

УДК 576.312:597.587.9

DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.25-33

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ НУКЛЕОТИДНОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ФРАГМЕНТА ГЕНА ЦИТОХРОМОКСИДАЗЫ 1 МТДНК У ТИХООКЕАНСКОГО БЕЛОКОРОГО ПАЛТУСА (*HIPPOGLOSSUS STENOLEPIS*) ОХОТСКОГО МОРЯ

С.П. Пустовойт, Р.Р. Юсупов*, А.И. Каика*



Ст. н. с., Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук
685000 Магадан, Портовая, 18
Тел, факс: (4132) 64-31-21
E-mail: pustov@ibpn.ru

*Ст. н. с., ст. н. с., Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
685000 Магадан, Портовая, 36/10
Тел., факс: (4132) 64-88-23
E-mail: yusupov@magniro.ru

БЕЛОКОРЫЙ ПАЛТУС, ЦИТОХРОМОКСИДАЗА 1 МТДНК, ОХОТСКОЕ МОРЕ

Рассматривается изменчивость нуклеотидной последовательности фрагмента гена цитохромоксидазы 1 мтДНК белокорого палтуса. Нуклеотидное разнообразие палтусов Охотского моря составило $\pi=0,00495$. Показано, что на величину изменчивости нуклеотидных сайтов у особей белокорого палтуса оказывают влияние неселективные факторы, такие как мутационный процесс или миграция.

ANALYSIS OF VARIABILITY OF THE NUCLEOTIDE SEQUENCE OF THE GENE FRAGMENT CYTOCHROME C OXIDASE I (COI) MTDNA FROM THE PACIFIC HALIBUT (*HIPPOGLOSSUS STENOLEPIS*) IN THE SEA OF OKHOTSK

S.P. Pustovoit, R.R. Yusupov*, A.I. Kaika*

Senior scientist, Institute of Biological Problems of the North Far East Division RAS
685000 Magadan, Portovaya, 18
Tel., fax: (4132) 64-31-21
E-mail: pustov@ibpn.ru

*Senior scientist, senior scientist, Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography
685000 Magadan, Portovaya, 36/10
Tel., fax: (4132) 64-88-23
E-mail: yusupov@magniro.ru

PACIFIC HALIBUT, CYTOCHROME C OXIDASE I (COI) MTDNA, THE SEA OF OKHOTSK

The nucleotide sequences mitochondrial cytochrome C oxidase I (COI) mtDNA of the Pacific halibut was founded. Nucleotide diversity of halibut of the Sea of Okhotsk was $\pi=0.00495$. It is shown that the amount of variability in nucleotide sites in individuals Pacific halibut influence nonselective factors such as mutation or migration process.

Тихоокеанский белокорый палтус *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 — широко распространенный, преимущественно бореальный, ценный промысловый вид. Первые сведения о распространении белокорого палтуса в Охотском море приводят В.К. Солдатов и Г.У. Линдберг (1930) (цит. по Вернидуб, 1936) для Западной Камчатки. В 60–80-х годах прошлого века исследованиями Н.П. Новикова (1964) и Н.С. Фадеева (1987) было установлено, что ареал белокорого палтуса охватывает также северную часть Охотского моря, где он изредка отмечался авторами в уловах донного трала на материковом склоне. Материалы, полученные в ходе проведения траловых съемок 1981–1982 и 1988 гг., позволили Л.А. Борцу (1985, 1990) не только установить наличие белокорого палтуса в со-

ставе донного ихтиоцена североохотоморского шельфа, но и оценить его численность и биомассу. Однако в целом информация по белокорому палтусу северной части Охотского моря ограничивалась лишь общими сведениями о его батиметрическом распределении. По всей видимости, отсутствие в литературе 60–80-х гг. каких-либо сведений о биологии белокорого палтуса в этой части Охотского моря связано с ограниченностью исследуемых акваториями шельфа и материкового склона в летне-осенний период, когда его численность в этом батиметрическом диапазоне низкая.

Для Берингова моря давно известно, что летом белокорый палтус часто присутствует в уловах ярусов, а также ставных неводов при добыче лососей (Вернидуб, 1936). Такая особенность летне-

го распределения белокорого палтуса была подтверждена и более поздними исследованиями (Моисеев, 1953; Полутов, 1967; Новиков, 1964, 1974; Фадеев, 1987; Линдберг, Федоров, 1993; Новиков, 1997; Чикилев, Пальм, 1999).

В 1996 г. северо-восточная центральная ихтиологическая лаборатория Охотскрыбвода (СВЦИЛ) провела научно-поисковые работы в прибрежье Магаданской области, в ходе которых впервые были выявлены летние скопления белокорого палтуса у побережья п-ова Кони и прилегающих к нему с востока прибрежных участках Притауйского района и получены количественные данные плотности его поселения. В 1997 г. исследования продолжили специалисты МагаданНИРО; были уточнены участки основных концентраций палтуса и собран первый материал о его размерно-массовой структуре (Лачугин, 1998). С 2001 г. специалистами МагаданНИРО налажен ежегодный мониторинг за состоянием запаса этого ценного промыслового объекта (Юсупов и др., 2008).

Имеющиеся сведения о популяционной структуре белокорого палтуса базируются на анализе темпов роста и морфометрических исследованиях выборок из разных участков ареала, а также на анализе поимки особей после мечения (Фадеев, 2005; Юсупов, 2012; Юсупов и др., 2008). По-видимому, для данного вида характерно образование территориально разобщенных стад, окончательное количество таких стад и их локализация до конца не известны. В настоящее время предпринимаются попытки решить данную проблему генетическими методами (Коваль, Богданов, 1982; Потапова и др., 2014; Пустовойт, Юсупов, 2011, 2012; Mork, Naug, 1983; Ding et al., 2009). Несмотря на видимые успехи, авторы обзора генетических исследований донных видов рыб (Cerda et al., 2010) отмечают фрагментарность популяционно-генетических исследований палтусов.

Другим направлением генетических работ является определение нуклеотидных последовательностей ядерных и митохондриальных генов. Полная нуклеотидная последовательность митохондриальной ДНК как тихоокеанского, так и атлантического видов известна (Mjelle et al., 2008). Кроме того, имеются сведения о последовательностях отдельных генов, прежде всего цитохромоксидазы субъединицы 1 (Espineira et al., 2008; Mecklenburg et al., 2011; Steinke et al., 2009). Стандартный участок данного гена является единствен-

ным для международной программы «Штрихкодирование жизни» (International Barcode of Life, www.boldsystems.org), поскольку в подавляющем большинстве исследований животных нуклеотидные последовательности его являются видоспецифичными (Шнеер, 2009). Анализ изменчивости указанного участка гена полезен, прежде всего, для филогенетических исследований, а также для идентификации видов в смешанных выборках в случае затруднения определения вида по морфологическим признакам. Если сравнивать два вида палтусов, то атлантический вид исследован более подробно (Ding et al., 2009; Nielsen et al., 2009). Имеющиеся данные для белокорого палтуса касаются только популяций Берингова моря (Galindo et al., 2011; Nielsen et al., 2010).

Цель работы — исследовать нуклеотидные последовательности фрагмента гена цитохромоксидазы субъединицы 1 мтДНК у белокорого палтуса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы мышц белокорого палтуса собраны во время промысла в ноябре 2006 г. на западнокамчатском шельфе (6 экз.), они обозначены 1-06, т. е. это 1-я проба за 2006 г. и до 6-й пробы — 6-06; 3 пробы получены от рыб, пойманных в июле 2011 г. на североохотоморском шельфе в районе п-ова Кони (обозначены 1-11, 2-11 и 3-11).

Выделение ДНК проведено солево-хлороформным методом (Пустовойт, Юсупов, 2012; Sambrook et al., 1989). Секвенирование нуклеотидной последовательности гена цитохромоксидазы 1 выполнено в ОАО «Синтол» (Москва). Для полимеразной цепной реакции использованы следующие праймеры (Шарина, Картавцев, 2010): FishF1 5'TCAACCAACCACAAAGACATTTGGCAC3', FishR1 5'TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA3'. Из двух антипараллельных последовательностей, определенных для каждой особи, получена одна консенсусная последовательность общей длиной 651 нуклеотид. Последовательности ДНК были выравнены при помощи программы Clustal W, входящей в пакет MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Для анализа привлечены все имеющиеся в международных банках данных последовательности, пробы приведены с указанием номера (barcode ID, www.boldsystems.org) и места сбора (прибрежный участок моря): 1) MFC344-8 — залив Пьюджет Саунд, Вашингтон, США; 2) FMV126-08 — залив

Пьюджет Саунд, Вашингтон, США; 3) TZFP082-04; 4) TZFPB689-06; 6) TZFPB800-06; 7) TZFPB706-06 — все Британская Колумбия, Канада; 4) DSFAL039-07 — о. Семиди, Аляска, США; 8) DSFAL221-07 — юго-восточная часть Чукотского моря, США; 9) DSFAL456-08 — о. Булдур, западная часть Алеутских островов, США, пробы номеров GBGC7344-09, GBGC7345-09, GBGC7346-09 собраны из коммерческих уловов, места сбора в работе (Espineira et al, 2008) не указаны, пробы номеров GBGC7859-09, GBGC7860-09, GBGC3103-07, GBGC7858-09, GBGC3115-07 получены от рыб, пойманных около тихоокеанского побережья Канады (Mjelle et al., 2008).

Статистический анализ выполнен при помощи программы MEGA 6.0. (Tamura et al., 2013). Он включал определение нуклеотидного разнообразия (π), а также тестов на селективность замен нуклеотидов. Дендрограммы строили с использованием алгоритма UPGMA и р-дистанций для оценки величины генетических различий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные в 1996–1997 гг. научно-поисковые исследования обширной прибрежной зоны от бух. Лужина на западе до м. Кекурный (п-ов Пьягина) на востоке показали, что в летне-осенний период на основной площади исследованного побережья белокорый палтус встречается повсеместно, но в небольших количествах. Скопления промысловой значимости отмечены лишь на сравнительно небольшом участке от м. Скалистого (северное побережье п-ова Кони) до м. Кекурного (юго-восточная часть п-ова Пьягина). Но и в этом районе частота его встреч была неодинакова: мак-

симальные концентрации палтус образовывал, как правило, на участках, прилегающих к мысам с крутым уклоном дна.

Предпринятые РС «Бриакан» в 1998 г. поисковые работы с целью обнаружить новые промысловые скопления этого объекта к западу от Тауйской губы (вплоть до п-ова Лисянского) положительных результатов не дали: палтус часто присутствовал в улове, но в единичных экземплярах.

В 2000 г. МагаданНИРО на НИС «Зодиак» провел траловую съемку северной части Охотского моря с целью оценить современное состояние и структуру биоресурсов этого региона. В числе исследованных участков общей площадью 67 250 квадратных миль был и зал. Шелихова — к северу от 58°00' и к востоку от 155°00' (от м. Кекурного) (Вышегородцев, Панфилов, 2001). Анализ видового состава рыб на 21 станции, с глубинами 41–219 м, наличие белокорого палтуса не выявил.

В целом, имеющиеся сведения позволяют сформировать достаточно четкую картину сезонного распределения белокорого палтуса на североохотском шельфе. К востоку от п-ова Лисянского, на обширном мелководье северной части Охотского моря, общей протяженностью береговой линии около 2 тыс. км, белокорый палтус образует плотные концентрации лишь на сравнительно небольшом, примерно 360-километровом, участке прибрежной зоны вдоль побережья п-овов Кони и, частично, Пьягина (рис. 1). Здесь узкая локализация основной массы белокорого палтуса в период летнего откорма, несомненно, связана с благоприятными условиями его обитания. Как известно (Чернявский, 1980а, б; Борец, 1990), этот район характеризуется высокой биологической продуктивно-

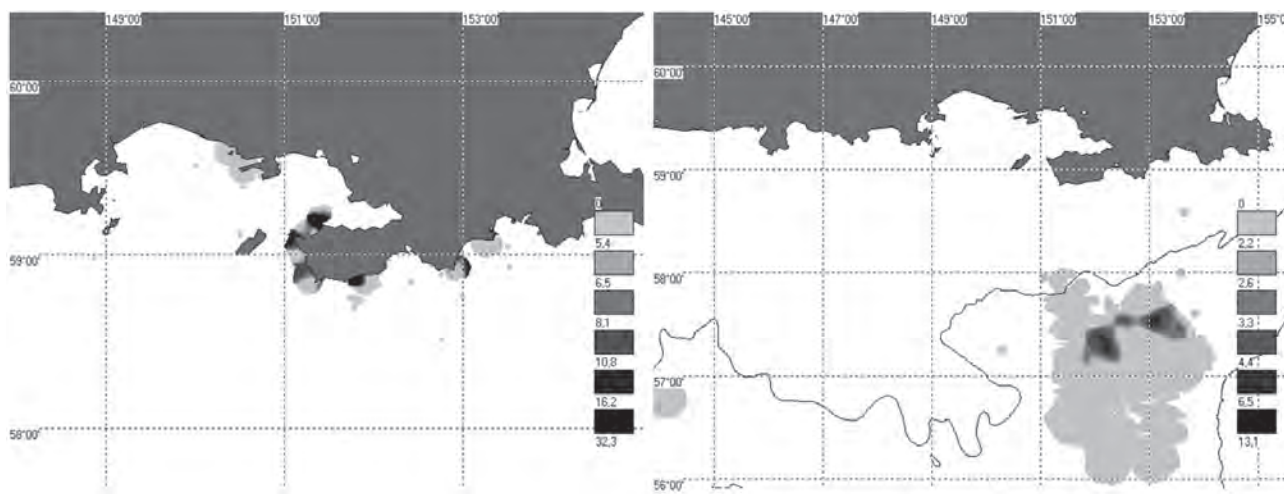


Рис. 1. Карта летнего (слева) и зимнего (справа) распределения белокорого палтуса на акватории североохотского шельфа

стью, обусловленной влиянием ямского апвеллинга, где температура водной массы от придонного слоя до поверхности находится в пределах температурного оптимума обитания белокорого палтуса, составляющего 2–7 °С (Фадеев, 1987).

Объединенные за 2012–2014 гг. данные ССД (суточных судовых донесений) промысловых судов о прилове белокорого палтуса при добыче черного палтуса на североохотоморском шельфе показывают, что в зимний период скопления белокорого палтуса (более разреженные, чем летние), смещаясь на юг, в целом сохраняют свою локальность. Основные концентрации его отмечены на траверзе летнего обитания на глубинах 200–300 м.

Наличие устойчивой географической локальности белокорого палтуса на североохотоморском шельфе подтверждается и историей промыслового освоения его запасов (рис. 2). В целом, динамика промыслового освоения североохотоморского белокорого палтуса обнаруживает значительное сходство с хорошо известными литературными данными (Милинский, 1944; Никольский, 1974), описывающими примеры подрыва запасов долгоживущих видов рыб интенсивным промыслом, их перехода в депрессивное состояние и длительного периода восстановления. В то же время по данным на западнокамчатском шельфе, вылов белокорого палтуса характеризуется стабильностью и составляет 500–600 т в год (Новиков, 2009).

Секвенирование участка гена цитохромоксидазы субъединицы 1 мтДНК белокорых палтусов разных районов обитания показало, что для всех исследованных нами особей его стандартная длина составила 651 нуклеотид (табл. 1). Сопоставление определенной нами нуклеотидной последовательности и имеющейся в GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov) полной последовательности мтДНК белокорого палтуса (Mjelle et al., 2008) показывает, что исследованный нами участок гена цитохромокси-

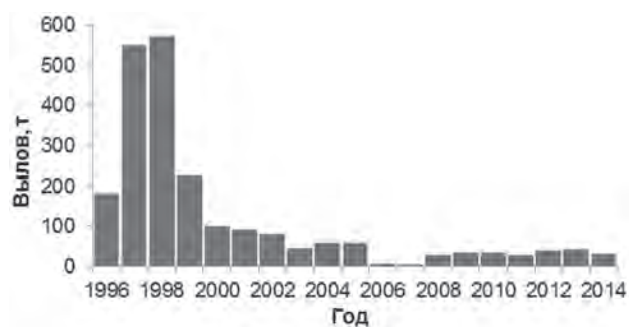


Рис. 2. Динамика вылова белокорого палтуса на североохотоморском шельфе

дазы 1 начинается с позиции № 5555 и заканчивается № 6205. Обнаружено 11 полиморфных сайтов, $p_s = 0,0169$, нуклеотидное разнообразие $\pi = 0,00495$. Девять особей делятся на две неравные группировки в зависимости от комбинаций нуклеотидов. Две особи (1-06, 1-11) в положениях 25 и 100 имеют цитозин (С), в положении 333 гуанин (G), остальные семь: в положениях 25 и 100 — гуанин (G), и в положении 333 — аденин (А).

Гаплотипы нуклеотидных последовательностей гена цитохромоксидазы 1 у особей из Охотского, Берингова и Чукотского морей указаны в таблице 2. Для корректного сопоставления в данном случае и в последующих вычислениях длины всех секвенсов были ограничены 651 нуклеотидами, а проба № TZFP010-04 (14 мая 2004 г., Британская Колумбия, Канада, www.boldsystems.org) исключена из анализа по причине неполноты последовательности. По нуклеотидным последовательностям из 26 особей в наибольшей степени отличаются тауйская № 1-06 и западнокамчатская особи № 1-11, поскольку они имеют вышеупомянутые особенности наборов нуклеотидов в полиморфных сайтах. Третьей аномальной особью является таковая с номером TZFP082-04 (Берингово море, Британская Колумбия, Канада, 16 мая 2004) (рис. 3). Для выяснения причин наличия таких особей необходимы дополнительные исследования. В остальных случаях особи из Охотского моря включаются случайным образом в кластеры, состоящие из рыб, пойманных в северной части Тихого океана. Выявлено отсутствие географически обусловленной закономерности в составе кластеров. Изменчивость данного участка гена цитохромоксидаза невысока, что позволяет использовать его для идентификации видов, а не популяций (Картавцев, Ли, 2006; Шарина, Картавцев, 2010; Шнеер, 2009).

Количественные меры генетического разнообразия следующие: в 26 секвенсах выявлено 18 переменных сайтов ($p_s = 18/651 = 0,02765$), нуклеотидное разнообразие $\pi = 0,004947$. Для определения селективного или неселективного характера замен использован тест Таджимы (Tajima, 1989), он равен $D = -1,1289$. Поскольку данная величина находится в 95%-м доверительном интервале, указанном в таблице 2 работы Таджимы (-1,807–2,013), то остается в силе нулевая гипотеза о нейтральном характере замен нуклеотидов. Как известно, этот тест сравнивает разницу в величинах нуклеотидного

Окончание таблицы 1

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
1	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372	373	374	375	376	377	378	379	380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390	
	C	A	C	G	C	C	G	A	G	A	G	C	A	T	C	G	T	A	G	A	C	C	T	G	A	C	A	A	T	C	
1	391	392	393	394	395	396	397	398	399	400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412	413	414	415	416	417	418	419	420	
	T	T	C	T	C	A	C	T	C	A	C	C	C	T	T	G	C	A	G	G	A	A	T	T	T	C	A	T	C	A	
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450	
	A	T	T	C	T	G	G	G	G	G	C	A	A	T	T	A	A	C	T	T	T	A	T	T	A	C	T	A	C	T	
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480	
	A	T	C	A	T	T	A	A	C	A	T	G	A	A	A	C	C	C	A	C	A	A	C	A	G	T	C	A	C	T	
1	481	482	483	484	485	486	487	488	489	490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502	503	504	505	506	507	508	509	510	
	A	T	G	T	A	C	C	A	A	A	T	C	C	C	C	T	T	A	T	T	T	G	T	T	T	T	G	A	G	C	
1	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522	523	524	525	526	527	528	529	530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540	
	G	T	T	C	T	T	A	T	T	A	C	A	G	C	C	G	T	A	C	T	T	C	T	T	C	T	T	C	T	A	
1	541	542	543	544	545	546	547	548	549	550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570	
	T	C	C	C	T	G	C	C	G	T	T	T	T	A	A	G	C	C	C	G	C	A	G	A	A	T	T	A	C	A	
1	571	572	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592	593	594	595	596	597	598	599	600	
	A	T	A	C	T	A	C	T	A	A	C	A	G	A	C	C	G	C	A	A	A	C	T	T	T	A	A	C	A	G	
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612	613	614	615	616	617	618	619	620	621	622	623	624	625	626	627	628	629	630	
	A	C	C	T	T	C	T	T	G	A	C	C	C	C	T	G	C	C	G	G	A	G	G	A	G	G	T	G	A	C	
1	631	632	633	634	635	636	637	638	639	640	641	642	643	644	645	646	647	648	649	650	651										
	C	C	C	A	T	C	C	T	C	T	A	C	C	A	G	C	A	C	C	C	T	A	C	T	T	A	A	C	A	C	

Примечание: в каждом разделе таблицы указаны только те последовательности, которые отличаются от таковой у первой особи.

Таблица 2. Гаплотипы исследованного участка гена цитохромоксидазы I мтДНК у 26 особей белокорого палтуса

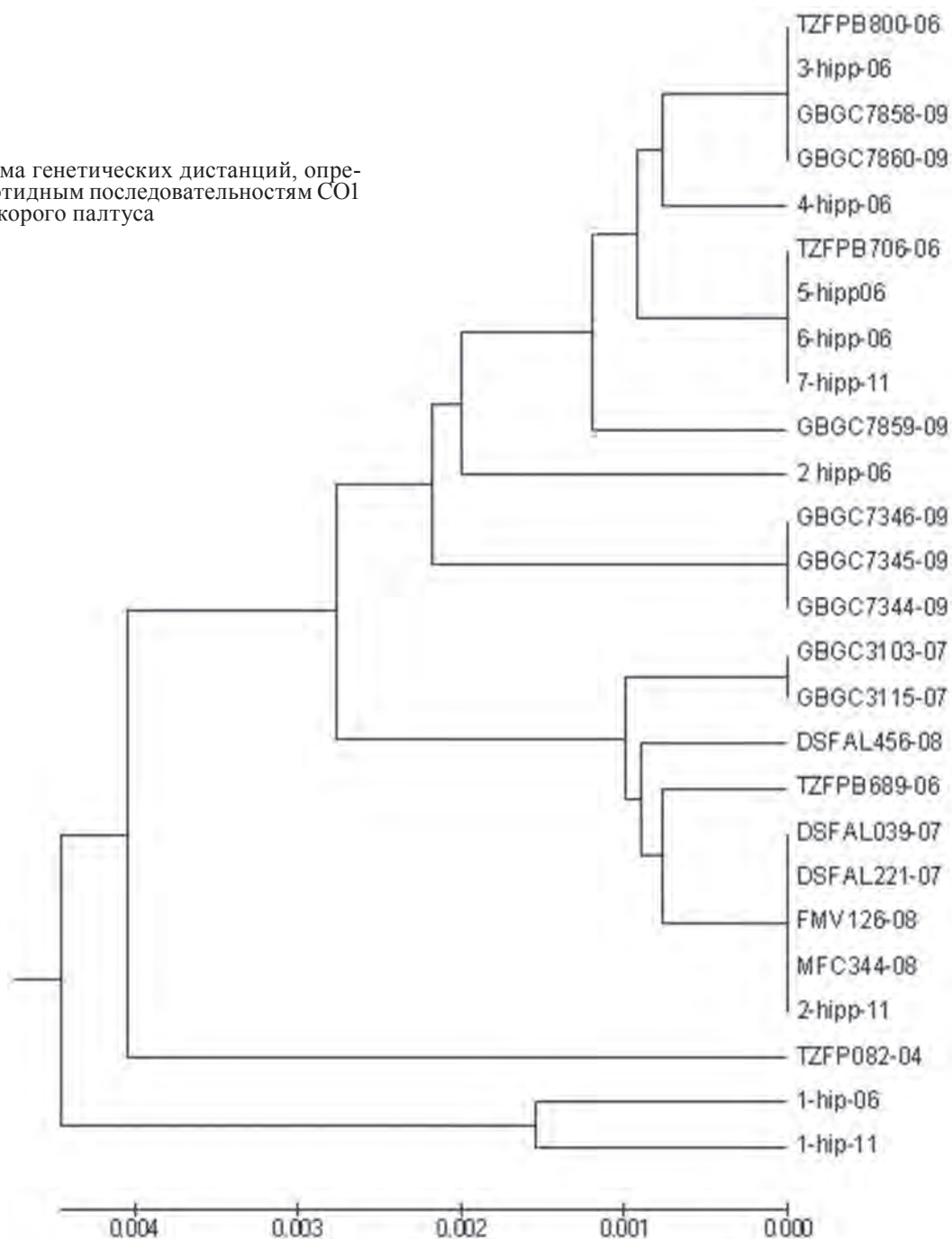
		9	21	24	25	34	66	96	100	1246	333	362	412	426	453	573	579	594	645	
1		C	C	A	G	G	A	A	G	T	A	A	A	G	T	A	A	T	A	I
2	GBGC7858-09, GBGC7860-09, TZFPB800-06, 3-hipp-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
3	GBGC7344-09, GBGC7345-09, GBGC7345-09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	3
4	GBGC3103-07, GBGC3115-07	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	G	-	-	-	-	-	-	-	2
5	DSEAL221-07, DCFAL039-07, MFC344-08, FMV126-08, 2-hipp-11	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
6	DSFAL456-08	-	T	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
7	TZFPB689-06	-	-	-	-	-	-	-	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
8	TZFPB706-06, 5-hipp-06, 6-hipp-06, 7-hipp-11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	4
9	TZFFO82-04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
10	1-hipp-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
11	2-hipp-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	G	-	-	-	-	-	-	-	-	1
12	4-hipp-06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
13	1-hipp-11	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	T	-	-	-	-	-	-	1

разнообразия и частот переменных сайтов (Nei, Kumar, 2000). Другим способом оценить существенность селективных факторов является сравнение частот замен в синонимичных (не меняющих кодирование) или в несинонимичных сайтах. Реализованный в программе MEGA z-тест на селективность замен показал, что только в небольшом числе случаев попарного сравнения 26 последовательностей можно предполагать преобладание несинонимичных замен над синонимичными (матрица не приводится из-за недостатка места). Следовательно, наибольшая часть замен происходит под влиянием неселективных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на величину изменчивости нуклеотидных сайтов оказывают влияние неселективные факторы. Таковыми могут быть как мутационный процесс, так и миграции особей в северной части Тихоокеанского бассейна. Степень влияния каждого из факторов пока остается неясной. Полученные результаты базируются на небольшом числе сравниваемых особей и пока носят характер предварительных. Для окончательного ответа на поставленный вопрос необходимы дополнительные исследования.

Рис. 3. Дендрограмма генетических дистанций, определенная по нуклеотидным последовательностям COI для 26 особей белокорого палтуса



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борец Л.А.* 1985. Состав и биомасса донных рыб на шельфе Охотского моря // Биол. моря. № 4. С. 54–65.
- Борец Л.А.* 1990. Состав и обилие рыб в донных ихтиоценозах шельфа северной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. III. С. 162–171.
- Вернидуб М.Ф.* 1936. Материалы к познанию тихоокеанского белокорого палтуса // Тр. Ленинград. общества естествоиспыт. Т. 65. Вып. 2. С. 143–184.
- Вышегородцев В.А., Панфилов А.М.* 2001. О результатах донной траловой съемки в северной части Охотского моря на НИС «Зодиак» в августе–сентябре 2000 г. // Сб. науч. тр. Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 1. С. 7–36.
- Картавцев Ю.Ф., Ли Ж.С.* 2006. Анализ нуклеотидного разнообразия по генам цитохрома b и цитохромоксидазы 1 на популяционном, видовом и родовом уровнях // Генетика. Т. 42. № 4. С. 437–461.
- Коваль Е.З., Богданов Л.В.* 1982. Сравнение электрофоретических спектров белков у разных видов дальневосточных камбал (Pleuronectiformes, Pleuronectidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 22. Вып. 4. С. 679–685.
- Лачугин А.С.* 1998. О возможностях промыслового освоения палтусов в северной части Охотского моря // Северо-восток России: проблемы экономики и народонаселения: Тез. докл. Магадан. С. 85–86.
- Линдберг Г.У., Федоров В.В.* 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi. 31. Pleuronectiformes. СПб.: Наука. 272 с.
- Милинский Г.И.* 1944. Биология и промысел палтуса *Hippoglossus vulgaris* (L.) Норвежского и Баренцева морей // Промысловые донные рыбы Баренцева моря. Труды ВНИРО, ПИНРО. Вып. 8. М., Л.: Пищепромиздат. С. 331–374.
- Моисеев П.А.* 1953. Треска и камбала дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 40. 288 с.
- Никольский Г.В.* 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 448 с.
- Новиков Н.П.* 1964. Основные черты биологии тихоокеанского белокорого палтуса (*Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt) в Беринговом море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 51. Вып. 2. С. 167–207.
- Новиков Н.П.* 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.
- Новиков Р.Н.* 1997. Некоторые результаты исследований белокорого палтуса у восточного побережья Камчатки // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: Тез. докл. молодых ученых 27–29 мая 1997 г. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 56–57.
- Новиков Р.Н.* 2009. Некоторые аспекты промысла белокорого палтуса (*Hippoglossus stenolepis*) восточной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 15. С. 44–49.
- Полутов И.А.* 1967. Запасы камбаловых и донных рыб в водах Камчатки и развитие активного рыболовства // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 57. С. 98–121.
- Потапова Н.А., Пустовойт С.П., Юсупов Р.Р.* 2014. Анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохромоксидазы 1 (CO1) мтДНК полярной *Liopsetta glacialis* и *Liopsetta pinnifasciata* полосатой камбалы (Pleuronectidae) Охотского моря // Цитология и генетика. Т. 48. № 6. С. 11–16.
- Пустовойт С.П., Юсупов Р.Р.* 2011. О генетической дифференциации желтоперой камбалы *Limanda aspera*, обитающей в Тауйской губе, Охотское море // Цитология и генетика. Т. 45. № 3. С. 57–62.
- Пустовойт С.П., Юсупов Р.Р.* 2012. О нуклеотидной последовательности гена цитохромоксидазы CO-1 митохондриальной ДНК желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) Тауйской губы // Вестник Северо-Восточного гос. ун-та. Вып. 17. С. 49–58.
- Фадеев Н.С.* 1987. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология. М.: Агропромиздат. 175 с.
- Фадеев Н.С.* 2009. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 366 с.
- Чикилев В.Г., Пальм С.А.* 1999. Распределение и биологическая характеристика белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* на шельфе северо-западной части Берингова моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1999. Т. 126. С. 262–270.
- Шарина С.Н., Картавцев Ю.Ф.* 2010. Филогенетический анализ камбал (Teleostei, Pleuronectiformes), основанный на исследовании нуклеотидных последовательностей гена цитохромоксидазы 1 (Co-1) // Генетика. Т. 46. № 3. С. 401–407.

- Шнеер В.С. 2009. ДНК-штрих-кодирование видов животных и растений — способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 4. С. 296–315.
- Чернявский В.И. 1980а. Гидрологический фронт северной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 86. С. 3–11.
- Чернявский В.И. 1980б. О причинах высокой биологической продуктивности северной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 86. С. 13–22.
- Юсупов Р.Р. 2012. О половом диморфизме в процессе роста белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 61–68.
- Юсупов Р.Р., Лачугин А.С., Михайлов А.Н., Ракитина М.В. 2008. Морфо-биологические особенности, промысел и рыбохозяйственный статус белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 61–71.
- Cerda J., Douglas S., Reith M. 2010. Genomic resources for flatfish research and their applications // Journal of Fish Biology. V. 77.5. P. 1045–1070.
- Ding H., Shao C.W., Liao X.L., Xu G.B., Ji X.S., Chen S.L. 2009. Ten polymorphic microsatellite loci for the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and cross-species application in the related species // Conservation Genetics. V. 10. 3. P. 611–614.
- Espineira M., Gonzalez-Lavin N., Vieites J.M., Santacarla J. 2008. Development of a method for the genetic identification of flatfish species on the basis of mitochondrial DNA sequences // Journal of Agricultural and Food Chemistry. V. 56 (19). P. 8954–8961.
- Galindo H.M., Loher T., Hauser L. 2011. Genetic sex identification and the potential evolution of sex determination in Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) // Marine Biotechnology. V. 13. № 5. P. 1027–1037.
- Nei M., Kumar S. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press. 333 p.
- Mecklenburg C.W., Moller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Marine Biodiversity. V. 41. P. 109–140.
- Mjelle K.A., Karlsen B.O., Jorgensen T.E., Moum T., Johansen D.J. 2008. Halibut mitochondrial genomes contain extensive heteroplasmic tandem repeat arrays involved in DNA recombination // BMC Genomics. V. 9. P. 1–11.
- Mork J., Haug T. 1983. Genetic variation in halibut *Hippoglossus hippoglossus* from Norwegian waters // Hereditas. V. 98 (2). P. 167–174.
- Nielsen E.E., Hemmer-Hansen J., Larsen P.F., Bekken-vold D. 2009. Population genomics of marine fishes: identifying adaptive variation in space and time // Molecular ecology. V. 18. 15. P. 3128–3150.
- Nielsen J.L., Graziano S.L., Seitz A.C. 2010. Fine-scale population genetic structure in Alaskan Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) // Conservation Genetics. V.11. 3. P. 999–1012.
- Sambrook J.F., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press. 2nd edn. 1626 p.
- Steinke D., Zemplak T.S., Boutillier J.A., Hebert P.D.N. 2009. DNA barcoding of Pacific Canada's fishes // Marine Biology. V. 156. № 12. P. 2641–2647.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetic Analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. V. 30. P. 2725–2729.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989. V. 123. P. 585–595.