

А.Н. Строганов

# ТРЕСКА ОТ ПЛИОЦЕНА ДО СОВРЕМЕННОСТИ

ГЕНЕЗИС И СПЕЦИФИКА ПРОЦЕССОВ  
ФОРМООБРАЗОВАНИЯ



Москва ❖ 2020

УДК 597  
ББК 28.693.32я73  
С 506

**Строганов А.Н.** Треска от плиоцена до современности: генезис и специфика процессов формообразования. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2020. 230 с.

Монография основана на результатах многолетних исследований представителей рода *Gadus* из различных акваторий Северного полушария. Рассматриваются особенности макро- и микроэволюционных процессов в четвертичный период в условиях воздействия изменчивых факторов среды. Анализируются причинно-следственные связи формирования современной внутривидовой структуры. Представляет интерес для ученых-ихтиологов, преподавателей и студентов биологических ВУЗов. Учебное пособие к общеихтиологическим лекционным курсам.

Рецензенты:

*Черняев Ж.А.*, д-р биологических наук, старший научный сотрудник  
ИПЭЭ РАН

*Смирнов А.А.*, д-р биологических наук, главный научный сотрудник  
ФГБНУ «ВНИРО»; профессор ФГБОУ ВО «Северо-Восточный  
государственный университет»

Издано по решению Учебного и Учебно-методического советов  
биологического факультета Московского государственного университета  
имени М.В. Ломоносова

ISBN 978-5-907213-85-2

© Строганов А.Н., 2020.  
© ООО «КМК», издание, 2020.

## ВВЕДЕНИЕ

С давних пор треска имеет большое значение для людей прежде всего как объект рыболовства. Норвежцы уже в одиннадцатом веке вели активный промысел трески на Лофотенах. С шестнадцатого века ведется статистика ловов северной трески из районов Ньюфаундленда. Представители рода *Gadus* в наше время являются важным объектом промысла в северных акваториях Мирового океана (максимальные уловы в прошлом веке превышали 5 млн.т в год). Треска при всей ее значимости для рыбохозяйственной отрасли еще и является одним из популярнейших объектов научных исследований в течение более, чем двухсот лет.

Как известно, представители рода *Gadus* – морские, образующие скопления, придонные, придонно-пелагические рыбы, освоившие шельф и верхнюю батиаль арктической и высокобореальной областей Северного Ледовитого, Атлантического и Тихого океанов с глубинами до 800–1000 м, температурами от 0 до 12–14 °С и соленостью от 11–13 до 35‰ (Световидов, 1948; Никольский, 1971; Микулин, 2003). Разнообразии условий жизни, высокая биологическая изменчивость трески порождает разнообразие форм, приводя к определенным сложностям в интерпретации статуса отдельных таксонов (видов и подвидов). Не менее сложные задачи возникают при анализе популяционной структуры трески, путей ее расселения и особенностей формообразования. Так, например, неоднозначна в литературных источниках трактовка таксономического статуса гринландской трески (Световидов, 1948; Решетников и др., 1989; Cohen et al., 1990; Coulson et al., 2006). До сих пор не сложилось единого мнe-

ния относительно популяционной структуры, населяющей Балтику трески (Световидов, 1948; Промысловые рыбы России, 2006, т.1; Sick, 1965a, b; Bleil, Oeberst, 2004). Неоднозначно оценивается состав группировки трески Белого моря и ее систематический статус (Cohen et al., 1990). Несмотря на продолжительные активные исследования, до сих пор актуален вопрос оценки степени репродуктивной самостоятельности океанической и прибрежной группировок трески норвежско-баренцевоморского региона (Маслов, 1952; Манкевич, 1960; Rollefson, 1954; Бойцов и др., 2003). Проблемным представляется даже и таксономический состав рода *Gadus*: чего стоит, например, включение в него минтая, получившее официальное закрепление в течение последнего десятилетия (Byrkjedal et al., 2008; Mecklenburg et al., 2011).

Одним из путей решения накопившихся и новых противоречий, проблем, загадок является изучение современной структуры рода *Gadus* и его генезиса. Выполнено критическое описание рода *Gadus*, включающее анализ морфо-биологических, генетических характеристик, рассмотрение особенностей формообразования, реконструкции расселения в течение последних 5,5 млн. лет.

В связи с этим в задачи проводившихся исследований входило: сравнительное изучение морфо-биологических и генетических характеристик атлантической и тихоокеанской трески; анализ особенностей структуры трески в Белом море по морфо-биологическим и генетическим показателям; уточнение таксономического состава трески Восточной и Западной Балтики; изучение генетических характеристик гренландской и кильдинской трески; рассмотрение специфики формирования группировки трески Желтого моря; проведение анализа особенностей расселения и формообразования в роде *Gadus*.

В результате исследований особенностей формирования биоразнообразия внутри рода *Gadus* на основе комплексного подхода, включающего анализ морфо-биологических, генетических, палеоэкологических данных, выполнена реконструкция

расселения и филогении представителей рода *Gadus*, определены основные направления внутривидовой дифференциации атлантической и тихоокеанской трески и факторы, их определяющие. При этом важным преимуществом является то, что с применением сходных подходов и методов рассматриваются все таксоны рода *Gadus*. Демонстрируется, что особенности плиоцен-голоценовой истории Северной Атлантики и Северной Пацифики оказали влияние на характер формообразования атлантической и тихоокеанской трески. Обосновывается филогенетическая разнородность беломорской трески и гренландской трески, ошибочность введения первой в синонимию последней. Дается морфо-биологическое обоснование низкого уровня генетической подразделенности прибрежной и океанической группировок атлантической трески в норвежско-баренцево-морском регионе. На основе данных по изменчивости морфо-биологических и генетических параметров, верификации сформированной комплексной модели расселения трески, обосновывается 2-х видовая структура рода *Gadus*.

Результаты изучения генетических характеристик различных таксонов рода *Gadus* имеют важное значение, как для рационального промысла в настоящем, так и для обоснования долгосрочных прогнозов и формирования программ развития рыбной промышленности России. Полученные результаты могут быть применены при разработке методов организации аквакультуры трески на Российском Севере с учетом морфо-физиологических характеристик различных представителей рода *Gadus*.

Результаты исследований публиковались в научных изданиях, представлялись на отечественных и зарубежных конференциях, форумах, выставках.

Автор выражает глубокую признательность и благодарность руководству и сотрудникам кафедры ихтиологии МГУ имени М.В. Ломоносова – Д.С. Павлову, Е.А. Криксунову, А.О. Касумяну, В.А. Бурменскому, Т.В. Гришиной, Г.В. Девициной, Н.Г. Емелья-

новой, А.К. Карпову, К.В. Кузищину, Т.И. Куге, А.М. Малютиной, В.В. Махотину, И.М. Полушкиной, А.В. Семеновой, А.П. Соловьевой, А.М. Шадрину, М.А. Широковой, Н.Н. Черенковой; выпускникам кафедры В.С. Виноградскому, М.А. Зюзиной, О.М. Кардымон, В.Ю. Пономареву; сотрудникам ВНИРО – В.М. Борисову, К.А. Жуковой, А.М. Орлову, С.Ю. Орловой; ПИНРО – Н.В. Зуйковой, Н.А. Лепесевич, Н.В. Мухиной, М.С. Шевелеву, В.Н. Шибанову; СевПИНРО – В.М. Зеленкову, И.И. Студенову; МагаданНИРО – А.А. Смирнову; ИОГен РАН – К.И. Афанасьеву, Л.А.Животовскому, Т.В. Малининой, В.Д. Прохоровской, Т.А. Ракицкой, Г.А. Рубцовой, М.В. Шитовой; ИПЭЭ РАН – Ж.А.Черняеву; Ростокского университета (Германия) - Х.Винклеру; Ростокского отделения Гамбургского института Балтики (Росток, Германия) – М.Блейл, Р.Оеберсту; Института морских исследований (Норвегия) – К.Е. Иорстаду; Национального института водных ресурсов (Дания) – М.Сторр-Паулсен, оказывавшим помощь и поддержку на разных этапах - от сбора материала и до консультативной помощи при обработке и анализе данных. Автор благодарен за помощь в организации и выполнении работ на оз. Могильном Председателю Североморского яхт-клуба А.С. Березовскому.

Особая благодарность и светлая память моему учителю, идейному вдохновителю и организатору исследований трески заслуженному профессору МГУ, доктору биологических наук Георгию Геннадиевичу Новикову.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Тип Chordata Хордовые,  
Подтип Craniata, Черепные  
Надкласс Gnathostomata, Челюстноротые позвоночные  
Класс Actinopterygii, Лучеперые рыбы  
Подкласс Neopterygii, Новоперые рыбы  
Отдел Teleostei, Костистые  
Надотряд Paracanthopterygii, Паракантоптеригии  
Отряд Gadiformes, Трескообразные  
Подотряд Gadoidei, Тресковидные  
Семейство Gadidae, Тресковые  
Подсемейство Gadinae, Гадины  
Род *Gadus*, Трески (Нельсон, 2009)

В ходе работы исследовали таксоны, включенные ранее в состав рода *Gadus* различными исследователями (Световидов, 1048; Бирюков, 1970; Андрияшев, Чернова, 1994; Cohen et al., 1990; Carr et al., 1999; Coulson et al., 2006): атлантическая треска (*Gadus morhua* Linnaeus, 1758), балтийская треска (*Gadus morhua callarias* Linnaeus, 1758), беломорская треска (*Gadus morhua marisalbi* Derjugin, 1920), гренландская треска (*Gadus macrocephalus ogac* Richardson, 1836), кильдинская треска (*Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920), тихоокеанская треска (*Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810) (рис. 1).

Следует отметить, что существует мнение о правомерности на основании только лишь генетических данных включения минтая (*Theragra chalcogramma*) в состав рода *Gadus* (Coulson et al., 2006; Byrkjedal et al., 2008; Marshall et al., 2009; Eschmeyer, 2014). На данном этапе исследований мы солидарны с мнением о преждевременности этого (Жукова, Привалихин, 2014) в связи с отличиями между минтаем и представителями рода *Gadus* по морфо-биологическим и экологическим характеристикам (более низкий череп у минтая, почти полное отсутствие подбородочно-

Таблица 1. Обобщенные морфо-биологические и экологические показатели представителей рода *Gadus*. Цифра в скобках – источник информации

Показатели	Тихоокеанская треска	Гренландская треска	Атлантическая треска	Балтийская треска	Кильдинская треска	Беломорская треска
Макс. длина	120 см (4)	71 см (10)	180 см (5)	100-115 см (5,13)	78 см (6)	58-60 см (8)
Макс. масса	15-16 кг (11)	7кг (15)	40кг (13)	9-13 кг (13)	3,8 кг (6)	2 кг (9)
Ср. длина в уловах	60-70 см (11)	35-49см (16)	43-80 см (7)	30-50 см (5,13)	50-60см (6)	25-35 см (8)
Продолж. жизни	13-15 лет (13)	11 лет (4) до 20 лет (12)	до 30 лет (7)	до 9 лет (7)	8-9 лет (3)	9 -11 лет (5,8)
Возраст половозрел	3-5 лет (4)	3-4 лет (4)	5-8 лет (1,7)	2-5 лет (7)	4-5 лет (3)	2-4 года (5)
Экол. группа	субстратофил	субстратофил	пелагофил	пелагофил	пелагофил	пелагофил
Плодовитость	0,86 до 6,4 млн. шт. (4)	1-2 млн. шт. (12)	19,2 млн. шт. (1) при весе рыбы 31 кг	0,23 до 7,7 млн.шт. (13)	0,057 до 0,467 млн.шт. (8)	0,05 до 0,84 млн. шт. (4)
Время нереста	Янв.-апрель (4)	Февр.-апрель(4)	Янв-июнь (7)	Март-сент. (2,7)	Февр.-июнь (14)	Март-май (2,5)
Темпер. соленость нереста	0-5 °С (11) до 5-9 °С у побереж. Кореи (13)	-0,5-+1,2 °С (4)	2-7 °С (1,13) оптим 5 °С (17)	4-6 °С (5,7) 13-18 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> (7)	3,8-4,5 °С 26-8 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> (14)	-1,6 °С +4 °С (5) 24-25 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> (5,13,18)
Глубина нереста	100-200 м до 290 м (11)	до 200м (7)	до 200м (7)	70-100 м до 200 м (5,7)	6,7-7,8 м (14)	1,5-12 м (5)

Глубина обитания	10-550 м (4)	0-200 м (4) до 400 м (10)	100-300 м до 600 м (1), у Гренл до 800 м (2)	70-100 м (5)	5-10 м (14)	15-100 м (2)
Темпер. соленость обитания	от -1,5 °С до 18 °С оптим. 2-6 °С (16)	до -2,7 °С (4)	от 0-2 °С до 16 °С (1,5) оптим. 2-7 °С (1) 7-35 °/оо (1)	3-17 °С (7) 4-16 °/оо (7)	от 5-8 °С до 14-16 °С от 12 до 29,8°/оо (19)	от -1,5 °С до 18 °С (16) 7-25 °/оо (1)

(1) Бойцов и др. 2003; (2) Brandt, 1993; (3) Мухина и др., 2002; (4) Cohen et al., 1990; (5) Световидов, 1948; (6) Строганов (неопубл.); (7) Бирюков, 1970; (8) Алтухов и др., 1958; (9) Мухомедияров, 1963; (10) Coad et al., 2004; (11) Богданов, 2006; (12) Mansour, Harold, 1989; (13) – Пономаренко, 2006; (14) – Цесб, Поздняков, 1975; (15) Nielsen, 1992; (16) Кузнецов, 1960; (17) Wise, 1958; (18) Махотин и др., 1986; (19) Анциферов, Трофимов, 2002.

го усика, выступающая нижняя челюсть, предпочтение пелагических акваторий и др.), а также сильным варьированием результатов генетических исследований (например, сходство значений генетических дистанций как между минтаем и атлантической треской, так и другими представителями тресковых – *Melanogrammus aeglefinus*, *Pol-lachus virens*, *Trisopterus esmarkii* и др. (Ursvik et al., 2007; Byrkjedal et al., 2008)).

С целью получения в наибольшей степени сбалансированной картины филогенетических отношений в роде *Gadus* при обработке материала использовался комплексный подход с применением спектра методов, включая традиционные ихтиологические (биоанализ, морфометрия), биохимические и молекулярно-биологические (полиморфизм белков, полиморфизм ядерной и митохондриальной ДНК).

Характеристика основных морфо-биологических и экологических особенностей объектов исследования необходима для анализа специфики адаптирования к условиям окружающей среды и формообразования у представителей рода *Gadus* (рис. 1).

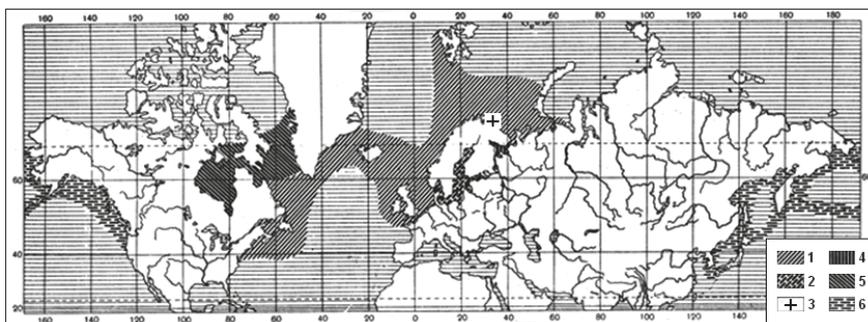
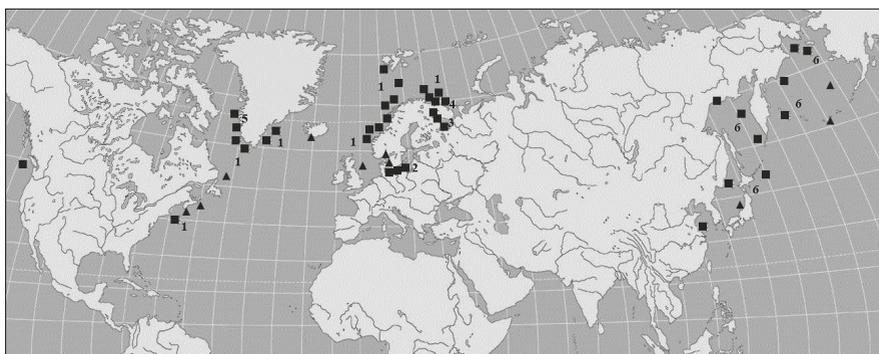


Рис. 1. Ареалы представителей р. *Gadus* (по: Световидов, 1944). 1 – атлантическая треска, 2 – балтийская треска, 3 – кильдинская треска, 4 – беломорская треска, 5 – гренландская треска, 6 – тихоокеанская треска.

В таблице 1 представлена краткая информации об объектах исследования, на рис. 2 представлена информация об использованном материале и локализации выборок.

Проводили определение гидрологических, экологических характеристик на исследуемых акваториях (в наибольшей степени – озеро Могильное на о-ве Кильдин) (Строганов и др., 2015). Определяли температуру воды по горизонтам, соленость. Использовалось стандартное гидрологическое оборудование: батометр, водомерная рейка, ручной лот, рефрактометр (для оптического определения солености воды) и др. Проводили промеры динамики уровня, площадь озера определяли с использованием данных GPS-навигации. Измерения температуры воды проводили от поверхности до дна на станциях, относительно равномерно распределенных вдоль срединного продольного сечения зеркала озера с двукратной повторностью.

Эхолот «Humminbird Piranha MAX 230e Portable» использовали для оценки численности кильдинской трески в озере Могильное. Эхометрическая съемка проводилась по акватории озера (глубины от 5 м): перпендикулярно продольной его оси было выполнено 12 равномерно распределенных разрезов. Съемка выполнялась в трехкратной повторности.



**Рис. 2.** Локализация выборок трески. 1 – атлантическая треска; 2 – балтийская треска; 3 – беломорская треска; 4 – кильдинская треска; 5 – гренландская треска; 6 – тихоокеанская треска. ■ – собственные данные; ▲ – данные по выборкам из литературных источников.

С использованием балансовой модели типа ЕСОРАТН (Christensen, Pauly, 1992) анализировали свойства экосистемы озера Могильное, включая оценку места, роли и свойств отдельных групп организмов. Модели этого типа рассматривают экосистему как совокупность трофических групп, связанных между собой процессами переноса и трансформации вещества и энергии, согласно уравнению:

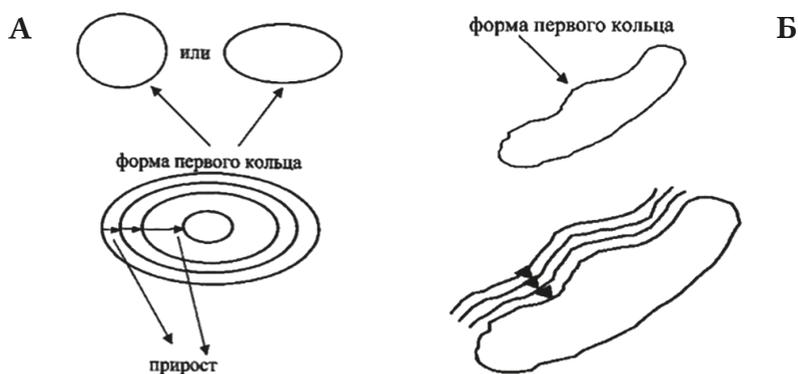
$$V_i (P/V_i)EE_i - EX_i = \sum [V_j(Q/V_j) DC_{ji}],$$

где  $V_i$  – биомасса вида  $i$ ,  $P/V_i$  – скорость продуцирования биомассы видом  $i$ ,  $EE_i$  – экотрофическая эффективность (доля продукции вида  $i$ , вовлекаемая в трофические цепи),  $EX_i$  – убыль биомассы, связанная с промыслом или эмиграцией,  $V_j$  – биомасса вида  $j$ , являющегося потребителем вида  $i$ ,  $Q/V_j$  – удельная скорость потребления вида  $j$ ,  $DC_{ji}$  – доля вида  $i$  в составе пищевого рациона вида  $j$ . Опыт применения и некоторые методические приемы использования балансового подхода даны в работе Криксунова с соавт. (Криксунов и др., 2005). В ходе моделирования биотическое сообщество озера Могильного считали представленным 6-ю трофическими группами (Строганов и др., 2015).

При проведении биоанализа у рыб определяли массу, пол, стадию зрелости, брали чешую и отолиты (*sagitta*) для определения возраста. Также известно, что особенности структуры отолита связаны, в том числе, со спецификой сезонных изменений температуры воды (Мина, 1968) и принимаются во внимание при выделении «прибрежной» и «океанической» группировок у трески региона Северо-Восточной Атлантики). Варианты типов структуры отолитов атлантической трески и методика их определения подробно описаны Э.М. Манкевич (1962, 1971). Схема строения отолитов прибрежного и атлантического типов представлены на рис. 3.

Зрелость половых продуктов определяли с использованием стандартных шкал (Сорокин, 1957; Bleil, Oeberst, 2002).

При исследовании морфометрических характеристик измеряли полную длину тела (TL), длину тела до конца чешуйного покрова (l), длину головы (с), высоту головы (сН), длину рострума (ao), наибольшую высоту тела (H), высоту хвостового стебля (h), антедорсальное расстояние (aD), постдорсальное расстояние (pD), интерорбитальное расстояние (io) (рис. 4) (по схеме Правдина, 1966). Морфометрические признаки были выражены в индексах (отношение к длине тела, отношение к длине тела



**Рис. 3.** Структура отолита: А – прибрежный тип; Б – атлантический тип (по: Строганов и др., 2010).

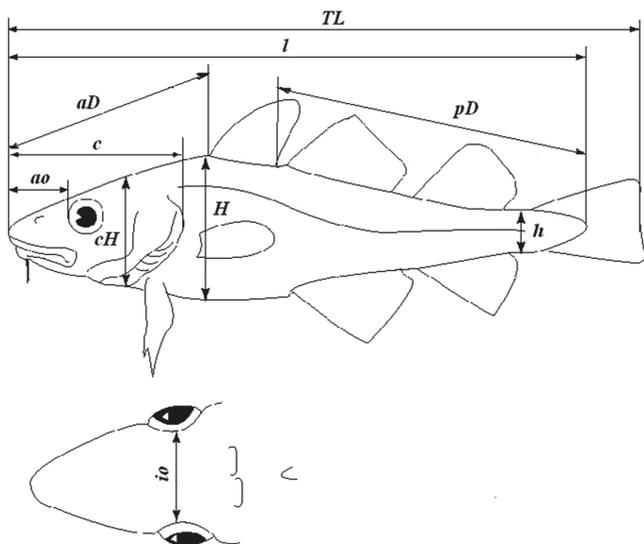


Рис. 4. Схема промеров трески (по: Строганов и др., 2010).

до конца чешуйного покрова, отношение к длине головы). Для каждого распределения признака в выборке определяли показатели асимметрии и эксцесса, свидетельствующие о степени соответствия этих распределений нормальному (Животовский, 1991). Статистический анализ проводили по стандартным методикам (Рокицкий, 1967; Ивантер, Коросов, 2003).

Выполнялся сравнительный анализ морфологических характеристик отоликов. По отсканированным изображениям с помощью программного пакета ImageJ (Collins, 2007) определяли длину ( $l$ ), ширину ( $d$ ), периметр ( $P$ ) и площадь ( $A$ ) отоликов. Анализировали индексы формы отолика: фактор формы  $(4\pi/A)/P^2$ , округлость  $4A/\pi l^2$ , соотношение периметра и площади  $P^2/A$ , прямоугольность  $A/ld$ , эллиптичность  $(l-d)/(l+d)$ , соотношение длины и ширины  $l/d$  (Lord et al., 2012).

Для кильдинской трески проведен количественный анализ микроэлементов в отолике (*sagitta*) (Строганов и др., 2017) методом рентгенофлуоресцентного микроанализа (Павлов и др.,

2013). На каждом отолите отмечали от шести до 10 точек, в которых измеряли содержание ионов Na, S, Cl, K, Ca, Fe, Zn, Sr, Hg, P, Mn и Se (до 12 ионов в каждой точке). Рассчитывали соотношение элементов, обнаруженных в отолите, по массе. Анализировали динамику содержания кальция и стронция в нормальных и аберрантных отолитах.

Для генетических исследований были взяты пробы белых мышц и плавников. Работы выполнялись комплексным методом с использованием исследования полиморфизма аллозимов и ДНК (микросателлиты), что обеспечивает достаточно подробную характеристику генетического статуса отдельных популяций на ареале (Allendorf, Seeb, 2000; Алтухов, Салменкова, 2002). Анализировались унифицированные ферментные системы, применяемые для проведения популяционно-генетических исследований атлантической трески как в России, так и за рубежом (Карпов и др., 1984; Jorstad, 1984; Mork et al., 1985; Mork, Giaever, 1999):  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназа (*AGP\**), фосфоглюкоизомераза (*PGI-1\**, *PGI-2\**), лактатдегидрогеназа (*LDH\**), изоцитратдегидрогеназа (*IDH\**), фосфоглюкомутаза (*PGM\**). При обозначении аллелей исследованных аллозимных локусов руководствовались принятыми номенклатурными правилами (Shaklee et al., 1990)

Анализ полиморфизма ядерной ДНК проводился по стандартным методикам (Маниатис и др., 1984; Афанасьев и др., 2011), использовались микросателлитные локусы *Gmo3*, *Gmo8*, *Gmo-G12*, *Gmo-G18*, *Gmo19*, *PGmo32*, *Gmo34*, *Gmo35* (Miller et al., 2000; Jakobsdottir et al., 2006; Строганов и др., 2009). При проведении сравнительного анализа ядерной ДНК кильдинской трески использовались дополнительно семь микросателлитных локусов: *PGmo71*, *PGmo95*, *PGmo104*, *Gmo-C172*, *Gmo-C193*, *Gmo-C20*, *GmoUCC-11* (Zhivotovsky et al., 2016). Тотальная ДНК выделялась по стандартной методике путем лизиса ткани мышц протеиназой К в присутствии SDS с последующей депротеинизацией фенол-хлороформ-изоамилом и осаждением ДНК изопропано-

лом (Маниатис и др., 1984, Афанасьев и др., 2011). Для ПЦР-амплификации использовались наборы Gene Pak PCR Core (ООО «ИзоГен», Россия), к которым добавляли 5 мкл смеси праймеров (конечная концентрация 0.5 мкМ) и 5 мкл исследуемой ДНК (100 нг). Амплификация микросателлитных локусов проводилась в термоциклере «MJ Research PTC-100» при следующем режиме: вначале 4 мин разрушение ДНК при температуре 95 °С, затем 29 циклов происходят процессы, включающие дальнейшую денатурацию ДНК-матрицы, отжиг праймеров и синтез новых цепей. Продукты амплификации разделялись путём электрофореза в 6%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле в ТБЕ буфере (Маниатис и др., 1984) при 300 в течение 2–3 ч, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. В качестве маркеров длины фрагментов использовались стандарты молекулярной массы в 25 п.н., 100 п.н. («Promega») и ДНК плазмиды pBR322, обработанную рестриктазой HaeIII и HpaII. Размеры аллелей по каждому локусу определяли с использованием программы «1D Image Analysis Software Version 3.5» фирмы Кодак. При необходимости проводились совместные разгонки проб в одном блоке (Строганов и др., 2009), как это выполняется при межпопуляционных сравнениях.

При анализе филогеографических процессов в популяциях тихоокеанской трески использовались данные по изменчивости митохондриальной ДНК. Анализ митохондриальной ДНК проводился по стандартным методикам (Орлова и др., 2019), для амплификации участка контрольного региона мтДНК (D-loop) использовались праймеры

Ther1021-F 5'-ACGCTCATAAACAAGGGGG,

Ther426-R 5'-ACTGCTTCATAATATGTCCTAAAAACA.

Секвенирование образцов ДНК трески проводилось на приборе ABI Prism 3130xl согласно протоколу фирмы изготовителя (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) (Орлова и др., 2019). При проведении сравнительного анализа митохондриальной ДНК кильдинской трески использовались 631-bp фрагмент гена

ND2/tRNA-Trp/tRNA-Ala, а также 879-bp фрагмент гена CytB (Zhivotovsky et al., 2016).

С использованием программного пакета GDA (Lewis, Zaykin, 2001) определялись частоты аллелей, среднее число аллелей на локус по всем выборкам ( $A$ ), среднее число аллелей на выборку по всем локусам ( $A_p$ ), соответствие распределению Харди-Вайнберга, гетерозиготность (или среднее генное разнообразие) ожидаемую ( $H_E$ ) и наблюдаемую ( $H_O$ ), генетические идентичность ( $I$ ) и дистанции ( $D$ ) Нея (Nei, 1972, 1978; Weir, 1996), коэффициент дифференциации популяций  $\theta$  (аналог  $F_{ST}$ ) (Weir, 1996). Достоверность отличий  $H_E$  и  $H_O$  оценивалась с помощью  $F$ -критерия Фишера (Ивантер, Коросов, 2003).

По частотам аллелей в пакете программ PHYLIP, версия 3.68 (Felsenstein, 2004), рассчитывались генетические дистанции Рейнолдса, которые затем использовались для построения бескорневых деревьев методом UPGMA с выполнением бутстреп-поддержки узлов ветвления. Визуализация производилась с помощью программы TREEVIEW (Page, 1996). Значимость корреляции генетической дифференциации  $F_{st}$  и географических дистанций (по кратчайшему водному пути (в км) с учетом направлений миграций) между выборками проверялась с помощью теста Мантела в программе GENEPOP, версия 4.0 (Raymond, Rousset, 1995), используя 1000 пермутаций.

Анализ интенсивности генных потоков  $Nm$  (количество мигрантов на поколение) производился двумя методами, внесшими значительный вклад в развитие эволюционных и экологических исследований (Yamamichi, Innan, 2012): метод оценки распределения «приватных» аллелей (Slatkin, 1985; Barton, Slatkin, 1986), и метод на основе анализа генетической дифференциации с использованием уравнения Райта (Wright, 1951):  $Nm = (1 / F_{st} - 1) / 4$ .

Иерархический анализ (AMOVA) проводился с помощью программы ARLEQUIN, версия 3.1 (Excoffier et al., 2005). При анализе выполнялось подразделение тотальной изменчивости

на структурные иерархические компоненты, для каждой из них рассчитывали соответствующие индексы  $F$ -статистики. Анализируются следующие уровни структуры: между всеми выборками, между выборками внутри популяции; между популяциями внутри регионов, между регионами. Значимость оценок проверялась с помощью бутстреп-процедуры (выполнялась 1000 итераций) (Excoffier et al., 2005). Определение между выборками попарных значений генетической дифференциации  $F_{st}$  производилось с использованием 100 пермутаций.

В соответствии с особенностями использования математических выражений применительно к биологическим процессам, использования предложенной Л.А.Животовским (Животовский, 1991) классификации уровней генетической дифференциации применительно к полученным в нашем исследовании значениями генной дифференциации между различного уровня группировками внутри рода *Gadus* в представленной работе приняты следующие допущения:

1. при расчете показателя интенсивности генных потоков ( $Nm$ ) с использованием уравнения Райта отрицательные значения коэффициента генетической дифференциации ( $\theta$ ) принимались как положительные значения менее 0,0001;

2. при значении показателя генной дифференциации менее 2% предполагалось, что анализируется группировка без генной подразделенности, или гомогенная структура (различия на популяционном уровне); при генной дифференциации от 2 до 10% – группировка с умеренной генетической подразделенностью, или умеренная структура (различия на подвидовом уровне); более 10% – группировка с отчетливой генетической подразделенностью, или контрастная структура (различия на видовом уровне) (Животовский, 1991, с. 189; с корректировкой по нашим данным).

Программный пакет GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995) (аллозимы, микросателлиты) использовали для оценки попарной дифференциации популяций  $F_{ST}$  и значимости дифференциации по частотам аллелей с использованием точных тестов

Фишера. Все вероятностные тесты были основаны на алгоритме цепей Маркова (Guo, Thompson, 1992). Уровень статистической значимости для множественных вероятностных тестов корректировали с помощью последовательной процедуры Бонферрони (Rice, 1989). Данные по микросателлитным локусам с помощью программы MICROCHECKER исследовали на возможные ошибки генотипирования, а также на присутствие ноль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004). Значимость корреляции генетических  $F_{ST}$  и географических дистанций (по кратчайшему водному пути с учетом биологических особенностей трески и основных направлений поверхностных течений, км) между группировками проверяли с помощью Мантель-теста (Mantel, 1967) в программе GENEPOP on the Web (<http://genepop.curtin.edu.au>) с использованием 1000 пермутаций.

Популяционную структуру анализировали с помощью метода Байеса в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) (микросателлиты). Использовали модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, с 400000 первоначальными (burnin) и 800000 МСМС итерациями для  $K$  (гипотетического числа популяций) от 1 до 8, по три анализа для каждой величины  $K$ . Для оценки наиболее вероятного числа кластеров был применен метод  $\Delta K$  (Evanno et al., 2005) с использованием Интернет-ресурса Structure Harvester (Earl, von Holdt, 2012). Иерархический анализ проведен с использованием тех же параметров, что и при основной кластеризации. Число возможных кластеров ограничивалось количеством выборок, входящих в состав анализируемого кластера. Число групп ( $K$ ) определяли на основании  $\Delta K$ , а также изменения оценок  $\ln P(D)$ .

Генетические границы (географические зоны резких изменений частот) между изученными популяциями определены с помощью программы BARRIER 2.2 (Manni et al. 2004). Для визуализации биогеографических барьеров в этой программе используется алгоритм максимального различия, предложенный

Монмонье (Monmonier). Для анализа использовали матрицу генетических дистанций, полученную на основании всех изученных микросателлитных локусов и географические координаты каждой популяции.

Время дивергенции (T) группировок атлантической трески СВА и СЗА определяли на основе концепции молекулярных часов (Vawter et al., 1980; Weir, Schuller, 2008; Bigg et al., 2010), используя данные по изменчивости аллозимных локусов. Калибровку молекулярных часов проводили на основе данных по дифференциации атлантической и тихоокеанской трески (Строганов, 2015) с учетом хронологии геологических, климатоокеанологических и биогеографических событий в северном регионе (Клиге и др., 1998; Гладенков, Гладенков, 2004; Uriarte, 2011), а также ранее опубликованных методических материалов (Vawter et al., 1980; Grant, Stahl, 1988).

Обработку полученных последовательностей участка D-loop осуществляли при помощи пакета программ Geneious 8.1.8 (Drummond et al., 2011), использовалось выравнивание Geneious Alignment. Полученные нуклеотидные последовательности образцов трески переводили в необходимый формат для расчетов в программе TCS v. 1.21 (Clement et al., 2000) при помощи конвертора FaBox 1.41 (Villesen, 2007). Сеть гаплотипов строили на основе метода статистической парсимонии (maximum parsimony) в программе TCS v. 1.21. Среднее число нуклеотидных замен (k), число полиморфных сайтов (S), число гаплотипов (h), гаплотипическое разнообразие (Hd), нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ) в каждой выборке и среди всех образцов анализировали в пакете программ DnaSP5.10.01 (Librado, Rozas, 2009).

Эффективная численность определялась в программном пакете NeEstimator2 (Do et al. 2013). Долговременный объем популяции и время дивергенции оценивались в DIYABC (Cornuet et al. 2010). Сиквенсы митохондриальной ДНК трансформировались в сеть посредством программного пакета HapView (<http://www.cibiv.at/%20greg/hapviewer>) (Zhivotovskiy et al., 2016).

## Содержание

ВВЕДЕНИЕ	3
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	7
Об эволюции трескообразных в кайнозое	21
Первичное расселение трески	28
Формирование условий для расселения трески в Северной Атлантике в плиоцен-голоценовый период	33
Формирование условий для расселения трески в Северной Пацифике в плиоцен-голоценовый период	46
Сравнительная характеристика формирования экологических условий для трески в Северной Атлантике и Северной Пацифике	55
АТЛАНТИЧЕСКАЯ ТРЕСКА	57
Сравнение трески СВА и СЗА	60
Полиморфизм морфологический океанической и прибрежной трески в Атлантике	73
Генетический полиморфизм океанической и прибрежной трески в Атлантике	80
Треска прибрежных акваторий Западного Мурмана	85
Генетическая характеристика выборок атлантической трески с прибрежным и атлантическим типом отолита	92
Треска Восточной и Западной Балтики	96
Беломорская треска	110
Кильдинская треска	131
ТИХООКЕАНСКАЯ ТРЕСКА – МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ	152
Гренландская треска	175
Треска Желтого моря	184
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	191
Род <i>Gadus</i> – уровни дифференциации	197
ЛИТЕРАТУРА	199