

УДК 597.553.2:575.17:575.86

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ АТЛАНТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA* L., 1758 (GADIFORMES: GADIDAE) МУРМАНСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ: РАСОВЫЙ СОСТАВ И ПРОМЫСЕЛ

© 2023 г. А. Н. Строганов¹, * (ORCID: 000-0003-3334-7839), Н. А. Ярагина² (ORCID: 0000-0003-0621-9065), Е. А. Филина², Е. В. Пономарева¹ (ORCID: 0000-0002-3051-9044)

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва, 119234 Россия

²Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ("ПИНРО" им. Н.М. Книповича), Мурманск, 183038 Россия

*e-mail: andrei_str@mail.ru

Поступила в редакцию 29.12.2022 г.

После доработки 08.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Изучены биологические особенности атлантической трески *Gadus morhua* L., 1758 прибрежных зон Мурманска за 1999–2006 гг. Проанализированы возрастной состав, темпы роста и полового созревания, особенности питания и структура отолитов. Проведены гистологические и генетические исследования. Показано, что в губах Западного Мурманска в основном обитает и нерестится молодая треска. Рыба старших возрастов из-за недостатка пищи покидает прибрежные зоны. Темп роста молодой трески прибрежья сопоставим с таковым у особей открытой части Баренцева моря. С возрастом треска открытых мористых акваторий заметно опережает в росте рыб, обитающих в прибрежной зоне. Отмечено, что в губах нерестится треска как с прибрежным, так и с атлантическим типами отолитов. Исследования генетического полиморфизма свидетельствуют о высокой степени генетического сходства группировок трески Норвежского и Баренцева морей, реализующейся в условиях воздействия течений (ветви Норвежского Атлантического течения и Мурманского Прибрежного течения) и на фоне миграций особей на разных стадиях онтогенеза из прибрежных и открытых акваторий.

Ключевые слова: треска, возраст, темп роста, половое созревание, питание, гаметогенез, структура отолитов, генетические исследования

DOI: 10.31857/S0134347523050121, **EDN:** ALBPYP

В начале XX века результаты Мурманской научно-промысловой экспедиции позволили сделать предположение о существовании у берегов Мурманска местной группировки атлантической трески *Gadus morhua* L., 1758, которая здесь держится и размножается (Брейтфус, Гебель, 1908). Весьма ценные наблюдения по треске прибрежных вод Мурманска были сделаны в Государственном океанографическом институте (ныне ВНИРО) (Дементьева и др., 1933; Расс, 1934; Месяцева, 1936). Однако, несмотря на обширный перечень статей, некоторые вопросы биологии остались дискуссионными, в том числе и расовый состав трески не только в прибрежных водах Мурманска, но и в пределах всего норвежско-баренцевоморского региона (Глебов, 1963; Пономаренко и др., 1970; Бараненкова и др., 1973; Зиланов и др., 2017; Nordeide, 1998; Fevolden, Sarvas, 2001; Shevelev et al., 2005; Wennevik et al., 2008; Nordeide et al., 2011).

Начиная с 1934 г. изучением сырьевой базы Баренцева моря стал заниматься Полярный институт, но основные усилия были направлены на изучение биологии промысловых рыб открытой части моря, а исследованиям прибрежной зоны Мурманска уделяли недостаточно внимания. Попытки возобновить изучение сырьевой базы прибрежных вод были предприняты во второй половине 1970-х гг., но неудовлетворительное состояние материально-технического обеспечения этих исследований не позволило развить данное направление.

В нынешнем столетии, в основном для решения социально-экономических задач, были предприняты попытки возродить прибрежный промысел на Мурмане, однако недостатки административно-правовой базы не привели к значительному расширению научно-исследовательских работ и увеличению промысла, хотя и проводилось изу-

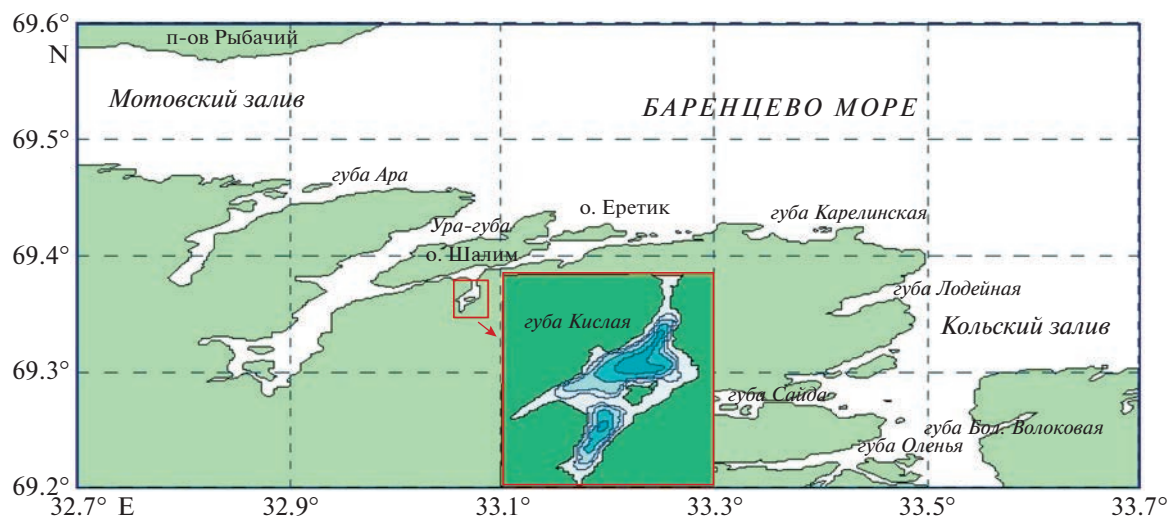


Рис. 1. Местоположение Ура-губы и губы Кислая (Западный Мурман).

чение внутривидовой изменчивости атлантической трески с использованием митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров (Зеленина и др., 2016; Макеенко, 2016). Вопрос о рациональной эксплуатации запаса трески остается актуальным для современного развития прибрежного рыболовства. В этих условиях важно проведение комплексного анализа материала, полученного за несколько лет изучения атлантической трески, что дает возможность выявить общие тенденции изменений объекта исследований.

Цель настоящей работы — изучение морфо-биологических и генетических характеристик трески прибрежных акваторий Мурмана в условиях изменения температурного режима баренцево-мурманских вод и их сравнение с группировками трески Норвежского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в рамках исследовательских программ ПИНРО в 1999–2006 гг. в акватории Ура-губы и губы Кислая (Западный Мурман, Мотовский залив Баренцева моря) в нерестовый и постнерестовый периоды (рис. 1, табл. 1). Для сравнительного анализа особенностей роста (Рыбачья банка, 2000 г., 110 экз.) и питания (Рыбачья банка, 2004 г., 167 экз.) использовали выборки трески из открытых акваторий Баренцева моря.

В ходе биологического анализа трески фиксировали полную длину, массу, пол, стадию зрелости, жирность (гепатосоматический индекс); брали отоциты для определения возраста и их типа, отмечали особенности окраски.

При определении возраста трески отоциты, разломленные на две половинки по центру, рассматривали при затенении поверхности слома

Таблица 1. Количество обработанных проб *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана (69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.), экз.

Год	Полный биологический анализ	Исследования отоцитов	Генетические исследования	Гистологические исследования	Количественный анализ питания
1999	55	55	55	—	—
2000	28	—	28	—	—
2003	99	99	99	—	—
2004	124	124	50	13	124
2005	31	31	31	—	—
2006	31	31	31	—	—
Итого	368	340	294	13	124

Условные обозначения: “—” — данные отсутствуют.

при увеличении $\times 16$ под биноклем. Дополнительной обработке (окрашивание, обжиг и т.п.) отолиты не подвергали. На основе анализа структуры отолита получили данные о нерестовой активности трески, выделении прибрежных и морских группировок. Изучение структуры отолитов проводили с использованием методических рекомендаций Э.М. Манкевич (Манкевич, 1966, 1971).

Зрелость половых продуктов определяли по 6-балльной шкале (Сорокин, 1957, 1960). Для получения информации о структурных изменениях гонад в нерестовый период проводили их гистологические исследования. Для фиксации материала из средней части гонады вырезали около 1 см^3 . В качестве фиксатора использовали раствор Буэна. Камеральную обработку гонад осуществляли по стандартным гистологическим методикам (Роскин, Левинсон, 1957).

Состав пищи и ее количественные характеристики анализировали согласно методическим рекомендациям по изучению питания рыб (Шорыгин, 1952; Берестовский и др., 1989; Изучение экосистем..., 2004). В качестве показателей использовали индекс наполнения желудков и индекс пищевого сходства (СП-коэффициент), а также данные о составе пищи, выраженные частотой встречаемости кормовых объектов (в % к общему числу проанализированных желудков с пищей) и массой отдельных пищевых объектов (в %). Статистический анализ данных проводили по стандартным методикам (Рокицкий, 1967; Ивантер, Коросов, 2003).

Для генетических исследований были взяты пробы белых мышц трески. Работы выполняли комплексным методом с использованием исследования полиморфизма аллозимов и ДНК (микросателлиты), что обеспечивало достаточно подробную характеристику генетического статуса отдельных популяций в пределах ареала обитания вида (Алтухов, Салменкова, 2002; Allendorf, Seeb, 2000). Анализировали унифицированные ферментные системы, применяемые для проведения популяционно-генетических исследований атлантической трески как в России, так и за рубежом (Jørstad, 1984; Mork et al., 1985; Mork, Giaever, 1999): α -глицерофосфатдегидрогеназа (*AGP**), фосфоглюкоизомеразы (*PGI-1**, *PGI-2**), лактатдегидрогеназа (*LDH**), изоцитратдегидрогеназа (*IDH**), фосфоглюкомутаза (*PGM**). Анализ ДНК проводили по стандартным методикам, использовали микросателлитные локусы *Gmo3*, *Gmo8*, *Gmo-G12*, *Gmo-G18*, *Gmo19*, *PGmo32*, *Gmo34*, *Gmo35* (Строганов и др., 2009; Miller et al., 2000; Jakobsdóttir et al., 2006).

Необходимо отметить, что в бассейне Норвежского и Баренцева морей на основе структуры отолита выделяют прибрежную и океаническую группировки атлантической трески (Строганов

и др., 2010; Rollefson, 1933), относительно степени репродуктивной самостоятельности которых мнения исследователей в значительной степени расходятся. Было проведено сравнение выборок, представленных особями с одним типом отолита: либо океаническим, либо прибрежным. Такой подход при анализе структуры норвежско-баренцево-морских популяций атлантической трески применяют как отечественные, так и зарубежные исследователи (Артемова, 1986; Shevelev et al., 2005; Wennevik et al., 2008). Для получения необходимого объема выборок при проведении анализа мультиаллельных аллозимных и, особенно, микросателлитных локусов в разделенных по типу отолитов выборках из Ура-губы и губы Кислая провели объединение образцов разных выборок с предварительным тестированием на гетерогенность в программном пакете METROP (Guo, Thompson, 1992; Zaykin et al., 1995).

С использованием программных пакетов GDA (Lewis, Zaykin, 2001) и Arlequin, версия 3.1 (Excoffier et al., 2005) определяли среднюю по выборке частоту аллелей на локус (*Ap*), соответствие распределению Харди–Вайнберга (распределение генотипов во всех вариантах было равновесным на уровне значимости $p > 0.05$; только в двух вариантах с аллозимами и в трех – с микросателлитами распределение генотипов было равновесным при $0.05 > p > 0.01$), гетерозиготность ожидаемую (H_E) и наблюдаемую (H_O) (различия ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности во всех случаях были недостоверными), генетическую идентичность (*I*), коэффициенты генетической дифференциации F_{ST} и θ (Nei, 1972; Weir, 1996). Анализ интенсивности генных потоков *Nm* (количество мигрантов на поколение) проводили методом на основе анализа генетической дифференциации с использованием уравнения Райта (Wright, 1951): $Nm = (1/F_{ST} - 1)/4$.

При анализе материала с целью сравнения также использовали полученные в ходе совместных российско-норвежских исследований и частично опубликованные данные по изменчивости локусов в выборках трески из Баренцева и Норвежского морей за 2002–2006 гг. (Shevelev et al., 2005). Краткое описание выборок представлено в табл. 4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ биологических данных выборок трески из прибрежных акваторий Западного Мурмана показал присутствие особей в возрасте от одного до десяти лет (полная длина тела от 5 до 97 см). Основу в выборках составляли особи возрастом 2, 3, 4 года (22, 36 и 27% соответственно) и двух размерных групп 21–25 и 26–30 см (15 и 17% соответ-

Таблица 2. Состав пищевого комка *Gadus morhua*, выловленной в губах Западного Мурмана (69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.) и на Рыбачьей банке (69°44'00" с.ш., 32°30'00" в.д.) Баренцева моря в 2004 г.

Объект	Губы Западного Мурмана		Рыбачья банка	
	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>
Планктонные организмы				
<i>Calanus finmarchicus</i>	28.21	0.98	—	—
Euphausiacea	17.09	0.25	18.42	11.11
<i>Calanus hyperboreus</i>	9.40	0.04	—	—
Hyperiidea	6.84	0.02	—	—
Личинки рыб	5.13	0.38	—	—
Науплии Cirripedia	4.27	0.01	—	—
Mysida	2.56	+	—	—
Личинки Cirripedia	2.56	0.20	—	—
Stenophora	1.71	+	4.39	0.62
Личинки <i>Paralithodes camtschaticus</i>	1.71	+	—	—
Chaetognatha	0.85	0.01	—	—
Донные организмы				
<i>Pagurus pubescens</i>	50.43	10.04	—	—
Polychaeta	41.88	8.59	—	—
Креветки	27.35	2.59	31.58	5.53
<i>Ophiura</i> sp.	23.93	11.70	—	—
Gammaridea	7.69	0.18	—	—
Nemertea	4.27	0.83	—	—
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	3.42	15.98	1.75	0.17
Isopoda	2.56	0.11	1.75	0.08
Bivalvia	2.56	0.05	—	—
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	1.71	0.03	—	—
Рыбы				
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	7.69	3.68	—	—
<i>Mallotus villosus</i>	4.27	10.65	30.70	51.16
Молодь <i>Pollachius virens</i>	2.56	13.09	—	—
Остатки Pisces	1.71	0.01	—	—
<i>Pholis gunnellus</i>	1.71	2.58	—	—
<i>Clupea harengus harengus</i>	0.85	0.06	—	—
Молодь <i>Gadus morhua</i>	0.85	5.36	1.75	3.99
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	0.85	12.37	—	—
Переваренные Pisces	—	—	11.40	4.68
<i>Maurolicus</i> sp.	—	—	0.88	0.04
Молодь <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	—	—	9.65	19.78
Молодь <i>Sebastes</i>	—	—	0.88	0.55
<i>Lumpenus</i> sp.	—	—	2.63	1.21
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	—	—	3.51	1.07
Индекс наполнения желудков, ‰	115.2		231.3	
Жирность, %	2.07		3.88	
Доля питавшихся особей, %	95.2		68.3	

Условные обозначения: *f* — частота встречаемости, % от числа питавшихся рыб; *m* — доля объекта, % от массы пищевого комка; "—" — данные отсутствуют.

Таблица 3. Биологические характеристики особей *Gadus morhua* (Западный Мурман), взятых для гистологического анализа в 2004 г.

№ рыбы	Длина, см	Вес, г	Возраст, лет	Тип отолита	Пол	Стадии зрелости	Вес гонад, г	Гонадосоматический индекс, %
1	29	246	3	Прибрежный	М	V	8.62	3.5
2	105	12440	—	Атлантический	F	IV	2358	19.0
3	83	5124	11	Прибрежный	F	V	258	5.0
4	65	2925	10	Прибрежный	F	IV	410	14.0
5	44	812	4	Прибрежный	F	V	22.07	2.7
6	36	452	5	Атлантический	М	VI	3.83	0.8
7	31	300	4	Прибрежный	М	V	3.33	1.1
8	50	1170	5	Атлантический	F	IV	68.23	5.8
9	45	984	5	Прибрежный	F	IV–V	159	16.2
10	45	794	5	Атлантический	М	VI	13.09	1.6
11	36	474	4	Прибрежный	F	V	59.44	12.5
12	40	695	4	Прибрежный	F	IV–V	107	15.4
13	37	498	4	Прибрежный	М	V	5.88	1.2

Условные обозначения: “—” — данные отсутствуют.

Таблица 4. Характеристика проанализированных выборок *Gadus morhua*

Локализация, географические координаты и индекс выборки	Тип отолита	Маркер — аллозимы	Маркер — микросателлиты
Баренцево море (2002–2006 гг.)			
губа Кислая (ВКГ) 69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.	Атлантический	—	$n = 28 H_O = 0.633 Ap = 9.37$
губа Кислая (ВКГ) 69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.	Прибрежный	—	$n = 55 H_O = 0.651 Ap = 10.37$
Ура-губа (BUG) 69°21'29" с.ш., 32°56'02" в.д.	Атлантический	$n = 30 H_O = 0.127 Ap = 2.00$	—
Ура-губа (BUG) 69°21'29" с.ш., 32°56'02" в.д.	Прибрежный	$n = 107 H_O = 0.177 Ap = 2.75$	—
р-н о-ва Кильдин (ВК) 69°18'20" с.ш., 34°09'40" в.д.	Атлантический	$n = 23 H_O = 0.184 Ap = 2.00$	$n = 23 H_O = 0.640 Ap = 8.62$
р-н о-ва Кильдин (ВК) 69°18'20" с.ш., 34°09'40" в.д.	Прибрежный	$n = 21 H_O = 0.198 Ap = 2.50$	$n = 20 H_O = 0.618 Ap = 7.75$
Норвежское море (2002–2003 гг.)			
Лофотены (NL1) 68°04'20" с.ш., 14°27'40" в.д.	Атлантический	$n = 39 H_O = 0.179 Ap = 2.33$	—
Лофотены (NL2) 68°04'20" с.ш., 14°27'40" в.д.	Атлантический	—	$n = 82 H_O = 0.563 Ap = 10.50$
р-н Викна (NV) 65°39'43" с.ш., 11°45'14" в.д.	Прибрежный	$n = 94 H_O = 0.168 Ap = 2.75$	$n = 47 H_O = 0.645 Ap = 10.37$
р-н Вега (NVg) 65°40'31" с.ш., 11°57'28" в.д.	Прибрежный	$n = 53 H_O = 0.198 Ap = 2.25$	$n = 48 H_O = 0.644 Ap = 9.75$
Сморфьорд (NS) 70°32'31" с.ш., 25°11'28" в.д.	Прибрежный	$n = 85 H_O = 0.186 Ap = 2.50$	$n = 40 H_O = 0.674 Ap = 9.00$

Условные обозначения: n — объем пробы, Ap — число аллелей на локус, H_O — наблюдаемая гетерозиготность. “—” — данные отсутствуют.

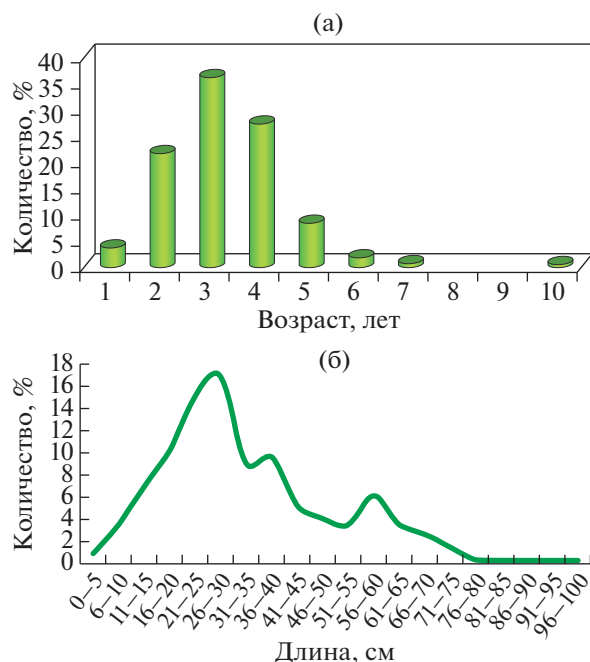


Рис. 2. Возрастной (а) и размерный (б) составы *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана в 1999–2006 гг.

ственно) (рис. 2а, 2б). Масса трески изменялась от 19 до 5124 г, а средняя составляла 341 г.

Показано различие размерно-весовых (средние значения) характеристик между треской прибрежных и мористых акваторий, причем наблюдалась тенденция увеличения этих различий с возрастом (рис. 3). Так, например, если в возрасте 6 лет длина трески, выловленной в губах Западного Мурмана, была на четверть меньше, чем у трески из мористых акваторий Баренцева моря (Рыбачья банка), то 10-летняя “прибрежная” треска была меньше практически вдвое.

Более 20% особей из губы Кислая обладали яркой буровато-красной окраской (рис. 4). Впервые о такой треске упоминается в работе Е.К. Суворова и С.О. Чудинова (1927), где ей присвоено название “турянка”, от слова “тура”, означающего

морские водоросли, ламинарии (Есипов, 1931; Шмидт, 1947). Специфическая окраска, по-видимому, является следствием и свидетельством обитания в сублиторали, в зоне макрофитов, особенно бурых водорослей, за счет чего треска и приобретает защитную окраску.

Выполненный анализ состава пищи продемонстрировал различия у трески из прибрежных и мористых акваторий. В губах треска в основном питается бентосными организмами (62%) (рис. 5), среди которых чаще других встречались рак-отшельник *Pagurus pubescens*, Polychaeta, креветки и *Ophiura* sp. (от 24 до 50%) (табл. 2), суммарная доля этих объектов от массы пищевого комка была более 32%. Второстепенное значение в питании атлантической трески имел планктон (около 31%), в котором по нашим материалам доминировали копепода *Calanus finmarchicus* и Euphausiacea. Рыбные объекты в составе пищи трески в губах Западного Мурмана не превышали 7% (рис. 5). Напротив, в желудках трески мористых акваторий Баренцева моря (Рыбачья банка) преобладали рыбные объекты (более 82% от массы пищевого комка) (табл. 2). Индекс пищевого сходства между треской из прибрежной зоны и треской мористых участков составил всего 17%. При этом в губах треска питалась довольно активно. Здесь доля питающихся рыб составляла 95%, что почти в 1.4 раза превосходило аналогичный показатель для трески Рыбачьей банки (табл. 2). В тоже время индекс наполнения желудков и жирность трески прибрежной части были ниже в два раза, чем у трески мористых акваторий.

Основная масса особей в губах Мотовского залива была неполовозрелой с гонадами II стадии зрелости (рис. 6). В возрасте 1–2 года по численности доминировали самки, а в более старших группах количество рыб разного пола становилось примерно одинаковым (рис. 7). В губах Западного Мурмана небольшая часть особей созрела уже при длине тела 25–30 см в возрасте 3-х лет, а в массе становится половозрелой к 5–6 годам, достигнув 51–60 см (рис. 8).

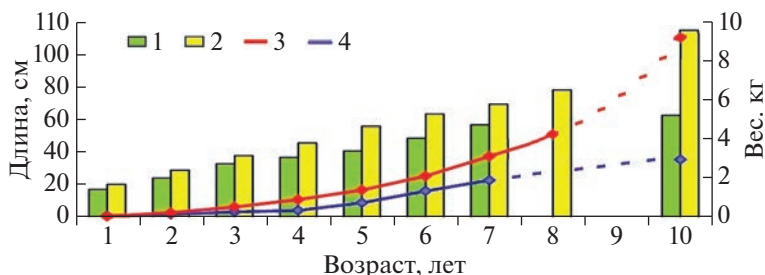


Рис. 3. Показатели длины (гистограмма) и веса (линейный график) *Gadus morhua*, выловленной в губах Западного Мурмана, и трески, обитающей в Баренцевом море (1 и 3 – Западный Мурман, 2 и 4 – Баренцево море, Рыбачья банка) в 1999–2006 гг.



Рис. 4. *Gadus morhua* с буровато-красной окраской (турянка).

Гистологические исследования гонад трески из прибрежных акваторий Западного Мурмана показали, что все особи в выборке конца марта–апреля 2004 г. были половозрелыми (табл. 3). У самок состояние яичников характеризовалось преимущественно как преднерестовое и нерестовое (стадии зрелости: IV, IV–V, V), также отмечены самцы VI стадии зрелости. Гонадосоматический индекс варьировал от 0.8 до 19%. В яичниках нерестовых самок обнаружены гидратированные ооциты, готовые к вымету, а также постовуляторные фолликулы, указывающие на то, что часть зрелых половых клеток уже была выметана. В яичнике самой маленькой половозрелой трески присутствовала последняя порция гидратированных ооцитов и многочисленные остатки постовуляторных фолликулов от вымета предыдущих порций (рис. 9а, 9б). Гонады самцов находились в нерестовом и посленерестовом состоянии. В семявыводящих протоках нерестящихся рыб отмечены многочисленные зрелые спермии, также присутствовали признаки, указывающие на то, что часть спермы уже выметана (рис. 10а, 10б). У посленерестовых особей в семенниках наблюдали восстановительные процессы и остаточные, невыметанные сперматозоиды, которые подвергались резорбции.

Изучение структуры отолитов показало, что в губах Западного Мурмана присутствовали особи трески с отолитами прибрежного, атлантического и промежуточного типов (рис. 11). Количество этих рыб в разные годы было неодинаково. Наиболее многочисленной была треска с отолитами прибрежного типа (в разные годы от 60 до 85%). Реже встречалась треска с отолитами атлантического типа (максимально до 25% в 2004 г.). Самой малочисленной была треска с отолитами промежуточного типа (не более 5%).

Результаты проведенных генетических исследований демонстрировали различный уровень изменчивости аллозимных и микросателлитных локусов, что, например, отразили значения H_o и A_p (табл. 4). Все примененные микросателлитные локусы были высокополиморфными, из шести аллозимных маркеров, напротив, высокий уро-

вень изменчивости демонстрировали только два локуса: *PGI-1** и *LDH**.

Уровень дифференциации тестируемых выборок атлантической трески отличался по селективным и нейтральным маркерам. Несмотря на более высокий уровень селективного воздействия факторов среды в прибрежных акваториях Баренцева и Норвежского морей на фоне их сезонных изменений, выражающийся, в том числе, в структуре отолитов, выявлено достаточно высокое сходство по исследованным аллозимным локусам между выборками вне зависимости от локализации и типа отолита. Это подтвердили высокий уровень идентичности между выборками ($I = 0.994 - 0.999$) и низкие недостоверные значения коэффициента генетической дифференциации θ как в выборках с прибрежным и океаническим типами отолитов, так и между группами выборок с атлантическим и прибрежным типами (табл. 5).

По микросателлитным маркерам результаты при сравнении группировок с атлантическим и прибрежным типами отолитов были сходны с результатами по аллозимам: значение коэффициента дифференциации оказалось низким и недостоверным (табл. 6). О высокой степени генетического сходства, отражающего в определенной степени генетическое единство трески норвежско-баренцевоморского стада (Животовский, 1991), свидетельствуют низкие значения генетической

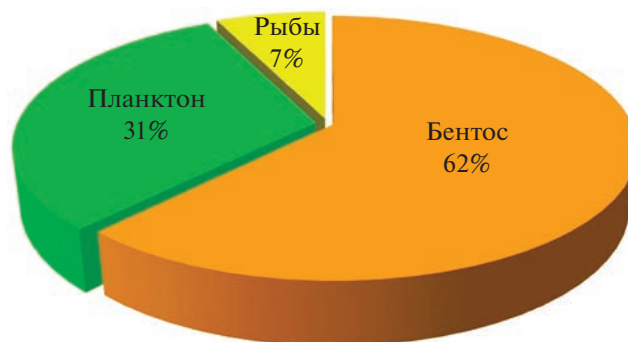


Рис. 5. Состав пищи *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана в 2004 г. (% массы пищевого комка).

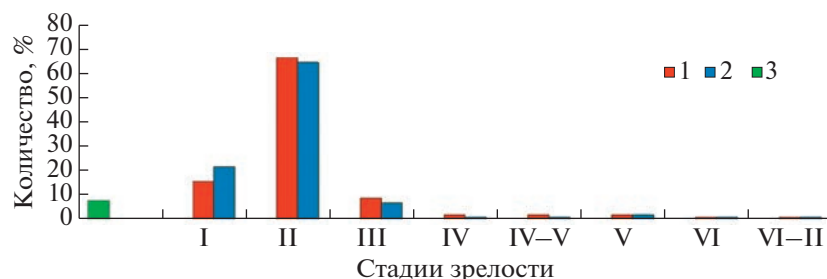


Рис. 6. Стадии зрелости гонад *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана в 1999–2006 гг. Обозначения: 1 — самки (177 экз.); 2 — самцы (147 экз.); 3 — неполовозрелые (27 экз.).

дифференциации как внутри группировки с прибрежным типом отолита, так и группировки с океаническим (табл. 7, 8).

Значения интенсивности миграции генов между группировками трески с океаническим и прибрежными типами отолитов, полученные на основе дифференциации по аллозимным и микросателлитным маркерам имели сходные высокие значения (66.8 и 52.9 мигрантов на поколение соответственно), отражающие интенсивный обмен генетическим материалом между группировками атлантической трески открытых и прибрежных акваторий как Баренцева, так и Норвежского морей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение особенностей роста трески из прибрежья Западного Мурмана и открытой части Баренцева моря показало, что треска открытых акваторий заметно превосходит как по линейным, так и по весовым показателям треску, обитающую в прибрежной зоне. Особенно хорошо эти различия заметны по мере взросления рыб. Интересно отметить, что подобные тенденции описаны и для акваторий Норвежского моря: океаническая треска имеет более высокий темп роста по сравнению с особями из прибрежья и фиордов (Berg, Albert, 2003).

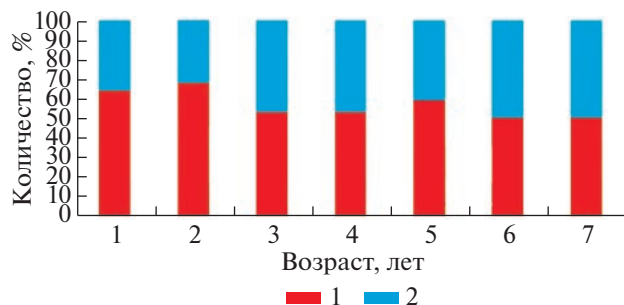


Рис. 7. Соотношение самок (1) и самцов (2) среди атлантической трески губ Западного Мурмана в 1999–2006 гг.

В соответствии с полученными данными, различия в темпе роста между треской прибрежных и открытых акваторий демонстрировали тенденцию увеличения с возрастом. Объяснением этого может быть то, что при относительно одинаковой обеспеченности пищей, молодь трески на мористых участках и в прибрежной зоне растет достаточно ровно, а наблюдаемые с возрастом различия в темпах роста обусловлены выявляемыми различиями в питании. Лучшая обеспеченность пищей (о чем свидетельствовали представленные результаты о большем значении индекса наполнения желудков), более высокая калорийность рыбной диеты (по сравнению с донными беспозвоночными, преобладающими в питании трески в прибрежной зоне) (Макарихина, <http://econf.rae.ru/article/5674>) — все это способствует более высокому темпу роста трески открытых акваторий Баренцева моря.

Характеристики питания и темпа роста, по-видимому, оказывают влияние и на различия в сроках полового созревания трески открытых и прибрежных акваторий: на фоне более высокого темпа роста отмечено позднее созревание трески открытых акваторий. Если в губах Западного Мурмана треска начинает созревать в 3 года, а в массе становится половозрелой к 5–6 годам, то в Баренцевом море (мористые акватории) в этом возрасте созревает только небольшая часть трески, а большинство особей становятся половозрелыми в 8–10 лет (Треска Баренцева моря..., 1996).

Известно, что основные нерестилища трески норвежско-баренцевоморского стада расположены у побережья Норвегии. Оптимальными условиями для размножения считается температура придонного слоя от 4 до 6°C (Световидов, 1948; Треска Баренцева моря..., 1996). При этом температура воды в этом регионе подвержена циклическим изменениям. Так, в течение XX века было два холодных (1900–1920 гг. и 1960–1970 гг.) и два теплых (1930–1950 гг. и с середины 1980-х гг.) периода (Sundby, Nakken, 2008). В периоды потеплений в западной части Баренцева моря складывались температурные условия, способствовавшие

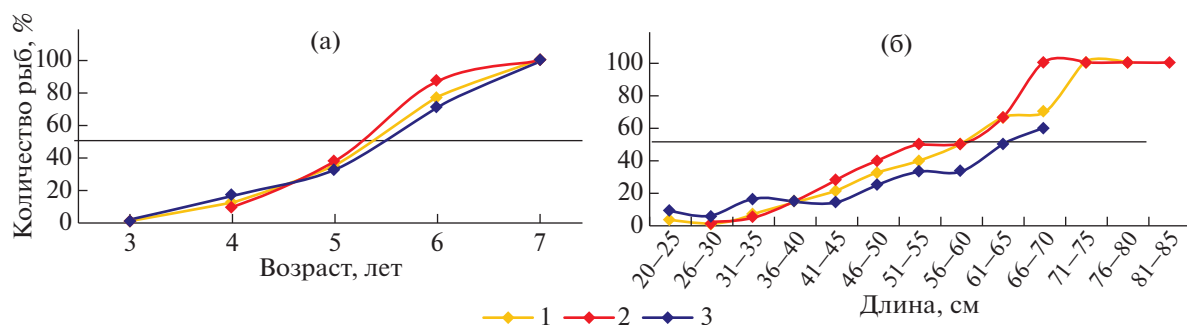


Рис. 8. Огивы созревания *Gadus morhua* губ Западного Мурмана в зависимости от возраста (а) и длины (б) в 1999–2006 гг. (1 – самки и самцы, 2 – самки, 3 – самцы).

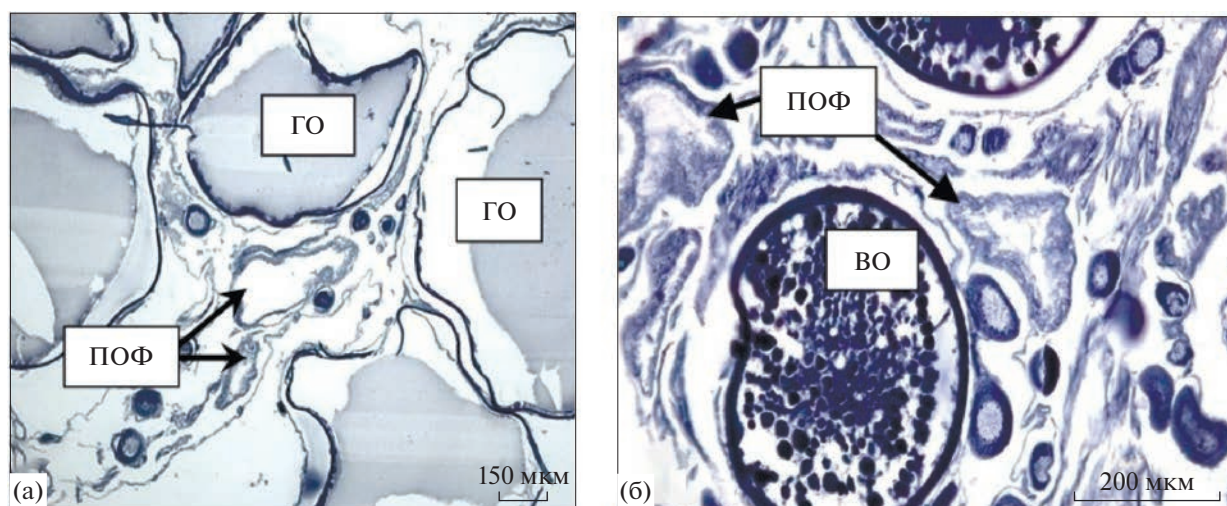


Рис. 9. Фрагменты яичников нерестящихся самок *Gadus morhua*, длина рыб 36 (а) и 44 (б) см. Видны гидратированные (ГО – стадия зрелости V) и вителлогенные (ВО – стадия зрелости IV) ооциты, а также постовуляторные фолликулы (ПОФ).

активному нересту трески также и в водах Западного Мурмана (губы и фиорды Мотовского залива) (Пономаренко, 1996; Борисов и др., 1999; Филина, Тростянский, 2007; Sundby, Nakken, 2008). Считается, что в губах Западного Мурмана нерестится преимущественно молодая, впервые со-

зревающая треска, а старшие, повторно нерестующие особи, покидают губы и заливы Кольского полуострова, предпочитая нерестилища у Лофотенских островов (Пономаренко, 1996). При этом результаты проведенных гистологических исследований позволили уточнить представления о со-

Таблица 5. Уровень дифференциации *Gadus morhua* бассейнов Норвежского и Баренцева морей (по шести аллозимным локусам) на основных уровнях иерархии популяций (значения показателя θ , %)

Статистика	Выборки трески с прибрежным типом отолита	Выборки трески с атлантическим типом отолита	Между треской с прибрежным и атлантическим типами отолитов
Уровень дифференциации, θ	–0.007 недостаточно	–1.457 недостаточно	0.372 недостаточно
95%-й доверительный бутстреп-интервал	[0.516; –0.211]	[–0.516; –1.539]	[0.882; –0.178]
Наиболее дифференцирующие локусы	<i>PGM*</i> (1.1673)	<i>PGM*</i> (–0.0002)	<i>LDH*</i> (0.9461)

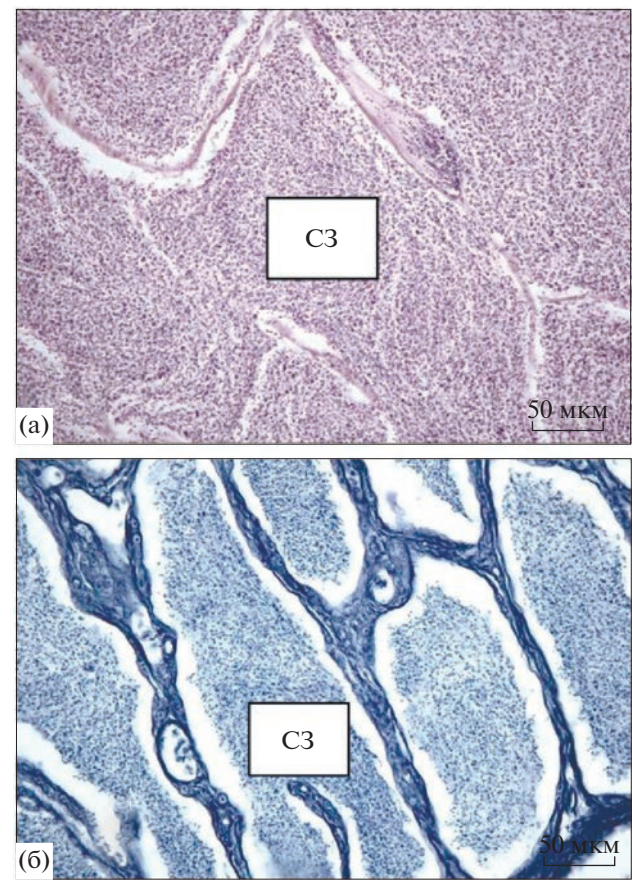


Рис. 10. Фрагменты семенников нерестящихся самцов *Gadus morhua*, длина рыб 29 (а) и 31 (б) см. Видны многочисленные зрелые сперматозоиды (СЗ).

стве нерестовой группировки трески в прибрежье Западного Мурмана. Показано, что из всей выборки 77% составила треска в непосредственно нерестовом или посленерестовом состоянии. Действительно, в основном это была впервые нерестующая треска в возрасте 3–4 лет. Но также в нерестовом состоянии находилась и 11-летняя треска. Еще одно важное наблюдение состоит в том, что четвертую часть нерестовой группировки

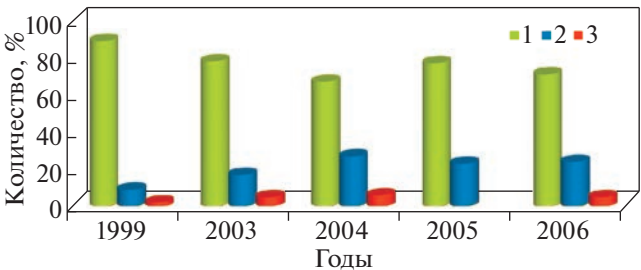


Рис. 11. Соотношение *Gadus morhua* с отолитами различных типов в губах Западного Мурмана (1 – прибрежный, 2 – атлантический и 3 – промежуточный типы отолитов).

из фиорда Ура-губа составляли особи с атлантическим типом отолита, что указывало на их обитание в открытых акваториях Баренцева моря и приход на нерестилище в прибрежной зоне.

Результаты исследования аллозимной изменчивости и полиморфизма ядерной ДНК свидетельствуют, по-видимому, о генетическом сходстве трески прибрежных и открытых акваторий. Так, по белковым маркерам нами не выявлено достоверных различий ни между выборками с прибрежным типом отолита, ни с атлантическим, ни между группами выборок с атлантическим и прибрежными типами отолитов. Это вполне соответствует результатам ранее проведенных по подобной схеме исследований (Артемьева, 1986, 1988), хотя в нашем варианте применено большее количество полиморфных маркерных локусов.

Полученные с использованием микросателлитных маркеров результаты при сравнении трески из открытых и прибрежных акваторий (с атлантическим и прибрежным типом отолитов соответственно) были сходны с данными по аллозимам. Как указывалось выше, генетические исследования были расширены путем дополнительного использования выборок трески из прибрежных и открытых акваторий Норвежского моря для охвата всего норвежско-баренцевоморского стада атлантической трески. Полученные низкие значе-

Таблица 6. Уровень дифференциации *Gadus morhua* бассейнов Норвежского и Баренцева морей (по восьми микросателлитным локусам) на основных уровнях иерархии популяций (значения показателя θ , %)

Статистика	Выборки трески с прибрежным типом отолита	Выборки трески с атлантическим типом отолита	Между треской с прибрежным и атлантическим типами отолитов
Уровень дифференциации, θ	0.585	1.465	0.471
95%-й доверительный бутстреп-интервал	достоверно [0.140; 1.194]	достоверно [0.326; 3.254]	недостоверно [1.610; -0.109]
Наиболее дифференцирующие локусы	<i>Gmo-G12</i> (0.020)	<i>Gmo34</i> (0.090)	<i>Gmo34</i> (0.047)

Таблица 7. Оценки по восьми микросателлитным локусам генетической идентичности (I) (Nei, 1972) (над диагональю) и генетической дифференциации (F_{ST}) (под диагональю) среди выборок *Gadus morhua* с атлантическим типом отоита бассейнов Норвежского и Баренцева морей

Выборки	NL2	BKG	BK
NL2		0.952	0.972
BKG	0.015		0.940
NS	0.002 _{нд}	0.022	

Примечание. По значениям F_{ST} : жирным шрифтом выделены значения, достоверные с учетом поправки Бонферрони; нд – значения недостоверны.

Таблица 8. Оценки по восьми микросателлитным локусам генетической идентичности (I) (Nei, 1972) (над диагональю) и генетической дифференциации на основе F_{ST} (под диагональю) среди выборок *Gadus morhua* с прибрежным типом отоита бассейнов Норвежского и Баренцева морей

Выборки	NVg	NV	NS	BKG	BK
NVg		0.975	0.965	0.979	0.950
NV	0.003 _{нд}		0.959	0.975	0.975
NS	0.009	0.013		0.976	0.951
BKG	0.002 _{нд}	0.005*	0.003 _{нд}		0.961
BK	0.014	0.001 _{нд}	0.007 _{нд}	0.006 _{нд}	

*Значения достоверны при $p < 0.05$. Примечание. По значениям F_{ST} : жирным шрифтом выделены значения, достоверные с учетом поправки Бонферрони; нд – значения недостоверны.

ния генетической дифференциации внутри группировки с прибрежным типом отоита, внутри группировки с океаническим типом, между группировками с прибрежным и океаническим (атлантическим) типами отоитов свидетельствуют о сходстве, единстве на генетическом уровне атлантической трески норвежско-баренцевоморского стада (Животовский, 1991).

Таким образом, исследование с применением двух групп характеристик (биологических и генетических) дало, на первый взгляд, противоречивые результаты: дифференциация по комплексу биологических параметров и сходство как по селективным, так и нейтральным генетическим маркерам. В определенной степени противоречие может разрешить обращение к показателю генной миграции. Его высокое значение свидетельствует об интенсивном уровне обмена генетическим материалом между группировками атлантической трески, “выравнивающему” даже небольшие различия на генетическом уровне. Этому соответствуют результаты ихтиопланктонных сборов на нерестилищах, демонстрирующие постепенный вынос в весенние месяцы пелагической икры и личинок атлантической трески (денатантные миграции) из фиордовых и прибрежных акваторий в открытые районы со смешиванием впоследствии трески океанических и прибрежных популяций (Расс, 1949; Sundby, Nakken, 2008), а также активные миграции молоди и взрослых особей между

прибрежными и открытыми районами (Mork, Gjaever, 1999).

Успешность промысла трески в прибрежной зоне Кольского полуострова зависит от многих факторов, основными из которых являются состояние популяций, характер миграций рыб в зависимости от гидрологических условий в данном году, способствующих или, наоборот, препятствующих образованию плотных и устойчивых концентраций кормовой базы (Руднев и др., 2006). Исследования ПИНРО показали, что сырьевая база прибрежной акватории Мурмана позволяет вести рациональный промысел донных рыб с длительной перспективой, при этом биомасса трески в разные сезоны года варьирует от 22 до 43 тыс. т (Исаев и др., 2002).

В холодные годы весной треска мигрирует на восток преимущественно по Прибрежной ветви Мурманского течения, образуя у берегов плотные промысловые скопления. В теплые – по Основной ветви, когда промысел трески в прибрежной зоне обычно бывает малоэффективным (Руднев и др., 2006). Кроме того, мощные подходы мойвы к берегам в разные по тепловому состоянию водных масс годы являются причиной активной миграции зимовальных скоплений трески в прибрежную зону.

В настоящее время промысел трески в прибрежной зоне Кольского полуострова возможен при использовании тралового, ярусного и удебного лова. Особенности распределения рыб в раз-

ные по гидрологическому режиму годы и сезоны могут стать определяющей причиной в выборе орудия лова (Руднев и др., 2006).

Таким образом, проведенные исследования показали, что у берегов Мурмана, в основном обитает атлантическая треска младших и средних возрастных групп, крупная треска старших возрастных групп встречается реже. Наиболее вероятной причиной меньшей продолжительности обитания трески в водах Мурмана является миграция рыб старших возрастов в мористые районы для улучшения условий откорма, способствующих повышению темпа роста трески открытых акваторий. Хотя треска в исследуемом районе питается достаточно активно, основу ее питания все же составляют достаточно низкокалорийные донные организмы, результатом чего является относительно низкий темп роста.

В период исследования большинство особей у берегов Мурмана была неполовозрелой. Здесь также присутствовали рыбы в преднерестовом, нерестовом и постнерестовом состоянии. Отмечен высокий процент созревших рыб младших возрастных групп. Вероятно, здесь нерестятся преимущественно впервые созревающие особи. При этом повторно нерестующие особи, по-видимому, в результате поиска лучших условий для откорма, покидают губы и заливы Кольского полуострова, предпочитая открытые акватории, и впоследствии мигрируют на нерестилища у Лофотенских о-вов. Можно предположить, что количество молодых половозрелых рыб в нерестовом стаде трески в прибрежных водах Западного Мурмана на фоне благоприятных температурных условий будет определяться урожайностью поколений.

Присутствие в губах Западного Мурмана трески с отолидами как прибрежного, так и атлантического типов свидетельствует об отсутствии строгой приуроченности этих рыб к определенным местам обитания и о наличии постоянного обмена генетическим материалом между ними в результате миграций. Подтверждением этому может служить нерест в губах трески с отолидами атлантического типа, что доказывает происхождение трески прибрежных районов не только от обитающих здесь особей прибрежной группировки, но и от трески открытых морских акваторий.

Проведенные популяционно-генетические сравнительные исследования прибрежной и океанической группировок атлантической трески бассейнов Норвежского и Баренцева морей продемонстрировали относительно высокое их сходство на генетическом уровне. Таким образом, изучение генетического полиморфизма трески мористых участков и губ Западного Мурмана (как составная часть популяции баренцевоморской трески) в сравнении с популяциями трески Норвежского

моря свидетельствуют о высоком уровне генетического единства, формируемого в результате как совместного нереста трески с атлантическим и прибрежным типом отолидов в акваториях Западного Мурмана, так и в результате перемешивания океанической и прибрежной (фиордовой) трески в ходе денатантных и контранатантных миграций на разных этапах онтогенеза в акваториях Норвежского и Баренцева морей (Борисов и др., 1999; Ponomarenko, 1970; Vikebø et al., 2005, 2007; Yargina et al., 2011).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзаданий ФГБНУ “ВНИРО” (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича) и МГУ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность и благодарность сотрудникам “ПИНРО” им. Н.М. Книповича Н.Н. Тростянскому, В.Б. Матюшкину, С.В. Долгову за помощь в сборе материала в губах Западного Мурмана; Н.В. Зуйковой, Н.А. Лепесевич — за участие и помощь в обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1173–1195.
- Артемиева К.Ф. Биохимические характеристики внутривидовых группировок трески Баренцева моря // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. Тез. докл. всесоюз. конф. Мурманск. 1986. С. 223–225.
- Артемиева К.Ф. Некоторые особенности экологии и генетической изменчивости трески в районах Северо-Восточной Атлантики. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ПИНРО. 1988. 21 с.
- Бараненкова А.С., Сорокина Г.Б., Хохлина Н.С. Распределение икринок и личинок основных промысловых рыб Баренцева моря в апреле–июне 1969 г. на путях дрейфа от мест нереста // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 33. С. 34–81.
- Берестовский Е.Г., Анисимова Н.А., Денисенко С.Г. и др. Зависимость между размерами и массой тела некоторых беспозвоночных и рыб Северо-Восточной Атлантики (справочно-информационный материал) // Петрозаводск: КНЦ АН СССР. 1989. 23 с.

- Борисов В.М., Пономаренко В.П., Ярагина Н.А. Критический анализ популяционного статуса прибрежной трески *Gadus morhua* норвежско-баренцево-морского региона // *Вопр. ихтиологии*. 1999. Т. 39. № 1. С. 22–33.
- Брейтфус Л., Гебель Г. Материалы по естественной истории трески и пикши // *Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Отчет о работах в 1904 г.* СПб.: Русская Скоропечатня. 1908. Ч. 1. С. 111–159.
- Глебов Т.И. Треска Мурманского побережья // *Тр. ПИНРО*. 1963. Вып. 15. С. 69–130.
- Дементьева Т.Ф., Плечкова Е.К., Розанова М.И., Танасийчук В.С. Расовый состав трески Баренцева моря // *Докл. первой сессии Гос. океаногр. ин-та*. 1933. № 2. С. 49–78.
- Есипов В.К. К вопросу о расах трески Баренцева моря (мурманская тулянка) // *Изв. научно-промысл. ст. Тр. ин-та по изуч. Севера*. 1931. Вып. 48. Т. 1. С. 75–94.
- 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.
- Зиланов В.К., Борисов В.М., Лука Г.И. Рыбное хозяйство Норвегии. 2017. М.: ВНИРО. 296 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ. 2003. 302 с.
- Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. М.: Изд-во ВНИРО. 2004. 300 с.
- Исаев Н.А., Зубов В.И., Москаленко В.П. Сырьевая база промысла трески и пикши в прибрежной зоне Кольского полуострова в 1999–2000 гг. // *Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей*. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2002. С. 45–54.
- Макарихина С.С. Определение калорийности питания американской норки в естественных местообитаниях // *Научный электронный архив*. <http://econf.rae.ru/article/5674> (дата обращения: 25.12.2022)
- Макеенко Г.А. Генетическая изменчивость атлантической трески (*Gadus morhua* L.) на северо-востоке ареала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР РАН. 2016. 22 с.
- Манкевич Э.М. К методике сбора и обработки возрастных проб трески // *Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бас. Мурманск*. 1966. Вып. 8. С. 53–58.
- Манкевич Э.М. Инструкция по определению популяций трески по структуре отолитов. Отчет за 1970 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1971. 20 с.
- Месяцева Е.В. О биологии трески прибрежных вод Мурмана // *Рыбное хозяйство СССР*. 1936. № 4. С. 27–35.
- Пономаренко В.П. Роль мурманских нерестилищ в воспроизводстве популяции трески в Баренцевом море // *Океанология*. 1996. Т. 36. № 2. С. 268–276.
- Пономаренко В.П., Хохлина Н.С., Сорокина Г.Б. Нерест трески у берегов Мурмана в 1967 и 1968 гг. // *Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бас.* 1970. Вып. 16. Ч. 1. С. 132–142.
- Расс Т.С. Нерест, икра и мальки промысловых рыб Баренцева моря // *Карело-Мурманский край*. 1934. № 3–4. С. 57–60.
- Расс Т.С. Материалы о размножении трески *Gadus morhua morhua* L. и о распределении ее икринок, личинок и мальков в Баренцевом море // *Тр. ВНИРО*. 1949. Т. 17. С. 67–155.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высш. школа. 1967. 327 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М.: Советская наука. 1957. 467 с.
- Руднев В.Г., Бойцов В.Д., Тростянский Н.Н. Сезонная и межгодовая динамика распределения донных рыб в прибрежье Мурмана и ее влияние на рыболовство // *Рыбное хоз-во*. 2006. № 1. С. 66–68.
- Световидов А.Н. Трескообразные // *Фауна СССР. Рыбы*. Т. 9. Вып. 4. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1948. 221 с.
- Сорокин В.П. Овогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua* L.) // *Тр. ПИНРО*. 1957. Вып. 10. С. 125–144.
- Сорокин В.П. Половой цикл и сперматогенез у трески // *Тр. ПИНРО*. 1960. Вып. 12. С. 71–87.
- Строганов 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) // *Вопросы ихтиологии*. 2009. Т. 49. № 2. С. 191–199.
- Строганов А.Н., Лепесевич Н.А., Шевелев М.С., Новиков Г.Г. Атлантическая треска *Gadus morhua* (Gadiformes: Gadidae) из Ура-губы: морфобиологическая характеристика // *Вопр. ихтиологии*. 2010. Т. 50. № 2. С. 184–190.
- Суворов Е.К., Чудинов С.О. О тресковых мальках на Мурмане // *Изв. отд. приклад. ихтиологии и научно-промысл. исслед.* 1927. Т. 6. Вып. 2. С. 233–235.
- Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1996. 285 с.
- Филина Е.А., Тростянский Н.Н. О нересте северо-восточной арктической трески *Gadus morhua* (Gadidae) в прибрежных водах Мурмана // *Вопр. ихтиологии*. 2007. Т. 47. № 1. С. 113–116.
- Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1947. 362 с.
- Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей). М.: Пищепромиздат. 1952. 268 с.
- Allendorf F.W., Seeb L.W. Concordance of genetic divergence among sockeye salmon populations at allozyme, nuclear DNA, and mitochondrial DNA markers // *Evolution*. 2000. V. 54. № 2. P. 640–651.
- 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.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // *Evol. Bioinf. Online*. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Fevolden S.-E., Sarvas T. Distinct genetic divergence between cod (*Gadus morhua*) in fjords and cod in offshore waters in northern Norway // *ICES CM* 2001/L:04. P. 1–10.
- Guo S.W., Thompson E.A. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles // *Biometrics*. 1992. V. 48. № 2. P. 361–372.
- Jakobsdóttir K.B., Jörundsdóttir Th.D., Skírnisdóttir S. et al. Nine new polymorphic microsatellite loci for the am-

- plification of archived otolith DNA of Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. 337–339.
- Jørstad K.E. Genetic analyses of cod in northern Norway // The propagation of cod *Gadus morhua* L.: An international symposium, Arendal, 14–17 June 1983. Flødevigen rapportserie. 1 / Eds E. Dahl, D.S. Danielsen, E. Moksness. Bergen, Norway: IMR. 1984. P. 745–760.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0. 2001. Free program distributed by the authors over the Internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Miller K.M., Le K.D., Beacham T.D. Development of tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. 2000. V. 9. № 2. P. 238–239.
- Mork J., Ryman N., Stahl G. et al. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) throughout its range // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 1580–1587.
- Mork J., Giaever M. Genetic structure of cod along the coast of Norway: results from isozyme studies // Sarsia. 1999. V. 84. P. 157–168.
- Nei M. Genetic distance between populations // Am. Nat. 1972. V. 106. P. 283–292.
- Nordeide J.T. Coastal cod and north-east Arctic cod – do they mingle at the spawning grounds in Lofoten? // Sarsia. 1998. V. 83. P. 373–379.
- Nordeide J.T., Johansen S.D., Jørgensen T.E. et al. Population connectivity among migratory and stationary cod *Gadus morhua* in the Northeast Atlantic – a review of 80 years of study // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2011. V. 435. 269–283.
- Ponomarenko V.P. The structure of otoliths and reasons for changing the ratio between the abundances of population of the Barents Sea cod // ICES CM 1970F:19. P. 1–5.
- Rollefsen G. The otoliths of cod // Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders. 1933. V. 4. P. 1–14.
- Shevelev M.S., Novikov G.G., Stroganov A.N. Ecology and genetic studies of local cod groups (Russian provisional report) // Arctic Fisheries Working Group WD. № 15. Murmansk. April 2005. P. 1–12.
- Sundby S., Nakken O. Spatial shifts in spawning habitats of Arcto-Norwegian cod related to multidecadal climate oscillations and climate change // ICES J. Mar. Sci. 2008. V. 65. P. 953–962.
- Vikebø F.B., Sundby S., Adlandsvik B. Possible connectivity between Arcto-Norwegian cod and Norwegian coastal cod – a model approach // GLOBEC Int. Newslett. 2005. V. 11. № 1. P. 27.
- Vikebø F., Jørgensen C., Kristiansen T., Fiksen Ø. Drift, growth, and survival of larval Northeast Arctic cod with simple rules of behavior // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2007. V. 347. P. 207–219.
- Weir B.S. Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data. Sunderland, Mass.: Sinauer Ass. 1996. 445 p.
- Wennevik V., Jørstad K.E., Dahle G., Fevolden S.-E. Mixed stock analysis and the power of different classes of molecular markers in discriminating coastal and oceanic Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) on the Lofoten spawning grounds, Northern Norway // Hydrobiologia. 2008. V. 606. P. 7–25.
- Wright S. The genetical structure of populations // Ann. Eugen. 1951. V. 15. P. 323–354.
- Yaragina N.A., Aglen A., Sokolov K.M. Cod // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds T. Jakobsen, V.K. Ozhigin. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press. 2011. P. 225–270.
- Zaykin D., Zhivotovsky L., Weir B.S. Exact tests for association between alleles at arbitrary number of loci // Genetica. 1995. V. 96. P. 169–178.

Biological Features of Atlantic Cod *Gadus Morhua* L., 1758 (Gadiformes: Gadidae) of the Murmansk Coast: Race Composition and Fishing

A. N. Stroganov^a, N. A. Yaragina^b, E. A. Filina^b, and E. V. Ponomareva^a

^aBiological Faculty of the Lomonosov Moscow State University (MGU), Moscow, 119234 Russia

^bPolar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO named after N.M. Knipovich), Murmansk, 183038 Russia

The biological features of Atlantic cod in the coastal zones of the Murman for 1999–2006 were studied. The age composition, growth rate and maturation, feeding habits and structure of otoliths were analyzed. Histological and genetic studies were carried out. It was shown that young cod mainly lives and spawns in Western Murman bays. Older cod leaves the bays due to insufficient food supply. The growth rate of young coastal cod is comparable to that of cod in the open part of the Barents Sea. With age, the cod of open sea areas noticeably overtakes the cod that lives in the coastal zone in growth. It was noted that cod spawns in the bays with both coastal and Atlantic types of otoliths. Studies of genetic polymorphism indicate a high degree of genetic similarity between cod groups in the Norwegian and Barents Seas, which is evidenced under the influence of currents (branches of the Norwegian Atlantic Current, the Murmansk Coastal Current) and against the background of migrations at different stages of ontogeny of cod individuals from coastal and open water areas.

Keywords: cod, age, growth rate, maturation, nutrition, gametogenesis, otoliths structure, genetic studies