. ochotensis* (рис. 2,б: пара 1) соответствуют размерам хромосом восьмой пары у *M. jaok* (рис. 2,в) и мелких М хромосом *M. polyacanthocephalus*. Крупные М хромосомы *M. jaok* (рис. 2,в: пара 3) сходны по размеру с крупными М хромосомами *M. polyacanthocephalus*, япономорского

M. stelleri и *M. scorpius*. Две пары одинаковых по размеру СМ хромосом *M. jaok* (рис. 2,в: пары 9, 10) сопоставимы по размеру с крупными маркерными СМ хромосомами япономорского *M. stelleri* и *M. scorpius*. В кариотипах большинства видов рода *Myoxocephalus* присутствует пара СМ-СТ хромосом (кроме *M. jaok* и *M. scorpius*), две пары крупных СТ хромосом (кроме *M. jaok*) и пара крупных СТ или А хромосом (кроме *M. jaok*, *M. ochotensis* и *M. scorpius*) (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования морфологических признаков и строения сейсмодатированной системы стали основой для реконструкции филогенетических отноше-

Таблица 3. Основные признаки и маркерные хромосомы кариотипов видов рода *Myoxocephalus*

Вид	2n	Хромосомная формула	NF	Маркерные хромосомы								
				Мк	Мс	Мм	СМк	СМс	СМм	СМ-СТ	СТк	Ак
<i>M. stelleri</i> (Охотское море)	44	2 СМ-СТ + 28 СТ + 14 А	44 + 2	—	—	—	—	—	—	2	6	—
<i>M. brandtii</i>	44	2 М + 2 СМ-СТ + 18 СТ + 22 А	46 + 2	—	2	—	—	—	—	2	4	2
<i>M. ochotensis</i>	42	2 М + 2 СМ-СТ + 18 СТ + 20 А	44 + 2	—	—	2	—	—	—	2	4	—
<i>M. polyacanthocephalus</i>	40	4 М + 2 СМ-СТ + 20 СТ + 14 А	44 + 2	2	—	2	—	—	—	2	6	—
<i>M. stelleri</i> (Японское море)	40	2 М + 2 СМ + 2 СМ-СТ + 20 СТ + 14 А	44 + 2	2	—	—	2	—	—	2	6	—
<i>M. scorpius</i>	36	2 М + 6 СМ + 28 СТ, А	44	2	—	—	2	4	—	—	4	—
	37	2 М + 5 СМ + 30 СТ, А	44	2	—	—	1	4	—	—	4	—
	38	2 М + 4 СМ + 32 СТ, А	44	2	—	—	—	4	—	—	4	—
<i>M. jaok</i>	24	16 М + 4 СМ + 4 А	44	4	8	4	4	—	—	—	—	—

Примечание. Индексы к, с, м — крупные, средние, мелкие хромосомы; “—” — указанные маркерные хромосомы в кариотипе вида отсутствуют.

ний керчаков рода *Myoxocephalus*. Наиболее генерализованным видом рода признан *M. stelleri*. К филогенетически древней группе были отнесены: *M. stelleri*, несколько отклонившийся в сторону от других видов, довольно молодой вид *M. brandtii*, *M. polyacanthocephalus* и *M. jaok*. Арктически-атлантические керчаки и *M. ochotensis*, *M. verrucosus*, *M. tuberculatus* включены в филогенетически молодую группу видов [3].

Молекулярно-генетический анализ показал существенную изменчивость мтДНК в роде *Myoxocephalus*. Значения *p*-дистанций варьируют в широких пределах — от 1.67% между *M. stelleri* и *M. polyacanthocephalus* до 7.68% между *M. brandtii* и *M. quadricornis*. Генетически сходные *M. stelleri*, *M. polyacanthocephalus* и *M. jaok* дифференцированы на 1.67–2.05%. Немного больше от них отличаются *M. ochotensis* (1.80–2.66%) и *M. brandtii* (2.59–2.96%). Эти тихоокеанские виды образуют на филогенетическом дереве (рис. 1) единую группу, в границах которой ДНК-линии дифференцируются следующим образом: первой — *M. ochotensis*, следом *M. brandtii*, затем *M. polyacanthocephalus* вместе с *M. jaok* и последней — *M. stelleri*. Ассоциация *M. polyacanthocephalus* и *M. jaok* не имеет достоверной поддержки и, если исходить из значений *p*-дистанций (табл. 2), каждый из этих видов генетически ближе к *M. stelleri*, чем друг к другу. Аналогичные уровни различий и родственные связи были получены ранее в исследовании дальневосточных керчаков по данным о генах *COI* и цитохрома *b* [13], за исключением центрального положения *M. ochotensis* в кладе группы, что, возможно, связано с отсутствием в анализе *M. polyacanthocephalus*.

Оценки дивергенции между мтДНК *M. quadricornis* и остальных видов достаточно высокие для сравнений в пределах одного рода; среднее значение составляет 7.18%. Близкие величины имеют *p*-дистанции между *M. quadricornis* и видами других родов: *M. quadricornis/M. sellaris* — 7.14%, *M. quadricornis/P. minutus* — 8.31%, *M. quadricornis/E. diceraus* — 8.95% (табл. 2). При этом уровень дифференциации мтДНК *M. quadricornis* и *M. platycephalus* очень низкий и соответствует межвидовым различиям в роде *Myoxocephalus* — 2.79%.

На филогенетическом дереве (рис. 1) линия мтДНК *M. quadricornis* располагается отдельно от кластера тихоокеанских видов *Myoxocephalus*, образуя общую группу с видами из других родов семейства Cottidae — *M. platycephalus*, *M. sellaris*, *E. diceraus*. Достоверность положения *M. quadricornis*, обособленного от представителей рода *Myoxocephalus* и ассоциированного с видами внешней группы, подтверждается высокими оценками вероятности узлов ветвления.

Молекулярно-генетические данные показывают, что род *Myoxocephalus* генетически неоднороден, и предполагают, что *M. quadricornis* и остальные изученные виды рода принадлежат к разным филогенетическим группам. Для проверки этих выводов был проведен сравнительный анализ с использованием данных по последовательностям участка гена *COI* мтДНК всех видов рода *Myoxocephalus*, имеющимся в Банке генов (www.ncbi.nlm.nih.gov), а также *M. platycephalus*.

На NJ-дереве, построенном по данным о гене *COI* (рис. 3), род *Myoxocephalus* разделяется на две группы. В первой группе к тихоокеанским видам примыкает ДНК-линия *M. scorpius*, представлен-

ная образцами из разных регионов Арктики – Северного и Чукотского морей. Структура кластера тихоокеанских видов (рис. 3) отличается от показанной на рис. 1, ДНК-линии дифференцируются в следующем порядке: *M. brandtii*, *M. jaok*, *M. ochotensis*, *M. polyacanthocephalus*, *M. stelleri*. Однако здесь часть узлов ветвления не имеет надежной поддержки. Во второй группе к кластеру *M. quadricornis* + *M. platycephalus* присоединяются североатлантические виды *M. octodecemspinus* и *M. aeneus*, а также арктический *M. scorpioides*. К нашим *M. quadricornis* из Восточно-Сибирского моря добавляются экземпляры из Атлантики, как морские, так и озерные формы.

Единое мнение о статусе вида *M. quadricornis* отсутствует. Его относят к роду *Triglopsis* [3, 6, 8], рассматривают в составе рода *Myoxocephalus* [1, 2], объединяют с *M. thompsonii* в комплекс видов или разделяют на подвиды *M. quadricornis quadricornis* и *M. q. thompsonii* [5, 7, 25]. Наши данные не подтверждают разделения *M. quadricornis* на подвиды: ДНК-линии не объединяются в какие-либо группы и не образуют ассоциаций в соответствии с местами обитания; *M. thompsonii* из североамериканских озер находится в середине кластера (рис. 3). Он отличается от остальных *M. quadricornis* на 0.65%, примерно так же, как и *M. quadricornis* из Восточно-Сибирского моря (0.54%; табл. 4).

Сравнительный анализ полученных данных и результатов аналогичных молекулярно-генетических исследований показывает определенное сходство в уровнях дифференциации, структуре филогенетических деревьев, взаимосвязях ДНК-линий рода *Myoxocephalus* [5, 8, 9]. Род *Myoxocephalus* распадается на две группы: одна включает таксоны из Тихого океана, другая – из Арктики и Северной Атлантики. К группе тихоокеанских видов, в которой, как правило, терминальная позиция у *M. stelleri* и *M. polyacanthocephalus*, а базальная – у *M. brandtii*, присоединяется *M. scorpius*. Арктически-атлантическая группа представлена *M. scorpioides*, *M. octodecemspinus*, *M. aeneus*, *M. quadricornis/thompsonii* (*Triglopsis quadricornis*).

Интерес представляет положение последнего вида, которое в целом совпадает у разных авторов. В работе финских исследователей [5] так называемый комплекс *M. quadricornis* расположен внутри клады рода *Myoxocephalus*; авторы считают, что признание валидности рода *Triglopsis* сделало бы остальных *Myoxocephalus* парафилетической группой. По данным об изменчивости гена цитохрома *b* и интрона 7S рРНК [8] *T. quadricornis* и *M. platycephalus* объединяются и образуют вместе с *M. cf. scorpioides* и *M. sellaris* отдельную группу, родственную с видами *Myoxocephalus*. Используя штрих-коды ДНК, Мекленбург с соавт. [2] определяют *M. quadricornis* и *M. platycephalus* как сестринские виды, находящиеся в кладе рода

Myoxocephalus; генетические дистанции между *M. quadricornis* и видами *Myoxocephalus* (среднее значение 6.4; диапазон 5.1–9.2%) совпадают с различиями в пределах *Myoxocephalus* (6.5; 2.1–10.5%), тем самым опровергая существование рода *Triglopsis*. К сожалению, авторы не обсуждают столь необычное положение одного рода в кладе другого, не приводят дистанции между близкими родами семейства Cottidae, не сопоставляют уровни дифференциации видов и родов.

По нашим данным (табл. 4), генетические отличия видов рода *Myoxocephalus* в пределах тихоокеанской и арктически-атлантической групп составляют в среднем 3.42% (диапазон 1.39–4.81) и 4.86% (3.8–5.67) соответственно, дистанция между этими группами много выше – 8.36% (6.99–9.28). Такой же уровень различий получен при сравнениях видов из близких родов: арктически-атлантическая группа *Myoxocephalus/Microcottus* – 7.84%, тихоокеанская группа *Myoxocephalus/Megalocottus* – 8.83%, тихоокеанская группа *Myoxocephalus/Porocottus* – 8.86%. При этом *M. platycephalus*, расположенный внутри кластера арктически-атлантической группы *Myoxocephalus*, отличается от ее видов всего на 4.66%.

Результаты кариологического исследования показали, что хромосомные наборы экземпляров *M. ochotensis*, *M. brandtii* и *M. jaok* (рис. 2) из разных районов их ареалов идентичны ранее описанным для этих видов [17]. В отличие от *M. scorpius* из Белого моря и *M. stelleri* из Охотского и Японского морей, у которых обнаружен полиморфизм, обусловленный робертсоновскими транслокациями, изученные виды стабильны по числу хромосом [16, 17]. Установлено, что кариотипы дальневосточных видов *M. ochotensis*, *M. brandtii*, *M. jaok*, *M. polyacanthocephalus*, охотоморского, япономорского *M. stelleri* и европейского *M. scorpius* имеют общие признаки, указывающие на их близкое родство (табл. 3).

Керчаки различаются по числу и морфологии хромосом (табл. 3), причиной этого могло стать разное число робертсоновских транслокаций, произошедших в их кариотипах. У видов *Myoxocephalus* наблюдается уменьшение NF (табл. 3), что может являться следствием перичентрической инверсии в ходе эволюции хромосомных наборов [17]. Бычки различаются по наличию маркерных для каждого вида и для групп видов хромосом (табл. 3).

Наибольшее $2n$ имеют охотоморский *M. stelleri* ($2n = 44$, NF = 44 + 2) и *M. brandtii* ($2n = 44$, NF = 46 + 2). Однако у охотоморского *M. stelleri* в отличие от всех других представителей рода отсутствуют двулучные хромосомы и содержится самое большое количество однолучных СТ и А хромосом (табл. 3). В соответствии с гипотезой об эволюции кариотипов рыб в направлении уменьшения диплоидного числа хромосом [16, 26] карио-

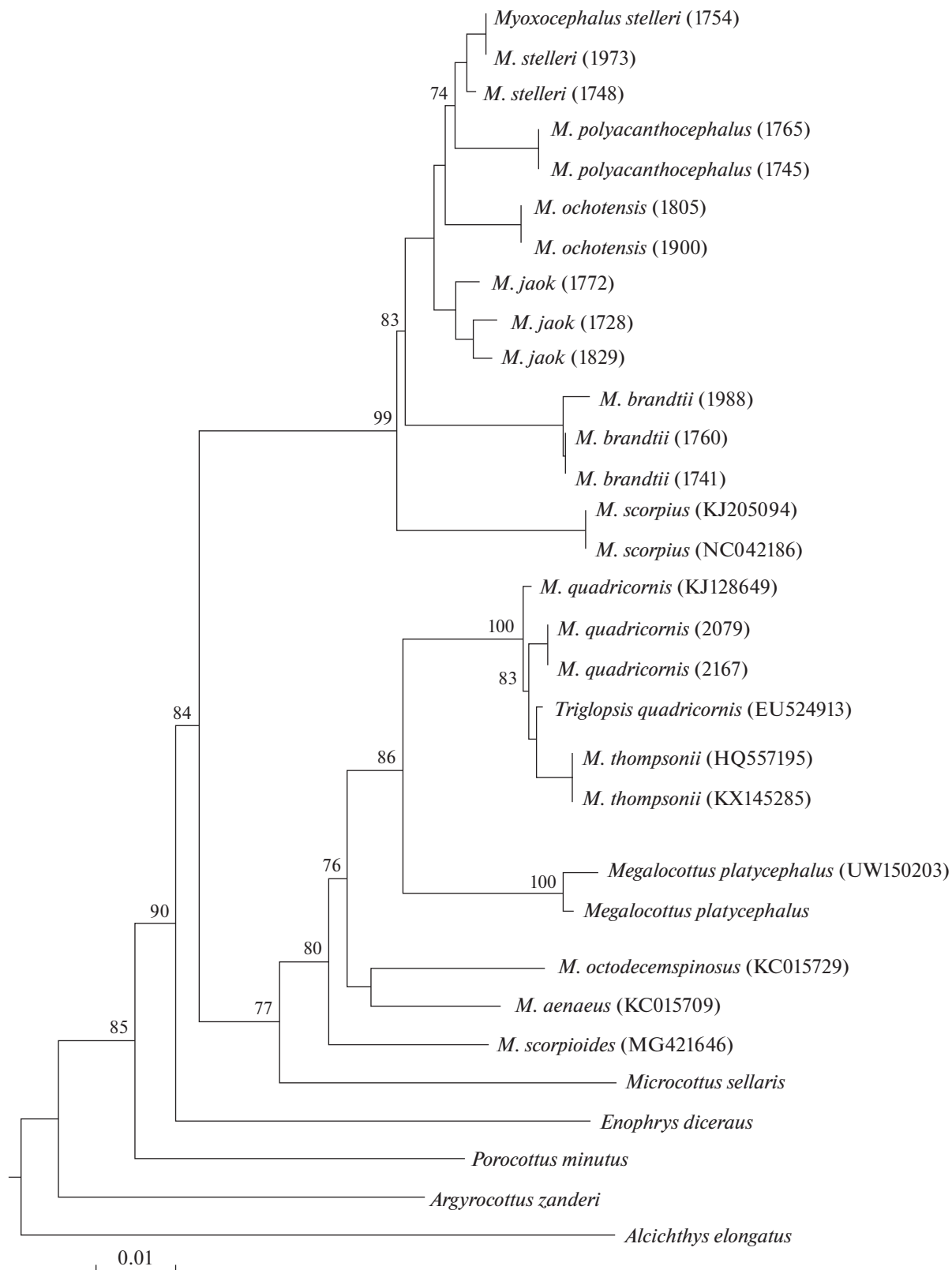


Рис. 3. Дерево NJ, полученное на основе анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *COI*, в том числе данных из GenBank/NCBI. Числа в основаниях кластеров – достоверные бутстрэп-поддержки ($\geq 70\%$; [23]).

Таблица 4. Средние значения *p*-дистанций (в %) по данным о нуклеотидных последовательностях участка гена *COI* мтДНК

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1. <i>M. stelleri</i>																			
2. <i>M. jaok</i>	1.39																		
3. <i>M. polyacanthocephalus</i>	1.55	2.06																	
4. <i>M. ochotensis</i>	1.43	1.83	2.41																
5. <i>M. brandtii</i>	3.04	3.32	3.55	3.90															
6. <i>M. quadricornis</i>	8.14	7.91	9.11	8.08	9.12														
7. <i>M. thompsonii</i> (HQ557195)	8.65	8.42	9.28	8.59	9.28	0.86													
8. <i>M. quadricornis</i> (KJ128649)	7.96	7.73	8.59	7.90	8.93	0.52	0.69												
9. <i>Triglopsis quadricornis</i> (EU524913)	8.13	7.90	8.76	8.08	9.11	0.34	0.52	0.17											
10. <i>M. thompsonii</i> (KX145285)	8.65	8.42	9.28	8.59	9.28	0.86	0	0.69	0.52										
11. <i>M. aeneus</i>	7.33	6.99	8.08	7.73	8.76	5.15	5.33	4.64	4.81	5.33									
12. <i>M. octodecemspinosus</i>	8.46	8.00	8.98	8.64	8.98	5.35	5.35	5.01	5.18	5.35	3.80								
13. <i>M. scorpoides</i>	7.39	6.99	8.08	7.90	8.02	5.33	5.67	4.98	5.15	5.67	4.12	3.97							
14. <i>M. scorpius</i>	3.49	3.38	4.47	4.12	4.81	7.74	8.25	7.56	7.73	8.25	7.90	8.64	8.59						
15. <i>Microcottus sellaris</i>	8.95	8.84	9.47	9.47	9.87	8.09	8.61	7.92	8.09	8.61	7.57	7.27	6.54	10.15					
16. <i>Porocottus minutus</i>	8.55	8.84	8.95	9.47	9.01	10.51	10.50	10.33	10.50	10.50	9.98	9.33	9.64	9.98	10.34				
17. <i>Megalocottus platycephalus</i>	8.86	8.56	8.85	9.04	9.50	4.40	4.67	3.95	4.13	4.67	4.31	5.57	5.55	8.77	8.62	11.99			
18. <i>Enophrys diceraus</i>	9.18	8.89	8.78	10.15	9.64	9.99	10.50	10.33	10.15	10.50	9.64	9.86	9.12	10.67	10.86	9.83	10.67		
19. <i>Argyrocottus zanderi</i>	10.25	9.68	11.00	10.65	10.31	9.80	9.97	9.62	9.79	9.97	9.97	10.54	9.28	11.00	10.67	10.33	10.84	12.56	
20. <i>Alcichthys elongatus</i>	13.69	14.03	14.09	14.78	13.52	12.73	12.71	12.89	12.71	12.71	13.06	12.78	12.71	14.95	13.94	12.39	12.89	13.43	12.54

тип охотоморского *M. stelleri* является наименее дивергировавшим и близким к предковому. К наименее кариологически продвинутым видам можно также отнести *M. brandtii* и *M. ochotensis* ($2n = 42$), *M. polyacanthocephalus* ($2n = 40$), япономорский *M. stelleri* ($2n = 40$) и *M. scorpius* ($2n = 36-38$) – более молодые по сравнению с ними. Среди изученных видов кариологическая продвинутость *M. jaok* максимальная. Его хромосомный набор содержит наименьшее $2n$ (24) и состоит преимущественно из М и СМ хромосом, СМ-СТ и СТ хромосомы в нем отсутствуют (табл. 3; рис. 2, в). Маркерные СМ-СТ хромосомы отсутствуют и у *M. scorpius*. Выделить их в кариотипе этого вида не представляется возможным из-за сильной спирализации хромосом в представленной автором кариограмме [16].

Изученные виды бычков различаются по количеству и размерам маркерных М и СМ хромосом. Возможно дивергенция видов рода *Myoxocephalus* от охотоморского *M. stelleri* шла в следующих направлениях: у *M. brandtii* с образованием пары М хромосом среднего размера; у *M. ochotensis* – пары мелких М хромосом; у *M. polyacanthocephalus* – двух пар М хромосом (мелких и крупных); у япономорского *M. stelleri* и *M. scorpius* – двух пар крупных М и СМ хромосом, а у *M. scorpius* еще двух пар СМ хромосом сходных размеров; у *M. jaok* – восьми пар М хромосом (крупных, средних и мелких размеров) и двух пар крупных СМ хромосом.

Результаты кариологического исследования видов рода *Myoxocephalus* частично согласуются с данными реконструкции филогенетических отношений на основе молекулярно-генетических и морфологических признаков. С помощью молекулярно-генетического и кариологического анализов установлено, что тихоокеанские виды образуют единую филогенетическую группу; выявлены близкородственные отношения керчаков тихоокеанской группы и европейского *M. scorpius*. Направления дивергенции кариотипов керчаков (охотоморский *M. stelleri* – *M. brandtii* – *M. polyacanthocephalus* – *M. jaok*) совпадают с направлениями упрощения строения сейсмодатированной системы в филогенетически более древней группе видов [3]. Вид *M. brandtii*, отличающийся от всех изученных бычков по числу хромосомных плеч ($46 + 2$) возможно является представителем отдельной эволюционной линии среди тихоокеанских видов рода *Myoxocephalus*, что согласуется с полученными данными о его обособленности на основании морфологических и молекулярно-генетических признаков. *M. scorpius*, по сравнению с большинством тихоокеанских видов, наиболее кариологически продвинут. Обнаруженный у европейского керчака полиморфизм по числу хромосом [16] может указывать на незавершенность процесса эволюции его кариотипа и являться еще одним

подтверждением вывода о молодости этого вида, сделанного на основе морфологических данных.

Однако заключения о кариологической примитивности или продвинутости некоторых тихоокеанских видов не согласуются с отдельными выводами на основе молекулярно-генетических и морфологических признаков. В отличие от всех изученных керчаков вид *M. jaok* имеет максимально продвинутый кариотип. *M. ochotensis*, отнесенный по морфологическим признакам к филогенетически молодой группе видов, по кариологическим данным близок к наименее продвинутым охотоморскому *M. stelleri* и *M. brandtii*. Разная степень дивергенции кариотипов *M. stelleri* из Японского и Охотского морей не согласуется с данными молекулярно-генетических исследований, согласно которым представители этого вида образуют единую филогенетически наиболее молодую группу рода. Возможно, значительная часть обнаруженных несоответствий в оценках степени дивергенции изученных видов керчаков объяснима неравномерностью эволюции молекулярно-генетических, кариологических и морфологических признаков.

Таким образом, на основании молекулярно-генетических исследований установлено, что род *Myoxocephalus* в современном составе является гетерогенным. Он разделяется на тихоокеанскую и арктически-атлантическую группы, генетические отличия которых соответствуют отличиям близких родов семейства Cottidae. В тихоокеанской группе обнаружена более тесная филогенетическая связь *M. stelleri*, *M. polyacanthocephalus*, *M. jaok* и отличия от них *M. ochotensis* и *M. brandtii*; близким родством с этой группой характеризуется *M. scorpius*. Виды арктически-атлантической группы объединяются с видами других родов, в качестве сестринских выступают *M. quadricornis* и *M. platycephalus*. *M. quadricornis* и *M. thompsonii* относятся к одному виду, который является монотипическим и характеризуется невысоким уровнем внутривидового полиморфизма мтДНК, не связанного с географическим распространением.

Значительное сходство общей структуры кариотипов изученных тихоокеанских видов и европейского *M. scorpius* свидетельствует об их близком родстве. Кариологически примитивными видами рода *Myoxocephalus* являются охотоморский *M. stelleri*, *M. brandtii*, *M. ochotensis*. По сравнению с ними *M. polyacanthocephalus*, япономорский *M. stelleri*, *M. scorpius* – кариологически продвинутые и более молодые. *M. jaok* сильно отличается от всех исследованных видов по числу и морфологии хромосом, что указывает на его значительную и, вероятно, быструю дивергенцию. Дивергенция кариотипов изученных бычков от охотоморского *M. stelleri* могла идти в трех направлениях: 1) *M. brandtii*; 2) *M. ochotensis* + *M. polyacanthocephalus*.

lus; 3) япономорский *M. stelleri* + *M. scorpius*. На основании полученных данных положение *M. jaok* в предложенной схеме не ясно. Керчак яок может являться заключительным звеном любого из предложенных направлений либо представлять отдельную эволюционную линию, дивергировавшую от охотоморского *M. stelleri* независимо от других бычков рода *Myoxocephalus*.

Для уточнения степени и направлений дивергенции кариотипов керчаков, определения статуса видов арктически-атлантической группы и установления их положения в системе семейства Cottidae необходимы дальнейшие кариологические и молекулярно-генетические исследования большей части арктических, атлантических и берингоморских видов, а также проведение ревизии всего рода *Myoxocephalus* на основе морфологических признаков.

Работа выполнена при поддержке Программы “Дальний Восток” (проект № 18-4-002).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.
2. Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A. et al. Pacific Arctic Marine Fishes. CAFF Monitoring Series Report № 23. Akureyri, Iceland: Conserv. Arctic Flora and Fauna, 2016. 406 p.
3. Неелов А.В. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Myoxocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 1979. 208 с.
4. Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references. 2019. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed March 01, 2019.
5. Kontula T., Väinölä, R. Relationships of Palearctic and Nearctic “glacial relict” *Myoxocephalus* sculpins from mitochondrial DNA data // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 3179–3184.
6. Богдацкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: КМК, 2004. 389 с.
7. Page L.M., Espinoza-Perez H., Findley L.T. et al. Common and Scientific Names of Fishes from the United States, Canada, and Mexico, 7th ed. Bethesda: Am. Fisheries Society, Special Publ. 34, 2013. 243 p.
8. Knope M.L. Phylogenetics of the marine sculpins (Teleostei: Cottidae) of the North American Pacific Coast // Mol. Phylogenet. Evol. 2013. V. 66. P. 341–349.
9. Mecklenburg C.W., Steinke D. Ichthyofaunal baselines in the Pacific Arctic region and RUSALCA study area // Oceanography. 2015. V. 28. № 3. P. 158–189.
10. Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. Biodiversity of Arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Marine Biodiversity. 2011. V. 41. P. 109–140.
11. Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 370 с.
12. Cowan G.I. McT. Relationships within the genus *Myoxocephalus* (Pisces: Cottidae) based on morphological and biochemical data using numerical and conventional methods of analysis // Can. J. Zool. 1972. V. 50. № 5. P. 671–682.
13. Подлесных А.В., Морева И.Н. Изменчивость и связи дальневосточных видов керчаков *Myoxocephalus* и *Megalocottus* (Cottidae) по маркерам мтДНК и кариологическим данным // Генетика. 2014. Т. 50. № 9. С. 1075–1083.
14. Kartavtsev Y.Ph., Rozhkovan K.V., Masalkova N.A. Phylogeny based on two mtDNA genes (Co-1, Cyt-B) among Sculpins (Scorpaeniformes, Cottidae) and some other scorpionfish in the Russian Far East // Mitochondrial DNA. November 28. 2014.
15. Balakirev E.S., Kravchenko A.Yu., Saveliev P.A. et al. Complete mitochondrial genome of the great sculpin *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottoidei: Cottidae) // Mitochondrial DNA. Part B. 2019. V. 4. № 2. P. 2361–2362.
16. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 299 с.
17. Рязанова И.Н. Эволюция керчаков (*Myoxocephalus* и *Megalocottus*) Японского и Охотского морей на основании кариологических данных: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 2008. 127 с.
18. Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. Molecular Cloning, A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab., 1982. 480 p.
19. Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. Молекулярно-генетический и кариологический анализ двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* (Cottidae) // Генетика. 2017. Т. 53. № 9. С. 1086–1097.
20. Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 2725–2729.
21. Posada D., Crandall K.A. Modeltest: testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. V. 14. P. 817–818.
22. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
23. Leache A.D., Reeder T.W. Molecular systematic of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parcimony, likelihood, and Bayesian approaches // Systematic Biol. 2002. V. 51(1). P. 44–68.
24. Kligerman A.D., Bloom S.E. Rapid chromosome preparations from solid tissues of fishes // J. Fish. Res. Board Can. 1977. V. 34. P. 266–269.
25. Goto A., Yokoyama R., Sideleva V.G. Evolutionary diversification in freshwater sculpins (Cottoidea): a review of two major adaptive radiations // Environ. Biol. Fish.

2014. V. 98. P. 307–335.

<https://doi.org/10.1007/s10641-014-0262-7>

26. Гарбар А.В., Манило В.В., Корнюшин А.В. Вероятные направления эволюции кариотипов европей-

ских представителей Лымнаеidae (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в свете современных представлений о филогении семейства // Вестн. зоологии. 2004. Т. 38. № 2. С. 29–37.

Karyological and Molecular Genetic Divergence of Sculpins of the genus *Myoxocephalus* Gill, 1859 (Cottidae)

O. A. Radchenko^{a, *}, I. N. Moreva^b, and A. V. Petrovskaya^a

^aInstitute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

^bZhirmunsky Institute of Marine Biology, National Scientific Center of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

*e-mail: radchenko@ibpn.ru

Karyological and molecular genetic study of the sculpins of the genus *Myoxocephalus* was carried out. Molecular genetic analysis showed that in the present composition the genus is heterogeneous and is divided into Pacific and Arctic-Atlantic groups. In the Pacific group, a close phylogenetic relationship was found between the species *M. stelleri*, *M. polyacanthocephalus*, and *M. jaok*. The representative of the Arctic-Atlantic group, *M. quadricornis*, is monotypic and sister to *Megalocottus platycephalus*. Closely related relations of *M. scorpius* and the sculpins of the Pacific group were revealed on the basis of molecular genetic and karyological data. Analysis of *M. brandtii*, *M. ochotensis*, and *M. jaok* from different parts of their habitats showed the absence of karyological variability. The degree and direction of the divergence of the karyotypes of the Pacific species *M. brandtii*, *M. ochotensis*, *M. jaok*, *M. polyacanthocephalus*, *M. stelleri*, and *M. scorpius* are established.

Keywords: *Myoxocephalus* genus, divergence, relationships, mitochondrial DNA (mtDNA), karyotype.