

ФИЛОГЕОГРАФИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ ТРЕСКИ
Gadus macrocephalus НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ПОЛИМОРФИЗМА
КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА мтДНК

© 2019 г. С. Ю. Орлова^{1, *}, М. А. Смирнова¹, А. Н. Строганов², И. Н. Мухаметов³,
А. А. Смирнов^{4, 5, 6}, К. С. Ток³, Ж. Н. Park⁷, А. М. Орлов^{1, 8, 9, 10, 11}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, 107140 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра ихтиологии, Москва, 119991 Россия

³Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Южно-Сахалинск, 693023 Россия

⁴Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Магадан, 685000 Россия

⁵Северо-Восточный государственный университет, кафедра биологии и химии, Магадан, 685000 Россия

⁶Марийский государственный университет, кафедра экологии, Йошкар-Ола, 424000 Россия

⁷National Institute of Fisheries Science, Busan, 46083 Republic of Korea

⁸Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

⁹Дагестанский государственный университет, кафедра ихтиологии, Махачкала, 367000 Россия

¹⁰Томский государственный университет, кафедра ихтиологии и гидробиологии, Томск, 634050 Россия

¹¹Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского научного центра
Российской академии наук, Махачкала, 367000 Россия

*e-mail: kordicheva@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.05.2018 г.

После доработки 04.10.2018 г.

Принята к публикации 19.11.2018 г.

Проведен анализ 22 выборок тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* ($n = 986$) на основании данных о полиморфизме участка контрольного региона митохондриальной ДНК (599 пн). На основании полученных результатов показаны возможные пути расселения и формирования популяционных группировок тихоокеанской трески в азиатской части ареала и выделены три группировки, сходные по гаплотипическому составу. Первая группировка приурочена к мористым акваториям Берингова моря, охотоморских и тихоокеанских вод Курильских островов, находящихся в области действия круговоротов Северной Пацифики, и несет как гаплотипы рыб, переживших ледниковый период в рефугиуме, так и особей, мигрировавших из северных регионов Тихого океана в современный период. Вторая группировка трески объединяет выборки прибрежных акваторий Японского и Охотского морей, имеющих в большинстве случаев низкое гаплотипическое разнообразие, обусловленное нахождением на окраине видового ареала, изоляцией Японского моря в течение длительного времени и существованием рефугиума в южной части Охотского моря, где рыбы данной группировки могли находиться во время последнего оледенения. Третья группировка трески Желтого моря, адаптировавшаяся к условиям существования в мелководном водоеме субтропической области, кардинально отличается от всех остальных групп и сформировалась в результате расселения из рефугиума Восточно-Китайского моря и акватории Японского моря. Современное распределение митохондриальных гаплотипов в популяциях трески имеет признаки клинальной изменчивости, вызванной обоюдонаправленной миграцией из предполагаемых рефугиумов.

Ключевые слова: тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, контрольный регион мтДНК, генетическая изменчивость, популяционная структура.

DOI: 10.1134/S0016675819040106

Тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus*, являясь элиторальным широкобореальным видом, населяет материковый шельф и свал глубин (до 800 м) Северной Пацифики от Берингова пролива до п-ова Калифорния и южной части Корей-

ского полуострова [1–6]. Она заселила северотихоокеанский регион 5.4–5.5 млн лет назад при открытии Берингова пролива [7, 8].

Формирование ареала трески вдоль азиатского и американского побережий происходило в ре-

зультате реализации ее биологических особенностей в условиях специфической морфоструктуры ложа Северной Пацифики [9–11], что способствовало образованию в его пределах целого ряда локальных группировок, наличие которых было показано ранее по результатам морфологических исследований, мечения и анализа пространственного распределения [5, 9, 12–20].

Генетический анализ с использованием микросателлитных маркеров [21–27] выявил дифференциацию одних и сходство других группировок тихоокеанской трески. В частности, по результатам работ российских специалистов [25–27] были выделены две крупные группировки в западной и восточной частях Северной Пацифики, на достоверном уровне подтверждено сходство выборок из вод Южных Курильских островов, а также выборок из Охотского и Берингова морей. Кроме того, многочисленными исследованиями показано, что в пределах южной части ареала трески генетически неоднородна [10, 23, 28–33].

Популяционная неоднородность тихоокеанской трески в пределах ареала показана также и с использованием митохондриальных маркеров. Контрольный регион митохондриальной ДНК (*D-loop*) данного вида характеризуется низким уровнем изменчивости, но может быть эффективно использован в межпопуляционных исследованиях [34]. На основании генетического анализа с использованием как митохондриальных, так и микросателлитных маркеров выявлена дифференциация группировок трески как в пределах всей Северной Пацифики [23], так и на отдельных участках ее ареала в Охотском, Беринговом, Желтом и Японском морях [31–35].

Несмотря на достаточно большой объем генетических исследований тихоокеанской трески, проведенных в последние десятилетия, результаты разных исследований и интерпретация полученных данных значительно различаются. Кроме того, попытки проведения филогеографического анализа тихоокеанской трески с использованием выборок со всей азиатской части ее ареала от Желтого до северо-западной части Берингова моря с использованием митохондриальных маркеров ранее не предпринимались.

Цель настоящей работы – анализ филогеографических процессов в популяциях тихоокеанской трески на азиатской части ареала (акватории шельфа и верхней части материкового склона Северо-Западной Пацифики) на основании данных об изменчивости участка контрольного региона митохондриальной ДНК (*D-loop*).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пробы тихоокеанской трески ($n = 986$) для генетических исследований собирали с 2005 по 2015 г.

из уловов донных тралов, сетей и ловушек в Беринговом, Охотском, Японском морях, а также в тихоокеанских водах Курильских островов (21 выборка). Кроме того, в исследования была включена одна выборка из канадских вод (табл. 1, рис. 1).

подавляющее большинство проб собрано в нагульный период, поскольку нерест тихоокеанской трески приходится на зимне-весенний период [1–7], когда из-за ледовых и погодных условий проведение научных исследований и сбор образцов от нерестовых особей практически невозможен.

Пробы тканей (фрагмент грудного плавника) фиксировали 96%-ным этанолом. Выделение и очистку ДНК проводили с помощью набора для выделения ДНК Wizard SV 96 Genomic DNA Purification System (Promega, США) согласно протоколу фирмы-изготовителя. Для амплификации участка контрольного региона мтДНК (*D-loop*) были использованы разработанные в лаборатории праймеры Ther1021-F 5'-ACGCTCATAAACAAAGGGGG, Ther426-R 5'-ACTGCTTCATAATATGTCCTAAAACA. Для проведения реакций амплификации участка контрольного региона мтДНК использовалась следующая программа: денатурация ДНК – 95°C в течение 3 мин с последующими 35 циклами, состоящими из 30 с денатурации ДНК матрицы при 95°C, 30 с отжига праймеров при температуре 62°C и синтеза новых цепей в течение 30 с при 72°C, затем следовала завершающая элонгация 10 мин при 72°C.

После проведения ПЦР полученный продукт в объеме 2 мкл очищали от примесей методом этанол-преципитации. Для реакции секвенирования брали 0.3 пмоль очищенного ПЦР-продукта и 3.2 пмоль соответствующего праймера.

Реакцию секвенирования проводили с набором реактивов BigDye v. 1.1 (ABI) со следующими условиями амплификации: 1) денатурация – 94°C, 2 мин; 2) денатурация – 90°C, 30 с; 3) отжиг праймеров – 52°C, 30 с; 4) элонгация – 60°C, 4 мин; 5) шаги 2–4 повторяются 35 циклов; 6) охлаждение продукта – 12°C, 10 мин.

После проведения реакции секвенирования полученный продукт объемом 0.5 мкл растворяли в 15 мкл формамида (Hi-Di) [36], денатурировали при температуре 95°C в течение 3 мин. Секвенирование образцов ДНК трески проводили на приборе ABI Prism 3130xl согласно протоколу фирмы-изготовителя (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA).

Матрицы генетической дифференциации F_{st} между выборками рассчитывали в программе Arlequin 3.5.1.3 [37].

Обработку полученных последовательностей участка *D-loop* осуществляли при помощи пакета программ Geneious 8.1.8 [38], использовалось выравнивание Geneious Alignment. Полученные нук-

Таблица 1. Сроки, место сбора и объем выборок трески для генетических исследований

Выборка	Номер выборки на карте	Место сбора	Год	Число образцов
UKurOh_3	1	О-в Итуруп, охотоморская сторона	2009	45
SKurOh_2	2	Северные Курилы, охотоморская сторона	2007	29
ZapKam_1	3	Восточная часть Охотского моря, Западная Камчатка	2005	48
TauG_4	4	Северная часть Охотского моря, Тауйская губа	2010	47
Chuk_5	5	Наваринский район Берингова моря	2006	22
Chuk_6	6	Анадырский залив Берингова моря	2010	34
Canada_7	7	Воды Британской Колумбии, Канада	2006	43
Shant_8	8	Северо-западная часть Охотского моря	2009	84
KarZal_9	9	Карагинский залив	2008	46
NavZal_10	10	Корякское побережье Берингова моря	2008	47
PetrZal_11	11	Залив Петра Великого, Японское море	2008	41
Sah_12	12	Южная часть Татарского пролива, Японское море	2008	47
SKurTO_13	13	Северные Курилы, тихоокеанская сторона	2007	41
Chuk_14	14	Наваринский район Берингова моря	2008	43
TauG_15	15	Северная часть Охотского моря, Тауйская губа	2014	76
SKurOh_16	16	Северные Курилы, охотоморская сторона	2015	37
NavZal_17	17	Корякское побережье Берингова моря	2006	41
PetrZal_18	18	Залив Петра Великого, Японское море	2015	39
Korey_20	20	Южная Корея, Японское море	2015	45
ZapSah_21	21	Центральная часть Татарского пролива, Японское море	2015	47
YelloSea_22	22	Южная Корея, Желтое море	2015	44
UKurTO_23	23	Южные Курилы, тихоокеанская сторона	2015	40

леотидные последовательности образцов трески переводили в необходимый формат для расчетов в программе TCS v. 1.21 [39] при помощи конвертора FaBox 1.41 [40]. 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 (π) в каждой выборке и среди всех образцов анализировали в пакете программ DnaSP 5.10.01 [41].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенного исследования 986 образцов (22 выборки) тихоокеанской трески по фрагменту контрольного региона мтДНК длиной 599 пн обнаружено 38 гаплотипов. Из них 19 гаплотипов встречались более чем у одной особи, все остальные – уникальные.

Основу гаплотипического разнообразия составили три основных (массовых) гаплотипа – H1, H2, H3 (при этом H3 > H2 > H1) (табл. 2). Об-

щая доля массовых гаплотипов составила 86%, на остальные 35 гаплотипов пришлось 14%. Гаплотипы H2 и H3 присутствуют в различных соотношениях во всех выборках. Гаплотип H1 обнаружен во всех выборках, кроме двух: выборке из Желтого моря (YelloSea_22) и выборке из вод Западного Сахалина (ZapSah_21).

Соотношение массовых гаплотипов H1, H2, H3 имело сходные значения в выборках, которые условно могут быть объединены: группа 1 – Берингово море (Chuk_5, Chuk_6, KarZal_9, NavZal_10, Chuk_14, NavZal_17), СЗТО (SKurTO_13, UKurTO_23), Канада (Canada_7), Северные Курилы (SKurOh_2, SKurOh_16), Южные Курилы (UKurOh_3); группа 2 – Японское и северная часть Охотского моря (ZapKam_1, TauG_4, Shant_8, TauG_15, PetrZal_11, Sah_12, PetrZal_18, Korey_20, ZapSah_21); группа 3 – выборка из Желтого моря, отличающаяся от всех присутствием только в этой выборке гаплотипов H34 и H35 со значительными долями (22 и 16% соответственно) при отсутствии гаплотипа H1 (табл. 2, рис. 2).

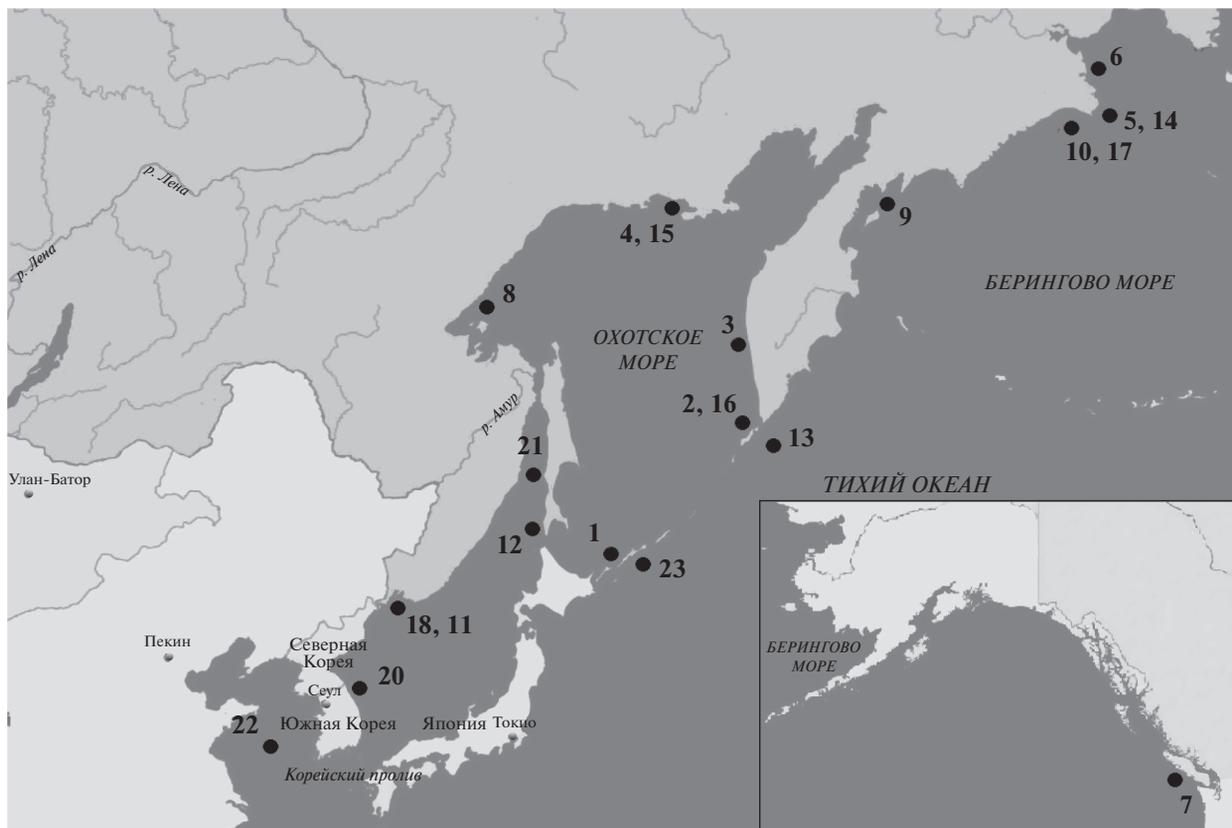


Рис. 1. Карта мест сбора выборок трески для генетических исследований.

Сеть гаплотипов, представленная на рис. 3, отражает внутривидовую организацию тихоокеанской трески, существующую длительное время, на протяжении которого происходило формирование современной популяционной структуры в северотихоокеанском регионе. Сеть гаплотипов характеризуется существованием трех связанных между собой звездообразных структур и отражает возможную изоляцию отдельных группировок вида [42]. Пары массовых гаплотипов (Н1 и Н3; Н2 и Н3) отличаются друг от друга на одну мутацию. Структура гаплотипической сети прямо указывает на то, что гаплотип Н3 является наиболее древним в связи со значительным превалярованием над другими гаплотипами его доли и косвенно — с присутствием во всех выборках. Мы предполагаем, что данный гаплотип широко распространился после проникновения в Тихий океан предков тихоокеанской трески при первом кратковременном открытии Берингова пролива 5.5 млн лет назад. Наиболее молодой гаплотип Н2 максимально представлен в выборках группы 1, в особенности в Беринговом море, что свидетельствует о возможном происхождении гаплотипа в берингоморском рефугиуме и дальнейшем его распространении в ходе расселения трески. Гаплотип Н1 максимально представлен в выборке из

вод Канады (38%). С продвижением на запад его частота встречаемости снижается вплоть до полного отсутствия в выборке из Желтого моря (YellowSea_22) и вод Западного Сахалина (ZapSah_21). Поэтому мы предполагаем формирование данного гаплотипа именно в североамериканских прибрежных акваториях.

Уникальной и давно изолированной от остальных группировок тихоокеанской трески оказалась выборка из Желтого моря, что подтверждается происхождением гаплотипов Н35 и Н36, встречающихся только в этой выборке, от массового гаплотипа Н3. Обнаружен гаплотип Н34, встречающийся с высокой частотой в выборке из Желтого моря и найденный еще только в одной выборке из залива Петра Великого (PetrZal_18). При этом Н34 и Н35 произошли независимо от массового гаплотипа Н3 путем замены нуклеотидов А/Т и Т/Г в позициях 16 и 491 соответственно.

Рассчитанные показатели гаплотипического разнообразия, представленные в табл. 2, формируют представление об эволюционной истории, путях расселения и современных внутривидовых отношениях в популяциях тихоокеанской трески. Среднее значение гаплотипического разнообразия тихоокеанской трески (Hd) с учетом всех 986 образцов составило 0.680 ± 0.012 (табл. 3). Минималь-

Таблица 2. Распределение гаплотипов участка контрольного региона мтДНК тихоокеанской трески (процентное соотношение представлено только для массовых гаплотипов)

Выборка	Гаплотипы участка контрольного региона мтДНК (H)																			Итого		
	1	2	3		4	5	6	7	8	9	11	12	15	16	17	18	19	23	34		35	Unique
	n (%)																					
UKurOh_3	8 (17)	18 (39)	16 (34)		1		1								1						1	46
SKurOh_2	7 (24)	8 (27)	10 (34)				1						2								1	29
ZapKam_1	5 (10)	7 (14)	34 (70)				2															48
TauG_4	4 (8)	5 (10)	32 (68)		1		3				1	1										47
Chuk_5	3 (13)	9 (49)	5 (22)				2						2		1							22
Chuk_6	6 (17)	14 (41)	11 (32)										2								1	34
Canada_7	16 (38)	13 (30)	9 (21)				1														1	42
Shant_8	8 (9)	5 (5)	57 (67)		5		3				1											84
KarZal_9	5 (10)	23 (50)	10 (21)									1	1		2		1	2				46
NavZal_10	11 (23)	18 (38)	13 (27)						1	2		1									1	47
PetrZal_11	1 (2)	7 (17)	29 (70)				4															41
Sah_12	3 (6)	6 (12)	30 (63)		1		5				1											47
SKurTO_13	9 (21)	16 (34)	14 (29)				1															41
Chuk_14	8 (18)	23 (53)	8 (18)				1						2			1						43
TauG_15	5 (6)	13 (17)	49 (64)				2					2	2					2				76
SKurOh_16	11 (29)	13 (35)	11 (29)				1														1	37
NavZal_17	12 (29)	9 (21)	15 (36)							1			1				3					41
PetrZal_18	1 (2)	2 (5)	34 (87)																1			39
Korey_20	1 (2)	1 (2)	43 (95)																			45
ZapSah_21	—	16 (34)	25 (53)				2								1						3	47
UKurTO_23	8 (20)	14 (35)	9 (22)							1											7	40
YelloSea_22	—	3 (6)	20 (45)				1												10	7	2	44
Все	132 (13)	243 (24)	484 (49)		8	10	26	3	2	4	2	4	6	6	5	5	4	4	10	8	19	986

Примечание. Unique – гаплотип, встречающийся только у одной из всех исследованных особей.

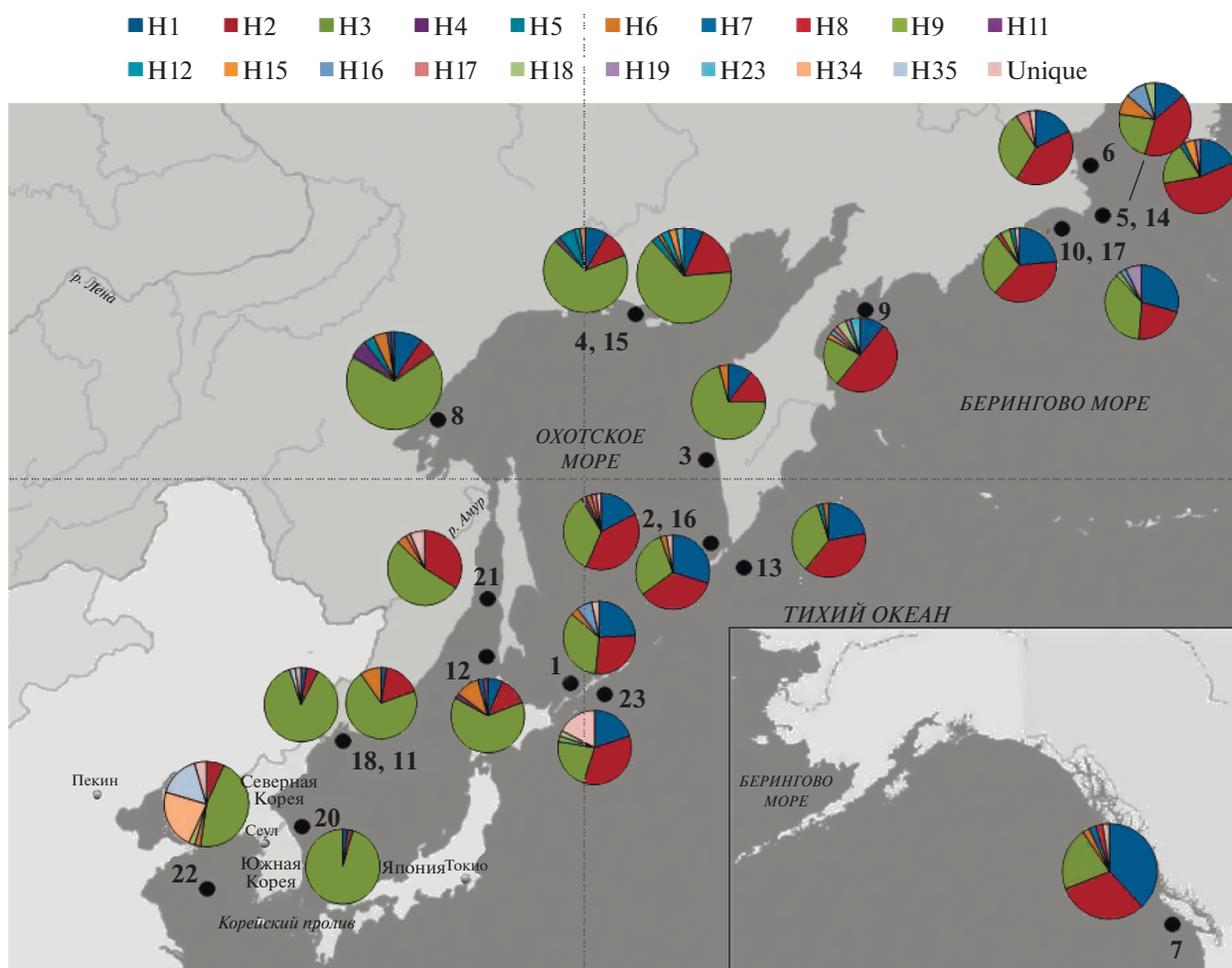


Рис. 2. Распределение гаплотипов участка контрольного региона мтДНК в различных выборках тихоокеанской трески.

ное значение Hd обнаружено в выборке из япономорских вод Южной Кореи (0.088 ± 0.057 Korey_20) и залива Петра Великого (0.242 ± 0.09 PetrZal_18), а максимальное гаплотипическое разнообразие – в выборке из тихоокеанских вод Южных Курил (0.801 ± 0.04 UKurTO_23).

В среднем высокое гаплотипическое разнообразие показали выборки из вод Северных и Южных Курил (SKurTO_13, SKurOh_2, SKurOh_16, UKurOh_3) – 0.732, примерно такое же значение – выборки из Берингова моря и вод Канады (Chuk_5, Chuk_6, Chuk_14, Canada_7, KarZal_9, NavZal_10, NavZal_17) – 0.722. Выявлено высокое гаплотипическое разнообразие в выборке из Желтого моря – 0.726, притом что среднее гаплотипическое разнообразие выборок из Японского моря (PetrZal_11, PetrZal_18, Korey_20, ZapSah_21, Sah_12) составило 0.396. Довольно низкое среднее гаплотипическое разнообразие (0.519) наблюдалось в выборках из северной части Охотского моря (TauG_15, TauG_4, Shant_8, Zap-

Kam_1), несмотря на большое количество исследованных образцов.

Принцип повторяемости значений Hd в выборках разных лет из сходных акваторий не всегда реализовался. Так, значение Hd в выборке из залива Петра Великого 2008 г. (0.472) гораздо выше значения для выборки 2015 г. – (0.242); отличались и значения разнообразия в двух разных выборках 2008 и 2006 гг. из акватории Наваринского района (Chuk_14 – 0.657 и Chuk_5 – 0.779). При этом в других вариантах принцип повторяемости вполне реализовывался в достаточной мере (табл. 3): гаплотипическое разнообразие в выборках разных лет из акватории Корякского побережья имело сходные значения (NavZal_10, 2008 г. – 0.735; NavZal_17, 2006 г. – 0.744), аналогичная ситуация отмечена для выборок разных лет из Тауйской губы (TauG_4, 2010 г. – 0.524; TauG_15, 2014 г. – 0.555).

Выборки из Берингова моря, вод Канады и Северных Курил, сходные по своему гаплотипическому составу, в большинстве случаев имеют низ-

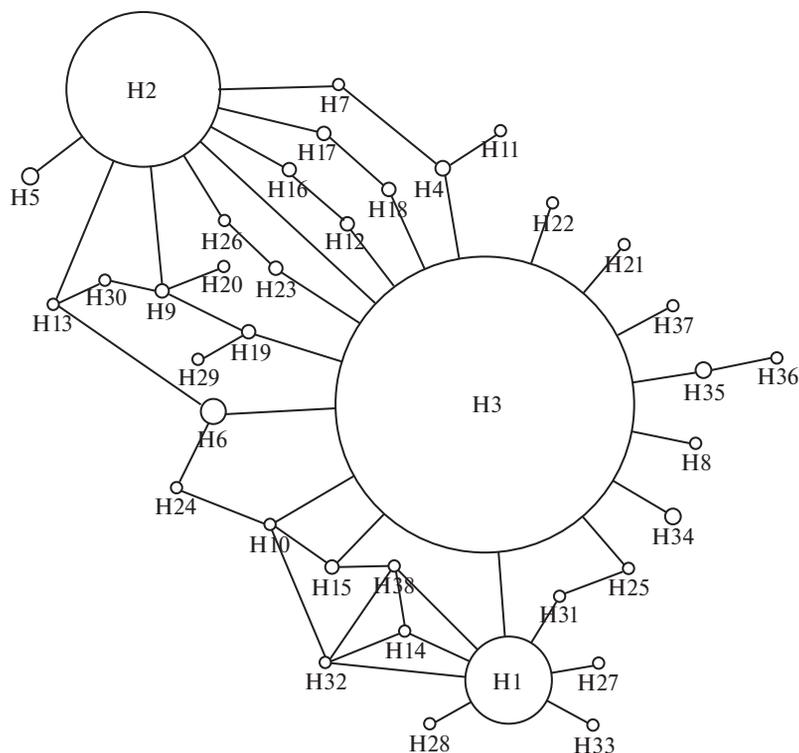


Рис. 3. Сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК трески. Размеры кружков соответствуют числу образцов.

кий уровень генетической дифференциации между собой и достоверно отличаются от выборок из вод северной части Охотского моря, Японского и Желтого морей.

Матрицы генетической дифференциации F_{st} между выборками трески, рассчитанные в программе Arlequin 3.5.1.3 на основании данных полиморфизма участка контрольного региона мтДНК, представлены в табл. 4. Выявлено достоверное отличие выборки из Желтого моря от всех остальных, при этом значения F_{st} варьировали в достаточно высоких пределах – от 0.091 до 0.257 (наиболее низкие попарные значения F_{st} отмечены для залива Петра Великого Японского моря (PetrZal_18) и Тауйской губы Охотского моря (TauG_4), наиболее высокие – для Наваринского района Берингова моря (Chuk_14) и япономорских вод Кореи (Koreu_20). Выборки из Японского моря достоверно (от 0.014 до 0.364) отличаются от выборок из других акваторий Северной Пацифики, за исключением выборок из северной части Охотского моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

Показатели гаплотипического разнообразия формируют представления о расселении, микроэволюционных процессах и схожих по гаплотипическому составу группировках трески. В результа-

те анализа 22 выборок тихоокеанской трески в целом выявлен достаточно низкий полиморфизм контрольного региона мтДНК, хотя межвыборочный попарный уровень дифференциации в большинстве случаев имел достоверные значения. Обнаруженный общий низкий показатель гаплотипического разнообразия контрольного региона мтДНК, вероятно, связан не с прохождением тихоокеанской треской бутылочного горлышка, как упомянуто в работе Лиу с соавт. [35], а с консервативностью исследованного участка. Возможно, данный фрагмент контрольного региона имеет определенное функциональное значение, суть которого может быть выявлена в ходе дальнейших исследований. Ранее нами у тихоокеанской трески был выявлен более высокий, чем у фрагмента контрольного региона, полиморфизм участка гена *Cytb* [34].

Соотношения распределения обнаруженных гаплотипов у трески различных акваторий позволяют выделить три группы выборок. Основу группы 1 составляют выборки Берингова моря с примыкающими к ним выборками Канады и тихоокеанских вод Северных и Южных Курил (Chuk_5, Chuk_6, KarZal_9, NavZal_10, Chuk_14, NavZal_17, SKurTO_13, UKurTO_23, UKurOh_3, Canada_7, SKurOh_2, SKurOh_16). Группу 2 составляют выборки из северной части Охотского моря и прибрежных акваторий Японского моря (ZapKam_1, TauG_15, TauG_4, Shant_8, Petr-

Таблица 3. Генетическое разнообразие исследованных образцов тихоокеанской трески по участку контрольного региона мтДНК

Выборка	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>Hd</i> ± <i>m</i>	σ	<i>k</i>	π
PetrZal_11	41	3	4	0.472 ± 0.013	0.083	0.52	0.0009
PetrZal_18	39	4	5	0.242 ± 0.014	0.09	0.30	0.0005
Korey_20	45	2	3	0.088 ± 0.008	0.057	0.09	0.0002
ZapSah_21	47	6	7	0.611 ± 0.007	0.051	0.78	0.0013
Sah_12	47	5	7	0.572 ± 0.011	0.078	0.73	0.0011
YelloSea_22	44	7	8	0.726 ± 0.007	0.05	0.98	0.0016
ZapKam_1	48	3	4	0.474 ± 0.011	0.078	0.53	0.0009
SKurTO_13	41	4	5	0.699 ± 0.005	0.033	0.95	0.0016
SKurOh_16	37	5	5	0.718 ± 0.005	0.029	1.08	0.0018
SKurOh_2	29	5	6	0.766 ± 0.007	0.04	1.12	0.0019
UKurOh_3	45	6	7	0.713 ± 0.006	0.037	1.00	0.0017
UKurTO_23	40	11	12	0.801 ± 0.006	0.04	1.48	0.0025
TauG_15	76	7	8	0.555 ± 0.007	0.061	0.68	0.0011
TauG_4	47	6	7	0.524 ± 0.011	0.078	0.70	0.0012
Shant_8	84	6	8	0.526 ± 0.008	0.063	0.71	0.0012
Chuk_5	22	5	6	0.779 ± 0.014	0.064	1.21	0.002
Chuk_6	34	4	5	0.711 ± 0.008	0.044	0.99	0.0017
Chuk_14	43	5	6	0.657 ± 0.009	0.06	1.00	0.0017
Canada_7	43	5	7	0.727 ± 0.005	0.035	1.14	0.0019
KarZal_9	46	7	9	0.701 ± 0.009	0.058	1.05	0.0018
NavZal_10	47	6	7	0.735 ± 0.004	0.033	1.08	0.0018
NavZal_17	41	4	6	0.744 ± 0.005	0.029	1.06	0.0018
Все	986	24	38	0.680 ± 0.0003	0.012	0.91	0.0015

Примечание. *N* – число секвенированных последовательностей; *S* – число полиморфных сайтов; *h* – число гаплотипов; *Hd* – гаплотипическое разнообразие; *m* – ошибка средней; σ – стандартное отклонение *Hd*; *k* – среднее число различий; π – нуклеотидное разнообразие.

Zal_11, Sah_12, PetrZal_18, Korey_20, ZapSah_21). Группа 3 включает выборку из Желтого моря. Разделение тихоокеанской трески на группы совпадает с данными о расположении смоделированных рефугиумов в западной части Северной Пацифики [43] и возможном сохранении трески в их пределах: Японское, Охотское и Берингово моря.

Группа 1 от остальных групп отличалась не только соотношением гаплотипов, но и эколого-биологическими характеристиками. Выборки первой группы приурочены к мористым акваториям, находящимся в поле действия системы круговоротов Северной Пацифики. Хотя у тихоокеанской трески демерсальная икра, все же личинки, поднимающиеся в пелагиаль для питания мелкими беспозвоночными [44, 45], подвергаются денатантному разному. Возможно, миграция на ранних стадиях развития и оказалась механизмом поддержания определенной генетической идентичности выборок из группы мористых акваторий. Стоит отметить, что выборка из тихооке-

анских вод Южных Курил имеет самое высокое значение гаплотипического разнообразия за счет высокой доли уникальных гаплотипов – 17.5% (табл. 2), а представленные в ней уникальные гаплотипы H27, H28, H29, H30, H31, H32, H33 произошли от разных массовых гаплотипов. Вероятно, треска данного региона несет как гаплотипы рыб, переживших похолодание в рефугиуме [43], так и особей, мигрировавших из северных регионов Тихого океана в послеледниковый период. По всей видимости, это и объясняет высокое разнообразие гаплотипов в данном регионе, что обычно не свойственно выборкам с окраин видового ареала [46].

Сходство гаплотипов между выборками из северной части Охотского моря и Японского моря обусловлено постгляциальным расселением. Однако активная миграция трески акваторий материкового шельфа Охотского и Японского морей в современности маловероятна по ряду причин. Известно, что тихоокеанская треска, в отличие от атлантической, в основном масштабных мигра-

Таблица 4. Парные значения F_{st} между выборками тихоокеанской трески (под диагональю) и наличие (+) или отсутствие (–) статистической значимости при $p < 0.05$ (над диагональю)

Выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	20	21	23	22
1	0	–	+	+	–	–	–	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
2	0.000	0	+	+	–	–	–	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
3	0.073	0.055	0	–	+	+	+	–	+	+	–	–	+	+	–	+	+	–	+	+	+	+
4	0.060	0.045	0.000	0	+	+	+	–	+	+	–	–	+	+	–	+	+	–	+	+	+	+
5	0.000	0.000	0.135	0.107	0	–	–	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
6	0.000	0.000	0.121	0.097	0.000	0	–	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
7	0.008	0.000	0.115	0.108	0.038	0.025	0	+	+	–	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
8	0.100	0.083	0.000	0.001	0.159	0.149	0.139	0	+	+	–	–	+	+	–	+	+	–	–	–	+	+
9	0.012	0.035	0.162	0.132	0.000	0.000	0.072	0.191	0	–	+	–	–	–	+	–	+	+	–	–	–	+
10	0.000	0.000	0.094	0.079	0.000	0.000	0.002	0.126	0.013	0	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	–	+
11	0.086	0.078	0.000	0.007	0.122	0.128	0.148	0.013	0.154	0.112	0	–	+	+	–	+	+	+	+	–	+	+
12	0.078	0.065	0.000	0.006	0.114	0.120	0.123	0.000	0.154	0.104	0.000	0	+	+	–	+	+	+	+	–	+	+
13	0.000	0.000	0.089	0.072	0.000	0.000	0.002	0.116	0.014	0.000	0.105	0.095	0	–	+	–	–	+	+	+	–	+
14	0.007	0.027	0.181	0.148	0.000	0.000	0.045	0.207	0.000	0.000	0.182	0.174	0.002	0	+	–	–	+	+	+	–	+
15	0.058	0.047	0.000	0.000	0.099	0.091	0.119	0.015	0.122	0.078	0.001	0.009	0.070	0.143	0	+	+	–	+	+	+	+
16	0.000	0.000	0.089	0.080	0.014	0.000	0.000	0.117	0.041	0.000	0.117	0.099	0.000	0.022	0.084	0	–	+	+	+	–	+
17	0.014	0.000	0.055	0.052	0.054	0.039	0.004	0.079	0.085	0.007	0.094	0.075	0.013	0.072	0.061	0.000	0	+	+	+	–	+
18	0.162	0.146	0.011	0.017	0.248	0.225	0.206	0.010	0.251	0.181	0.036	0.025	0.189	0.281	0.024	0.184	0.126	0	–	+	+	+
20	0.232	0.229	0.051	0.053	0.352	0.314	0.280	0.029	0.324	0.250	0.078	0.055	0.269	0.364	0.056	0.265	0.193	0.000	0	+	+	+
21	0.027	0.045	0.079	0.061	0.014	0.028	0.113	0.102	0.028	0.046	0.049	0.063	0.038	0.057	0.043	0.073	0.094	0.159	0.224	0	+	+
23	0.000	0.000	0.096	0.087	0.014	0.004	0.000	0.128	0.038	0.000	0.118	0.105	0.000	0.019	0.097	0.000	0.000	0.170	0.234	0.076	0	+
22	0.179	0.161	0.105	0.099	0.203	0.207	0.218	0.103	0.233	0.196	0.101	0.095	0.195	0.257	0.109	0.195	0.164	0.091	0.128	0.162	0.188	0

ций не совершает, ограничиваясь перемещениями в рамках шельф–склон [47]. Хотя водообмен между Японским и Охотским морями существует, в частности через систему проливов (Татарский, Невельского, Лаперуза, Амурский лиман), однако их мелководность и сильное распреснение вод Амурского лимана противодействуют миграциям взрослых особей трески, а также личинок и ранней молодежи [48–50].

В Северной Пацифике периоды оледенения не сопровождались такими кардинальными изменениями условий существования, как в Северной Атлантике: температуры вод изменялись слабо, структура течений в основном сохранялась, не было тотального развития ледников высотой многие сотни метров [51–53]. Выраженный характер имела только океанская регрессия, сопровождавшаяся закрытием Берингова пролива, осушением шельфовых зон Берингова, Охотского и Желтого морей, обособлением Японского моря [43]. Можно полагать, что значительных миграций и кардинальных изменений ареала тихоокеанской трески в ледниковое–постледниковое время не происходило, а изменения ее ареала носили локальный характер вследствие изменений глубин в прибрежье, сохраняясь везде, кроме полностью осушавшегося Желтого моря [43, 54].

Особняком располагается группа 3, представленная выборкой из Желтого моря (Н1 – 0; Н2 – 6; Н3 – 45%), в которой, в отличие от других выборок, уникальные гаплотипы Н34 и Н35 составляли значительную долю (22 и 16% соответственно). Треска Желтого моря, демонстрировавшая также дифференциацию по микросателлитным маркерам [55], – самая молодая в северотихоокеанском бассейне группировка, сформировавшаяся в результате расселения (скорее всего из рефугиума Восточно-Китайского моря и акватории Японского моря [54]) в новообразовавшиеся в ходе постледниковой океанской трансгрессии акватории 15.0–12.8 тыс. лет назад [43, 54, 56]. Важно подчеркнуть, что косвенным подтверждением происхождения трески Желтого моря из нескольких рефугиумов является показатель ее гаплотипического разнообразия ($Hd = 0.726$), который в 2 раза выше, чем в среднем у трески Японского моря (0.396). Специфический гаплотипический состав контрольного региона этой трески (полное отсутствие одного из массовых гаплотипов, высокая доля альтернативных гаплотипов, относимых к разряду уникальных в других выборках), видимо, является результатом и следствием адаптации к гидрологическим условиям субтропических вод Желтого моря, находящихся под воздействием несущего воды из тропической зоогеографической зоны течения Куроисио [55].

Таким образом, проведенные нами исследования с использованием контрольного региона

мтДНК тихоокеанской трески позволили получить информацию о ее филогеографической истории, путях расселения в пределах азиатской части ареала, формировании современного генетического разнообразия и выделить в пределах Северо-Западной Пацифики три группировки со сходным гаплотипическим составом. Проведенные нами предварительные исследования позволяют предположить, что применение других генетических маркеров (микросателлиты, SNP) предоставит возможность выделить особенности современной популяционной структуры трески на исследованной нами акватории.

Авторы выражают глубокую признательность своим многочисленным коллегам, принимавшим участие в сборе материалов, использованных в данной статье: О.А. Ровниной (ФГБНУ “ЮгНИРО”, Керчь), А.В. Холакову (ФГБНУ “ВНИРО”, Москва), М.И. Бойко и П.В. Калчугину (ФГБНУ “ТИНРО-Центр”, Владивосток), Г.В. Новомодному (Хабаровский филиал ФГБНУ “ТИНРО-Центр”, Хабаровск), Г.А. МакФарлейну (G.A. McFarlane, Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C., Canada), а также А.А. Волкову (ФГБНУ “ВНИРО”, Москва) за помощь в отработке методик. Отдельная благодарность Н.С. Мюге (ФГБНУ “ВНИРО”, Москва) за конструктивное обсуждение рукописи.

Исследования осуществлены при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 13-04-00803, 16-34-01285, 16-05-00317), госбюджетной темы 01 2001 17418, а также гранта Национального рыбохозяйственного института (National Institute of Fisheries Science, Republic of Korea) R2017035.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Линдберг Г.У., Легеза М.И.* Рыбы Японского моря сопредельных и частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2. Л.: Наука, 1965. 392 с.
2. *Марти Ю.Ю.* Трескообразные // Жизнь животных. Т. 4. Рыбы / Под ред. Расса Т.С. М.: Просвещение, 1971. С. 377–387.
3. *Никольский Г.В.* Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 472 с.
4. *Bakkala R.G., Mishima S., Westrheim S.J. et al.* Distribution of Pacific cod in the North Pacific Ocean // Int. N. Pac. Fish. Comm. Bull. 1984. № 42. P. 111–115.
5. *Борец Л.А.* Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-Центр, 1997. 217 с.
6. *Богданов Г.А.* Тихоокеанская треска. Вопросы биологии и запасы. М.: ИПФ “Сашко”, 2006. 136 с.
7. *Световидов А.Н.* Трескообразные // Фауна СССР. Т. 9. Вып. 4. Рыбы. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 221 с.
8. *Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б.* Начало формирования межokeанических связей Пацифики и Арк-

- тики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 2. С. 72–89.
9. Grant W.S., Zhang C.I., Kobayashi T. et al. Lack of genetic stock discretion of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. V. 44. № 3. P. 490–498.
 10. Grant W.S., Stahl G. Evolution of Atlantic and Pacific cod: loss of genetic variation and gene expression in Pacific cod // Evolution. 1988. V. 42. P. 138–146. doi 10.1111/j.1558-5646.1988.tb04114.x
 11. Grant W.S., Stahl G. Description of electrophoretic loci in Atlantic cod, *Gadus morhua*, and comparison with Pacific cod, *Gadus microcephalus* // Hereditas. 1988. V. 108. P. 27–36. doi 10.1111/j.1601-5223.1988.tb00678.x
 12. Shimada A.M., Kimura D.K. Seasonal movements of Pacific cod, *Gadus macrocephalus*, in the eastern Bering Sea and adjacent waters based on tag-recapture data // U.S. Fish. Bull. 1994. V. 92. № 4. P. 800–816.
 13. Петрова-Тычкова М.А. Меристические признаки трески дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1948. Т. 28. С. 127–137.
 14. Петрова-Тычкова М.А. Материалы по биологии трески Наваринского района // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 42. С. 269–276.
 15. Тихонов В.И. К морфологической характеристике анадырской трески // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 193–194.
 16. Вершинин В.Г. Биология и промысел трески северо-западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. 21 с.
 17. Дьяков Ю.П. О морфологической гетерогенности западнокамчатской трески // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО, 1991. Вып. 1. Ч. 1. С. 144–150.
 18. Ким Сен Ток, Полтев Ю.Н. Внутривидовая дифференциация тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Til. (Gadiformes, Gadidae) в водах Сахалина и Курильских островов средствами морфометрического анализа // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 747–757.
 19. Kanno Y., Ueda Y., Matsuishi T. Subpopulation of Pacific cod on the Pacific coast of northern Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. 2001. V. 67. № 1. P. 67–77.
 20. Kanno Y., Ueda Y., Matsuishi T. Weight-based virtual population analysis of Pacific cod *Gadus macrocephalus* off the Pacific coast of southern Hokkaido // Fish. Sci. 2004. V. 70. P. 829–838. doi 10.1111/j.1444-2906.2004.00876.x
 21. Cunningham K.M. Population genetics of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*): evidence for large and small scale population structure: M.S. Thesis. Seattle: Univ. Washington, 2007.
 22. Cunningham K.M., Canino M.F., Spies I.B. et al. Genetic isolation by distance and localized fjord population structure in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*): limited effective dispersal in the northeastern Pacific Ocean // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2009. V. 66. P. 153–166.
 23. Canino M.F., Spies I.B., Cunningham K.M. et al. Multiple ice-age refugia in Pacific cod, *Gadus microcephalus* // Mol. Ecol. 2010. V. 19. № 19. P. 4339–4351. doi 10.1111/j.1365-294X.2010.04815.x
 24. Kim M.J., An H.S., Choi K.H. Genetic characteristics of Pacific cod populations in Korea based on microsatellite markers // Fish. Sci. 2010. V. 76. № 4. P. 595–603.
 25. Строгонов А.Н., Орлов А.М., Афанасьев К.И. и др. Предварительные данные по изменчивости трех микросателлитных локусов у тихоокеанской *Gadus macrocephalus* и атлантической *G. morhua* трески (Gadidae) // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 2. С. 191–199.
 26. Строгонов А.Н., Орлов А.М., Бурякова М.Е. и др. О генетической дифференциации тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 (Gadiformes: Gadidae) // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 6. С. 436–439.
 27. Строгонов А.Н., Орлов А.М., Афанасьев К.И. и др. Изменчивость микросателлитных локусов в популяциях тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius (Gadidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 2010. № 2. С. 35–39.
 28. Park B.H. On the race of cods (*Gadus macrocephalus*) between Yellow Sea and Chin Hae Bay of Korea // Fish. Res. Dev. Agency Rep. Fish. Res. 1965. V. 6. P. 97–115.
 29. Gong Y., Park Y.C., Kim S.S. Study of the management unit of fisheries resources by genetic method. 1. Genetic similarity of Pacific cod in the North Pacific // Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Agency. 1991. V. 45. P. 47–61.
 30. Saitoh K. Genetic variation and local differentiation in the Pacific cod *Gadus macrocephalus* around Japan revealed by mtDNA and RAPD markers // Fish. Sci. 1998. V. 64. № 5. P. 673–679.
 31. Gwak W.S., Nakayama K. Genetic variation and population structure of the Pacific cod *Gadus macrocephalus* in Korean waters revealed by mtDNA and msDNA markers // Fish. Sci. 2011. V. 77. № 6. P. 945–952.
 32. Suda A., Nagata N., Sato A. et al. Genetic variation and local differences in Pacific cod *Gadus macrocephalus* around Japan // J. Fish Biol. 2017. V. 90. № 1. P. 61–79. doi 10.1111/jfb.13154
 33. Смирнова М.А., Орлова С.Ю., Калчугин П.В. и др. Особенности популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus microcephalus* южной части ареала на основе микросателлитного анализа // Генетика 2018. Т. 54. № 6. С. 661–670.
 34. Смирнова М.А., Орлова С.Ю., Мюге Н.С. и др. Генетическая дифференциация тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* в Охотском и Беринговом морях // Докл. акад. наук. 2015. Т. 465. № 3. С. 375–375.
 35. Liu M., Lu Z.C., Gao T.X. et al. Remarkably low mtDNA control-region diversity and shallow population structure in Pacific cod *Gadus microcephalus* // J. Fish Biol. 2010. V. 77. P. 1071–1082. doi 10.1111/j.1095-8649.2010.02743.x
 36. Silva W.A., Costa M.C.R., Jr., Valente V. et al. PCR template preparation for capillary DNA sequencing // Bio-Techniques. 2001. V. 30. № 3. P. 537–540.

37. *Excoffier L., Lischer H.E.L.* Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Resour.* 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
38. *Drummond A.J., Ashton B., Buxton S. et al.* Geneious v5.4. 2011. Available from <http://www.geneious.com/>.
39. *Clement M., Posada D., Crandall K.A.* TCS: a computer program to estimate gene genealogies // *Mol. Ecol.* 2000. V. 9. P. 1657–1659.
40. *Villesen P.* FaBox: an online toolbox for Fasta sequences // *Mol. Ecol. Notes.* 2007. V. 7. P. 965–968.
41. *Librado P., Rozas J.* DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics.* 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
42. *Avice J.C.* *Phylogeography: The History and Formation of Species.* Cambridge; London: Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.
43. *Bigg G.R.* Environmental confirmation of multiple ice age refugia for Pacific cod, *Gadus macrocephalus* // *Evol. Ecol.* 2014. V. 28. № 1. P. 177–191.
44. *Laurel B.J., Hurst T.P., Copeman L.A., Davis M.W.* The role of temperature on the growth and survival of early and late hatching Pacific cod larvae (*Gadus macrocephalus*) // *J. Plankton Res.* 2008. V. 9. P. 1051–1060.
45. *Hurst T.P., Cooper D.W., Scheingross J.S. et al.* Effects of ontogeny, temperature, and light on vertical movements of larval Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // *Fish. Oceanogr.* 2009. V. 18. № 5. P. 301–311.
46. *White M.J.* Speciation in animals // *Austral. J. Sci.* 1959. V. 22. P. 32–39.
47. *Моусеев П.А.* Треска и камбалы дальневосточных морей // *Изв. ТИНРО.* 1953. Т. 40. С. 21–118.
48. *Жабин И.А., Дубина В.А.* Влияние стока реки Амур на гидрологические условия Амурского лимана // *Тр. СахНИРО.* 2008. Т. 10. С. 190–200.
49. *Жабин И.А., Абросимова А.А., Дубина В.А., Некрасов Д.А.* Влияние стока реки Амур на гидрологические условия Амурского лимана и Сахалинского залива Охотского моря в период весенне-летнего паводка // *Метеорология и гидрология.* 2010. № 4. С. 93–100.
50. *Цхай Ж.П.* Пространственно-временная изменчивость концентрации хлорофилла-а в поверхностном слое Охотского моря и прилегающих акваторий по спутниковым данным: Дис. ... канд. геогр. наук. Южно-Сахалинск: Ин-т мор. геол. и геофиз., 2017. 157 с.
51. *Dong B., Valdes P.J.* Simulations of the Last Glacial Maximum climates using a general circulation model: prescribed versus computed sea surface temperatures // *Climate Dynamics.* 1998. V. 14. № 7–8. P. 571–591.
52. *Bigg G.R., Cunningham C.W., Ottersen G. et al.* Ice-age survival of Atlantic cod: agreement between palaeoecology models and genetics // *Proc. R. Soc. London B: Biol. Sci.* 2008. V. 275. № 1631. P. 163–173.
53. *Wang L.B., Yang Z.S., Zhang R.P. et al.* Sea surface temperature records of core ZY2 from the central mud area in the South Yellow Sea during last 6200 years and related effect of the Yellow Sea Warm Current // *Chinese Sci. Bull.* 2011. V. 56. P. 1588–1595.
54. *Park S.C., Yoo D.G., Lee C.W., Lee E.I.* Last glacial sea-level changes and paleogeography of the Korea (Tsushima) Strait // *Geo. Mar. Lett.* 2000. V. 20. P. 64–71.
55. *Song N., Liu M., Yanagimoto T. et al.* Restricted gene flow for *Gadus macrocephalus* from Yellow Sea based on microsatellite markers: geographic block of Tsushima Current // *Int. J. Mol. Sci.* 2016. V. 17. № 467. P. 1–11. doi 10.3390/ijms17040467
56. *Романова А.В.* Условия формирования осадков Охотского моря в позднем плейстоцене–голоцене (по данным фораминиферового анализа): Дис. ... канд. геол.-минер. наук. Владивосток: ДГИ, 2014. 144 с.

Population Structure and Microevolution of Pacific Cod *Gadus macrocephalus* Based on the Analysis of the Control Region (mtDNA) Polymorphism

S. Y. Orlova^{a,*}, M. A. Smirnova^a, A. N. Stroganov^b, I. N. Mukhametov^c,
A. A. Smirnov^{d,e,f}, K. S. Tok^c, J. H. Park^g, and A. M. Orlov^{a,h,i,j,k}

^aRussian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140 Russia

^bDepartment of Ichtiology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

^cSakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023 Russia

^dMagadan Research Institute of Fisheries and Oceanography, Magadan, 685000 Russia

^eDepartment of Biology and Chemistry, North-Eastern State University, Magadan, 685000 Russia

^fDepartment of Biology, Mari State University, Yoshkar-Ola, 424000 Russia

^gNational Institute of Fisheries Science, Busan, 46083 Republic of Korea

^hSevertsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

ⁱDepartment of Ichtiology, Dagestan State University, Makhachkala, 367000 Russia

^jDepartment of Ichtiology and Gidrobiology, Tomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

^kCaspian Institute of Biological Resources, Dagestan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367025 Russia

*e-mail: kordicheva@rambler.ru

Population genetic analyses of 22 Pacific cod sample collections ($n = 986$) based on the control region of the mtDNA (599 bp) polymorphism was carried out which allowed to specify 4 following distinguished groups of this species: 1 – within the seaward parts of the Bering Sea and Sea of Okhotsk and northern part of the Pacific Ocean, affected by the Pacific Ocean gyres; 2 – coastal areas of the East/Japan Sea; 3 – northern part of the Sea of Okhotsk, more similar to the second group from the East/Japan Sea by haplotype sets than to the seaward groups, in spite of the limited reproductive contacts, special hydrological conditions and the history sea areas formation; 4 – fundamentally different Pacific cod from the Yellow Sea adapted to the conditions of the shallow water area in the subtropical region.

Keywords: Pacific cod *Gadus macrocephalus*, control region of the mtDNA, genetic variability, population structure.