



Промысловые виды и их биология

Популяционная структура минтая азиатской части ареала на основании данных различных генетических маркёров

С.Ю. Орлова¹, А.А. Сергеев¹, Д.С. Курносов², Е.С. Бочарова³, О.Р. Емельянова¹, Е.А. Чикурова¹, А.М. Орлов^{4,5}, М.К. Глубоковский¹

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), проезд Окружной, 19, Москва, 105187

² Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), пер. Шевченко, 4, г. Владивосток, 690091

³ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (ФГБНУ «ИБР РАН»), ул. Вавилова, 26, Москва, 119334

⁴ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ФГБНУ «ИО РАН»), Нахимовский проспект, 36, Москва, 117218

⁵ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ФГБНУ «ИПЭЭ РАН»), Ленинский проспект, 33, Москва, 119071

E-mail: glubokovsky@mail.ru

Цель: Проведение филогеографического анализа взаимосвязи популяционных группировок минтая *Gadus chalcogrammus* азиатской части ареала.

Метод: Филогенетический анализ проведён на основании данных полиморфизма микросателлитных маркёров, фрагмента контрольного региона мтДНК (*D-loop*) и фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК.

Новизна: Комплексный филогеографический анализ с использованием выборок нерестового минтая с большей части азиатской половины ареала от Японского моря до северо-западной части Берингова моря с использованием различных генетических маркёров проведён впервые.

Результаты: Анализ изменчивости выборок минтая по митохондриальным маркёрам (фрагменты гена цитохрома *b* и *D-loop*) позволяет в пределах азиатской части его ареала выделить две крупные популяционные группировки: первая в Охотском море, Японском море, водах Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки, вторая – в Беринговом и Чукотском морях. Анализ изменчивости выборок минтая по микросателлитным маркёрам позволяет судить об отсутствии популяционных группировок в водах Охотского, Японского морей, Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки.

Практическая значимость: При регулировании рыболовства минтая в российских водах следует устанавливать единый общий допустимый улов (ОДУ) для каждой из двух суперпопуляций: охотоморско-япономорской и берингоморской, при этом объединяя объёмы прогнозируемого вылова для группировок минтая, относящихся к каждой из названных суперпопуляций.

Ключевые слова: минтай *Gadus chalcogrammus*, контрольный регион мтДНК (*D-loop*), микросателлитные локусы, цитхром *b*, генетическая изменчивость, популяционная структура, регулирование рыболовства.

Population structure of walleye pollock within the Asian part of the range based on the analysis of various genetic markers

Svetlana Yu. Orlova¹, Aleksey A. Sergeev¹, Denis S. Kurnosov², Ekaterina S. Bocharova³, Olga R. Emelianova¹, Evgeniya A. Chikurova¹, Alexei M. Orlov^{4,5}, Mikhail K. Glubokovsky¹

¹ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy Proezd, Moscow, 105187, Russia

² Pacific Branch of «VNIRO» («TINRO»), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

³ Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences («IBR RAS»), 26, Vavilova St., Moscow, 119334, Russia

⁴ Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences («IO RAS»), 36, Nakhimova Prospekt, Moscow, 117218, Russia

⁵ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences («IPEE RAS»), 33, Leninsky Prospekt, Moscow, 119071, Russia

The aim: The aim of this work is focused on a phylogeographic analysis of the relationship between the population groups of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* of the Asian part of the range.

The methods: The analysis of phylogeographic analysis is based on the data of polymorphism of microsatellite markers, a fragment of the mtDNA control region (*D-loop*) and a fragment of the mtDNA cytochrome *b* gene.

The newness: A comprehensive phylogeographic analysis using samples of spawning walleye pollock individuals from most of the Asian part of the range from the Sea of Japan to the northwestern Bering Sea using various genetic markers was carried out for the first time.

The results: The results of the analysis of the variability of walleye pollock samples by mitochondrial markers (fragments of the cytochrome *b* and *D-loop* genes) allow us to distinguish two large population groupings within the Asian part of its range: the first one in the Sea of Okhotsk, the Sea of Japan, the waters of the Kuril Islands and southeastern Kamchatka and the second one in the Bering and Chukchi seas. Analysis of the variability of walleye pollock samples by microsatellite markers allows us to judge the absence of population groupings in the waters of the Sea of Okhotsk, the Sea of Japan, off the Kuril Islands and southeastern Kamchatka.

The practical significance: When regulating pollock fishing in the Russian waters, it is necessary to establish a single total allowable catch (TAC) for each of the two superpopulations: the Sea of Okhotsk — Sea of Japan (1) and the Bering Sea (2) combining the sizes of proposed catch for walleye pollock groups belonging to each of these superpopulations.

Keywords: walleye Pollock *Gadus chalcogrammus*, control region mtDNA (*D-loop*), microsatellite loci, *Cyt b*, genetic variability, population structure, regulation of fishing.

ВВЕДЕНИЕ

Минтай *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1811 — наиболее массовый бенто-пелагический вид Северной Пацифики [Шунтов и др., 1993; Bailey, 1999]. Его ареал простирается от Чукотского моря на севере до вод Кореи, Японии и Калифорнии на юге [Балыкин, 1986; Орлов и др., 2020]. Известны также единичные находки минтая в Северной Атлантике и Арктике — морях Норвежском, Баренцевом, Карском и Лаптевых [Mecklenburg et al., 2018; Махров, Лайус, 2018; Orlov et al., 2020]. Минтай является ценным промысловым видом и занимает по объёму вылова лидирующее положение как в северной части Тихого океана, так и в целом в российском рыболовстве [Фадеев, Веспестад, 2001; Bulatov, 2014; Шевченко, Датский, 2014; Булатов, 2015]. Кроме того, минтай играет важную роль в экосистемах дальневосточных морей, участвуя в различных трофических цепях от беспозвоночных до рыб, морских млекопитающих и птиц [Шунтов и др., 1993; Livingston, 1993; Bailey, 1999].

Несмотря на интенсивную в течение десятилетий промысловую эксплуатацию запасов минтая различными странами, его внутривидовая структура остаётся недостаточно изученной. Исследование внутривидовой организации минтая, как и других широкоареальных морских видов рыб, молекулярно-генетическими методами затруднено из-за отсутствия физических границ группировок в море и сложности одновременного сбора выборок в пределах всего ареала. При этом недостаточность знаний о морской среде вносит существенные сложности в понимание факторов, определяющих взаимосвязь отдельных популяций [White, 2010]. Известно, что жизненный цикл большого числа морских рыб характеризуется наличием пелагических икры, личинок и ранней молоди, которые могут разноситься течениями на большие расстояния, а взрослые особи могут совершать миграции, порой достаточно протяжённые, что определяет значительные сложности при оценке их популяционной структуры [Orlov et al., 2020]. К таким видам относится и минтай [Зверькова, 1981; Пушников, 1987; Глубоков, Котенёв, 2006; Шубина и др., 2009]. Рассматриваемый вид характеризуется высокой плодовитостью с нере-

стом в толще воды, откуда пелагическая икра, а позже личинки и ранняя молодь могут разноситься течениями на дальние расстояния [Dunn, Matarese, 1987]. Наличие пелагических ранних стадий развития минтая увеличивает поток генов между локальными стадами и является причиной низкой внутривидовой дифференциации [Palumbi, 1995; Bohonak, 1999; Shanks, 2009; D'Aloia et al., 2015 и др.].

Использование различных генетических маркёров (микросателлиты, митохондриальная ДНК (мтДНК)) при исследованиях морских широкоареальных видов рыб (включая демерсальных) позволяет изучать микроэволюционные процессы в популяциях, выявлять внутривидовую структуру, филогенетические и филогеографические связи, динамику численности, миграционные потоки [Орлова и др., 2019; Bae et al., 2020; Okazaki et al., 2020 и др.].

Несмотря на длительное и разностороннее изучение биологии минтая, единая точка зрения на его внутривидовую организацию до сих пор отсутствует [Зверькова, 1981; Пушников, 1987; Глубоков, Котенёв, 2006; Шубина и др., 2009; Orlova et al., 2022].

Внутривидовая структура минтая и его филогенетические связи изучались ранее с помощью различных молекулярно-генетических маркёров: аллозимов, микросателлитных локусов, единичных нуклеотидных замен (SNP) [Grant, Utter, 1980; Olsen et al., 2002; O'Reilly et al., 2004; Yanagimoto et al., 2004; Canino et al., 2005; Grant, 2006; Шубина и др., 2009; Савенков и др., 2018], митохондриальных маркёров [Lee et al., 1995; Gray et al., 2009; Shields, Gust, 1995; Лапинский и др., 2015], однако число выборок и широта охвата ареала в указанных работах были весьма ограничены.

Таким образом, вопрос о популяционной структуре минтая всё ещё остаётся открытым, требуя для своего решения проведения исследований не только на расширенном материале со всех частей ареала, но и межгодового анализа генетических данных. Рациональная эксплуатация и сохранение запасов минтая, являющегося одним из важнейших объектов мирового рыболовства, требуют разработки адекватных мер регулирования его промысла [Булатов, 2003; Шевчен-

ко и др., 2008], что возможно только на основе знаний его популяционной структуры.

Комплексный филогеографический анализ с использованием выборок нерестового минтая с большей части азиатской части ареала от Японского моря до северо-западной части Берингова моря с использованием различных генетических маркёров ранее не предпринимался.

Цель настоящей работы — изучить филогеографические процессы в популяциях минтая в пределах азиатской части ареала (Северо-Западная Пацифика) на основании данных об изменчивости различных генетических маркёров и усовершенствовать меры регулирования его промысла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Микросателлитные локусы

Образцы тканей минтая для проведения исследования были собраны в Японском, Охотском, Беринговом, Чукотском морях и водах Курильских островов и восточного побережья полуострова Камчатка. Выборки минтая для исследования по микросателлитным локусам указаны в табл. 1 и отражены на рис. 1.

В 2010 году пробы из Охотского моря были взяты в ходе научной съёмки ФГУП «ТИНРО-Центр» совместно с ФГУП «МагаданНИРО» в период с 11 апреля по 2 июня. Образцы в Беринговом море были со-

браны во время научно-промыслового рейса в навигационный период (выборки Т9, Т10, Т35).

В 2013 году был собран материал для проведения исследования в различных регионах Охотского моря, с тихоокеанской стороны Северных Курильских островов, тихоокеанской стороны о-вов Итуруп и Кунашир. Образцы собирались из нерестовых скоплений во время тралово-акустической съёмки на НИС «Профессор Кагановский», судне «Пальмино» в районе Северных Курильских островов (Т15, Т17, Т18, Т20).

В 2014 г. в ходе рейса на судне «Капитан Лапкин» были собраны образцы минтая в районе Кунаширского пролива (Т22). Также материал 2014 года для проведения исследования собран наблюдателями, работающими на промысловых судах в различных регионах Охотского моря (2014 г. судно «Владимир Бабищ» — Т25, Т26, Т27, Т29, Т31, Т32), с тихоокеанской стороны Южных Курильских островов (2014 г. судно «Капитан Лапкин» — Т23), в водах Восточной Камчатки (2014 г. судно «Владимир Бабищ» — Т24), в зал. Петра Великого (2014 г. судно МРС-150-084 — Т34). Все полученные образцы собирались из промысловых скоплений минтая.

В 2015 году собраны образцы из районов нереста минтая Охотского моря (НИС «Профессор Кагановский» и судно МРКТ «Капитан Кайзер»).

На основании предварительных популяционно-генетических исследований минтая для настоящей

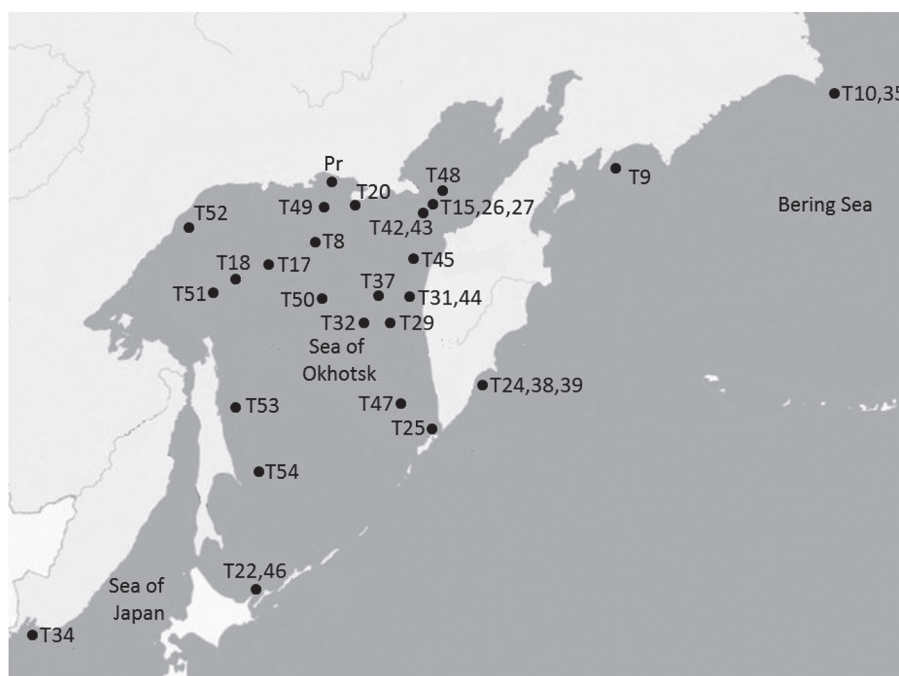


Рис. 1. Географическое распределение выборок минтая исследуемых по 12 микросателлитным маркёрам
Fig. 1. Geographic distribution of walleye pollock samples analysed by 12 microsatellite markers

Таблица 1. Характеристики выборок минтая для исследования по микросателлитным маркёрам и фрагменту контрольного региона мтДНК

Table 1. Characteristics of walleye pollock samples analyzed by microsatellites and fragment of mtDNA control region

Выборки	Место сбора	Год	<i>D-loop</i>	Микросателлитные локусы
Pr	Охотское море, Тауйская губа, прибрежная зона	2012	33	47
T1	Воды Юго-Западной Камчатки	2012	19	–
T2	Воды Западной Камчатки	2012	27	–
T4	Воды Северо-Западной Камчатки	2012	29	–
T6	Охотское море, залив Шелихова	2012	19	–
T7	Охотское море, залив Шелихова	2012	17	–
T8	Северная часть Охотского моря	2012	23	33
T9	Берингово море, Карагинский залив	2012	48	46
T10	Берингово море	2012	44	44
T11	Северные Курилы, охотоморская сторона	2013	23	–
T12	Воды Юго-Западной Камчатки	2013	15	–
T13	Воды Северо-Западной Камчатки	2013	13	–
T15	Охотское море, залив Шелихова	2013	35	41
T17	Северная часть Охотского моря	2013	46	43
T18	Северная часть Охотского моря	2013	35	37
T19	Воды Восточного Сахалина	2013	25	32
T20	Охотское море, Притауйский район	2013	37	–
T21	Охотское море, Притауйский район	2013	22	–
T22	Охотское море, Южные Курилы	2014	30	63
T23	Тихий океан, Восточная сторона Южных Курил	2014	30	33
T24	Восточная Камчатка, Петропавловско-Командорская под-зона	2014	48	49
T25	Камчатско-Курильская подзона	2014	42	49
T26	Охотское море, залив Шелихова	2014	–	42
T27	Охотское море, залив Шелихова	2014	–	45
T29	Охотское море, Северо-Восточная часть	2014	–	42
T31	Охотское море, Северо-Восточная часть	2014	–	49
T32	Охотское море, Северо-Восточная часть	2014	–	48
T33	Охотское море, залив Шелихова	2014	18	-
T34	Японское море	2014	26	47
T35	Берингово море	2014	–	49
T37	Берингово море	2014	–	29
T38	Авачинский залив, воды Восточной Камчатки	2014	–	42
T39	Авачинский залив, воды Восточной Камчатки	2014	–	47
T42	Охотское море, залив Шелихова	2015	35	47
T43	Охотское море, залив Шелихова	2015	20	46
T44	Воды Западной Камчатки	2015	15	47
T45	Воды Северо-Западной Камчатки	2015	36	45
T46	Охотское море воды Южных Курильских островов	2015	–	39
T47	Охотское море, воды Юго-Западной Камчатки	2015	–	48
T48	Охотское море, воды Юго-Западной Камчатки	2015	–	47
T49	Охотское море, Притауйский район	2015	47	46
T50	Северная часть Охотского моря	2015	26	45

Окончание табл. 1

Выборки	Место сбора	Год	D-loop	Микросателлитные локусы
T51	Охотское море, Северо-Западная часть	2015	24	45
T52	Северная часть Охотского моря	2015	27	44
T53	Воды Восточного Сахалина	2015	30	43
T54	Воды Восточного Сахалина	2015	32	47
T57	Берингово море	2015	37	-
T58	Берингово море	2015	37	-
T59	Берингово море	2015	45	-
T60	Берингово море	2015	47	-

работы были использованы 14 микросателлитных локусов, которые были сгруппированы в мультиплексы. После предварительных результатов были отобраны 12 микросателлитных маркёров для дальнейшего исследования: *PGmo104*, *PGmo105*, *PGmo100*, *PGmo32*, *PGmo74*, *PGmo108*, *PGmo102*, *Gmo34*, *Gmo119*, *Gmo315*, *Gmo236*, *Gmo40*.

Расчёты частот аллелей для всех микросателлитных локусов, отклонения от равновесия Харди-Вайнберга, матриц генетических расстояний по Нею и *Fst*, а также анализ главных компонент и распределение общей генетической изменчивости между исследованными популяциями методом расчёта молекулярной дисперсии (AMOVA) производили в про-

грамме GenAlEx 6.41. Достоверность *Fst* (exact test of population differentiation) рассчитывали в программе Arlequin 3.5.1.3 с количеством шагов в цепи Маркова 1 000 000. Оценка уникальности аллельного состава исследованных выборок по данным локусам с целью определения возможности идентификации принадлежности особей к той или иной популяции проводилась в программе STRUCTURE 2.3.4. (при $k=3$, 5 или 8).

Контрольный регион мтДНК

Пробы тканей у 1162 особей половозрелого минтая для генетических исследований собирали на азиатской части ареала: в Беринговом, Охотском и Японском морях, а также в тихоокеанских водах

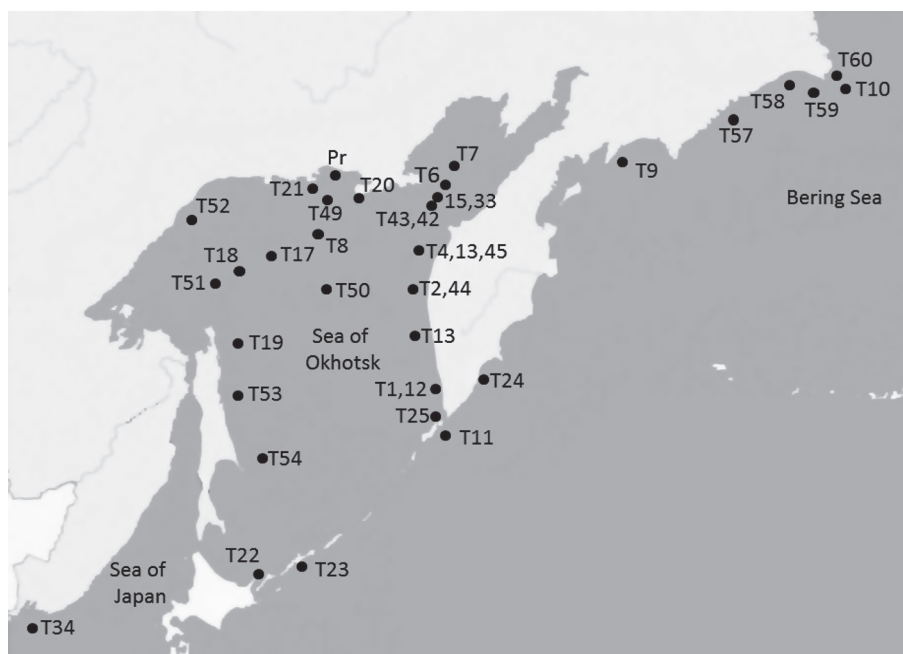


Рис. 2. Географическое распределение исследуемых выборок минтая по фрагменту контрольного региона мтДНК. Все точки, кроме T42 и T43 собраны с нерестовых скоплений минтая

Fig. 2. Geographic distribution of walleye pollock samples analysed by mtDNA control region. All samples with exception for T42 and T43 were taken from spawning aggregations

Курильских островов и восточного побережья Камчатки (рис. 2, табл. 1). Для репрезентативности оценки дифференциации нерестовых скоплений минтая при дальнейшей статистической обработке данных в анализ включались только нерестовые и посленерестовые особи, гонады которых находились на V, VI, VI–II стадиях зрелости. Таким образом, наши выборки половозрелого минтая правомерно называть изолятами [Глубоковский, 1995], отражающими пространственную структуру нерестовой части ареала этого вида в азиатских водах.

Вся методология проведения исследования по фрагменту контрольного региона мтДНК описана в статье Орловой с соавторами [Orlova et al., 2022].

Цитохром *b*

Образцы тканей минтая ($n=493$) из уловов пелагических и донных тралов собраны в Чукотском, Беринговом, Охотском морях, а также в тихоокеанских водах Курильских островов и зафиксированы в 96% спирту (15 выборок). Температура хранения образцов составляла $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Карта сбора образцов представлена на рис. 3. Крайне важно сразу отметить особенности выборок из Чукотского моря ChBof19, Chuk19–1 и Chuk17. В отличие от остальных выборок, образцы в них представлены ранней молодью и добавление их в анализ носит чисто информативный характер,

поскольку глубокое сравнение с половозрелыми рыбами не представляется корректным. В качестве аутгруппы добавлены 3 последовательности гена цитохрома *b* из базы данных NCBI тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* NC_036931.1, KY296294.1, AB078152.1 и 3 атлантической трески *Gadus morhua* KX267079.1, KX267089.1, NC_002081.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Микросателлиты

Для исследования популяционной структуры минтая Охотского моря и Курильских островов использовались 12 микросателлитных локусов. Для более полного и объективного понимания популяционной структуры минтая в данной работе исследовали все имеющиеся выборки, собранные из различных регионов за несколько лет. Из анализа исключались выборки с количеством образцов менее 30. Также из исследования исключены те образцы, у которых были не определены аллели трёх и более микросателлитных локусов. В результате статистически проанализировали 1543 образцов из 35 выборок минтая. По нашим данным, в большинстве локусов отклонения от равновесия Харди-Вайнберга не наблюдалось, но были обнаружены некоторые микросателлитные маркеры, показывающие отклонение от равновесия

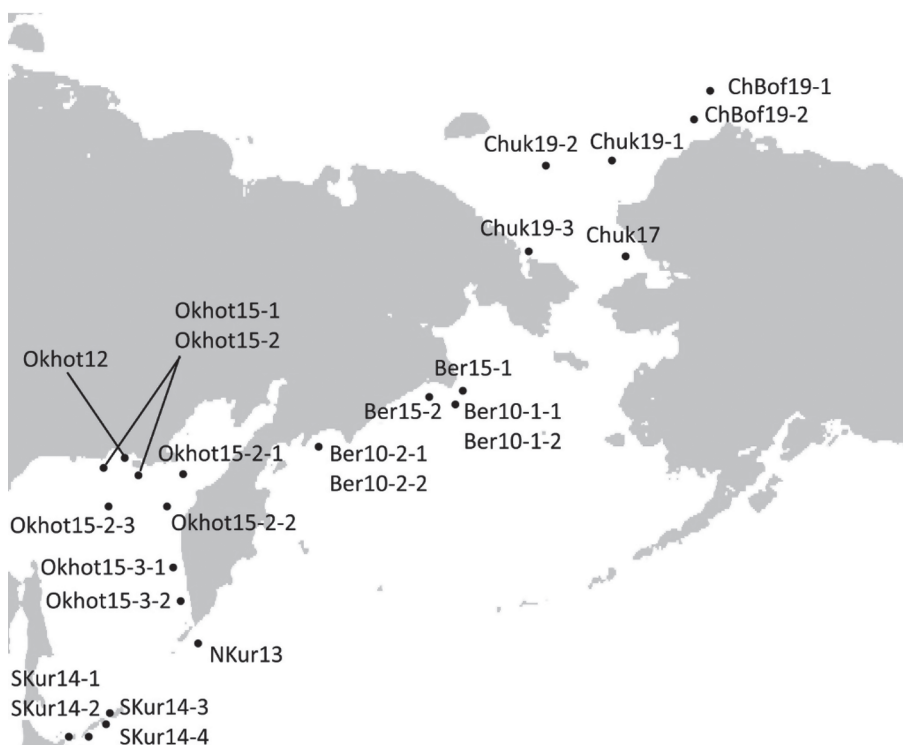


Рис. 3. Географическое распределение исследуемых выборок минтая 2015 г. по мтДНК гену цитохрома *b*
Fig. 3. Geographic distribution of 2015 walleye pollock samples analyzed by Cyt *b* mtDNA gene

Харди-Вайнберга в отдельных выборках. В процессе анализа был выявлен и исключён локус с максимальным отклонением от равновесия Харди-Вайнберга *Tch12*. Данный эффект можно объяснить различными причинами: неравномерностью выборок, смесью популяций («эффект Валунда»), инбридингом или наличием нуль-аллелей.

В программе GenAlEx 6.5 проведена оценка генетической дифференциации (F_{st}) всех исследованных выборок минтая и построена соответствующая матрица попарных значений, что не выявило достоверных величин индекса генетической дифференциации. В программе Arlequin рассчитаны значения достоверности F_{st} . Также на основе матрицы величин генетической дифференциации (R_{st}) между различными выборками минтая за несколько лет исследований был проведён анализ попарных генетических расстояний в пространстве главных компонент, результаты которого отражены на рис. 4. Достоверных различий между выборками не обнаружено.

При анализе главных компонент вклад в общую изменчивость первой компоненты составлял 31,1%, второй – 18,4%, третьей 16,7%, что в сумме составило 66,2%. Причём, замена второй компоненты на третью в анализе попарных генетических расстояний практически не вносит изменений в распределение выборок в пространстве главных компонент. Все остальные

компоненты составляли меньшие доли вклада в общую изменчивость и не учитывались при расчётах.

В итоге анализ попарных генетических расстояний в пространстве главных компонент по данным микросателлитного анализа на основании полиморфизма 12 микросателлитных локусов не выявил какой-либо структурированности популяционных группировок минтая. Результаты анализа молекулярной изменчивости AMOVA (Analysis of Molecular Variance) были рассчитаны в программе GenAlEx 6.5 и не показали наличия дифференциации минтая по микросателлитным локусам. Межпопуляционная изменчивость составила 8% от всей изменчивости, в то время как внутрииндивидуальная изменчивость была на уровне 14%, что говорит о слабой межпопуляционной изменчивости. При этом различия между индивидами составили 78% (табл. 2). Это свидетельствует о низкой генетической структурированности изученных выборок.

Также в программе STRUCTURE произведена оценка уникальности аллельного состава исследованных выборок по 12 микросателлитным локусам с целью определения возможности идентификации принадлежности особей к той или иной популяции. На рис. 5 представлена диаграмма, показывающая вероятность принадлежности определённых генотипов по микросателлитным маркерам к той или иной выборке.

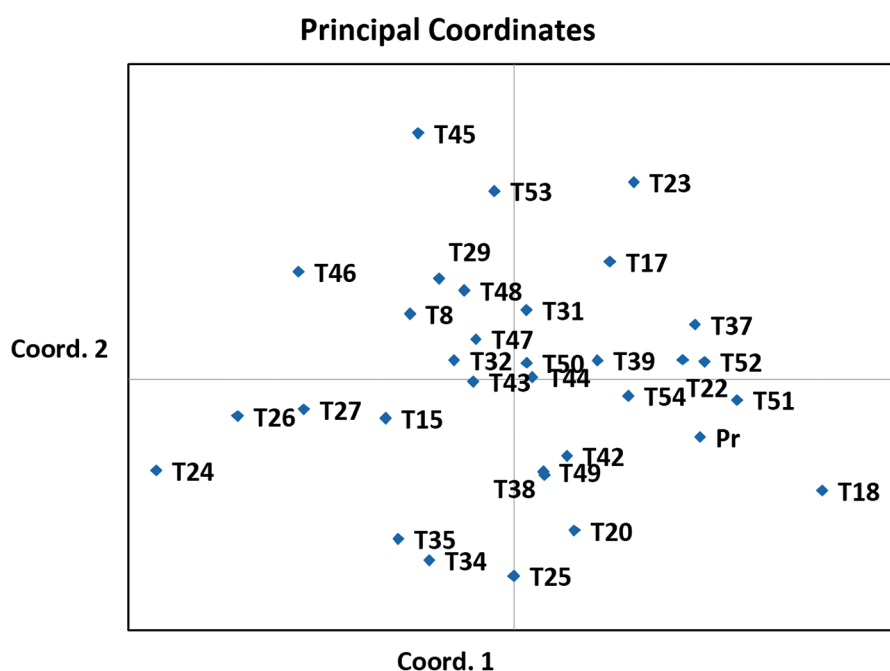


Рис. 4. Генетические расстояния в пространстве главных компонент выборок минтая по данным полиморфизма микросателлитных локусов

Fig. 4. Genetic distances of walleye pollock samples in the space of principal coordinates according to the polymorphism of microsatellite loci

Таблица 2. Результаты AMOVA общего генетического разнообразия в выборках минтая
Table 2. AMOVA results of total genetic diversity in walleye pollock samples

Источник разнообразия	Число степеней свободы, df	Сумма квадратов отклонений, SS	Среднее квадратичное отклонение, MS	Доля в общей дисперсии, абс. значения Var.	Доля в общей дисперсии в %
Между популяциями	34	1678475,911	62165,774	560,326	8
Между индивидуумами	1208	15372341,179	12725,448	5827,105	78
Внутри индивидуальная изменчивость	1236	1324051,000	1071,239	1071,239	14
Общая генетическая изменчивость	2471	18374868,091		7458,669	100

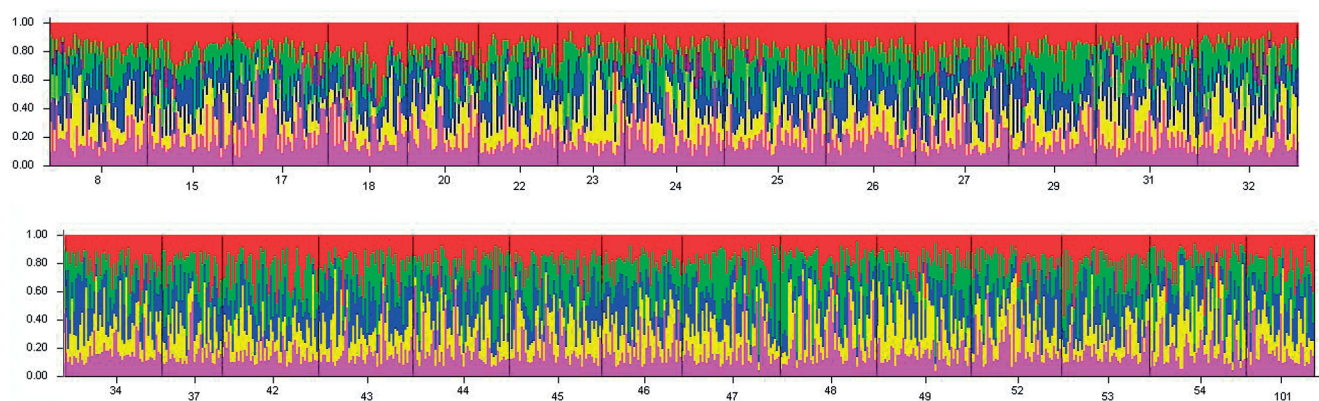


Рис. 5. Диаграмма вероятностей принадлежности генотипов минтая по 12 микросателлитным локусам (различными цветами показаны возможные принадлежности образцов к одной из пяти теоретических группировок): ось x — выборки минтая; ось y — частоты аллелей

Fig. 5. Probability diagram of walleye pollock genotypes by 12 microsatellite loci (different colors show possible belonging of samples to one of the five theoretical groupings): x-axis — walleye pollock samples; y-axis — allele frequencies

Кластерный анализ не показал принадлежность отдельных выборок ни к одной из пяти теоретически сформированных группировок ($k=5$), что говорит о существовании плохо дифференцируемых между собой выборок минтая.

На основании данных полиморфизма микросателлитных маркёров какой-либо популяционной дифференциации минтая в пределах Охотского моря не обнаружено. Чётких дифференцирующих аллелей или локусов, позволяющих говорить о дифференциации минтая Охотского моря от особей Японского моря, тихоокеанских вод Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки, не выявлено. Для оценки генетических различий между минтаем Берингова моря и других регионов использовали фрагменты контрольного региона *D-loop* и гена цитохрома *b* мтДНК.

Контрольный регион мтДНК

Анализ исследованных образцов в 38 выборках минтая по фрагменту контрольного региона мтДНК длиной 526 п. н. выявил 32 гаплотипа, включая 19

редких и 11 уникальных. Массовыми оказались гаплотипы H1 и H3 с суммарной частотой встречаемости 84%, на долю каждого пришлось 58 и 26%, соответственно. На основе выравнивания фрагмента контрольного региона мтДНК по 1162 образцам минтая была построена сеть гаплотипов. Гаплотипическая сеть представляет две связанные между собой звездообразные структуры. Такая структура свидетельствует о наличии в эволюционной истории рассматриваемого вида двух всплесков эффективной численности.

Географическое распределение соотношений гаплотипов в каждой выборке (рис. 6) показало, что максимальная частота массового гаплотипа H1 характерна для Охотского моря. Для большей наглядности на рис. 6 а отражены все выборки минтая из Берингова моря, вод Восточной Камчатки и Курильских островов, Японского и Охотского морей, собранные в 2012–2013 гг., а на рис. 6 б — выборки минтая из Охотского моря, собранные в 2014–2015 гг.

Массовый гаплотип H1 встречался во всех без исключения охотоморских выборках с незначительным

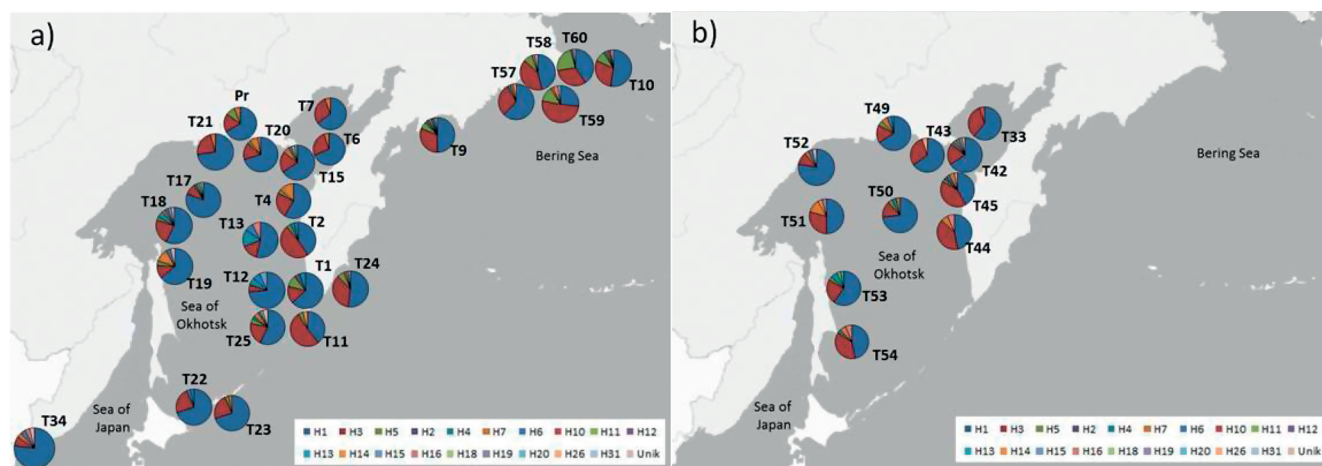


Рис. 6. Распределение гаплотипов участка контрольного региона мтДНК в различных выборках минтая а) использованы выборки, собранные до 2012–2013 гг. б) использованы выборки из Охотского моря, собранные до 2014–2015 гг.

Fig. 6. Distribution of haplotypes of the mtDNA control region site in various walleye pollock samples а) samples collected before 2012–2013 were used; б) samples in the Sea of Okhotsk collected before 2014–2015 were used

увеличением доли встречаемости с севера на юг. Наибольшая доля встречаемости выявлена в выборках из Японского моря и северо-западной части Охотского моря. Максимальная встречаемость массового гаплогена H3 отмечена в западной части Берингова моря, при этом снижаясь в направлении с севера на юг. Высокие частоты гаплогена H3 и сформированного от него гаплогена H5 зарегистрированы в Беринговом море, тихоокеанских водах Камчатки и Северных Курил. Гаплоген H7 встречался в основном в выборках Охотского моря.

На основании данных полиморфизма контрольного региона мтДНК рассчитаны попарные индексы генетической дифференциации (F_{ST}) выборок минтая, которые варьировали в пределах значений от 0 до 0,333. Эти данные представлены на рис. 7. Наибольшее значение F_{ST} выявлено между выборками из Берингова моря (T59) и вод Юго-Западной Камчатки (T12). Достоверных значений F_{ST} из 703 попарных сравнений оказалось 104 с минимальным значением индекса генетической дифференциации от 0,003 (T19-T17) максимально до 0,333 (T59-T12). При этом анализ всех взятых исключительно на нерестилищах выборок минтая не позволяет четко и достоверно разделить его особей из крупных регионов, например, минтая Берингова моря и минтая Охотского или Японского моря. Однако наиболее высокий и статистически достоверный индекс генетической дифференциации показали образцы минтая из Берингова моря (T10, T60, T59) по отношению к остальным выборкам из других участков азиатской части его ареала. При этом выборки внутри Берингова моря при сравнении между собой имели минимальные значения индекса

F_{ST} , что является признаком существования в Беринговом море единой группировки минтая. Этот вывод подтверждается, кроме того, характером пространственного распределения гаплогенов и гаплогеновым разнообразием.

Цитохром b

В результате проведенного исследования полиморфизма у 493 образцов (15 выборок) минтая по фрагменту гена цитохрома b мтДНК длиной 614 п. н. обнаружено 119 гаплогенов. Из них 29 гаплогенов встречались более, чем у одной особи, все остальные – уникальные и отмечены только по 1 разу в исследовании.

У минтая основу гаплогенового разнообразия составили два массовых гаплогена – H1 и H2 (при этом $H2 > H1$). Общая доля массовых гаплогенов составила 60%. Гаплогены H1 и H2 присутствовали в различных соотношениях во всех исследованных выборках. В Беринговом (кроме выборки из Карагинского залива) и Чукотском морях гаплоген H2 встречался чаще, чем в Охотском (40–70% против 23–35%). Гаплоген H1 – наоборот, чаще встречался в Охотском море и в водах Южных Курил (4–31%), чем в Чукотском и Беринговом морях (2–14%). Можно предположить, что местом происхождения гаплогена H2 может быть Берингово море, а H1 – Охотское море. Эти гаплогены давали мощные всплески численности, распространяясь, судя по всему, на весь ареал азиатского минтая.

На основании данных о полиморфизме гена *Cyt b* мтДНК была построена матрица попарных значений индекса генетической дифференциации F_{ST}

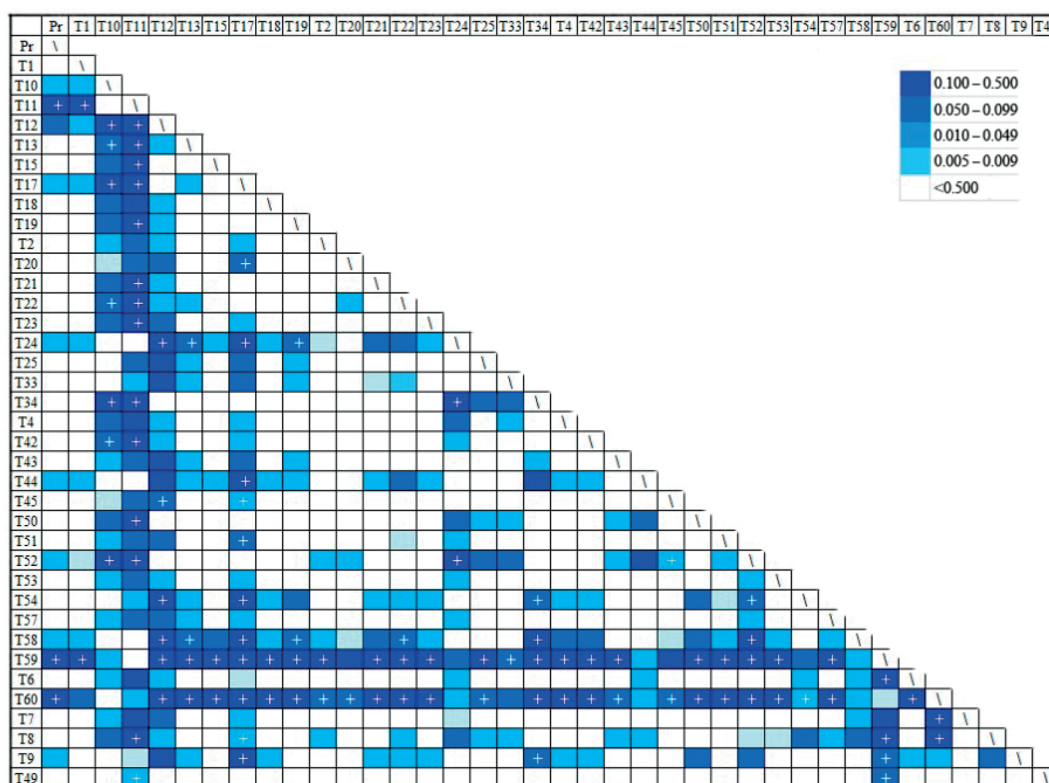


Рис. 7. Попарные значения F_{ST} в выборках минтая на основании данных полиморфизма фрагмента контрольного региона мтДНК. Достоверные значения обозначены символом «+» (p-value<0,01)

Fig. 7. Pairwise values of F_{ST} in walleye pollock samples based on the data of polymorphism of mtDNA control region fragment. Statistically significant values are indicated by «+» symbol (p-value<0.01)

между всеми выборками минтая (рис. 8). Выборка из тихоокеанских вод северных Курильских островов (NKur13) мала и достоверно не отличалась от всех других выборок. То же самое можно сказать об одной из выборок из Чукотского моря (Chuk19–1) и выборке из вод на границе Чукотского моря и моря Бофорта (ChB19). Ещё одна выборка из Чукотского моря (Chuk19–2) была относительно крупной, но достоверных различий между этой выборкой и другими не установлено.

Среди проб, взятых в Беринговом море, выборка из Карагинского залива (Ber10–2) достоверно отличалась от всех остальных ($F_{ST} = 0,0001–0,056$), которые, в свою очередь, достоверно не отличались друг от друга.

Пробы из восточной (Chuk17) и западной (Chuk19–3) частей Чукотского моря достоверно различались друг от друга ($F_{ST} = 0,03$). Остальные образцы из этого моря друг от друга достоверно не отличались.

Различий между выборками из Охотского моря, а также между пробами из вод северных и южных Курильских островов не обнаружено. Также не было выявлено различий между всеми выборками Охотского моря и таковыми вод Курильских островов.

Наиболее сильные и значимые различия наблюдались между выборкой из юго-западной части Чукотского моря (Chuk19–3) и всеми пробами из Охотского моря ($F_{ST} = 0,070–0,169$), а также из вод южных Курильских островов ($F_{ST} = 0,144$). Для других выборок Чукотского моря существенных различий при попарном анализе не обнаружено. Также выборки из западной части Берингова моря 2015 г. (Ber15–2, $F_{ST} = 0,092–0,153$) и 2010 г. (Ber10–1, $F_{ST} = 0,050–0,136$) существенно отличались от выборок из Охотского моря и вод Южных Курильских островов. Выборка из вод Карагинского залива (Ber 10–2) достоверно не отличалась от выборок из Охотского моря и вод южных Курильских островов. Выборка из восточной части Чукотского моря (Chuk17) достоверно отличалась от двух выборок из Берингова моря (Ber 10–1 и Ber15–2, $F_{ST} = 0,010$ и $0,025$, соответственно), но достоверно не отличалась от выборки из Карагинского залива (Ber 10–2). Выборка из юго-западной части Чукотского моря (Chuk19–3) достоверно отличалась от выборки из Карагинского залива (Ber 10–2) и недостоверно от других выборок Берингова моря. Между остальными выборками из Чукотского и Берингова морей достоверных различий не обнаружено.

Population		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	Ber10-1	0,00 0														
2	Ber10-2	0,04 9	0,000													
3	Ber15-1	0,01 5	0,000	0,000												
4	Ber15-2	0,00 2	0,056	0,022	0,000											
5	ChBof19	0,05 9	0,000	0,000	0,073	0,000										
6	Chuk17	0,01 1	0,002	0,000	0,025	0,000	0,000									
7	Chuk19-1	0,01 7	0,000	0,000	0,027	0,000	0,000	0,000								
8	Chuk19-2	0,04 7	0,000	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	0,000							
9	Chuk19-3	0,00 9	0,078	0,028	0,002	0,094	0,030	0,044	0,065	0,000						
10	Nkur13	0,10 7	0,000	0,002	0,118	0,000	0,000	0,000	0,000	0,153	0,000					
11	Okhot12	0,07 9	0,000	0,023	0,092	0,000	0,020	0,000	0,000	0,112	0,000	0,000				
12	Okhot15-1	0,10 7	0,000	0,032	0,125	0,000	0,030	0,004	0,000	0,145	0,000	0,000	0,000			
13	Okhot15-2	0,13 6	0,011	0,058	0,153	0,002	0,061	0,033	0,021	0,169	0,000	0,004	0,000	0,000		
14	Okhot15-3	0,04 9	0,000	0,005	0,054	0,000	0,008	0,000	0,000	0,073	0,000	0,000	0,000	0,024	0,000	
15	Skur14	0,11 0	0,000	0,036	0,130	0,000	0,032	0,009	0,000	0,144	0,000	0,000	0,000	0,000	0,008	0,000

Рис. 8. Попарные значения F_{ST} в выборках минтая на основании данных полиморфизма фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК. Цветом показаны градации значений индекса генетической дифференциации. Достоверные значения выделены полужирным шрифтом (p -value<0,01)

Fig. 8. Pairwise F_{ST} values in walleye pollock samples based on mtDNA Cyt *b* gene fragment polymorphism data. The color shows the gradations of the values of the index of genetic differentiation. Reliable values are highlighted in bold (p -value<0,01)

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно проведённым ранее исследованиям, минтай образует локальные группировки, отличающиеся не только размерно-возрастным составом, но и некоторыми морфологическими признаками, что, предположительно, может быть связано как с абиотическими факторами среды, так и с адаптацией к особенностям кормовых условий на различных участках ареала. Известен широкий диапазон морфологической изменчивости и клинальные переходы по многим морфометрическим индексам [Шунтов и др., 1993]. На основании данных многолетних наблюдений предполагалось существование крупных популяций минтая, характеризующихся не только пространственной, но и межгодовой стабильностью [Серобаба, 1977; Шунтов и др., 1993]. При этом вопрос степени стабильности таких группировок оставался открытым из-за существования протяжённых миграций минтая [Пушников, 1987; Глубоков, Котенёв, 2006].

Предполагалась, что существует дифференциация минтая Берингова и Охотского морей, в последнем из которых обитает единая популяция с центром в западно-камчатском районе с наличием возможной внутренней системы субпопуляций, предназначенных для более полного освоения видом доступных биотопов [Зверькова, 1981].

Согласно данным предыдущих работ, контрольный регион мтДНК минтая был рекомендован для оценки его популяционной структуры как высоко полиморфный [Yanagimoto et al., 2004]. Этот вывод противоречит данным, полученным нами на основе анализа более чем 1000 генотипированных образцов минтая, свидетельствующего о существовании экстремально низкого полиморфизма его контрольного региона мтДНК. Такой же низкий полиморфизм контрольного региона обнаружен и у тихоокеанской трески [Орлова и др., 2019]. Изучение взаимосвязи динамики численности этих двух видов [Naumenko et al., 2001; Балы-

кин, Золотов, 2010] показало, что падение численности минтая сопровождается снижением численности трески, поскольку минтай в рационе трески во многих районах занимает лидирующее положение [Чучукало, Напазаков, 2014]. Взаимосвязь динамики численности этих двух видов была показана как для Берингова [Kichara, Shimada, 1988; Vinnikov, 1996; Балыкин, 2007], так и для Охотского [Чучукало и др., 1996] морей. Можно предположить, что в процессе микроэволюции из-за климатических или других причин оба вида оказались довольно тесно связаны экологически, что могло найти своё отражение в синхронных вспяшках численности обоих видов. Другие экологические факторы, например, межвидовые трофические отношения и оптимальные температурные предпочтения также могли повлиять на сходство истории расселения и динамики численности обоих видов.

Выборки минтая из Берингова моря имеют самое высокое гаплотипическое разнообразие. Это можно объяснить тем, что минтай, как вид сформировался именно в данном регионе после открытия Берингова пролива 3,5 млн лет назад [Lyle, 2008; Orlova et al., 2022]. Нами показано, что гаплотипическое разнообразие минтая снижается в направлении с севера на юг, и минимальные его значения наблюдаются в выборках из Японского моря, Южных Курильских островов и северо-западной части Охотского моря, т. е. на окраинах видового ареала.

Согласно полученным нами индексам генетической дифференциации выявлены две крупные группировки минтая. Важно отметить, что подавляющее большинство использованных в работе выборок собрано на нерестилищах минтая на большей части его азиатского ареала. Однако мы не можем говорить об их полной популяционной обособленности, поскольку существуют два фактора, препятствующие этому. Первым фактором, является миграционный поток взрослых половозрелых особей, который может проходить лавинообразно. Это было показано на примере выхода крупного половозрелого минтая в открытые воды Берингова моря (Алеутскую котловину) в 1980–90-х гг. [Wespestad, 1993; Булатов, 2020], а также на примере недавнего проникновения взрослого половозрелого минтая в Чукотское море [Орлов и др., 2019, 2020]. Ранее отмечалось, что для минтая характерны периодические сильные флуктуации численности, связанные с климатическими изменениями, обуславливающими изменения биопродуктивности морей [Кляшторин, Любушин, 2005]. Взрослые особи минтая могут выходить из Охотского моря через Курильские проливы и мигрировать в северном направлении, достигая Берингова моря, а из Берингова моря проникать

и в Чукотское море. О способности минтая совершать протяжённые миграции (например, из вод Восточной Камчатки в центральную часть Берингова моря) хорошо известно [Maeda, 1972; Orlov et al., 2020]. Все это свидетельствует о возможности достаточно быстрой экспансии минтая в другие регионы, подходящие для его существования по климатическим условиям. Вторым фактором, способствующим быстрому распространению минтая в различные морские районы, — его нерест в толще воды и наличие пелагической икры и ранней молоди, которые с Курильским течением из Берингова моря могут распространяться в более южные участки ареала (вплоть до Южных Курильских островов), а через Курильские проливы заноситься в Охотское море. Описанные факторы могут способствовать генетическому обмену между крупными географическими группировками минтая, приводя к отсутствию чёткой популяционно-генетической структурированности.

Для минтая типичными являются как короткие вертикальные суточные миграции, так и длительные сезонные — нагульные, нерестовые и зимовальные. Результаты мечения подтвердили, что он совершает протяжённые миграции внутри Охотского моря, из которого также происходит выход особей в Японское море и Тихий океан [Пушников, 1987]. Также существуют миграции минтая между водами Камчатки и Беринговым морем, Охотским и Беринговым морями [Maeda, 1972; Глубоков, Котенёв, 2006; Orlov et al., 2020]. В пределах протяжённого ареала этого вида существуют разнообразные условия для созревания особей, развития икры и молоди, что сказывается в целом на сроках онтогенеза минтая [Серобаба, 1977].

По данным предыдущих исследований, минтай в пределах ареала вида образует ряд групп, различающихся не только размерно-возрастным составом, но и некоторыми морфологическими признаками, что предположительно может быть связано как с экологическими факторами, так и с адаптацией к кормовым условиям в разных районах [Шунтов и др., 1993].

Наличие потока генов между акваториями, удалёнными друг от друга более чем на 1000 км, подтверждается и генетическими исследованиями [Лазинский и др., 2015]. Предыдущие генетические исследования берингоморского минтая показали, что границы его популяций очень размыты и что это связано как с миграциями рыб, так и со слабо выраженным дрейфом генов [Глубоков, Котенёв, 2006; Шубина и др., 2009]. Наши исследования не показали наличия генетической дифференциации минтая в Чукотском море и прилегающих районах северо-западной Пацифики.

Результаты нашей работы, выполненной на более значительном материале, чем предыдущие исследования половозрелых рыб, показали наличие в азиатской части ареала двух крупных суперпопуляций минтая. Одну группировку формируют рыбы Берингова и Чукотского морей, вторую — Японского и Охотского морей, а также тихоокеанских вод Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки. Возникновение локальных группировок минтая, для которых характерны сходные морфологические и экологические параметры, может быть частично объяснено теорией, согласно которой группировка Охотского моря является единой популяционной системой с центром в западно-камчатском районе и возможной внутренней системой субпопуляций, назначение которых состоит в более полном освоении видом доступных биотопов [Зверькова, 1981].

Полученные в нашей работе данные о популяционной структуре минтая азиатской части его ареала позволяют по-новому рассмотреть вопросы регулирования его промысла. Важнейшим инструментом регулирования промысла минтая служит установление его ежегодных общих допустимых уловов (ОДУ) на основе оценок запаса. В соответствии с п. 12 ст. 1 Федерального закона «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» (№ 166-ФЗ)¹ общий допустимый улов водных биоресурсов — научно обоснованная величина годовой добычи (вылова) водных биоресурсов конкретного вида в определённых районах промысла, установленная с учётом особенностей данного вида.

В настоящее время районы промысла минтая (впрочем, как и других видов водных биоресурсов) и, соответственно, районы оценки его ОДУ, определены существующими зонами и подзонами промысла, установленными «Правилами рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна». Для Охотского моря это Западно-Камчатская, Северо-Охотоморская, Камчатско-Курильская, Восточно-Сахалинская, Северо-Курильская и Южно-Курильская зоны. Для Японского моря это Приморская и Западно-Сахалинская зоны. Для российского сектора Берингова моря и прикамчатских вод Тихого океана это Чукотская, Западно-Берингоморская, Карагинская и Петропавловско-Командорская зоны (подзоны). Оправдано ли такое подразделение с позиций популяционной биологии минтая? Наше исследование, основанное на наиболее современных методах молекулярной генетики, даёт недвусмысленный отрицательный ответ на этот вопрос.

По нашим данным все перечисленные выше восемь группировок минтая в Охотском и Японском морях следует рассматривать как единую суперпопуляцию охотоморско-япономорского минтая и, соответственно, определять единый ОДУ для данного запаса. Аналогично, для трёх группировок Берингова моря также следует определять единый ОДУ. Возникает закономерный вопрос: а что в этом случае изменится в оценках ОДУ запасов минтая? Для ответа на данный вопрос сотрудник ВНИРО В.К. Бабаян провёл специальное исследование, результаты которого были доложены на Учёном Совете ВНИРО, в котором одним и тем же методом на основе модели TISVPA определил различия ОДУ охотоморского минтая в зависимости от его подразделённости на группировки. Было установлено, что оценка ОДУ при рассмотрении охотоморского минтая как единой популяции на 20% выше, чем оценка ОДУ в случае его подразделения на отдельные группировки внутри Охотского моря. Принимая во внимание огромную биомассу охотоморского минтая, это сотни тысяч тонн дополнительного ежегодного вылова.

Кроме того, основываясь на результатах нашего исследования, представляется целесообразным осуществлять промысел минтая внутри двух выделенных суперпопуляций — охотоморско-япономорской и берингоморской с объединением внутри них группировок в пределах промысловых зон и подзон. Эта мера регулирования рыболовства повысит эффективность освоения запасов минтая в зависимости от промысловой обстановки в конкретных районах промысла. Следует оговориться, что в этом случае могут возникнуть определённые проблемы с договорами закрепления долей квот добычи минтая, которые заключались с пользователями для конкретных зон и подзон. Однако решение этого вопроса находится вне компетенции научных организаций, а входит в сферу деятельности регулятора рыболовства. Тем более, что ежегодная практика объединения зон и подзон промысла обычна в отношении многих единиц управления водных биологических ресурсов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая результаты анализа изменчивости выборок минтая по митохондриальным (фрагменты гена цитохрома *b* и *D-loop*) и микросателлитным маркерам, можно установить две крупные популяционные группировки минтая: 1) Охотское море, Японское море, воды Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки; 2) Берингово и Чукотское моря.

Обобщая результаты анализа изменчивости по микросателлитным маркерам минтая в водах Охот-

¹ http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_50799/

ского, Японского морей, Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки можно говорить об отсутствии популяционных группировок на всей исследованной акватории.

При регулировании рыболовства минтая в российских водах следует устанавливать единый ОДУ для каждой из двух суперпопуляций: охотоморско-япономорской и берингоморской. При осуществлении промысла минтая целесообразно объединять объёмы прогнозируемого вылова группировок минтая, относящихся к каждой из названных суперпопуляций.

Благодарности

Авторы признательны своим многочисленным коллегам, которые помогали им в сборе проб минтая в различных экспедициях. Антон Шмидт («ВНИРО») взял пробы на НИС «Василий Калёнов», Ольга Мазникова («ВНИРО») на НИС «ТИНРО», Елена Кузнецова («ВНИРО») на НИС «Пальмино», Денис Курносов («ТИНРО») на НИС «Профессор Кагановский», Денис Новосельцев («СахНИРО») на НЭС «Капитан Лапкин» и Олег Прикоки («МагаданНИРО») на прибрежном кустарном промысле. Авторы также благодарят своих коллег из ВНИРО, ТИНРО и Полярного филиала ВНИРО («ПИНРО», Мурманск, Россия), которые помогли с отбором проб на борту НИС «Профессор Леванидов» в 2019 году. Отдельная благодарность Мэтью Бейкер (North Pacific Research Board, Anchorage, AK, USA), Игорю Григорову («ВНИРО») и Алексею Сомову («ТИНРО») за помощь в сборе образцов на борту НИС «Ocean Starr» в 2017 и 2019 гг.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Госзадания ФГБНУ «ВНИРО» (ЦА и «ТИНРО»).

ЛИТЕРАТУРА

- Балыкин П.А. 1986. Плодовитость минтая западной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. Т. 26. Вып. 1. С. 164–168.
- Балыкин П.А. 2007. О межвидовых отношениях тихоокеанской трески и минтая // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. Вып. 9. С. 230–234.
- Балыкин П.А., Золотов А.О. 2010. Межвидовые отношения гидробионтов как фактор динамики численности // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. Вып. 17. С. 24–29.
- Булатов О.А. 2003. Промысел и запасы минтая Берингова моря // Аналитическая и реферативная информация ВНИЭРХ. Серия «Экономика, информации и управление промыслом». Вып. 2. С. 101–114.
- Булатов О.А. 2015. К вопросу о методологии прогнозирования запасов и стратегии промысла минтая // Труды ВНИРО. Т. 157. С. 45–70.
- Булатов О.А. 2020. Минтай открытой части Берингова моря // Вопросы рыболовства. Т. 21. Вып. 4. С. 379–395.
- Глубоков А.И., Котенёв Б.Н. 2006. Популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря. М.: ВНИРО. 198 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб // М.: Наука, 343 с.
- Зверькова Л.М. 1981. Внутривидовая структура минтая в Охотском море // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 41–56.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. 2005. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: ВНИРО. 235 с.
- Лапинский А.Г., Прикоки О.В., Горбачев В.В. 2015. Расчёт потока генов для минтая (*Theragra chalcogramma*) Охотского моря по данным об изменчивости участков *Nd2* и *Cyt b* и контрольного региона митохондриальной ДНК // Вестник Северо-восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 77–80.
- Махров А.А., Лайус Д.Л. 2018. Послеледниковое вселение рыб и миноги из Тихого океана в моря севера Европы // Сибирский экологический журнал. Т. 25. Вып. 3. С. 265–279.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 330 с.
- Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В., Гафицкий С.В., Горбатенко К.М., Горянина С.В., Зубаревич В.Л., Кодрян К.В., Носов М.А., Орлова С.Ю., Педченко А.П., Рыбаков М.О., Соколов А.М., Сомов А.А., Субботин С.Н., Таптыгин М.Ю., Фирсов Ю.Л., Хлебородов А.С., Чикилев В.Г. 2019. Рыбохозяйственные исследования в Чукотском море на НИС «Профессор Леванидов» в августе 2019 г.: некоторые предварительные результаты // Труды ВНИРО Т. 178. С. 206–220.
- Орлов А.М., Савин А.Б., Горбатенко К.М., Бензик А.Н., Морозов Т.Б., Рыбаков М.О., Терентьев Д.А., Ведищева Е.В., Курбанов Ю.К., Носов М.А., Орлова С.Ю. 2020. Биологические исследования в российских дальневосточных и арктических морях в трансарктической экспедиции ВНИРО // Труды ВНИРО. Т. 181. С. 102–143.
- Орлова С.Ю., Смирнова М.А., Строганов А.Н. Мухаметов И.Н., Смирнов А.А., Ток К.С., Park J.H., Орлов А.М. 2019. Филогенетическая структура тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* на основе анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК // Генетика Т. 55. № 5. С. 531–543.
- Пушников В.В. 1987. Результаты мечения охотоморского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 202–208.

- Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю., Варкентин А.И. Пильганчук О.А., Муравская У.О., Денисенко А.Д., Сараванский О.Н. 2018. Дифференциация минтая (*Theragra chalcogramma*) Охотского моря по микросателлитным локусам // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. Вып. 48. С. 5–18.
- Серобаба И.И. 1977. Сведения о популяционной структуре минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) Берингова моря // Вопросы ихтиологии. Т. 17. Вып. 2 (103). С. 247–260.
- Фадеев Н.С., Веспестад В. 2001. Обзор промысла минтая // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 75–91.
- Чучукало В.И., Напазаков В.В. 2014. Питание и трофический статус тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в дальневосточных морях России // Тихоокеанская треска дальневосточных вод России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 212–233.
- Чучукало В.И., Радченко В.И., Надточий В.А., Кобликов В.Н., Слабинский А.М., Терентьев Д.А. 1996. Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западнокамчатского шельфа летом 1996 г. // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 362–374.
- Шевченко А.И., Астафьев С.Э., Волотов В.М., Углейский И.Г. 2008. Особенности промысла минтая в дальневосточных морях и меры по его регулированию // Вопросы рыболовства. Т. 9. № 1(33). С. 244–250.
- Шевченко В.В., Датский А.В. 2014. Биозкономика использования промысловых ресурсов минтая Северной Пацифики. М.: Изд-во ВНИРО. 212 с.
- Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Глубоков А.И. 2009. Популяционно-генетический анализ минтая *Theragra chalcogramma* (Teleostei, Gadidae) из Берингова и Охотского морей // Молекулярная биология. Т. 43. № 5. С. 918–930.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных, О.С., Дулепова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
- Bae S.E., Kim E.M., Park J.Y., Kimet J.-K. 2020. Population genetic structure of the grass puffer (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in the northwestern Pacific revealed by mitochondrial DNA sequences and microsatellite loci. // Marine Biodiversity. V. 50. № 2. P. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01042-2>
- Bailey K.M., Powers D.M., Quattro J.M., Villa G., Nishimura A., Traynor J.J., Walters G. 1999. Population ecology and structure dynamics of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // Dynamics of the Bering Sea / Thomas R.L., Ohtani K., eds. Fairbanks: University of Alaska Sea Grant. P. 581–614.
- Bohonak A.J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure // The Quarterly Review of Biology. V. 74. P. 21–45.
- Bulatov O.A. 2014. Walleye pollock: global overview // Fisheries Science, V. 80. № 2. P. 109–116.
- Canino M.F., Spies I.B., Hauser L. 2005. Development and characterization of novel di- and tetranucleotide microsatellite markers in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Molecular Ecology Notes. V. 5. P. 908–910.
- D'Aloia C.C., Bogdanowicz S.M., Francis R.K. Majorisa J.E., Harrison R.G., Buston P.M. 2015. Patterns, causes, and consequences of marine larval dispersal // PNAS. Vol. 112. № 45. P. 13940–13945. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513754112>
- Dunn J.R., Matarese A.C. 1987. A review of the early life history of northeast Pacific gadoid fishes // Fishery Research. Vol. 5. P. 163–184.
- Grant W.S. 2006. Status and trends in genetic resources of capture fisheries // Workshop on Status and Trends in Aquatic Genetic Resources. Vol. 8. P. 29.
- Grant W.S., Utter F.M. 1980. Biochemical genetic variation in walleye pollock, *Theragra chalcogramma*: population structure in the southeastern Bering Sea and the Gulf of Alaska // Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences Vol. 37. P. 1093–100.
- Gray M.M., Granka J.M., Bustamante C.D., Sutter N.B., Boyko A.R., Zhu L., Ostrander E.A., Wayne R.K. 2009. Linkage disequilibrium and demographic history of wild and domestic Canids // Genetics. V. 181. P. 1493–1505. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.098830>
- Kichara K., Shimada A.M. 1988. Prey-Predator Interactions of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* and Water Temperature // Bulletin of the of the Japanese Society of Scientific Fisheries. V. 54. № 7. P. 1131–1135.
- Lee W.J., Conroy J., Howell W.H., Kocher T.D. 1995. Structure and evolution of teleost mitochondrial control region // Journal of Molecular Evolution. V. 41. P. 54–66.
- Livingston P.A. 1993. Importance of predation by groundfish, marine mammals and birds on walleye pollock *Theragra chalcogramma* and Pacific herring *Clupea pallasii* in the eastern Bering Sea // Marine Ecology Progress Series. V. 102. P. 205–215.
- Lyle M., Barron J., Bralower T.J. M. Huber, Lyle A.O., A.C. Ravelo, Rea D.K., Wilson P.A. 2008. Pacific Ocean and Cenozoic evolution of climate // Reviews of Geophysics. Vol. 46. RG2002.
- Maeda T. 1972. Fishing grounds of the Alaska pollock // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. V. 38, P. 362–371.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E., Byrkjedal I., Christiansen J. S., Dolgov A. V., Karamushko O. V., Mecklenburg T.A., Møller P.R., Steinke D., Wienerroither R.M. 2018. Marine fishes of the Arctic region. Vol. 1. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.
- Okazaki T., Stevenson D.E., Kai Y. Ueda Y., Hamatsu T., Yamashita Y. 2020. Genetic population structure and demographic history of a pelagic lump sucker, *Aptocyclus ventricosus* // Environmental Biology of Fishes. Vol. 103. P. 283–289 <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00955-y>
- Olsen J.B., Merkouris S.E., Seeb J.E. 2002. An examination of spatial and temporal genetic variation in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) using allozyme, mitochondrial DNA, and microsatellite data // Fishery Bulletin. V. 100. P. 752–764.
- O'Reilly P.T., Canino M.F., Bailey K.M., Bentzen P. 2004. Inverse relationship between F_{ST} and microsatellite polymorphism in the marine fish, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): implications for resolving weak population structure // Molecular Ecology. V. 13. P. 1799–814.

- Orlov A.M., Rabazanov N.I., Nikiforov A.I. 2020. Transoceanic migrations of fishlike animals and fish: norm or exclusion? // Journal of Ichthyology. V. 60. P. 242–262. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020125>.
- Orlova S.Y., Sergeev A.A., Shcepotov D.M., Kurnosov D.S., Chikurova E.A., Orlov A.M., Glubokovsky M.K. 2022. Polymorphism of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* mitochondrial DNA control region in the Asiatic part of the range and its phylogeographic history // Journal of Ichthyology Vol. 62. P. 266–279. <https://doi.org/10.1134/S0032945222020126>
- Palumbi S.R. 1995. Using genetics as an indirect estimator of larval dispersal. // Ecology of Marine Invertebrate Larvae. Boca Raton, FL: CRC Press, P. 369–388.
- Shanks A.L. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited // The Biological Bull. V. 216. P. 373–385.
- Shields G.F., Gust J.R. 1995. Lack of geographic structure in mitochondrial DNA sequences of Bering Sea walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 4. № 1. P. 69–82.
- Vinnikov A.V. 1996. Pacific Cod (*Gadus macrocephalus*) of the Western Bering Sea // Ecology of the Bering Sea: A Review of Russian Literature. Alaska Sea Grant College Program. Rep. No. 96–01. Fairbanks: University Alaska. P. 183–202.
- Wespestad V.G. 1993. The status of Bering Sea pollock and the effect of the «Donut Hole» fishery // Fisheries. V. 18. P. 18–24.
- White C., Selkoe K.A., Watson J., Siegel D.A., Zacherl D.C., Toonen R.J. 2010. Ocean currents help explain population genetic structure // Proceedings of the Royal Society B.V. 277. P. 1685–1694. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2214>
- Yanagimoto T., Kitamura T., Kobayashi T. 2004 Complete nucleotide sequence and variation of mitochondrial DNA from 10 individuals of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Fisheries Science. V. 70. P. 885–895. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2004.00883.x>
- Bulakov O.A. 2020. Walleye pollock of the open part of the Bering Sea // Voprosy Rybolovstva. Vol. 21. Iss. 4. P. 379–395 (In Russ.).
- Glubokov A.I., Kotenev B.N. 2006. Population structure of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* of the northern Bering Sea. Moscow: VNIRO Publish. 198 p. (In Russ.).
- Glubokovskij M.K. 1995. Evolutionary Biology of Salmonid Fishes/Moscow: Nauka. 343 p. (In Russ.).
- Zver'kova L.M. 1981. Intraspecies structure of walleye pollock in the Sea of Okhotsk // Ecology, Stocks, and Fishing of Walleye Pollock. Vladivostok: TINRO Publish. P. 41–56 (In Russ.).
- Klyashtorin L.B., Lyubushin A.A. 2005. Cyclical changes in climate and fish productivity. Moscow: VNIRO Publish. 235 p. (In Russ.).
- Lapinskij A.G., Prikoki O.V., Gorbachev V.V. 2015. Calculation of gene flow for Sea of Okhotsk walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) according to data on the variability of *Nd2* and *Cyt b* sites and the control region of mitochondrial DNA // Vestnik Severo-Vostochnogo Nauchnogo Centra DVO RAN. № 1. P. 77–80 (In Russ.).
- Makhrov A.A., Lajus D.L. 2018. Postglacial colonization of the North European seas by Pacific fishes and lamprey // Contemporary Problems of Ecology. V. 25. № 3. P. 247–258 (In Russ.).
- Naumenko N.I. 2001. Biology and Fishing of Sea Herring of the Far East. Petropavlovsk-Kamchatskij: Kamchatskij Pechatnyj Dvor. 330 p. (In Russ.).
- Orlov A.M., Benzik A.N., Vedishcheva E.V., Gafitsky S.V., Gorbatenko K.M., Goryanina S.V., Zubarevich V.L., Kodryan K.V., Nosov M.A., Orlova S.Yu., Pedchenko A.P., Rybakov M.O., Sokolov A.M., Somov A.A., Subbotin S.N., Taptugin M.Yu., Firsov Yu.L., Khleborodov A.S., Chikilev V.G. 2019. Fisheries research in the Chukchi Sea at the RV «Professor Levanidov» in August 2019: some preliminary results // Trudy VNIRO Vol. 178. P. 206–220 (In Russ.).
- Orlov A.M., Savin A.B., Gorbatenko K.M., Benzik A.N., Morozov T.B., Rybakov M.O., Terentiev D.A., Vedishcheva E.V., Kurbanov Yu.K., Nosov M.A., Orlova S.Yu. 2020. Biologicheskie issledovaniya v rossijskikh dal'nevostochnyh i arkticheskikh moryah v transarkticheskoy ekspedicii VNIRO [Biological studies in the Russian Far Eastern and Arctic seas in the VNIRO Transarctic expedition] // Trudy VNIRO. Vol. 181. P. 102–143 (In Russ.).
- Orlova S.Yu., Smirnova M.A., Stroganov A.N., Mukhametov I.N., Smirnov A.A., Tok K.S., Park J.H., Orlov A.M. 2019. Population structure and microevolution of Pacific cod *Gadus macrocephalus* based on the analysis of the control region (mtDNA) polymorphism // Russian Journal of Genetics Vol. 55. № 5. P. 531–543 (In Russ.).
- Pushnikov V.V. 1987. Results of tagging of the Sea of Okhotsk walleye pollock // Population Structure, Dynamics of Abundance, and Ecology of Walleye Pollock. Vladivostok: TINRO Publish. P. 202–208 (In Russ.).
- Savenkov V.V., Shpigal'skaya N.Yu., Varkentin A.I., Pilganchuk O.A., Muravskaya U.O., Denisenko A.D., Saravansky O.N. 2018. Differentiation of the Sea of Okhotsk walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) by microsatellite loci // Issledovaniya Vodnyh Biologicheskikh Resursov

REFERENCES

- Balykin P.A. 1986. Walleye pollock fecundity in the western part of the Bering Sea // Voprosy Ikhtologii. V. 26. Is. 1. P. 164–168 (In Russ.).
- Balykin P.A. 2007. On interspecific relations of Pacific cod and walleye pollock // Issledovaniya Vodnyh Biologicheskikh Resursov Kamchatki i Severo-zapadnoj Chasti Tihogo Okeana. Iss. 9. P. 230–234 (In Russ.).
- Balykin P.A., Zolotov A.O. 2010. Interspecific relations of hydrobionts as a factor of population dynamics // Issledovaniya Vodnyh Biologicheskikh Resursov Kamchatki i Severo-zapadnoj Chasti Tihogo Okeana. Iss. 17. P. 24–29 (In Russ.).
- Bulakov O.A. 2003. Fishing and stocks of walleye pollock of the Bering Sea // Analiticheskaya i Referativnaya Informaciya VNIERH. «Seriya Ekonomika, Informacii i Upravlenie Promyslom». Iss. 2. P. 101–114 (In Russ.).
- Bulakov O.A. 2015. On the methodology of walleye pollock stock forecasting and fishing strategy // Trudy VNIRO. V. 157. P. 45–70 (In Russ.).

- Kamchatki i Severo-Zapadnoj Chasti Tikhogo Okeana. Iss. 48. P. 5–18 (In Russ.).
- Serobaba I.I. 1977. Information about the population structure of the Bering Sea walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Voprosy Ikhtiologii. Vol. 17. Iss. 2 (103). P. 247–260 (In Russ.).
- Fadeev N.S., Vespestad V. 2001. Overview of walleye pollock fishery // Izvestiya TINRO. V. 128. P. 75–91 (In Russ.).
- Chuchukalo V.I., Napazakov V.V. 2014. Feeding and trophic status of the Pacific cod *Gadus macrocephalus* in the Far Eastern seas of Russia // Pacific Cod of the Far Eastern Waters of Russia. Moscow: VNIRO Publish. P. 212–233 (In Russ.).
- Chuchukalo V.I., Radchenko V.I., Nadtochij V.A., Koblikov V.N., Slabinsky A.M., Terentev D.A. 1996. Feeding and some features of the ecology of cod fish of the Western Kamchatka shelf in the summer of 1996 // Voprosy Ikhtiologii. V. 39. № 3. P. 362–374 (In Russ.).
- Shevchenko A.I., Astafiev S.E., Volotov V.M., Uglejskij I.G. 2008. Features of walleye pollock fishing in the Far Eastern seas and measures to regulate it // Voprosy Rybolovstva. V. 9. № 1(33). P. 244–250 (In Russ.).
- Shevchenko V.V., Datskij A.V. 2014. Bioeconomics of the Use of Commercial Walleye Pollock Resources of the North Pacific. Moscow: VNIRO Publish. 212 p. (In Russ.).
- Shubina E.A., Ponomareva E.V., Glubokov A.I. 2009. Population genetic structure of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae, Pisces) from the Bering Sea and Sea of Okhotsk // Molecular Biology. V. 43. № 5. P. 855–866 (In Russ.).
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnyh, O.S., Dulepova E.P. 1993. Walleye Pollock in the Ecosystems of the Far Eastern Seas. Vladivostok: TINRO Publish. 426 p. (In Russ.).
- Bae S.E., Kim E.M., Park J.Y., Kimet J.-K. 2020. Population genetic structure of the grass puffer (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in the northwestern Pacific revealed by mitochondrial DNA sequences and microsatellite loci. // Marine Biodiversity. V. 50. № 2. P. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01042-2>
- Bailey K.M., Powers D.M., Quattro J.M., Villa G., Nishimura A., Traynor J.J., Walters G. 1999. Population ecology and structure dynamics of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // Dynamics of the Bering Sea / Thomas R.L., Ohtani K., eds. Fairbanks: University of Alaska Sea Grant. P. 581–614.
- Bohonak A.J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure // The Quarterly Review of Biology. V. 74. P. 21–45.
- Bulatov O.A. 2014. Walleye pollock: global overview // Fisheries Science, V. 80. № 2. P. 109–116.
- Canino M.F., Spies I.B., Hauser L. 2005. Development and characterization of novel di- and tetranucleotide microsatellite markers in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Molecular Ecology Notes. V. 5. P. 908–910.
- D'Aloia C.C., Bogdanowicz S.M., Francis R.K., Majorisa J.E., Harrison R.G., Buston P.M. 2015. Patterns, causes, and consequences of marine larval dispersal // PNAS. V. 112. № 45. P. 13940–13945. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513754112>
- Dunn J.R., Matarese A.C. 1987. A review of the early life history of northeast Pacific gadoid fishes // Fishery Research. Vol. 5. P. 163–184.
- Grant W.S. 2006. Status and trends in genetic resources of capture fisheries // Workshop on Status and Trends in Aquatic Genetic Resources. Vol. 8. P. 29.
- Grant W.S., Utter F.M. 1980. Biochemical genetic variation in walleye pollock, *Theragra chalcogramma*: population structure in the southeastern Bering Sea and the Gulf of Alaska // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences Vol. 37. P. 1093–100.
- Gray M.M., Granka J.M., Bustamante C.D., Sutter N.B., Boyko A.R., Zhu L., Ostrander E.A., Wayne R.K. 2009. Linkage disequilibrium and demographic history of wild and domestic Canids // Genetics. V. 181. P. 1493–1505. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.098830>
- Kichara K., Shimada A.M. 1988. Prey-Predator Interactions of Walleye Pollock *Theragra chalcogramma* and Water Temperature // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. V. 54. № 7. P. 1131–1135.
- Lee W.J., Conroy J., Howell W.H., Kocher T.D. 1995. Structure and evolution of teleost mitochondrial control region // Journal of Molecular Evolution. V. 41. P. 54–66.
- Livingston P.A. 1993. Importance of predation by groundfish, marine mammals and birds on walleye pollock *Theragra chalcogramma* and Pacific herring *Clupea pallasii* in the eastern Bering Sea // Marine Ecology Progress Series. V. 102. P. 205–215.
- Lyle M., Barron J., Bralower T.J., M. Huber, Lyle A.O., A.C. Ravelo, Rea D.K., Wilson P.A. 2008. Pacific Ocean and Cenozoic evolution of climate // Reviews of Geophysics. Vol. 46. RG2002.
- Maeda T. 1972. Fishing grounds of the Alaska pollock // Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. V. 38, P. 362–371.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E., Byrkjedal I., Christiansen J. S., Dolgov A. V., Karamushko O. V., Mecklenburg T.A., Møller P.R., Steinke D., Wienerroither R.M. 2018. Marine fishes of the Arctic region. V. 1. Akureyri, Iceland: CAFF, 454 p.
- Okazaki T., Stevenson D.E., Kai Y., Ueda Y., Hamatsu T., Yamashita Y. 2020. Genetic population structure and demographic history of a pelagic lump sucker, *Aptocyclus ventriosus* // Environmental Biology of Fishes. V. 103. P. 283–289 <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00955-y>
- Olsen J.B., Merkouris S.E., Seeb J.E. 2002. An examination of spatial and temporal genetic variation in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) using allozyme, mitochondrial DNA, and microsatellite data // Fishery Bulletin. V. 100. P. 752–764.
- O'Reilly P.T., Canino M.F., Bailey K.M., Bentzen P. 2004. Inverse relationship between F_{ST} and microsatellite polymorphism in the marine fish, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): implications for resolving weak population structure // Molecular Ecology. V. 13. P. 1799–814.
- Orlov A.M., Rabazanov N.I., Nikiforov A.I. 2020. Transoceanic migrations of fishlike animals and fish: norm or exclusion? // Journal of Ichthyology. V. 60. P. 242–262. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020125>.

- Orlova S. Y., Sergeev A. A., Shcepotov D. M., Kurnosov D. S., Chikurova E. A., Orlov A. M., Glubokovsky M. K. 2022. Polymorphism of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* mitochondrial DNA control region in the Asiatic part of the range and its phylogeographic history // Journal of Ichthyology V. 62. P. 266–279. <https://doi.org/10.1134/S0032945222020126>
- Palumbi S.R. 1995. Using genetics as an indirect estimator of larval dispersal. // Ecology of Marine Invertebrate Larvae. Boca Raton, FL: CRC Press, P. 369–388.
- Shanks A.L. 2009. Pelagic larval duration and dispersal distance revisited // The Biological Bull. V. 216. P. 373–385.
- Shields G.F., Gust J.R. 1995. Lack of geographic structure in mitochondrial DNA sequences of Bering Sea walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 4. № 1. P. 69–82.
- Vinnikov A. V. 1996. Pacific Cod (*Gadus macrocephalus*) of the Western Bering Sea // Ecology of the Bering Sea: A Review of Russian Literature. Alaska Sea Grant College Program. Rep. No. 96–01. Fairbanks: University Alaska. P. 183–202.
- Wespestad V.G. 1993. The status of Bering Sea pollock and the effect of the «Donut Hole» fishery // Fisheries. V. 18. P. 18–24.
- White C., Selkoe K.A., Watson J., Siegel D.A., Zacherl D.C., Toonen R.J. 2010. Ocean currents help explain population genetic structure // Proceedings of the Royal Society B.V. 277. P. 1685–1694. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2214>
- Yanagimoto T., Kitamura T., Kobayashi T. 2004 Complete nucleotide sequence and variation of mitochondrial DNA from 10 individuals of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // Fisheries Science. V. 70. P. 885–895. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2004.00883.x>

Поступила в редакцию 21.10.2022 г.
Принята после рецензии 31.10.2022 г.