

УДК 574.2:639.222.2

В.В. Горбачев, А.А. Смирнов**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА ВНУТРИВИДОВУЮ СТРУКТУРУ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ
(*CLUPEA PALLASII*)**

Обобщены и проанализированы литературные данные и материалы авторов по влиянию основных факторов среды на внутривидовую структуру тихоокеанской сельди по всему ареалу ее обитания. В общей сложности анализу подвергнуты данные изучения сельди в 26 районах побережья Евразии и Северной Америки. На основании объединенных эколого-биологических и генетических данных проводится кластеризация выборок сельди из Северного Ледовитого и Тихого океанов. Показано, что на основании генетических данных и особенностей роста и развития вида можно выделить три метапопуляции сельди: трансарктическую, азиатскую (азиатско-тихоокеанскую) и североамериканскую. В работе определено влияние на популяционные параметры сельди таких факторов, как температура воды, соленость и обилие зоопланктона. Установлено, что в течение жизни сельди происходит смена ведущего лимитирующего фактора. На первом году жизни таковым является температура воды, в последующем, когда сеголетки мигрируют из прибрежной в мористую часть акватории, основным лимитирующим фактором становится обилие корма ($p < 0,05$ для обоих факторов). В работе также рассмотрено непосредственное и отсроченное влияние на состояние популяций сельди антропогенного фактора.

Ключевые слова: генетические маркеры (ДНК), метапопуляция, метаанализ эколого-биологических данных, тихоокеанская сельдь, экологические факторы.

V.V. Gorbachev, A.A. Smirnov**INFLUENCE OF ECOLOGIC-BIOLOGIC AND GENETIC FACTORS ON INTRASPECIFIC
STRUCTURE OF PACIFIC HERRING (*CLUPEA PALLASII*)**

In this paper, we summarized and analyzed data from published references and our personal materials on the influence of main environmental factors on intraspecific structure of the Pacific herring on its whole distribution area. In total, we analyzed data collected from 26 areas located on the coast of Eurasia and North America. Herring from the Arctic and Pacific Oceans were clustered based on combined ecological-biological and genetic data. As shown, it is possible to distinguish three herring metapopulations, such as trans-arctic, Asian (Asian-Pacific) and North American, on the basis of genetic data and growth characteristics and development of the species. The influence of the following factors on the parameters of herring populations were determined, such as seawater temperature, salinity and abundance of zooplankton. As established, change of the leading limiting factor occurs during the life of the herring. In the first year of life, this includes seawater temperature; later, when the fingerlings migrate from the coastal part to the seaward area, the main limiting factor is the abundance of food ($p < 0,05$ for both factors). The direct and delayed influence of the anthropogenic factor on the condition of herring populations is also discussed.

Key words: genetic markers (DNA), metapopulation, meta-analysis of ecological and biological data, Pacific herring, environmental factors.

DOI: 10.17217/2079-0333-2019-48-59-70

Введение

Тихоокеанская сельдь (*Clupea pallasii*) исследуется уже более 100 лет, и к настоящему времени накоплен огромный объем данных, посвященных экологии, генетике и различным аспектам биологии данного вида. Однако, несмотря на длительный период исследований, большинство работ ранее проводились в рамках локальных географических регионов, что увеличивало потребность в обобщении результатов, полученных ранее по всему ареалу [1, 2]. Актуальность подобных обобщающих исследований растет с каждым годом ввиду того, что научная методология усложняется, а объем накапливаемых знаний увеличивается в нелинейной зависимости. Поэтому в настоящее время в биологии получили распространения работы, выполняемые с приме-

нением метаанализа – метода биостатистики, предполагающего переосмысление первичных результатов, полученных другими исследователями [3]. К областям, где подобные подходы могут быть успешно реализованы, относятся и работы по изучению внутривидовой структуры рыб, особенно в связи с условиями их обитания. Это позволяет выявлять междисциплинарные не описанные ранее связи, в том числе между генетикой и экологией. Помимо популяционной структуры, вторым немаловажным предметом исследований является ранжирование экологических факторов по степени их возможного влияния на биологию вида.

Исследования популяционной структуры тихоокеанской сельди ранее проводились с применением морфометрических методов [1, 4–5]. Однако понимание возможности онтогенетической изменчивости вида и влияния на количественные признаки условий обитания способствовало применению в популяционных исследованиях генетических методов. Исторически ранее появились методы, оценивающие полиморфизм аллозимов [6, 7], а с появлением полимеразно-цепной реакции (ПЦР) стали применяться методы, учитывающие единичные мутации в молекулярных маркерах, например, таких как митохондриальная ДНК (далее мтДНК) или микросателлиты [7–10]. В настоящее время разработка методов кластеризации позволила использовать для одного и того же анализа результаты, полученные из различных источников, что дало импульс для обобщения различных независимых величин [11]. Подобный подход позволяет использовать комплексные эколого-биологические и генетические результаты, как взятые из литературы, так и опубликованные нами ранее.

Ввиду того, что генетические исследования, опубликованные нами ранее [9], охватывали почти весь ареал тихоокеанской сельди, представлялось целесообразным произвести объединение, совместный анализ генетических и эколого-биологических данных и оценку влияния последних на внутривидовую генетическую структуру тихоокеанской сельди.

Материалы и методы

В качестве материалов для исследования послужили собственные неопубликованные и опубликованные нами ранее генетические данные [9, 12], а также данные по таким биологическим характеристикам изучаемого вида, как размерный состав популяций, темпы роста сельди и влияние на него условий обитания [1, 13–23]. Нами также были использованы многолетние значения солености и температуры воды, биомассы зоопланктона в разных частях ареала сельди. Они были взяты из метеорологических онлайн-сервисов (<https://www.ndbc.noaa.gov/>) или литературных источников [1, 24–37]. Для проведения сравнительно-аналитических исследований использовали непараметрические методы статистики. Полученные значения сводили в таблицу в программе Excel 2010 и анализировали в программе Statistica ver.10.0. Нумерации выборок для дендрограмм, построенных на основании генетических и эколого-биологических данных, не совпадают между собой.

Результаты и обсуждения

Приведем результаты опубликованных нами популяционно-генетических работ по сельди [9, 12, 38], которые охватывают почти весь ареал ее обитания. На рис. 1 и 2 показаны места взятия обработанных в ходе этих исследований проб и дендрограмма ближайшего сходства (соответственно), построенная на основании полиморфизма контрольного региона мтДНК с помощью описанного нами ранее метода [12]. Для построения диаграммы было использовано более 1 600 последовательностей. Для проведения статистической обработки данных в качестве аутгруппы была взята атлантическая сельдь (*Clupea harengus*) – выборка под номером 12 на рис. 2.

Как видно из дендрограммы (рис. 2), генетически внутривидовая структура тихоокеанской сельди представлена двумя кластерами, внутри которых дифференциация между выборками в целом незначительная ($p > 0,05$). Однако несколько выборок показали устойчивое отличие ($p < 0,05$) от остальных. Это выборки под номером 4 (оз. Айнское, о. Сахалин), 23 (зал. Портейдж, Британская Колумбия), 9 (Анадырский залив) и 11/13 (Белое море). Две последние при этом объединились в один микрокластер. Это дает основание предполагать наличие трех метапопуляций во внутривидовой структуре тихоокеанской сельди. Одна из них – метапопуляция морей Дальнего Востока, вторая – метапопуляция западного побережья Тихого океана и третья – метапопуляция Северного Ледовитого океана.

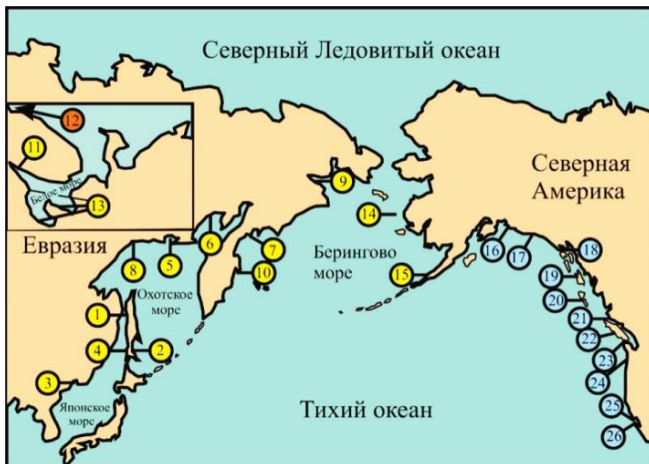


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материала. Все выборки, помеченные желтым цветом, относятся к евразийской группе и на карте располагаются западнее полуострова Аляска, остальные, помеченные синим, – североамериканские

Примечание. В качестве внешней группы взята атлантическая сельдь Норвежского моря (выборка 12, оранжевый цвет)

Основанием для использования термина «метопуляция» при описании внутривидовой структуры сельди послужили некоторые аргументы: приемлемость почти для всех выборок модели пространственной экспансии (потока генов), свидетельствующей о наличии значимых миграций (от 4 до 50% на поколение), и многочисленные свидетельства того, что флуктуация численности в различных частях ареала сельди приводила к изменению нерестовых и кормовых ареалов, к их расширению или сужению и смешиванию рекрутов из разных скоплений, с перекрывающимися между собой районами распространения.

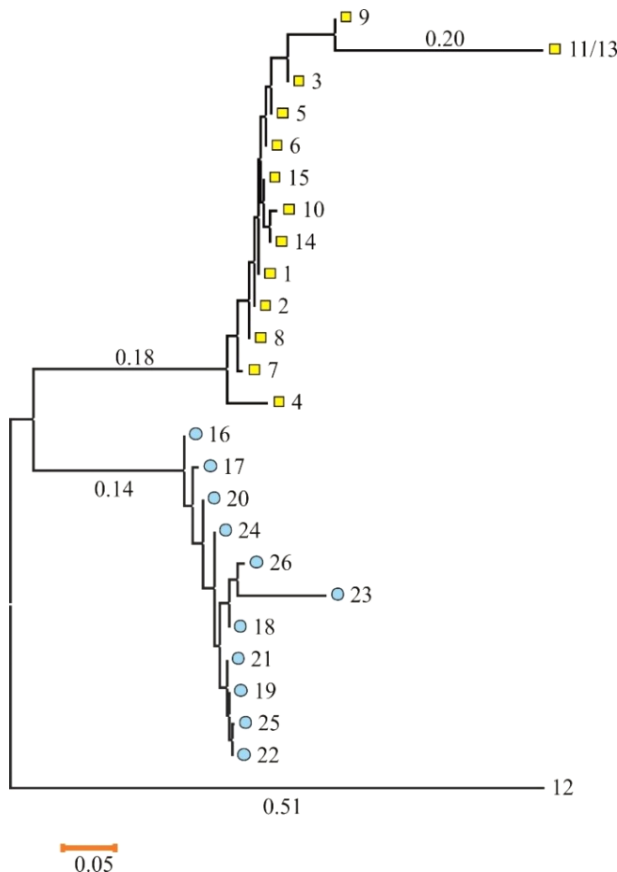


Рис. 2. N_j – дендрограмма, рассчитанная на основании попарных генетических дистанций. Выборка под номером 12 – атлантическая сельдь, взята в качестве внешней группы

Примечание. Номера с синими и круглыми метками – североамериканские выборки, номера с желтыми квадратными метками – евроазиатские. Цифры на ветвях – генетические дистанции. В нижней части рисунка приведена размерная шкала

После получения данных о дифференциации внутривидовой структуры тихоокеанской сельди необходимо было решить вопрос: возможно ли сопоставление результатов эколого-биологических и генетических исследований? Для этого были обобщены кривые роста сельди по всему ареалу. Результаты этих исследований представлены на рис. 3. Ввиду многочисленных пересечений в кривых роста и сложности их описания эти данные сами по себе обсуждаться в тексте не будут, отметим лишь, что всего для анализа использовали 17 выборок, собранных вдоль побережья Тихого океана от Желтого моря до Калифорнии, а в акватории Северного Ледовитого океана – собранных в Белом, Баренцевом, Карском и Чукотском морях.

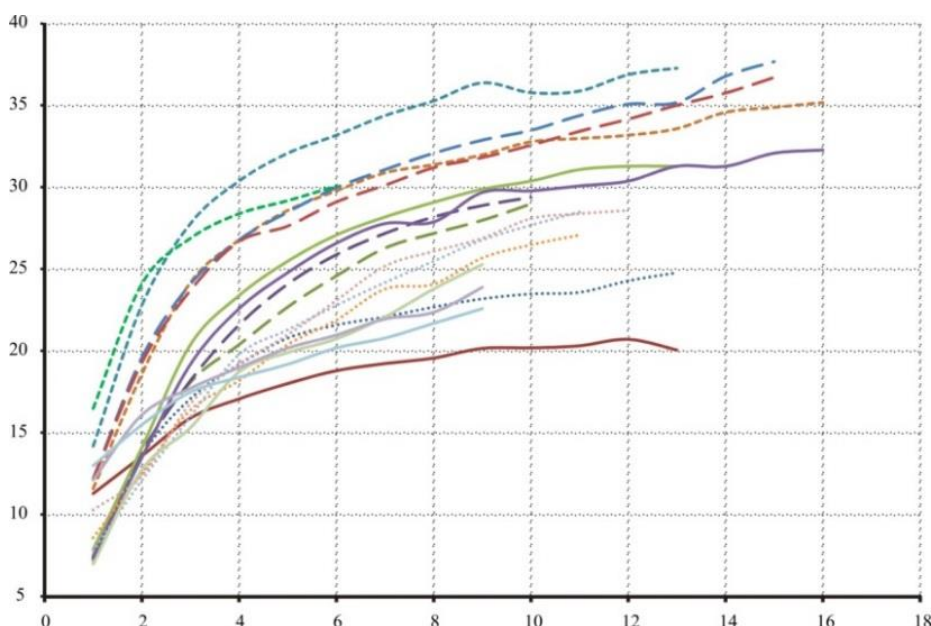


Рис. 3. Обобщенные данные по кривым роста.
 На шкале абсцисс указаны годы жизни сельди, на шкале ординат – средняя длина ее тела (см)

Даже в первом приближении можно заметить, что все кривые разделяются на три группы по их кривизне в начале графика (это свойственно для всех евразийских выборок), а также по темпам роста, начиная с первого года жизни сельди.

На основании полученных кривых роста нами была построена матрица попарных расстояний, с учетом которой была построены дендрограмма сходства кривых роста (рис. 4) и граф многомерного шкалирования (рис. 5). Нумерация выборок одинакова для обоих рисунков и соответствует таковой на рис. 1.

На дендрограмме хорошо выделяются три кластера, отмеченные разным цветом. Самый верхний, окрашенный синим цветом кластер объединяет все выборки сельди из Белого, Карского, Баренцева, Чукотского морей с медленным ростом. К нему же, как это ни удивительно, относятся выборки их северных частей Охотского и Берингова морей.

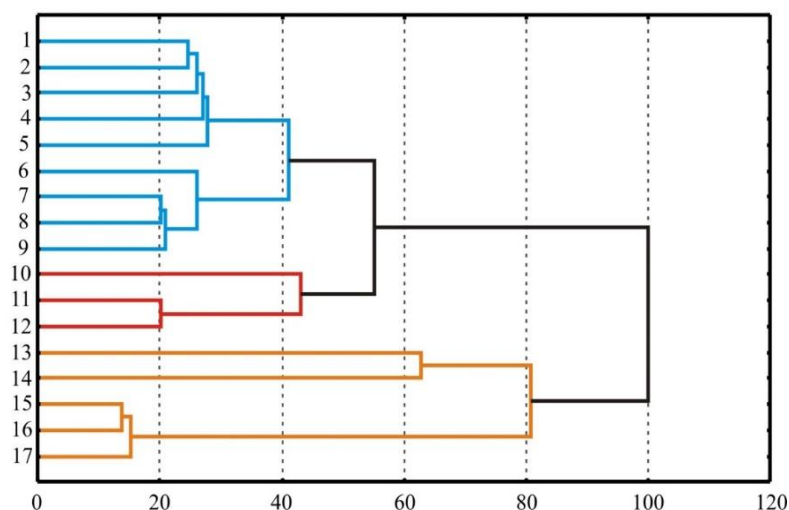


Рис. 4. Дендрограмма сходства, построенная на основании кривых роста тихоокеанской сельди в разных частях ареала. На оси ординат указаны номера выборок, на шкале абсцисс – условное расстояние размерностью 0 до 100

Весьма логичным, с одной стороны, однако весьма обескураживающим является то, что выборки сельди из Охотского моря по темпам ее роста кластеризуются с выборками из Северного Ледовитого океана, вместе с тем в обсуждаемом кластере они вместе с выборкой из Анадырского залива образуют собственную подгруппу (рис. 4, номера выборок 6–9). Скорее всего, это связано с близкими гидрологическими и температурными условиями обитания в северных частях Охотского и Берингова морей, определяющими темпы роста рыб.

Средний кластер рис. 4 (номера 10–12), окрашенный красным цветом, образуют североамериканские выборки. Он полностью совпадает с генетическим кластером на дендрограмме рис. 2. В нижний оранжевый кластер входят выборки сельди из Желтого, Японского и южной части Берингова морей с наиболее высокими темпами роста (номера 13–17).

Для более детального изучения внутривидовой эколого-биологической и генетической дифференциации тихоокеанской сельди был смоделирован граф многомерного шкалирования (рис. 5). На нем, как и на предыдущем рисунке, можно легко заметить наличие трех кластеров или трех скоплений точек, но эколого-биологические и генетические значения в них согласуются между собой лишь частично. При детальном анализе данных возможно заметить, что евразийским выборкам свойствен больший разброс значений, чем для североамериканских. С одной стороны, все они характеризуются высокой скоростью роста после первого года жизни, а затем при достижении 3–4-летнего возраста – ее заметным уменьшением, с другой стороны, все выборки из морей Евразии (западнее полуострова Аляска) растут в течение более длительного периода и достигают больших средних размеров.

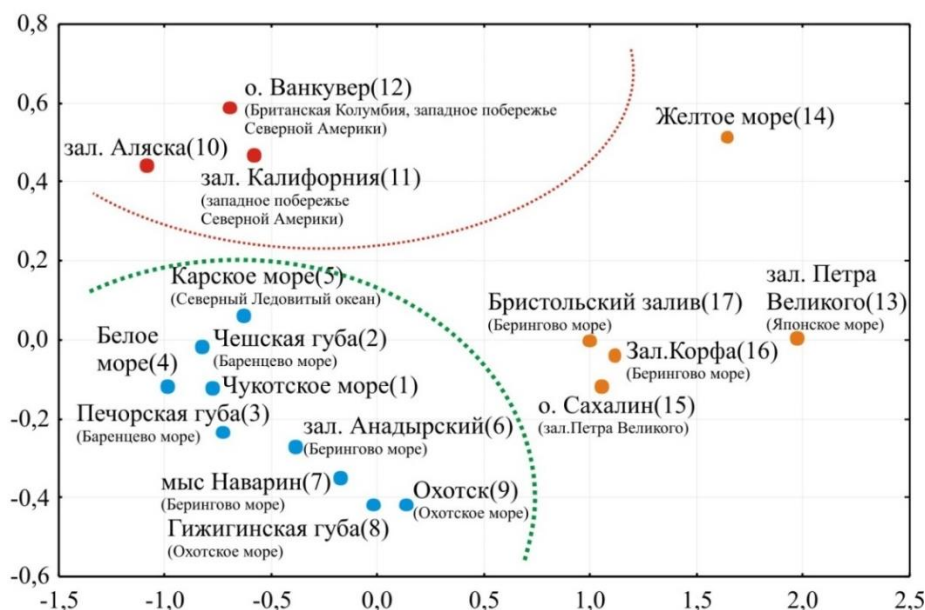


Рис. 5. Граф многомерного шкалирования. Шкалы – условное двумерное математическое пространство, в котором были распределены выборки. В верхней части рисунка отделены выборки сельди с побережья Северной Америки, в нижней левой части – выборки с арктического и северо-западного побережья Евразии

Для всех североамериканских выборок заметен более сглаженный рост, притом что сами рыбы достигают меньшей длины. В данном случае можно утверждать, что специфика роста помимо экологических факторов определяется генетическими признаками, поскольку такие экологические факторы, как кормность, соленость или температура воды, могут увеличивать разброс значений для кривых роста, но не могут менять кривизны линий на графике, представленном на рис. 3. «Азиатская генетическая линия», по нашему мнению, имеет столь сильный разброс значений в первую очередь по причине значительных изменений гидрологических условий и кормности районов, расположенных в разных частях весьма обширной дальневосточной части ареала.

Для определения общего тренда было произведено объединение всех кривых роста в соответствии с их географической принадлежностью (рис. 6). Представленные на рисунке данные показывают, что для сельди из североамериканских выборок свойственна высокая скорость роста в первый год жизни и ее постепенное замедление в последующие годы. Сельдь из Северного Ледовитого океана и морей Дальнего Востока имеет иную тенденцию линейного роста. С одной стороны, это не удивительно – в литературе существуют данные, что личинки сельди из Британской Колумбии в своем раннем развитии могут достигать 27 мм длины [39] и, следовательно, переходят в стадию малька при большей длине. Личинки сельди в дальневосточных скоплениях трансформируются в мальков уже при достижении длины чуть более 20 мм [1]. Мы не исключаем, что эти особенности роста закреплены на генетическом уровне. Кривая темпов роста для североамериканской сельди в целом имеет более пологий вид, чем для сельдевых популяций

из дальневосточных морей и Северного Ледовитого океана. Для последних популяций свойствен более медленный рост в самом начале развития и более высокий в течение второго и третьего годов жизни. Именно это позволяет им заметно обгонять в росте североамериканскую сельдь.

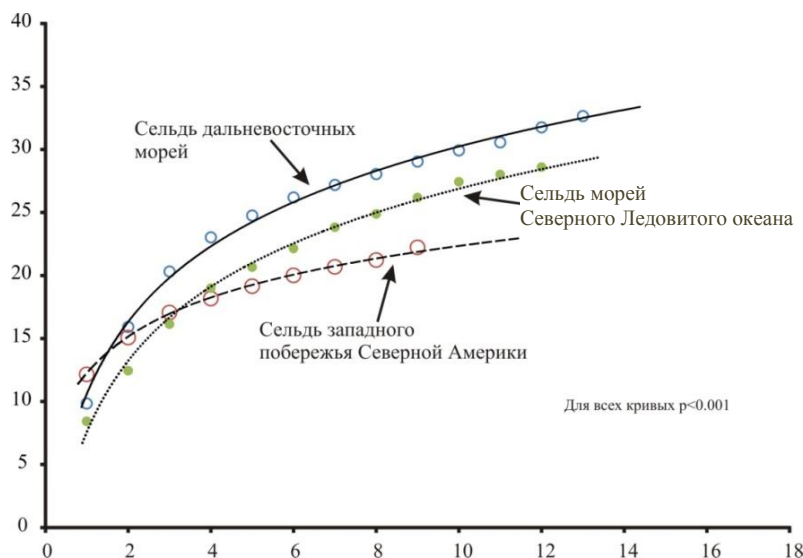


Рис. 6. Обобщенные тренды роста для выборок сельди из акваторий Дальнего Востока, Северного Ледовитого океана и Северной Америки. На оси абсцисс – возраст сельди в годах, на оси ординат – длина тела рыб в см. Доверительный интервал (95%) не показан

Мы предположили, что подобное явление связано с изменением лимитирующего экологического фактора, действующего в период раннего развития рыбы, продолжающегося от момента вылупления личинки до одного года, и последующей заменой его другим лимитирующим фактором. Чтобы проверить это предположение, мы проанализировали влияние на развитие сельди солености, кормности и температуры воды. Для проверки предположений о зависимости между экологическими факторами и темпами роста была определена степень их корреляции и дана статистическая оценка уровня ее значимости. Результаты этих расчетов представлены на рис. 7.

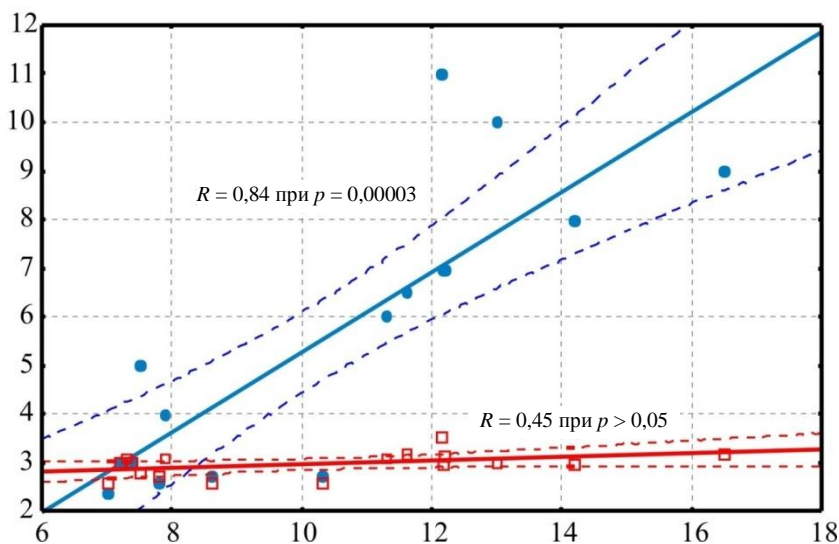


Рис. 7. Корреляционная зависимость между температурой (синий тренд) и соленостью (красный тренд) воды и ростом сельди на первом году жизни. На оси абсцисс – длина рыбы в см, на оси ординат – значения экологического фактора в метрических единицах (для солености ‰, для температуры С°)

Проверка статистической значимости корреляции показала, что между температурой и ростом сельди выявлена сильная корреляционная зависимость с низким уровнем значимости. Для солености такая зависимость не выявлена. Проверка предположения о влиянии на скорость роста сельди кормности водоема (оценивали значения биомассы зоопланктона в мг/м³ в различных частях ареала сельди) показала значительную отрицательную зависимость для первого года жизни, хотя в свою очередь так же, как и для солености, статистически не значимую.

Исходя из этого, был сделан вывод о том, что основным лимитирующим фактором в первый год жизни сельди является температура воды, поскольку даже при бедной кормовой базе малек сельди быстрее набирает вес и длину, когда соотношение трат на единицу питания у него недостаточно высоко. Таким образом, мы полагаем, что для успешного роста на первом году жизни важно не обилие корма само по себе, а соотношение затрачиваемой энергии на единицу питания и энергии, высвобождаемой от усвоения этого корма. В теплых акваториях такое соотношение действует в пользу набора массы из-за пониженных энергетических затрат молодых особей, а в холодных акваториях – наоборот. Однако это не объясняет, почему тренды роста «переворачиваются», и малые по размеру сеголетки из морей Евразии обгоняют североамериканскую сельдь в последующие годы.

Как уже отмечалось выше, мы полагаем, что на разных этапах жизненного цикла сельди происходит смена лимитирующих экологических факторов. Для проверки этого предположения мы оценили, как изменяется значение корреляции в разные годы жизни сельди, вплоть до шестого, при попарном сравнении данных по температуре, солености и биомассе зоопланктона. Результаты этих исследований представлены на рис. 8. Они свидетельствуют о том, что влияние температуры перестает быть статистически значимым уже на четвертом году жизни. В первый – третий годы жизни значение r колеблется от 0,00003 до 0,033 и по мере увеличения возраста рыб уменьшается. При этом корреляционная зависимость на протяжении первых шести лет жизни носит высоко достоверный характер (самый верхний тренд на рис. 8). Значения корреляции между размерами разновозрастных рыб и соленостью воды и кормностью акваторий носят случайный характер и статистически незначимы. Они приведены на рис. 8. Их анализ показывает, что корреляция между размерами сельди и температурой и соленостью имеет обратную зависимость, а между размерами сельди и обилием кормов – прямую.

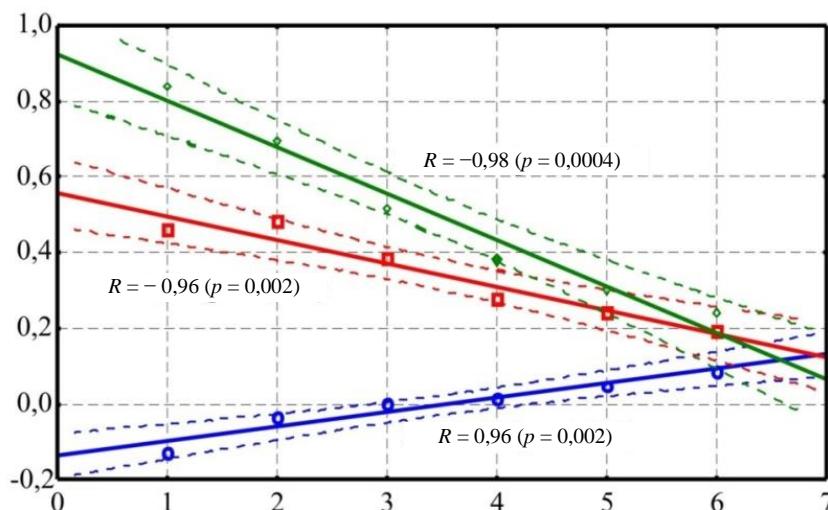


Рис. 8. Изменение значений корреляции между скоростью роста сельди в разные годы жизни и температурой (зеленая линия), соленостью (красная линия) и обилием корма (синяя линия). На оси абсцисс – возраст рыб в годах, а по оси ординат – значения корреляции для каждого года жизни, объединенные в общий график

Таким образом, на основании рис. 8 можно сделать обоснованный вывод о том, что на первом году жизни температура действительно является лимитирующим фактором, достоверно коррелирующим с размером сеголеток. Обилие кормов как фактор влияет на рост рыбы в обратной зависимости – то есть сеголетки сельди из теплых, но бедных по биомассе зоопланктона акваторий в целом превышают по размерам сеголеток из холодных, но богатых зоопланктоном морей. По мере взросления, когда сеголетки покидают «домашний» прибрежный биотоп и мигрируют в мористую часть акватории, температура как фактор начинает влиять на рост рыбы в меньшей степени. С каждым годом это значение уменьшается, пока к четвертому году жизни не становится статистически незначимым по причине того, что рыбы могут выбирать оптимальные для себя температурные условия (мигрировать).

При этом начиная со второго года жизни обилие кормов оказывает прямое влияние на длину и размеры молоди сельди (не исключая при этом влияние генетического фактора, поскольку степень кривизны на графиках роста не устраняется изменениями экологических условий). Начиная с третьего года зависимость становится положительной для всех анализируемых выборок.

Это свидетельствует о замене одного лимитирующего фактора на другой. Что касается солёности, то обратная зависимость для этого фактора объясняется, по-видимому, высокой, увеличивающейся с возрастом способностью сельди к поддержанию постоянства внутренней среды.

На состояние популяций сельди, как было сказано выше, оказывает влияние антропогенный фактор. Его, к сожалению, невозможно выразить в виде однообразных метрических величин, а следовательно, сложно просчитать с использованием простых моделей, а также по причине того, что он носит слабо предсказуемый характер. Оценка антропогенной нагрузки затруднена еще и потому, что при воздействии на организм и популяцию рыб она проявляет себя непосредственно (выловом сельди) и опосредованно (загрязнением окружающей среды; уничтожением нерестовых биотопов сельди; разрушением пищевых цепей). Первое проявляется в виде нерационального использования ресурсов тихоокеанской сельди, ведущего к снижению численности ее популяций, уменьшению размеров, искажения частот генетических признаков и, следовательно, внутривидовой структуры. Так, отметим, что в прошлом столетии тихоокеанская сельдь почти по всему ареалу испытала депрессивное уменьшение численности [40].

Что касается опосредованного воздействия, то оно проявляется не только в загрязнении окружающей среды химическими агентами, но и в уменьшении устойчивости пищевых цепей, включающих сельдь. Так, согласно недавнему исследованию Н.И. Науменко [41], зоопланктон способен потреблять микроскопические частицы пластика, образующегося при разрушении в морской среде бытового мусора. Они скапливаются в пищеварительном тракте рачков и негативно влияют на всю последующую пищевую цепь.

Подводя итог исследованию, проведем объединение эколого-биологических и генетических данных в одну таблицу. Для этого нами было выделено в последовательностях гипервариабельного сегмента 1 мтДНК 7 филогенетически информативных мутаций (P_i), влияющих на образование кластеров между выборками, они были внесены в общую таблицу для кластеризации в программе Statistica и обчислены совместно для каждой выборки с данными по трендам роста. Итоговые реконструкции с учетом полученных обобщенных значений представлены на рис. 9.

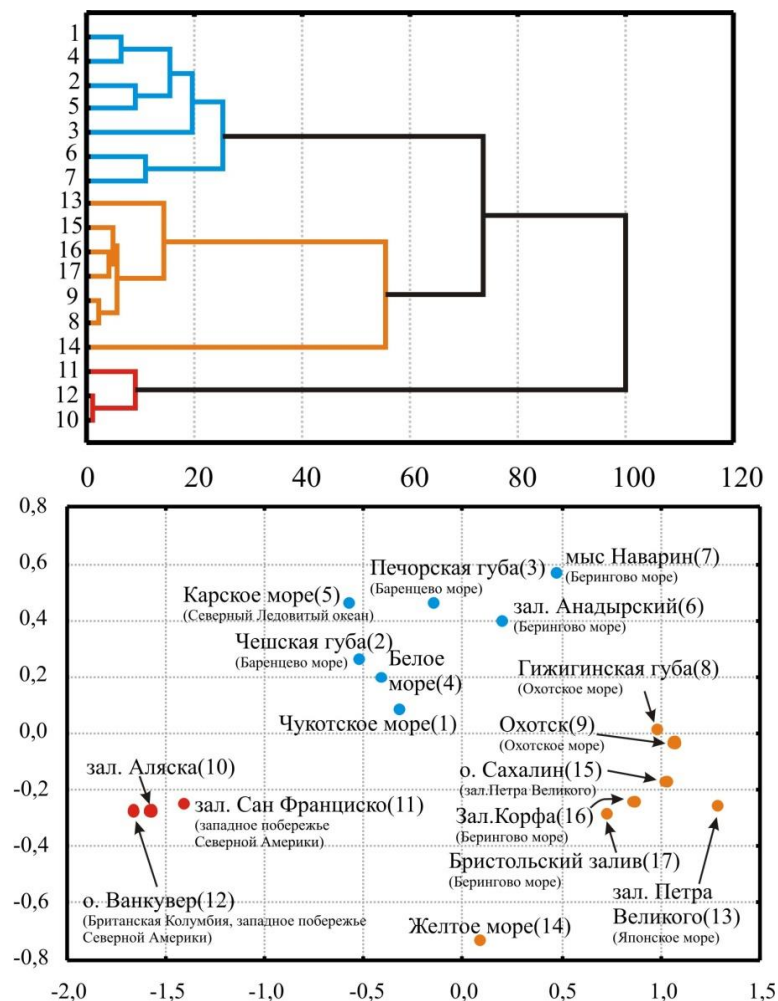


Рис. 9. Объединенный рисунок многомерного шкалирования и дендрограммы сходства

Примечание. Шкалы – условное двумерное математическое пространство, в рамках которого были распределены выборки

С применением совмещенных генетико-эколого-биологических данных также можно увидеть наличие трех кластеров. На дендрограмме они более соответствуют объективным значениям и кластеризуются по географическому признаку. Например, выборки из Охотского моря, показанные на рис. 9, демонстрируют большую близость с выборками из Берингова и Японского морей. Все это подтверждает возможность проведения междисциплинарных исследований, интегрирующих результаты, полученные с применением разных методик.

Наложение результатов кластеризации на географическую карту позволяет очертить границы распространения в Северном полушарии выделенных нами трех метапопуляций тихоокеанской сельди (рис. 10).



Рис. 10. Карта-схема, суммирующая данные генетических и эколого-биологических исследований сельди

Примечание. Выделены ареалы трех метапопуляций сельди: трансарктическая метапопуляция (ареал заштрихован наклонными линиями (темно-синий цвет), в акватории Северного Ледовитого океана); азиатская метапопуляция (ареал заштрихован перекрестными линиями (оранжевый цвет), в акваториях морей Дальнего Востока вплоть до берегов Аляски); североамериканская метапопуляция (ареал заштрихован наклонными линиями (красный цвет), в акваториях восточнее Аляски и вдоль побережья Северной Америки)

Из рис. 10 видно, что метапопуляция, обитающая в акватории Северного Ледовитого океана, имеет дизруптивный ареал. Она, как и дальневосточная метапопуляция сельди, относится к одной генетической линии. Границы ареала дальневосточной метапопуляции простираются от Желтого моря до берегов Аляски и отчасти пересекаются с ареалом трансарктической метапопуляции сельди в северной части Берингова моря (генетически сельдь из Анадырского залива ближе к сельди Белого моря – рис. 2, выборки 9, 11–13). По данным генетического анализа, полиморфизм этих двух метапопуляций падает с юга на север. Это постепенное генетическое обеднение можно объяснить удалением от мест с оптимальными условиями обитания [9, 12].

Границы распространения североамериканской метапопуляции простираются от южной части полуострова Аляска вплоть до полуострова Калифорния. Сельдь может смешиваться в той части ареала, где метапопуляции граничат друг с другом. При этом уровень миграций несимметричный. Доля мигрантов из морей Дальнего Востока в акваторию залива Аляска составляет около 1%. Обратные миграции в Чукотское и Берингово моря незначительны, за все время исследований были встречены всего две особи из североамериканской метапопуляции [9, 12, 38].

Заключение

Сравнительный анализ результатов изучения генетического и эколого-биологического разнообразия и сходства представителей тихоокеанской сельди, собранных в 26 районах, охватывающих весь ареал ее распространения в Северном Ледовитом и Тихом океанах, показывает, что, исходя из различий ее биологических, экологических и генетических данных, во внутривидовой структуре тихоокеанской сельди можно выделить три кластера, каждый из которых пред-

ставляет отдельную метапопуляцию. При этом на границах ареалов этих метапопуляций возможно смешивание (поток генов).

На популяционную структуру сельди влияют множество факторов внешней среды, и по мере взросления сельди происходит смена ведущего лимитирующего фактора. В ранний период, по нашему мнению, таковым является температура, а в поздний – обилие кормов (биомасса зоопланктона). По этой причине пересекаются тренды роста из разных географических районов обитания тихоокеанской сельди.

У берегов Северной Америки экологические факторы, воздействующие на местные скопления сельди, более однообразны, однако особи, обитающие в этих условиях, показывают большее генетическое разнообразие. Напротив, выборки сельди у берегов Евразии по генетическим признакам более однородны, однако экологические факторы, свойственные для разных районов распространения вида, имеют больший разброс значений. В первую очередь это касается температуры и обилия кормов.

Литература

1. Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. – Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 2001. – 330 с.
2. Whitehead P. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeioidi). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. – 1985. – Vol. 125. – 303 p.
3. Norman S.T. Tutorial in biostatistics. Meta-analysis: formulating, evaluating, combining, and reporting // *Statistics in Medicine*. – 1999. – № 18. – P. 321–359.
4. Смирнов А.А. К вопросу популяционной принадлежности сельди, пойманной дрейфтерными сетями в юго-восточной части Охотского моря в июне 2000 г. // *Известия ТИНРО*. – 2002. – Т. 130, ч. III. – С. 1212–1214.
5. Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь. – Магадан: МагаданНИРО, 2009. – 149 с.
6. Grant W.S., Utter F.M. Biochemical population genetics of Pacific herring (*Clupea pallasii*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1984. – Vol. 41. – P. 856–864.
7. Domanico M.J., Phillips R.B., Schweigert J.F. Sequence variation in ribosomal DNA of Pacific (*Clupea pallasii*) and Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1996. – Vol. 53. – P. 2418–2423.
8. Genetic structuring among Alaskan Pacific herring populations identified using microsatellite variation / M. O'Connell, M.C. Dillon, J.M. Wright, P. Bentzen, S. Merkouris, J. Seeb // *Journal of Fish Biology*. – 1998. – Vol. 53. – P. 150–163.
9. Effect of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogenetic and demographic histories of Pacific herring (*Clupea pallasii*) / J. Liu, A. Tatarenkov, T. Beacham, V.V. Gorbachev, S. Wildes, J. Avise // *Molecular Ecology*. – 2011. – Vol. 20. – № 18. – P. 3879–3893.
10. Laakkonen H. M., Lajus D. L., Strelkov P., Väinölä R. Phylogeography of amphiboreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // *BMC Evolutionary Biology*. – 2013. – Vol. 13. – № 1. – P. 1–16.
11. Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. – USA, New York: Columbia University Press, 1987. – 512 p.
12. Филогеография тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) некоторых морей Евразии / В.В. Горбачев, Л.А. Черноушанова, П.Н. Панфилова, И.К. Трофимов, Р.Л. Батанов, В.Г. Чикилев, А.А. Бонк, И.О. Нехаев, Л.Л. Соловечук, А.В. Вакатов // *Генетика*. – 2012. – Т. 48, № 9. – С. 1091–1097.
13. Световидов А. Н. Фауна СССР. Рыбы. Т. 2, вып. 1. Сельдевые (Clupeidae). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 331 с.
14. Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 566 с.
15. Moberly A.S. Age, sex and size composition of Pacific herring, (*Clupea pallasii*), from southeastern Alaska and Yakutat during winter and spring, 1971–1972 // *ADF&G: technical data report* № 15. – State of Alaska, 1974. – 21 p.
16. Алтухов К.А. Сельдь Соловецких островов // *Биология Беломорской сельди. Исследования фауны морей*. Т. XVI (XXIV) (Работы Беломорской биологической станции). – 1975. – С. 53–92.

17. *Spratt J. D.* Status of the pacific herring, *Clupea harengus pallasii*, resource in California 1972 to 1980 // Fish Bulletin 171. – State of California the resources agency. California department of fish and game, 1981. – 107 p.
18. *Spratt J. D.* The pacific herring resource of Tomales and San Francisco bays: by its size and structure 1976 // Marine resources technical report № 33. – California department of fish and game. – 1976. – 46 p.
19. *Науменко Н.И., Джигальдин Ч.А.* Распределение планктона и некоторых видов рыб в южной части Чукотского моря // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. – М.: Наука, 1987. – С. 224–238.
20. *Похилюк В.В.* Экология и промысел Беломорской сельди: автореф. дис. ... канд. биол. наук. ВНИРО. – М., 1992. – 24 с.
21. *Hay D.E., Thompson M.J., McCarter P.B.* Anatomy of a strong year class: analysis of the 1977 year class of pacific herring in British Columbia and Alaska // Proceedings of the Symposium “Herring 2000: Expectations for a new millennium”. – 2000. – P. 171–198.
22. Taking stock: an inventory and review of world herring stocks in 2000 / *D.E. Hay, R. Toresen, R. Stephenson, M. Thompson, R. Claytor, F. Funk, E. Ivshina, J. Jakobsson, T. Kobayashi, I. McQuinn, G. Melvin, J. Molloy, N. Naumenko, K.T. Oda, R. Parmanne, M. Power, V. Radchenko, J. Schweigert, J. Simmonds, B. Sjöstrand, D.K. Stevenson, R. Tanasichuk, Q. Tang, D.L. Watters, J. Wheeler* // Proceedings of the Symposium “Herring 2000: Expectations for a new millennium”. – 2000. – P. 381–454.
23. *Трофимов И.К.* Критический обзор исследований размерного состава сеголеток корфокарагинской сельди в уловах учетных донных траловых съемок в юго-западной части Берингова моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. – 2017. – Вып. 46 – С. 5–23.
24. *Шунтов В.П.* Биологические ресурсы Охотского моря. – М.: Агропромиздат, 1985. – 224 с.
25. *Lavaniegos-Espejo E., Ruben J.* Zooplankton of the Gulf of California after the 1982–1983 El Niño Event: Biomass Distribution and Abundance // Pacific Science. – 1990. – Vol. 44, № 3. – P. 297–310.
26. Interannual variation in zooplankton biomass in the gulf of Alaska, and covariation with California current zooplankton biomass / *R. Brouder, B. Frost, S. Hare, R. Francis, J. Ingraham* // CalCOFI: Report. – 1996. – Vol. 37. – P. 80–99.
27. *Rachor E.* (Ed.) Scientific cooperation in the Russian Arctic: ecology of the White Sea with emphasis on its deep basin // Ber. Polarforsch. – 2000. – 109 p.
28. *Uye S., Nagano N., Shimazu T.* Abundance, Biomass, Production and Trophic roles of micro- and net-zooplankton in Ise bay, central Japan, in Winter // Journal of Oceanography. – 2000. – Vol. 56. – P. 389–398.
29. *Шунтов В.П.* Биология дальневосточных морей России. Т. 1. – Владивосток: ТИНРО-Центр, 2001. – 580 с.
30. *Coyle K. O., Pinchuk A I.* Annual cycle of zooplankton abundance, biomass and production on the northern Gulf of Alaska shelf, October 1997 through October 2000 // Fisheries Oceanography. – 2003 – Vol. 12, № 4/5. – P. 327–338.
31. *Yoo S., Kim S.* Yellow Sea East China Sea // Marine ecosystems of the north Pacific: PICES Report on Marine Ecosystems of the North Pacific. – 2004. – P. 59–78.
32. *Трофимов И.К.* О Влиянии температуры и солености воды, качества нерестового субстрата на размножение тихоокеанской сельди // Известия ТИНРО. – 2006. – Т. 146. – С. 111–121.
33. *Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г.* Распределение биомассы зоопланктона в Баренцевом море в 2007 г. // Известия ТИНРО. – 2010. – Т. 161. – С. 162–171.
34. *Волков А.Ф.* Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «НРАФС» (экспедиция BASIS). Часть 2. Западные районы // Известия ТИНРО. – 2012. – Т. 170. – С. 151–171.
35. *Дятарева В.А.* Динамика численности и биомассы зоопланктона в весенне-летний период в Усурийском заливе (Залив Петра Великого, Японское море) // Известия ТИНРО. – 2014. – Т. 177. – С. 227–234.
36. Результаты комплексных биологических исследований в море Лаптевых в августе-сентябре 2015 г. / *И.И. Глебов, В.А. Надточий, А.Б. Савин, А.М. Слабинский, О.Ю. Борилко, Д.Н. Чульчиков, А.С. Соколов* // Известия ТИНРО. – 2016. – Т. 187. – С.72–88.

37. Дулепова Е.П. Динамика продукционных показателей зоопланктона в северо-западной части Берингова моря в современный период // Известия ТИНРО. – 2016. – Т. 187. – С. 187–196.

38. Горбачев В.В., Смирнов А.А. Влияние некоторых экологических факторов на поток генов и популяционную структуру тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) // Рыбное хозяйство. – 2018. – № 1. – С. 23–27.

39. Душкина Л.А. Пигментация личинок морских сельдей рода *Clupea* как один из возможных показателей их происхождения // Биология беломорской сельди. Исследования фауны морей, т. XVI (XXIV) (Работы Беломорской биологической станции). – 1975. – С. 227–255.

40. Desforges J.P., Galbraith W., Ross M. Ingestion of microplastics by zooplankton in the north-east Pacific Ocean // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. – 2015. – Vol. 69, iss. 3. – P. 320–320.

41. Науменко Н.И. О численной депрессии в некоторых популяциях тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-западной части Тихого океана. – 2012. – Вып. 24. – С. 68–74.

Информация об авторах Information about the authors

Горбачев Виктор Валерьевич – Магаданский филиал ФГБНУ «ВНИРО»; 685000, Россия, Магадан; старший научный сотрудник лаборатории морских промысловых рыб; genetic2@yandex.ru

Gorbachev Viktor Valerievich – Magadan branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography “VNIRO”, 685000, Magadan; Senior Scientific Researcher, Laboratory of Marine Commercial Fishes; genetic2@yandex.ru

Смирнов Андрей Анатольевич – Магаданский филиал ФГБНУ «ВНИРО»; 685000, Россия, Магадан; доктор биологических наук, заместитель директора по научной работе; Северо-Восточный государственный университет; 685000, Магадан; профессор кафедры биологии и химии; Марийский государственный университет; 424000, Йошкар-Ола; профессор кафедры экологии; andrsmur@mail.ru

Smirnov Andrey Anatolyevich – Magadan branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography “VNIRO”; 685000, Magadan; Doctor of biological sciences, Deputy Director for research; North-eastern State University, 685000, Magadan; Professor of Department of Biology and Chemistry; Mari State University, 424000, Yoshkar-Ola; Professor of Department of Ecology; andrsmur@mail.ru