

УДК 597.553.2.575.17.575.86

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГРУППИРОВОК ТРЕСКИ *Gadus morhua* (Gadidae) СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКИ: ОГРАНИЧЕНИЯ ПРИМЕНЕНИЯ МОДЕЛИ ИЗОЛЯЦИИ РАССТОЯНИЕМ

© 2019 г. А. Н. Строганов*, @, А. М. Орлов**–*****, А. В. Семенова*, С. Ю. Орлова**, К. И. Афанасьев*****

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119231 Россия

**Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
ул. Верхняя Красносельская, 17, Москва, 107140 Россия

***Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

****Дагестанский государственный университет, ул. Гаджиева, 43а, Махачкала, 367000 Россия

*****Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, ул. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия

*****Томский государственный университет, просп. Ленина, 36, Томск, 634050 Россия

*****Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 119991 Россия

@E-mail: andrei_str@mail.ru

Поступила в редакцию 09.02.2018 г.

После доработки 22.03.2018 г.

Принята к публикации 15.11.2018 г.

Проведен сравнительный анализ изменчивости морфобиологических и генетических характеристик в выборках из крупнейших стад атлантической трески из акваторий Северо-Восточной и Северо-Западной Атлантики. С помощью результатов попарной оценки генетической дифференциации, выполненной по исследованным микросателлитным локусам, установлено, что выборка из акватории шельфа Новой Англии достоверно отличалась от трески исландско-гренландского и лотфотено-баренцевоморского стад. Отмечено, что выборки трески из акваторий Восточной и Западной Гренландии и трески из акваторий Норвежского и Баренцева морей, несмотря на значительную географическую разобщенность, демонстрировали высокий уровень идентичности. Рассмотрены особенности применения модели изоляции расстоянием при изучении механизмов формирования структуры популяций.

DOI: 10.1134/S0002332919030123

Атлантическая треска *Gadus morhua* в пределах Северной Атлантики и прилежащих акваторий представлена рядом репродуктивно самостоятельных группировок, освоивших прибрежные акватории европейского и североамериканского побережий, крупнейшие из которых – арктическое и исландско-гренландское стада – населяют наиболее северные, прилежащие к полярным фронтам, воды Северо-Восточной (СВА) и Северо-Западной (СЗА) Атлантики. Более южные акватории бореальной области занимают менее многочисленные, но также имеющие важное народно-хозяйственное значение группировки: северо-морская, лабрадорско-нюфаундлендская, шельфа Новой Шотландии и др. (Марти, 1962).

Разработка генетических методик идентификации стад – важный и перспективный способ совершенствования стратегии эффективной эксплуатации рыбных запасов. В течение полувека с

использованием различных методик проводились сравнительные генетические исследования в различных группировках атлантической трески (Jorstad, 1984; Mork, Giever, 1999; Ruzzante *et al.*, 1999; Skarstein *et al.*, 2007; Макеенко и др., 2014; Stroganov, 2015; Зеленина и др., 2016). При этом полученные результаты в определенной степени различались. Так, исследования генетической изменчивости по аллозимным маркерам не выявили значимых различий между выборками из регионов Северной Атлантики, хотя два из исследованных локусов демонстрировали высокий уровень гетерогенности (Mork *et al.*, 1985). В работе Погсона (Pogson, 2001) по пантофизину выявлен сложный характер изменчивости в выборках трески из СВА и СЗА. RFLP-маркеры демонстрировали высокий уровень генной дифференциации между выборками трески из СВА (Баренцево и Северное моря, воды Исландии) и СЗА (шельфы Ньюфа-

Таблица 1. Характеристика материала, использованного в статье

Индекс	Характеристика выборок атлантической трески	<i>N</i>
Исландско-гренландская		
EG1	Восточная Гренландия; 65°37' с.ш., 29°35' з.д.; 17.08.2013; <i>l</i> = 87.16 см, SD = 19.24; <i>m</i> = 7.41 кг, SD = 4.31	48
EG2	Восточная Гренландия; 61°17' с.ш., 41°35' з.д.; 27.08.2013	50
WG1	Западная Гренландия; 62°18' с.ш., 51°10' з.д.; 29.08.2013; <i>h</i> = 160–165 м; <i>t</i> = 4.3–4.5°C	52
WG2	Западная Гренландия; 64°16' с.ш., 53°32' з.д.; 17.08.2013; <i>h</i> = 230–236 м; <i>t</i> = 4.3–4.5°C	13
Лофотено-баренцевоморская		
NS1	Норвежское море, Лофотенские о-ва; март–апрель 2003 г.; 68°11' с.ш., 14°23' в.д.; <i>l</i> = 68.11 см, SD = 11.22; <i>m</i> = 3.41 кг, SD = 1.60	90
NS2	Норвежское море, Смола; 63°33' с.ш., 07°52' в.д.; апрель 2003 г.; <i>l</i> = 61.94 см, SD = 7.31	50
BS	Баренцево море, Восточный Кильдин; 69°19' с.ш., 34°21' в.д.; <i>h</i> = 15–20 м; апрель 2012 г.; <i>l</i> = 84.22 см, SD = 12.59	34
Шельф Новой Англии		
5Z	Банка Джорджес, южная оконечность; 41°01' с.ш., 69°01' з.д.; 29.09.2015; <i>h</i> = 44–81 м; <i>l</i> = 41.25 см, SD = 4.71; <i>m</i> = 0.96 кг, SD = 0.69	50

Примечание. *N* – число проб в выборке, *l* – средняя длина, *m* – средняя масса, SD – стандартное отклонение, *h* – глубина вылова, *t* – температура воды.

ундленда и Новой Шотландии) (Pogson *et al.*, 2001). Ранее по пяти микросателлитным локусам показаны низкие значения F_{ST} между выборками трески Баренцева моря и Восточной Гренландии (O'Leary *et al.*, 2007). При этом F_{ST} между выборками Западной Гренландии, шельфа Новой Шотландии и Баренцева моря были достоверно значимыми.

Исследование дифференциации группировок атлантической трески на ареале имеет важное практическое, теоретическое, фундаментальное значение с точки зрения особенностей становления морфобиологической, генетической изменчивости, факторов и механизмов ее формирования в экологическом и историческом аспектах у морских видов с широким ареалом и высоким уровнем межрегиональных контактов.

Цель работы – оценка степени дифференциации группировок атлантической трески из акваторий СВА и СЗА с использованием микросателлитных маркеров.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выборки из группировок атлантической трески были получены как в нерестовый, так и в нагульный периоды в ходе научно-исследовательских экспедиций Бергенского института морских исследований (Norwegian Institute of Marine Research, Bergen, Norway) в 2003 г., Гренландского института природных ресурсов (Greenland Institute of Natural Resources, Nuuk, Greenland) на борту научно-исследовательского судна “Паамиут”

(RV “Paamiut”) в 2013 г., на судне Национальной администрации по океанам и атмосфере “Генри Б. Бигеллоу” (NOAA Ship “Henry B. Bigelow”, USA) в 2015 г., кафедры ихтиологии МГУ в 2012 г. У пойманных рыб измеряли длину и массу тела, определяли возраст, соотношение полов, степень зрелости гонад. Для генетических исследований отбирали фрагменты грудного плавника, которые фиксировали в этиловом спирте. Сведения об объеме и характеристиках собранного материала представлены в табл. 1.

Ареалы стад атлантической трески и локализация анализируемых выборок представлены на рис. 1. Основные морфобиологические и экологические характеристики рассматриваемых группировок атлантической трески представлены в табл. 2 и на рис. 2.

Анализ микросателлитной ДНК, демонстрирующей для трески достаточно высокий уровень полиморфизма, стабильность и воспроизводимость получаемых результатов, проводили по стандартным методикам (Маниатис и др., 1984; Строганов и др., 2011) с использованием микросателлитных локусов *Gmo19*, *Gmo-G12*, *PGmo32*, *Gmo8*, *Gmo-G18*, *Gmo34*, *Gmo35*, *Gmo3* (Jakobsdottir *et al.*, 2006; Wesmajervi *et al.*, 2007).

С использованием программного пакета GDA (Lewis, Zaykin, 2001) определяли число аллелей на локус (*A*), соответствие распределению Харди–Вайнберга, гетерозиготность ожидаемую (H_E) и наблюдаемую (H_O), индекс фиксации (*f*), генетическую идентичность (*I*) и генетические дистанции (*D*) (Nei, 1978), коэффициент генетической

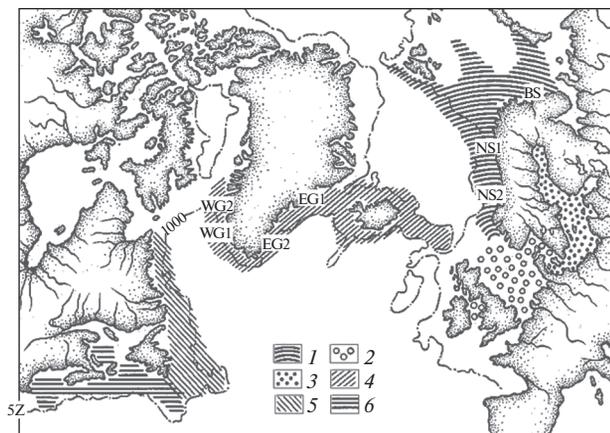


Рис. 1. Распространение трески в Северной Атлантике и прилегающих морях Северного Ледовитого океана (Марти, 1980) и локализация анализируемых выборок (обозначения выборок такие же, как в табл. 1): 1 – лофотено-баренцевоморская, 2 – североморская, 3 – балтийская, 4 – исландско-гренландская, 5 – лабрадорско-нюфаундлендская, 6 – шельфа Новой Шотландии и Новой Англии.

дифференциации популяций (θ – аналог F_{ST}) (Weir, 1996). Интенсивность генных потоков (N_m – число мигрантов на поколение) рассчитывали методом, основанным на анализе генетической дифференциации с использованием уравнения Райта (Wright, 1951): $N_m = (1/F_{ST} - 1)/4$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение генотипов в исследованных микросателлитных локусах достоверно удовлетворяло распределению Харди–Вайнберга при $p > 0.05$. Только по локусу *Gmo-G12* в выборке исландско-гренландской трески (WG2) распределение генотипов было равновесным при $0.05 > p > 0.01$ и в выборке трески Восточный Кильдин, Баренцево море (BS), распределение генотипов было равновесным при $0.01 > p > 0.001$, что, возможно, связано с состоянием проб (табл. 3). Достоверных различий между H_E и H_O не обнаружено, за исключением локусов *Gmo-G18* и *Gmo3* в выборке WG2, причиной чему может служить малый объем этой выборки. Малочисленность выборки сопровождалась также пониженным аллельным разнообразием.

Построенная по генетическим дистанциям Нея (Nei, 1978) UPGMA-дендрограмма проанализированных выборок атлантической трески позволяет выявить два кластера, первый из которых представлен треской шельфа Новой Англии, а второй объединяет треску выборок из Баренцева и Норвежского морей, прибрежных вод Восточной и Западной Гренландии (рис. 3).

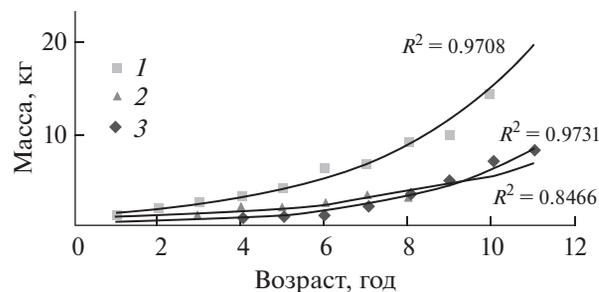


Рис. 2. Темп роста атлантической трески различных стад. 1 – треска из шельфа Новой Англии (Brander, 1994); 2 – лофотено-баренцевоморская (наши данные); 3 – исландско-гренландская (Brander, 1994).

Попарный анализ с использованием генетических характеристик между репродуктивно самостоятельными группировками атлантической трески (исландско-гренландской треской, лофотено-баренцевоморской треской и треской шельфа Новой Англии) подтверждает правомерность выделения двух кластеров (табл. 4). При этом наиболее высокая идентичность и низкое недостоверное значение генной дифференциации выявлены в паре исландско-гренландская треска–лофотено-баренцевоморская треска ($I = 0.94–0.99$, $\theta = -0.12\%$). Напротив, треска из шельфа Новой Англии на достоверном уровне дифференцировалась не только от лофотено-баренцевоморской трески ($\theta = 2.72\%$), но и от исландско-гренландской ($\theta = 2.98\%$): выявленные значения генетической дифференциации соответствуют группировкам с умеренной генетической подразделенностью (Животовский, 1991).

Материал, полученный на выборках атлантической трески, представляющих различные репродуктивно самостоятельные субъединицы в Северной Атлантике (исландско-гренландская, из шельфа Новой Англии, лофотено-баренцевоморская), с применением генетических маркеров, рассмотрением биологических и климатоокеанологических характеристик, позволяет оценить степень их генетической дифференциации и генной миграции между ними.

Жизненный цикл атлантической трески лофотено-баренцевоморского стада проходит на акваториях Норвежского и Баренцева морей в ходе масштабных онтогенетических миграций в струях северо-восточного ответвления Северо-Атлантического течения и его производных. Ареал лофотено-баренцевоморской трески подвержен периодическим изменениям в соответствии с изменениями интенсивности и широты распределения вод течения (Бойцов и др., 2003; Berg, Albert, 2003; ICES, 2005).

Таблица 2. Обобщенные морфобиологические и экологические показатели атлантической трески из СВА и СЗА

Показатель	Треска из шельфа Новой Англии (Джорджес банка)	Лофотено-баренцевоморская (Норвежское и Баренцево моря) треска	Исландско-гренландская (Западная и Восточная Гренландия) треска
l_{\max} , см	130 (ICES, 2005)	180 (Световидов, 1948)	108 (Hansen, 1987)
m_{\max} , кг	25–30 (ICES, 2005)	40 (Пономаренко, 2006)	9–16 (Яржомбек, 1998)
Средняя длина в уловах, см	60–70 (ICES, 2005)	43–80 (Бирюков, 1970)	60–70 (ICES, 2005)
Продолжительность жизни, лет	18 (ICES, 2005)	до 30 (Бирюков, 1970)	>18 (Storr-Paulsen <i>et al.</i> , 2004)
Возраст половозрелости, лет	2–3 (ICES, 2005)	5–8 (Бирюков, 1970; Бойцов и др., 2003)	4–6 (ICES, 2005)
Число позвонков	52–53 (Шмидт, 1947)	52–53 (Шмидт, 1947)	53.5 (Шмидт, 1947)
Плодовитость, млн. шт.	11.6 при $l = 120$ см (ICES, 2005)	19.2 (Бойцов и др., 2003) при $m = 31$ кг	4.1 при $l = 100$ см (ICES, 2005)
Время нереста	Март–май (ICES, 2005)	Январь–июнь (Бирюков, 1970)	Март–июнь (ICES, 2005)
Температура и соленость в местах нереста	2–10°C, 34‰ (ICES, 2005)	2–7°C, 34‰ (Бойцов и др., 2003; Пономаренко, 2006) оптимум 5°C (Wise, 1958)	2–6°C, 34‰ (Buch <i>et al.</i> , 2004; Stein, 2004; ICES, 2005)
Глубина нереста, м	70–100 (ICES, 2005)	200 (Бирюков, 1970)	120–400 (ICES, 2005)
Длина при созревании, см	39–41 (Lough, 2004)	Массовое созревание 80–90 (Бойцов и др., 2003)	35–66 (ICES, 2005)
Глубина обитания, м	70–100 (ICES, 2005)	100–300 до 600 (Бойцов и др. 2003)	120–400 (ICES, 2005)
Температура и соленость в местах обитания	8°C, 34‰ (Brander, 1994)	4°C (Brander, 1994), 35‰ (Бойцов и др., 2003)	3–5°C, 34‰ (Buch <i>et al.</i> , 2004; Stein, 2004)

Примечание. l_{\max} – максимальная длина, m_{\max} – максимальная масса.

Исландско-гренландское стадо трески обитает в акваториях СВА и СЗА, прилежащих к Исландии, Восточной и Западной Гренландии. Эта группировка осуществляет масштабные онтогенетические миграции, происходящие в струях северо-западного ответвления Северо-Атлантического течения – течения Ирмингера и его производных, а также в

водах сопряжения с арктическим Восточно-Гренландским течением. Характерная особенность трески исландско-гренландского стада – изменения нерестового ареала, в более холодные периоды охватывающего воды шельфа Исландии, а при потеплениях (в том числе современный период) распространяющегося также и на воды шельфа и

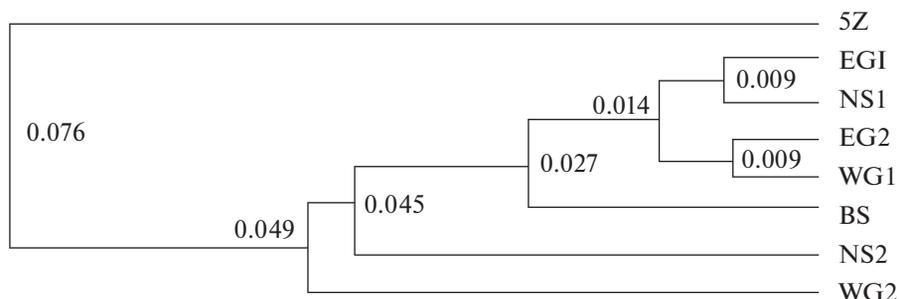


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма генетических расстояний (по восьми микросателлитным локусам) между выборками, построенная по стандартным генетическим дистанциям (Nei, 1978). Числа – значения генетических дистанций Нея.

Таблица 3. Генетическая изменчивость в выборках атлантической трески по микросателлитным локусам

Локус, показатель	Выборки							
	5Z	EG1	EG2	WG1	WG2	NS1	NS2	BS
<i>Gmo19</i>								
<i>n</i>	46	48	48	48	13	90	45	34
<i>A</i>	22	21	20	21	11	22	21	18
H_E	0.935	0.928	0.918	0.931	0.916	0.930	0.933	0.917
H_O	0.978	0.958	0.958	0.937	0.846	0.944	0.955	0.882
<i>f</i>	-0.045	-0.031	-0.043	-0.006	0.080	-0.014	-0.023	0.038
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
<i>Gmo-G12</i>								
<i>n</i>	46	48	48	48	13	87	48	34
<i>A</i>	9	6	7	8	6	11	8	6
H_E	0.774	0.772	0.790	0.791	0.803	0.804	0.771	0.768
H_O	0.717	0.791	0.812	0.750	0.769	0.758	0.729	0.617
<i>f</i>	0.075	-0.024	-0.027	0.052	0.043	0.057	0.055	0.198
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.01	>0.05	>0.05	>0.001
<i>PGmo32</i>								
<i>n</i>	46	48	48	48	13	83	49	34
<i>A</i>	4	5	5	5	3	5	4	4
H_E	0.346	0.445	0.428	0.347	0.280	0.379	0.225	0.541
H_O	0.326	0.479	0.437	0.333	0.307	0.349	0.244	0.529
<i>f</i>	0.059	-0.076	-0.020	0.041	-0.103	0.079	-0.085	0.023
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
<i>Gmo8</i>								
<i>n</i>	46	48	48	46	12	89	50	33
<i>A</i>	18	23	25	21	13	27	28	20
H_E	0.929	0.921	0.926	0.924	0.934	0.934	0.932	0.922
H_O	0.956	0.916	0.916	0.978	0.916	0.988	0.940	0.969
<i>f</i>	-0.029	0.005	0.010	-0.059	0.020	-0.058	-0.008	-0.052
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
<i>Gmo-G18</i>								
<i>n</i>	46	48	48	48	13	89	50	34
<i>A</i>	2	3	2	2	3	3	3	4
H_E	0.436	0.515	0.504	0.501	0.556	0.508	0.513	0.518
H_O	0.413	0.520	0.541	0.500	0.692	0.426	0.540	0.705
<i>f</i>	0.054	-0.010	-0.074	0.003	-0.255	0.160	-0.051	-0.369
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
<i>Gmo34</i>								
<i>n</i>	46	48	48	48	13	82	39	34
<i>A</i>	4	5	5	4	4	4	7	5
H_E	0.599	0.249	0.196	0.248	0.347	0.151	0.630	0.337
H_O	0.586	0.250	0.208	0.270	0.384	0.134	0.564	0.294
<i>f</i>	0.021	-0.001	-0.062	-0.089	-0.111	0.112	0.106	0.129
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

Таблица 3. Окончание

Локус, показатель	Выборки							
	5Z	EG1	EG2	WG1	WG2	NS1	NS2	BS
<i>Gmo35</i>								
<i>n</i>	45	48	48	48	13	81	42	34
<i>A</i>	8	7	9	9	6	8	7	10
H_E	0.822	0.832	0.838	0.822	0.830	0.834	0.839	0.862
H_O	0.777	0.812	0.895	0.812	0.923	0.864	0.904	0.882
<i>f</i>	0.054	0.024	-0.069	0.011	-0.116	-0.036	-0.078	-0.023
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
<i>Gmo3</i>								
<i>n</i>	46	48	48	48	13	83	50	34
<i>A</i>	7	5	5	5	3	4	4	2
H_E	0.355	0.121	0.195	0.158	0.335	0.115	0.170	0.057
H_O	0.413	0.104	0.166	0.166	0.153	0.120	0.160	0.058
<i>f</i>	-0.162	0.142	0.150	-0.048	0.551	-0.039	0.059	-0.015
<i>p</i>	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

Примечание. *n* – объем выборки, *A* – число аллелей на локус, H_E и H_O – ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, *f* – индекс фиксации, *p* – вероятность равновесия распределения Харди–Вайнберга.

Таблица 4. Оценки генетической идентичности (*I*) (над диагональю) и генетической дифференциации (θ , в %) (под диагональю) по восьми микросателлитным локусам

Выборки	Исландско- гренландская треска*	Треска из шельфа Новой Англии*	Лофотено- баренцевоморская треска
	1	2	3
1		0.905–0.941	0.94–0.99
2	2.98 (1.01–6.89)		0.883–0.933
3	-0.12 (-0.52–0.15)	2.72(1.37–4.91)	

Примечание. * В скобках – 95%-ный доверительный интервал.

материкового склона Восточной и Западной Гренландии (Серебряков, 1962, 1967; Rätz, 1994; Wieland, Hovgard, 2002; Stein, 2004, 2007; Storr-Paulsen *et al.*, 2004).

В отличие от двух предыдущих группировка атлантической трески шельфа Новой Англии таких протяженных миграций не совершает и представлена комплексом фиордовых, прибрежных, баночных популяций, распределенных в смешанных водах субарктического и субтропического происхождения. Другая особенность состоит в том, что в силу более южной локализации этой группировки экстремально высокая температура вод Гольфстрима (в пределах 20°C) лимитирует ее распределение, “прижимая” эти популяции трески к североамериканскому матерiku (Марти, 1962; Ruzzante *et al.*, 1998; ICES, 2005).

Выделение на основе генетических данных двух кластеров подтверждается также биологиче-

скими и экологическими характеристиками. Обращаясь к представленным в табл. 2 и на рис. 2 материалам, можно отметить, что сходство между исландско-гренландской и лофотено-баренцево-морской треской обнаруживается по ряду биологических и экологических характеристик: числу позвонков, темпу роста, возрасту достижения половозрелости, температурно-соленостным условиям нагула и нереста. Треска Новой Англии отличается от двух других группировок более высоким темпом роста, более ранним созреванием, максимальными размерно-весовыми показателями. Такие повышенные характеристики являются, видимо, результатом высокотемпературного фона вод, соседствующих с Гольфстримом и находящихся под его утепляющим воздействием. В слое до глубины 100 м, где проходит жизненный цикл этой группировки атлантической трески, августовские

Таблица 5. Уровень дифференциации трески (по восьми микросателлитным локусам) на основных уровнях иерархии популяций

Статистика	Исландско-гренландская треска + лофотено-баренцевоморская треска	Исландско-гренландская треска + лофотено-баренцевоморская треска/треска шельфа Новой Англии	Треска шельфа Новой Англии
Уровень дифференциации, θ , %	0.678	2.932	–0.105
95%-ный доверительный бутстреп-интервал	[0.012; 1.83]	[1.228; 6.07]	[–1.099; 0.187]
Наиболее дифференцирующие локусы	<i>PGmo32</i> (1.668) <i>Gmo-G12</i> (1.268)	<i>Gmo34</i> (13.613) <i>Gmo-G18</i> (6.667)	<i>Gmo3</i> (5.561) <i>Gmo35</i> (0.886)
Число мигрантов на поколение	37.06	8.27	237.84

температуры составляют 5–15°C, февральские – 2–15°C (Атлас..., 1977).

Предполагая применение комплексного подхода при анализе популяционной структуры (Carr, Crutcher, 1998), учитывая генетическую идентичность, отсутствие достоверной генетической дифференциации, сходство биологических показателей, лофотено-баренцевоморское и исландско-гренландское стада атлантической трески, несмотря на их географическую и репродуктивную разобщенность, могут рассматриваться как комплекс с идентичным генетическим пулом. Основой для поддержания генетического сходства трески лофотено-баренцевоморского и исландско-гренландского стада может служить высокий уровень геновой миграции N_m (табл. 5), реализуемый в системе ветвей Северо-Атлантического течения.

Таким образом, выделение двух кластеров на основе данных генетических маркеров подтверждается также биологическими и экологическими характеристиками. Полученные нами результаты демонстрируют сходство с полученными ранее данными других исследователей. Так, например, Бентзен с соавт. (Bentzen *et al.*, 1996) показали высокий уровень геновой дифференциации ($F_{ST} = 3.7\%$) между пробой из Баренцева моря и демонстрировавшими генетическое сходство выборками из акваторий СЗА (всего 11 выборок от банки Гамильтон на севере до шельфа Новой Англии на юге). Карр и Кратчер (Carr, Crutcher, 1998) также выявили два кластера: в первом объединялись выборки из норвежско-баренцевоморского региона (Баренцево и Норвежское моря, фиорды Норвегии), во втором – выборки из СЗА (от Лабрадора до шельфа Новой Англии и о. Лонг-Айленд). Брэдбери с соавт. (Bradbury *et al.*, 2013) показали высокий уровень геновой дифференциации между треской из Баренцева моря и СЗА (от Ньюфаундленда до банки Джорджес), при этом низкая дифференци-

ация была с пробами из Исландии и оз.Тариярусик (Tarijarusiq) на Баффиновой Земле.

Основываясь на полученных нами результатах и данных из литературных источников, можно прийти к заключению, что генофонд атлантической трески в Северной Атлантике представлен двумя основными генетическими пулами. Первый пул формируется атлантической треской из шельфовых акваторий Северного, Норвежского и Баренцева морей, побережий Исландии, Восточной и Западной Гренландии, жизненный цикл которой осуществляется в северо-западном и северо-восточном ответвлениях Северо-Атлантического течения. Второй пул поддерживается комплексом баночных, прибрежных, фиордовых группировок атлантической трески североамериканских акваторий на протяжении от Лабрадора до Новой Англии. Генетическое сходство внутри пулов поддерживается за счет геновой миграции.

Представляют интерес исследования причин и механизмов формирования того или иного уровня генетической дифференциации между популяциями атлантической трески. Ранее были рассмотрены особенности влияния на формирование геновой дифференциации среднегодовых температур придонных вод (Bradbury *et al.*, 2010). Несомненна перспективность такого подхода, так как атлантическая треска как представитель бореальной ихтиофауны, адаптированный к довольно широкому диапазону значений температур, имеет область оптимальных предпочитаемых значений данного фактора среды. Сложность состоит именно в выборе значений температур, используемых в анализе. Среднегодовые показатели в данном случае мало подходят, так как треска – активный мигрант – имеет возможность оптимизации температурного воздействия. Другая сложность состоит в том, что на разных стадиях онтогенеза и в разные сезоны года значения предпочитаемых треской температур меняются по многим причинам (Laurence, Rogers, 1976;

Бойцов и др., 2003; Brix *et al.*, 2004; Søren *et al.*, 2004). Так как ранее (Bradbury *et al.*, 2010) не была приведена методика выбора авторами значений температур, то это в значительной степени ставит под сомнение валидность результатов проведенного анализа.

Известно, что генная миграция — один из важных механизмов формирования определенного уровня генетической дифференциации. В ряде работ (Pogson *et al.*, 1995, 2001; O'Leary *et al.*, 2007) при обсуждении результатов для выборок из географически разобнесенных стад трески в Северной Атлантике применялась модель изоляции расстоянием (Wright, 1943), отражающая, в частности, уровень воздействия на генофонд отдельных группировок трески миграции генов. Применение данного подхода к изучению механизмов формирования генетической подразделенности у атлантической трески демонстрирует отклонения как в сторону резкого роста генной дифференциации (в форме скачка), так и практически отсутствия генной дифференциации на ареалах с большой протяженностью. Обе ситуации демонстрируют данные, представленные O'Лири с соавт. (O'Leary *et al.*, 2007). Так, проба трески из Балтики демонстрирует высокое значение генной дифференциации по отношению к выборкам северо-морского региона. Подобный эффект отмечен также в других работах (Bradbury *et al.*, 2010, 2013; Строганов и др., 2013). Представляет интерес выявить причину высоких значений F_{ST} при попарном анализе по отношению к треске Балтийского моря. Известно, что балтийская треска не только отдельный таксон, но и представитель другого фаунистического комплекса (Никольский, 1980). При адаптации к водам Балтийского моря, коренным образом отличающихся от вод Атлантики, треска прошла череду биологических, морфологических и физиологических преобразований, закрепившихся на генетическом уровне. Глубина адаптаций балтийской трески к специфическим условиям Балтики препятствует ее успешному воспроизводству в океанической солености североатлантических вод (Westin, Nissling, 1991; Nissling *et al.*, 1994; Nissling, Westin, 1997). Таким образом, введение в общий анализ атлантических популяций балтийской трески нарушает принцип применимости модели изоляции расстоянием, распространяющийся на межпопуляционные сравнения внутри одного и того же таксона.

Другой феномен, отмечаемый как в более ранних исследованиях, так и в представляемых нами материалах, — отсутствие значимой генной дифференциации в ареалах с большой протяженностью у атлантической трески. В нашем случае это касается двух стад: лофотено-баренцево-морского и исландско-гренландского. Как отмечалось выше — это две группировки, осуществляющие в струях северо-западной и северо-восточной вет-

вей Северо-Атлантического течения масштабные онтогенетические миграции (в том числе денатантное расселение на огромные расстояния). Эта особенность их биологии входит в противоречие с идеологией модели изоляции расстоянием, построенной на представлениях о том, что миграции отдельных особей происходят на расстоянии, значительно меньшие протяженности ареала большой популяции (Wright, 1943; Алтухов и др., 2004). В нашем случае этот принцип нарушается атлантической треской вышеупомянутых стад именно за счет того, что ранний онтогенез проходит в струях ветвей порожденного Гольфстримом Северо-Атлантического течения и приводит к тому, что продолжительность миграций отдельных особей становится сравнимой с протяженностью ареала популяции. Все это накладывает ограничение на применимость модели изоляции расстоянием для мигрирующих стад атлантической трески. Таким образом, именно мощные течения обеспечивают перенос на огромные расстояния и с высокими скоростями генетического материала атлантической трески, что, соответственно, приводит к поддержанию генетического сходства географически разделенных популяций. В случае с обсуждаемым нами материалом — это высокий уровень генетической идентичности, демонстрируемый на колоссальных акваториях СВА и СЗА атлантической треской лофотено-баренцево-морского и исландско-гренландского стад.

А.М. Орлов и С.Ю. Орлова признательны Гренландскому институту природных ресурсов за возможность участия в рейсе на НИС “Паамиут” и сбора материалов, использованных в данной статье. Авторы выражают благодарность Якубу Киркуну (Jakub Kircun, NOAA Fisheries, Woods Hole, USA) за предоставленные сборы трески из вод Новой Англии и выражают благодарность за многолетнее плодотворное сотрудничество К. Йорстаду (Institute of Marine Research, Bergen, Norway). Авторы чтят память заслуженного профессора МГУ Г.Г. Новикова — вдохновителя и организатора исследований атлантической трески.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты 15-29-02448 (полевой сбор материала), 16-05-00317 (камеральная обработка, подготовка сводных таблиц, рукописи)), госбюджетной темы 01 2001 17418. Лабораторный анализ образцов выполнен за счет средств Российского научного фонда (грант “Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем” № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Политов Д.В., Евсюков А.Н., Жукова О.В., Захаров И.А., Моисеева И.Г., Столповский Ю.А., Пухальский В.А., Поморцев А.А., Упелниек В.П., Калабуши-

- кин Б.А. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004. 619 с.
- Атлас океанов. Атлантический и Индийский океаны. М.: ГУНО МО СССР, 1977. 306 с.
- Бирюков Н.П. Балтийская треска. Калининград: АтлантНИРО, 1970. 168 с.
- Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П., Пономаренко И.Я., Терещенко В.В., Третьяк В.Л., Шевелев М.С., Ярагина Н.А. Треска Баренцева моря: биология и промысел. 2-е изд. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 296 с.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 276 с.
- Зеленина Д.А., Макеенко Г.А., Волков А.А., Мюге Н.С. Полиморфизм митохондриальной ДНК трески Баренцева и Белого морей // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 3. С. 286–294.
- Макеенко Г.А., Волков А.А., Мюге Н.С., Зеленина Д.А. Полиморфизм локуса *Ran I* в популяциях северо-восточной арктической трески *Gadus morhua* L. (*Gadiformes: Gadidae*) в Баренцевом море и смежных водах // Генетика. 2014. Т. 50. № 12. С. 1425–1439.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 480 с.
- Марти Ю.Ю. Некоторые сходства и различия в условиях существования boreальных видов рыб в северо-восточных и северо-западных районах Атлантики // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: ВНИРО, 1962. С. 57–68.
- Марти Ю.Ю. Миграции морских рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 248 с.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 184 с.
- Пономаренко В.П. Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus Tilesius*, 1810 // Промысловые рыбы России / Под ред. Гриценко О.Ф., Котляра А.Н., Котенева Б.Н. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. Т. 1. С. 386–387.
- Световидов А.Н. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 221 с.
- Серебряков В.П. К изучению ихтиопланктона района Ньюфаундленда и Лабрадора // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: ВНИРО-ПИНРО, 1962. С. 227–233.
- Серебряков В.П. Размножение трески в Северо-Западной Атлантике // Тр. ПИНРО. 1967. Т. 20. С. 205–242.
- Строганов А.Н., Блейл М., Оберст Р.М., Винклер Х., Семенова А.В. О дифференциации группировок трески (*Gadus morhua* L.) Балтийского моря // Генетика. 2013. Т. 49. № 9. С. 1079–1087.
- Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Иорстад К.Е., Сторр-Паулсен М., Орлов А.М., Рубцова Г.А., Ракицкая Т.А. Данные по изменчивости микросателлитных локусов у гренландской трески *Gadus oas* Richardson 1836: сравнение с представителями рода *Gadus* (*Gadidae*) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 770–777.
- Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 362 с.
- Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб: Тресковые рыбы. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 44 с.
- Bentzen P., Taggart C.T., Ruzzante D.E., Cook D. Microsatellite polymorphism and the population structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northwest Atlantic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V.53. P. 2706–2721.
- Berg E., Albert O.T. Cod in fjords and coastal waters of North Norway: distribution and variation in length and maturity at age // ICES J. Mar. Sci. 2003. V. 60. P. 787–797.
- Bradbury I.R., Hubert S., Higgins B., Borza T., Bowman S., Paterson I.G., Snelgrove P.V.R., Morris C.J., Gregory R.S., Hardie D.C., Hutchings J.A., Ruzzante D.E., Taggart C.T., Bentzen P. Parallel adaptive evolution of Atlantic cod in the eastern and western Atlantic Ocean in response to ocean temperature // Proc. Roy. Soc. London B: Biol. Sci. 2010. V. 277. P. 3725–3734.
- Bradbury I.R., Hubert S., Higgins B., Bowman S., Borza T., Paterson I.G., Snelgrove P.V.R., Morris C.J., Gregory R.S., Hardie D.C., Hutchings J.A., Ruzzante D.E., Taggart C.T., Bentzen P. Genomic islands of divergence and their consequences for the resolution of spatial structure in an exploited marine fish // Evol. Appl. 2013. V. 6. P. 450–461.
- Brander K. Pattern of distribution, spawning and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons // ICES J. Mar. Sci. 1994. V. 198. P. 238–245.
- Brix O., Thorkildsen S., Colosimo A. Temperature acclimation modulates the oxygen binding properties of the Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) genotypes – HbI*1/1, HbI*1/2, and HbI*2/2 – by changing the concentrations of their major hemoglobin components (results from growth studies at different temperatures) // Comp. Biochem. Physiol. 2004. Pt A. V. 138. P. 241–251.
- Buch E., Pedersen S.A., Ribergaard M.H. Ecosystem variability in West Greenland waters // J. Northw. Atl. Fish. Sci. 2004. V. 34. P. 13–28.
- Carr S.M., Crutcher D.C. Population genetic structure in Atlantic cod (*Gadus morhua*) from the North Atlantic and Barents Sea: contrasting or concordant patterns in mtDNA sequence and microsatellite data? // The Implications of Localized Fishery Stocks / Eds Hunt von Herbing I., Kornfield I., Tupper M., Wilson J. Ithaca; N.Y.: Northeast Regional Agricultural Engineering Service, 1998. P. 91–103.
- Hansen H.H. Changes in size-at-age of Atlantic Cod (*Gadus morhua*) off West Greenland, 1979–84 // NAFO Sci. Coun. Stud. 1987. V. 11. P. 37–42.
- ICES. Spawning and life history information for North Atlantic cod stocks // ICES Coop. Res. Rept. 2005. № 274. 152 p.
- Jakobsdottir K.B., Jorundsdottir D.D., Skirnisdottir S., Hjorleifsdottir S., Hreggvidsson G.O., Danielsdottir A.K., Pampoulie C. Nine new polymorphic microsatellite loci

- for the amplification of archived otolith DNA of Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // *Mol. Ecol. Notes*. 2006. V. 6. P. 337–339.
- Jorstad K.E. Genetic analyses of cod in northern Norway // The propagation of cod *Gadus morhua* L. An International Symposium, Arendal, 14–17 June 1983. Flodevigen rapportser /Eds Dahle E., Danielssen D.S., Moksness E. Norway, Bergen: IMR, 1984. P. 745–760.
- Laurence G.C., Rogers C.A. Effects of temperature and salinity on comparative embryo development and mortality of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)) // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1976. V. 36. № 3. P. 220–228.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). 2001. Free program distributed by the authors over the Internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Lough R.G. Atlantic cod, *Gadus morhua* life history and habitat characteristics off West Greenland. USA, Massachusetts: NOAA, 2004. 104 p.
- Mork J., Giever M. Genetic structure of cod along the coast of Norway: Results from isozyme studies // *Sarsia*. 1999. V. 84. P. 157–168.
- Mork J., Ryman N., Ståhl G., Utter F., Sundnes G. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) throughout its range // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. V. 42. № 10. P. 580–587.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. 1978. V. 89. P. 583–590.
- Nissling A., Westin L. Salinity requirements for successful spawning of Baltic and Belt Sea cod and the potential for cod stock interactions in the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1997. V. 152. P. 261–271.
- Nissling A., Kryvi H., Vallin L. Variation in egg buoyancy of Baltic cod *Gadus morhua* and its implications for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 110. P. 67–74.
- O'Leary D.B., Coughlan J., Dillane E., McCarthy T.V., Cross T.F. Microsatellite variation in cod *Gadus morhua* throughout its geographic range // *J. Fish Biol.* 2007. V. 70. P. 310–335.
- Pogson G.H. Nucleotide polymorphism and natural selection at the pantophysin (Pan I) locus in the Atlantic cod, *Gadus morhua* (L.) // *Genetics*. 2001. V. 157. P. 317–330.
- Pogson G.H., Mesa K.A., Boutilier R.G. Genetic population structure and gene flow in the Atlantic cod *Gadus morhua*: A comparison of allozyme and nuclear RFLP loci // *Genetics*. 1995. V. 139. P. 375–385.
- Pogson G.H., Taggart C.T., Mesa K.A., Boutilier R.G. Isolation by distance in the Atlantic cod, *Gadus morhua*, at large and small geographic scales // *Evolution*. 2001. V. 55. № 1. P. 131–146.
- Rätz H.-J. Assessment of the migration of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) between the stocks off West and East Greenland in 1984–86 by means of otolith typing // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 1994. V. 16. P. 7–18.
- Ruzzante D.E., Taggart C.T., Cook D. A nuclear DNA basis for shelf and bank-scale population structure in NW Atlantic cod (*Gadus morhua*): Labrador to Georges Bank // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. P. 1663–1680.
- Ruzzante D.E., Taggart C.T., Cook D. A review of the evidence for genetic structure of cod (*Gadus morhua*) populations in the NW Atlantic and population affinities of larval cod off Newfoundland and the Gulf of St. Lawrence // *Fish. Res.* 1999. V. 43. P. 79–97.
- Skarstein T.H., Westgaard J.-I., Fevolden S.-E. Comparing microsatellite variation in North East Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) to genetic structuring as revealed by pantophysin (Pan I) locus // *J. Fish Biol.* 2007. V. 70. P. 271–290.
- Søren E.B., Pedersen A., Ribergaard M.H. Ecosystem variability in West Greenland waters // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2004. V. 34. P. 13–28.
- Stein M. Transport of Juvenile cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) from Iceland to Greenland – is there environmental forcing? // *NAFO SCR Doc.* 04/4. Ser. № N4946. 2004. P. 1–15.
- Stein M. Warming Periods off Greenland during 1800–2005: Their potential influence on the abundance of cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in Greenlandic waters // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2007. V. 39. P. 1–20.
- Storr-Paulsen M., Wieland K., Hovgard H., Ratz H.-J. Stock structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in West Greenland waters: implications of transport and migration // *ICES J. Mar. Sci.* 2004. V. 61. P. 972–982.
- Stroganov A.N. Genus *Gadus* (Gadidae): Composition, distribution, and evolution of forms // *J. Ichthyol.* 2015. V. 55. № 3. P. 319–336.
- Weir B.S. Genetic Data Analysis II. Methods for discrete population genetic data. Massachusetts: Sinauer Ass. Sunderland, 1996. 445 p.
- Wesmajervi M.S., Tafese T., Stenvik J., Fjalestad K.T., Damsgard B., Delghandi M. Eight new microsatellite markers in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) derived from an enriched genomic library // *Mol. Ecol. Notes*. 2007. V. 7. P. 138–140.
- Westin L., Nissling A. Effects of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod (*Gadus morhua*), and implications for cod stock fluctuations in the Baltic // *Mar Biol.* 1991. V. 108. P. 5–9.
- Wieland K., Hovgard H. Distribution and drift of Atlantic Cod (*Gadus morhua*) eggs and larvae in Greenland offshore waters // *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2002. V. 30. P. 61–76.
- Wise J.P. Cod and hydrography: a review. Washington, D.C.: U.S. Dept. Interior, Fish and Wildlife Service, 1958. 16 p.
- Wright S. Isolation by distance // *Genetics*. 1943. V. 28. P. 114–138.
- Wright S. The genetical structure of populations // *Ann. Eugenics*. 1951. V. 15. P. 323–354.

**The Differentiation of Groups of Cod *Gadus Morhua* (Gadidae)
in the North Atlantic: Constraint from the Model of Isolation by Distance**

A. N. Stroganov^{1, #}, A. M. Orlov²⁻⁶, A. V. Semenova¹, S. Yu. Orlova², and K. I. Afanasyev⁷

¹*Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, 1, str. 12, Moscow, 119231 Russia*

²*All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, ul. Verkhnyaya Krasnoselskaya 17, Moscow, 107140 Russia*

³*Severtsov Institute of problems of ecology and evolution RAS, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

⁴*Dagestan State University, ul. Gadzhiyev 43a, Makhachkala, 367000 Russia*

⁵*Pre-Caspian Institute of Biological Resources, DSC of RAS, ul. Hajiyeu 45, Makhachkala, 367000 Russia*

⁶*Tomsk State University, prosp. Lenin 36, Tomsk, 634050 Russia*

⁷*Vavilov Institute of General Genetics RAS, ul. Gubkina 3, Moscow, 119991 Russia*

[#]*e-mail: andrei_str@mail.ru*

A comparative analysis of the variability of morphobiological and genetic characteristics in samples from the largest stocks of Atlantic cod from the waters of the Northeast and Northwest Atlantic was carried out. Using the results of a pair-wise assessment of genetic differentiation performed on the studied microsatellite loci, it was established that the sample from the waters of the New England shelf differed significantly from Iceland-Greenland and Lofoten-Barents Sea cod stocks. It was noted that samples of cod from the waters of East and West Greenland and cod from the waters of the Norwegian and Barents seas, despite significant geographical separation, showed a high level of identity. The features of the use of the model of isolation by distance are studied when studying the mechanisms of formation of the structure of populations.