УДК 575.174.015.3

DOI: 10.15853/2072-8212.2018.48.5-18

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МИНТАЯ (*THERAGRA CHALCOGRAMMA*) ОХОТСКОГО МОРЯ ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ

В.В. Савенков, Н.Ю. Шпигальская, А.И. Варкентин, О.А. Пильганчук, У.О. Муравская, А.Д. Денисенко, О.Н. Сараванский

Н. с.; директор, к. б. н.; первый зам. дир., к. б. н.; зав. лаб., к. б. н.; н. с.; мл. н. с.; инж.; Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел.: (4152) 22-68-33, 41-27-01. E-mail: savenkov.v.v@kamniro.ru

МИНТАЙ, МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЕ ЛОКУСЫ, ВНУТРИВИДОВАЯ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В работе представлены результаты исследования изменчивости 10 микросателлитных локусов (*Gmo34*, *Gmo35*, *PGmo32*, *Gmo3*, *Gma102*, *Gma106*, *Gma108*, *Gmo-G18*, *Gmo-C83*, *Gmo-C86*) в выборках минтая из Охотского моря. Показано, что наиболее дифференцирующими для охотоморского минтая являются локусы *Gmo-C86* и *Gma106*. Выявлен высокий уровень генетической изменчивости особей в пределах исследованных выборок. Кластеризация выборок носит случайный характер. Корреляции между количественными оценками генетических различий выборок F_{st} и географическими расстояниями между местами взятия проб не обнаружено. По результатам проведенного исследования не подтвердилась гипотеза о том, что нерестовым районам соответствуют отдельные популяции.

DIFFERENTIATION OF WALLEYE POLLOCK (*THERAGRA CHALCOGRAMMA*) OF THE SEA OF OKHOTSK BASED ON THE MICROSATELLITE LOCI

Vladimir V. Savenkov, Nina Yu. Shpigalskaya, Alexandr I. Varkentin, Olga A. Pilganchuk, Uliana O. Muravskaya, Anna D. Denisenko, Oleg N. Saravansky

Researcher; Director, Ph. D. (Biology); First Deputy Director, Ph. D. (Biology); Head of Lab., Ph. D. (Biology); Researcher; Researcher; Engineer; Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Tel.: (4152) 22-68-33, 41-27-01. E-mail: savenkov.v.v@kamniro.ru

WALLEYE POLLOCK, MICROSATELLITE LOCI, INTRASPECIFIC DIVISIONS, GENETIC VARIETY

Results of examination of the variety of 10 microsatellite loci (*Gmo34*, *Gmo35*, *PGmo32*, *Gmo3*, *Gma102*, *Gma106*, *Gma108*, *Gmo-G18*, *Gmo-C83*, *Gmo-C86*) in samples of walleye pollock from the Sea of Okhotsk are represented in the article. It is demonstrated, that the best differentiators in case of walleye pollock in the Sea of Okhotsk are the loci *Gmo-C86* and *Gma106*. A high level of individual genetic variety within examined samples is revealed. The clusters of the samples are of random nature. It has not found correlation between quantitative values of genetic differences of F_{st} samples and geographic distances between sampling locations. The hypothesis that there are separate populations in spawning districts was not confirmed on results of the research.

История исследований популяционной структуры минтая (*Theragra chalcogramma*) Охотоморского бассейна связана с началом активного промысла, который ведется с середины XX века. Длительные исследования привели к формированию нескольких гипотез, описывающих популяционную структуру охотоморского минтая. Так, некоторые исследователи выделяли до 10 популяций, которые соответствовали основным нерестовым районам (Пушников, 1978; Флусова, Богданов, 1986; Флусова, 1987). Позднее была высказана гипотеза о том, что минтай Охотского моря представляет собой суперпопуляцию с благоприятными районами для нереста (Шунтов и др., 1993). Также в некоторых работах (Зверькова, 1981; Кузнецов и др., 2008) предлагается рассматривать охотоморский минтай как сложно-структурированную популяционную систему, в которой можно выделить

зимне-нерестующий и весенне-нерестующий минтай с отдельными нерестовыми районами.

В популяционных исследованиях минтая для определения структурной внутривидовой организации ранее в основном применялись морфологические и биохимические методы. В последнее время широкое распространение получил метод, при котором анализируются микросателлитные последовательности ядерной ДНК, использование которых для анализа популяционной структуры минтая представляется достаточно перспективным. Одно из свойств микросателлитов — их можно использовать для исследования относительно близких видов, что позволяет применять сходные протоколы анализа и практически те же праймерные последовательности при амплификации. Так, в исследованиях минтая нередко в анализ включают локусы, определение нуклеотидной последовательности

довательности которых, а также подбор праймеров, осуществлялись для трески.

В 2000-е годы микросателлитный анализ позволил выделить в Беринговом море, а также у берегов США (зал. Аляска, порт Таунсенд (Калифорния), зал. Функа и воды, прилегающие к о. Уни-мак) популяции, приуроченные к основным нерестовым районам (Шубина, Глубоков, 2003; Глубоков, Котенев, 2006; O'Reilly et al., 2000, 2004). Исследования микросателлитной изменчивости минтая Охотского моря, начатые относительно недавно, пока не позволили получить однозначную характеристику его популяционной структуры (Шубина и др., 2009; Савенков и др., 2012, 2014), тогда как вопросы, связанные с популяционной организацией охотоморского минтая, вызывают большой интерес как исследователей, так и рыбопромышленников. Знания о подразделенности минтая Охотского моря помогут более обоснованно управлять этим природным ресурсом. В настоящее время, опираясь на предположение о том, что охотоморский минтай представляет собой единую суперпопуляцию, оценивается единый запас и определяется оптимально допустимый улов (ОДУ) для всего стада, с последующим разделением ОДУ по промысловым подзонам. Вопрос о том, насколько оправдан такой подход с точки зрения внутривидовой подразделенности объекта и рационального промысла, также остается открытым и вопрос о популяционном статусе минтая Охотского моря.

Целью данного исследования является оценка уровня дифференциации минтая Охотского моря на основе аллельной изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования послужили 25 выборок минтая из нерестовых скоплений Охотского моря, собранные при выполнении весенней комплексной научной съемки на НИС «Профессор Кагановский» в 2013 г. (рис. 1). Особи имели стадии зрелости гонад: III, IV, V, VI и VI-II по шкале Н.П. Сергеевой с соавт. (2011).

Общий объем материала в анализе составил 1250 экз. (25 выборок по 50 экз.) Выборки собраны в следующих районах: воды, прилегающие к западному побережью Камчатки; залив Шелихова; Притауйский район; возвышенность Лебеда; Ионо-Аянский район; воды, прилегающие к северо-восточному побережью о. Сахалин; воды, прилегающие к Южным Курильским островам (табл. 1).

Выделение ДНК и последующую обработку материала осуществляли в соответствии со стандартными методиками, описанными ранее (Маниатис и др., 1984; Шпигальская и др., 2012). Генетическими маркерами послужили микросателлитные локусы *Gmo34*, *Gmo35*, *PGmo32*, *Gmo3*, *Gma102*, *Gma106*, *Gma108*, *Gmo-G18*, *Gmo-C83*, *Gmo-C86* (Miller et al., 2000; Canino et al., 2005; Stenvik et al., 2006).

Рис. 1. Места сбора выборок минтая
Fig. 1. The locations of sampling walleye pollock

Статистическую обработку данных проводили в пакетах программ GDA, Arlequin 2.0, GenAlEx 6.5, Structure 2.3.4., SPAM, NTSYS 2.02i.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все используемые в анализе локусы являются полиморфными и характеризуются ди-, три- и тетра-нуклеотидными повторами. Количество обнаруженных аллельных вариантов изменялось от 8 (*GmoG-18*) до 37 (*Gma106*). Средняя наблюдаемая гетерозиготность оказалась на уровне 0,586. Наибольшего значения этот показатель достигает по высокополиморфным локусам *Gma102* и *Gma106* (0,860 и 0,857 соответственно). Отклонение от равновесия Харди-Вайнберга по отдельным локусам отмечено в некоторых выборках (табл. 2), что может объясняться различными причинами, в том числе наличием «нуль-аллелей» (отсутствие ПЦР-продукта, возникающее в результате мутаций на концах праймерных последовательностей), вследствие чего гетерозиготное состояние гена ошибочно принимается за гомозиготное.

Показатель изменчивости (θ_{st}) выявил только один локус (*Gma106*), уровень дифференциации которого достиг 1%, что, вероятнее всего, можно объяснить уникальными аллельными вариантами, встречающимися в выборках единично. В осталь-

ных случаях дифференциация выборок оказалась невысокой, среднее значение θ_{st} оставило 0,40%, бутстреп-интервал положительный: 0,10–0,60% (табл. 3).

Иерархический анализ генетической изменчивости, выполненный в программе Arlequin, выявил внутривыборочную изменчивость на уровне 99,68%, межвыборочную — 0,32% (табл. 4). Оценки достоверности попарных различий (F_{st}) между всеми выборками по частотам аллелей микросателлитных локусов показали, что только три выборки, № 5, 15 и 19, отличаются от большинства выборок (табл. 5). Кластерный анализ, выполненный с использованием генетических дистанций Нея (Nei, 1972) и хордовых расстояний (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967), не выявил сходства между географически близкими локальностями (рис. 2, 3). Кластеризация имеет случайный характер. Аналогичный результат получен при использовании метода многомерного шкалирования для охотоморских выборок, распределение которых в двухмерном пространстве не соответствовало их географической локализации (рис. 4). Корреляции между количественными оценками попарных генетических различий выборок F_{st} и географическими расстояниями между местами взятия проб не обнаружено ($R = 0,11$, $P > 0,05$) (рис. 5).

Таблица 1. Места сбора проанализированного материала при исследовании популяционно-генетической изменчивости минтая Охотского моря
Table 1. Locations of sampling the materials analyzed to study genetic population variety of walleye pollock in the Sea of Okhotsk

Район сбора выборок Location of sampling	№ выборки Sample	Дата сбора/ координаты, с.ш., в.д. Date of sampling/coordinates, N, E
Воды, прилегающие к западному побережью Камчатки (ЗК) The waters adjacent West Kamchatka (WK)	1	05.04.2013/ 51°00';154°44'
	2	06.04.2013/ 51°30';155°43'
	3	11.04.2013/ 53°58';154°00'
	4	13.04.2013/ 54°28';154°53'
	5	17.04.2013/ 57°24';155°59'
	6	18.04.2013/ 57°53';156°25'
Залив Шелихова (ЗШ) Shelikhov Bay (SB)	7	30.04.2013/ 58°43';157°30'
	8	04.05.2013/ 59°30';157°33'
Притауйский район (ПТ) Pritauisky district (PD)	9	19–20.04.2013/ 58°08';153°44'
	10	07.05.2013/ 58°16';153°00'
	11	09.05.2013/ 58°17';152°00'
Возвышенность Лебеда (ВЛ) Lebed highland (LH)	12	20–25.05.2013/ 56°91';151°29'
	13	22.04.2013/ 56°28';152°19'
	14	25–26.2013.13/ 54°31';151°02'
Ионо-Аянский район (ИА) Iono-Ayansky districts (IA)	15	16.05.2013/ 56°59';147°00'
	16	18.05.2013/ 58°01';145°00'
	17	22.05.2013/ 58°31';143°00'
	18	23.05.2013/ 57°00';142°55'
	19	24.05.2013/ 56°29';142°02'
	20	20.05.2013/ 56°29';145°00'
Воды, прилегающие к северо-восточному побережью о. Сахалин (СВС) The waters adjacent the northeast coast of Sakhalin (NES)	21	26.05.2013/ 54°48';144°17'
	22	27.05.2013/ 52°39';144°11'
	23	28.05.2013/ 51°24';144°44'
Воды, прилегающие к Южным Курильским островам (ЮК) The waters adjacent South Kuril islands (SK)	24	28.03.2013/ 43°25';146°46'
	25	30.03.2013/ 44°21';147°19'

Таблица 2. Генетическая изменчивость минтая Охотского моря
Table 2. Genetic variety of walleye pollock in the Sea of Okhotsk

Лokusы	Хар-ка вы́борк Indicators	Выборки Samples																									Среднее Mean
		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	
Gmo35	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	49,8
	A	3	4	5	3	5	7	6	4	6	5	4	5	4	5	5	6	4	3	4	4	5	5	6	5	5	4,7
	H ²	0,200	0,413	0,432	0,339	0,461	0,430	0,333	0,339	0,386	0,437	0,356	0,400	0,382	0,321	0,386	0,378	0,370	0,246	0,331	0,294	0,315	0,400	0,384	0,329	0,378	0,364
	H ^o	0,220	0,360	0,400	0,360	0,420	0,380	0,340	0,380	0,340	0,420	0,212	0,420	0,460	0,320	0,380	0,320	0,360	0,200	0,300	0,260	0,320	0,400	0,320	0,360	0,420	0,346
	p	0,938	0,300	0,458	0,750	0,374	0,333	0,838	0,436	0,249	0,595	0,003*	0,854	0,092	0,777	0,663	0,189	0,744	0,078	0,393	0,193	0,829	0,818	0,134	0,557	0,232	
Gmo34	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	49,8
	A	6	8	6	7	7	8	5	7	8	9	7	7	6	11	7	6	8	9	8	8	7	7	8	7	11	7,6
	H ²	0,634	0,618	0,659	0,614	0,64	0,627	0,576	0,593	0,617	0,615	0,509	0,593	0,609	0,675	0,651	0,586	0,669	0,661	0,665	0,694	0,642	0,697	0,665	0,525	0,684	0,631
	H ^o	0,660	0,580	0,680	0,580	0,640	0,600	0,480	0,640	0,620	0,600	0,545	0,620	0,560	0,680	0,740	0,580	0,620	0,640	0,600	0,680	0,520	0,660	0,700	0,580	0,700	0,621
	p	0,730	0,444	0,878	0,449	0,939	0,503	0,061	0,477	0,866	0,851	0,611	0,741	0,347	0,955	0,101	0,825	0,313	0,621	0,214	0,733	0,030*	0,436	0,625	0,384	0,866	
Gma102	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	32	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	49,8
	A	12	13	14	13	15	10	14	15	12	11	10	13	13	13	15	13	17	15	12	15	13	13	11	13	14	12,8
	H ²	0,828	0,854	0,846	0,861	0,896	0,849	0,851	0,869	0,846	0,872	0,852	0,849	0,858	0,850	0,878	0,867	0,851	0,827	0,869	0,872	0,875	0,859	0,861	0,869	0,882	0,860
	H ^o	0,760	0,800	0,800	0,760	0,940	0,740	0,840	0,860	0,860	0,840	0,750	0,860	0,900	0,840	0,860	0,920	0,900	0,780	0,840	0,880	0,860	0,800	0,900	0,860	0,820	0,836
	p	0,136	0,278	0,339	0,024*	0,376	0,023*	0,818	0,652	0,941	0,400	0,067	0,971	0,518	0,664	0,511	0,194	0,369	0,321	0,611	0,994	0,589	0,179	0,446	0,886	0,208	
Gma106	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	49,8
	A	14	15	15	20	18	16	17	18	14	17	13	16	18	19	22	18	17	15	15	13	16	21	15	16	19	16,7
	H ²	0,817	0,811	0,820	0,814	0,887	0,833	0,836	0,842	0,808	0,894	0,834	0,865	0,856	0,894	0,925	0,891	0,858	0,839	0,894	0,846	0,884	0,918	0,872	0,802	0,865	0,857
	H ^o	0,780	0,760	0,860	0,760	0,880	0,860	0,860	0,840	0,880	0,860	0,727	0,800	0,860	0,860	0,940	0,900	0,940	0,920	0,820	0,780	0,920	0,860	0,860	0,820	0,820	0,845
	p	0,334	0,285	0,459	0,182	0,748	0,662	0,567	0,971	0,211	0,272	0,053	0,136	0,946	0,363	0,914	0,985	0,043*	0,103	0,062	0,133	0,520	0,094	0,741	0,848	0,298	
Gma108	n	50	50	50	48	50	49	50	50	50	50	33	50	49	49	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	49,6
	A	13	15	12	12	14	13	16	14	14	13	14	11	12	14	13	10	13	12	13	11	12	11	12	12	13	12,9
	H ²	0,860	0,874	0,880	0,866	0,848	0,876	0,880	0,884	0,842	0,884	0,875	0,852	0,871	0,886	0,848	0,846	0,868	0,867	0,868	0,835	0,840	0,833	0,879	0,857	0,844	0,863
	H ^o	0,800	0,700	0,880	0,771	0,780	0,612	0,700	0,660	0,820	0,800	0,727	0,720	0,755	0,755	0,740	0,740	0,760	0,660	0,800	0,680	0,740	0,600	0,820	0,780	0,620	0,739
	p	0,221	0,000*	0,902	0,061	0,184	0,000*	0,000*	0,000*	0,583	0,038*	0,013*	0,013*	0,014*	0,002*	0,023*	0,022*	0,016*	0,000*	0,146	0,003*	0,044*	0,000*	0,266	0,104	0,000*	
Gmo3	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	48	42	49,4
	A	3	6	4	4	5	4	6	3	5	2	5	4	6	6	5	5	4	5	5	7	5	5	6	5	5	4,8
	H ²	0,327	0,415	0,277	0,400	0,456	0,382	0,425	0,441	0,334	0,323	0,375	0,366	0,525	0,474	0,446	0,398	0,185	0,432	0,393	0,487	0,368	0,411	0,401	0,388	0,387	0,391
	H ^o	0,280	0,280	0,140	0,340	0,400	0,280	0,300	0,280	0,300	0,200	0,273	0,420	0,480	0,420	0,380	0,340	0,200	0,400	0,260	0,340	0,300	0,460	0,320	0,208	0,405	0,317
	p	0,169	0,005*	0,001*	0,209	0,284	0,021*	0,006*	0,004*	0,297	0,004*	0,033*	0,410	0,377	0,212	0,241	0,111	0,817	0,498	0,004*	0,008*	0,093	0,427	0,038*	0,000*	0,944	

Таблица 2. Окончание
Table 2. Ending

Локусы	Хар-ка выборок	Выборки																									Среднее Mean
		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	
Gmo-G18	n	50	48	50	50	49	50	50	50	50	50	32	50	50	50	50	50	47	48	50	50	50	50	50	50	50	49,4
	A	5	3	3	3	3	4	4	3	4	3	4	2	3	3	4	3	4	3	4	4	3	3	3	4	3	3,3
	H _e	0,297	0,284	0,311	0,309	0,284	0,334	0,218	0,396	0,294	0,361	0,276	0,323	0,349	0,385	0,346	0,351	0,340	0,239	0,334	0,422	0,309	0,309	0,248	0,337	0,302	0,321
	H _o	0,300	0,250	0,340	0,360	0,286	0,320	0,240	0,340	0,240	0,380	0,313	0,360	0,360	0,340	0,420	0,380	0,383	0,229	0,360	0,380	0,260	0,260	0,240	0,360	0,240	0,321
	p	0,763	0,220	0,600	0,297	0,681	0,514	0,962	0,169	0,156	0,870	0,861	0,738	0,989	0,264	0,131	0,690	0,403	0,376	0,773	0,320	0,127	0,119	0,431	0,791	0,070	0,070
Gmo-C86	n	50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	49	50	50	50	49	50	50	50	50	50	50	49,7
	A	6	5	3	5	5	5	4	4	5	6	4	5	5	5	4	6	4	4	5	4	4	6	7	4	5	4,7
	H _e	0,534	0,591	0,487	0,516	0,585	0,506	0,582	0,574	0,555	0,607	0,528	0,641	0,555	0,564	0,632	0,599	0,576	0,551	0,58	0,55	0,599	0,572	0,603	0,536	0,633	0,561
	H _o	0,500	0,580	0,380	0,480	0,580	0,580	0,580	0,500	0,480	0,680	0,515	0,660	0,540	0,560	0,714	0,620	0,640	0,480	0,592	0,480	0,640	0,620	0,560	0,540	0,620	0,551
	p	0,448	0,714	0,048	0,436	0,817	0,257	0,924	0,181	0,189	0,315	0,624	0,903	0,688	0,811	0,229	0,839	0,401	0,230	0,959	0,248	0,621	0,521	0,386	0,942	0,701	0,701
Gmo-C83	n	50	50	49	49	50	49	50	50	50	50	31	50	49	50	50	50	50	50	50	50	50	37	50	46	49	48,9
	A	9	8	9	8	7	9	7	7	10	7	9	8	8	7	7	7	9	7	9	7	7	9	9	9	7	8
	H _e	0,760	0,763	0,791	0,780	0,756	0,792	0,770	0,769	0,790	0,788	0,797	0,764	0,780	0,770	0,766	0,764	0,763	0,747	0,778	0,726	0,777	0,725	0,796	0,794	0,781	0,770
	H _o	0,820	0,780	0,837	0,837	0,780	0,816	0,780	0,780	0,660	0,840	0,839	0,820	0,673	0,760	0,720	0,780	0,760	0,720	0,740	0,660	0,740	0,838	0,780	0,696	0,816	0,769
	p	0,316	0,702	0,478	0,310	0,822	0,612	0,858	0,946	0,013	0,404	0,682	0,413	0,066	0,765	0,419	0,953	0,821	0,557	0,435	0,218	0,568	0,088	0,790	0,081	0,682	0,682
Pgm32	n	49	46	50	49	47	50	50	50	48	49	33	50	50	50	47	50	50	50	44	48	50	50	48	50	48	48,8
	A	5	4	5	6	6	5	4	6	7	5	4	7	6	4	6	5	5	5	5	5	5	6	4	5	5	5,3
	H _e	0,627	0,611	0,619	0,588	0,384	0,606	0,594	0,674	0,664	0,594	0,582	0,665	0,624	0,442	0,698	0,589	0,574	0,668	0,654	0,602	0,604	0,620	0,662	0,643	0,638	0,612
	H _o	0,531	0,500	0,620	0,510	0,319	0,460	0,500	0,560	0,604	0,490	0,545	0,680	0,540	0,380	0,702	0,580	0,560	0,560	0,409	0,500	0,600	0,400	0,440	0,479	0,540	0,521
	p	0,085	0,047	0,860	0,102	0,056	0,011	0,128	0,033	0,200	0,064	0,426	0,831	0,094	0,108	0,981	0,705	0,689	0,064	0,000	0,039	0,873	0,000	0,001	0,002	0,057	0,057
Среднее Mean	A	7,6	8,1	7,6	8,1	8,5	8	8,3	8,1	8,5	7,8	7,4	7,8	8,1	8,7	8,8	7,9	8,1	7,3	8	7,7	7,7	8,6	8,1	8	8,7	8,1
	H _e	0,588	0,623	0,612	0,609	0,620	0,623	0,606	0,638	0,614	0,638	0,598	0,632	0,641	0,626	0,658	0,627	0,606	0,608	0,637	0,633	0,621	0,635	0,637	0,608	0,639	0,623
	H _o	0,565	0,559	0,594	0,576	0,602	0,565	0,562	0,584	0,580	0,611	0,545	0,636	0,613	0,592	0,660	0,616	0,612	0,559	0,572	0,564	0,590	0,590	0,594	0,568	0,600	0,587

Примечание. n — число исследованных особей, A — число аллелей, H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность, H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность, p — вероятность соответствия наблюдаемых генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга, * — статистически значимое отклонение от равновесия Харди-Вайнберга
 Note. n — the number of individuals examined, A — the number of alleles, H_e — the average heterozygosity expected, H_o — the average heterozygosity observed, p — the probability of matching the observed genotypic distributions with the Hardy-Weinberg equilibrium, * — the statistically significant deviation from the Hardy-Weinberg equilibrium

Таблица 3. Оценка генетической дифференциации (θ_{st}) выборки минтая
Table 3. The genetic differentiation (θ_{st}) estimated for the samples of walleye pollock

Локус / Locus	θ_{st} (%)
<i>Gmo3</i>	0,30
<i>Gmo35</i>	0,20
<i>Gmo34</i>	0,20
<i>Gmo-G18</i>	-0,20
<i>Gmo-C86</i>	0,30
<i>Gmo-C83</i>	0,01
<i>PGmo32</i>	0,60
<i>Gma102</i>	0,20
<i>Gma106</i>	1,00
<i>Gma108</i>	0,50
95%-й бутстреп-интервал	Верхний / upper
The 95% bootstrap interval	Нижний / lower
Среднее θ_{st} / Mean θ_{st}	0,40

Таблица 4. Результаты иерархического анализа генетической изменчивости выборки (%)
Table 4. Results of hierarchical analysis of genetic variability of the samples (%)

Уровень разнообразия Diversity	<i>d.f.</i>	Абсолютные оценки Absolute values	Процент дисперсии Percent of dispersion	Вероятность (<i>p</i>) Likelihood (<i>p</i>)
Между выборками Between samples	24	0,00991	0,32	<0,001
Внутри выборки Internal	2441	3,09125	99,68	<0,001

Рис. 2. UPGMA-дендрограмма, построенная по генетическим расстояниям Нея (Nei, 1972), на основе аллельной изменчивости 10 микросателлитных локусов
Fig. 2. The UPGMA joint-tree, built on genetic distances by Nei (Nei, 1972), based on the allelic variety of 10 micro-satellite loci

Таким образом, анализ дифференциации всей совокупности выборок не позволил определить какую-либо структурную организацию исследованных особей, не подтвердилось также генетическое сходство выборок, приуроченных к определенным районам нереста.

Ранее исследователи, анализируя популяционную структуру охотоморского минтая, выделили

от двух до 10 популяций, которые, в большинстве случаев, соответствовали основным нерестовым районам (табл. 6). Опираясь на предположения о сложноструктурированности минтая Охотского моря, для дальнейшего анализа выборки были объединены в соответствии с приведенными в таблице 6 представлениями о популяционной структуре вида. Таким образом, дальнейший ана-

Рис. 3. UPGMA-дендрограмма хордовых расстояний, вычисленных по частотам микросателлитных локусов в выборках минтая (курсивом указана бутстреп-поддержка)
Fig. 3. The UPGMA joint-tree of the chord distances, calculated on the frequencies of microsatellite loci in samples of walleye pollock (the bootstripe support is italicized)

Таблица 5. Оценка достоверности попарных различий между выборками охотоморского минтая (F_{st})
Table 5. Assessment of the authenticity of pair differences between the Sea of Okhotsk walleye pollock samples (F_{st})

Выборки Samples	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
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	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	

Примечание. «+» — различия достоверны
Note. «+» — authentic differences

лиз проводили для семи групп выборок, которые также соответствовали основным нерестовым районам (рис. 6).

Уровень дифференциации семи объединенных групп оказался на более низком уровне, чем при раздельном анализе всех 25 выборок. Показатель θ_{st} ни по одному из проанализированных локусов не достиг уровня в 1%, наибольшее значение оказалось по локусу *Gma106* — 0,60% (табл. 7). Анализ генетической изменчивости объединенных в группы выборок, также как и при анализе всей совокупности выборок охотоморского минтая, выявил высокий уровень внутривыборочной изменчивости (99,6%), изменчивость между группами выборок составила 0,12%. Межгрупповая из-

менчивость оказалась ниже, чем межвыборочная (0,22%) (табл. 8).

Кластерный анализ с использованием метода «ближайшего соседа» свидетельствует о наибольшей генетической близости выборок из залива Шелихова и Притауйского района, к которым последовательно присоединяются объединенные выборки из районов, приуроченных к Западной Камчатке и Возвышенности Лебеда (рис. 7). Отдельный кластер образуют выборки из Иono-Аянского района и Северо-Восточного Сахалина. В наибольшей степени от остальной совокупности отличаются особи из вод, прилегающих к Южным Курилам. Аналогичный результат кластеризации получен при использовании другого метода

Рис. 4. Расположение выборок в двухмерной системе координат в соответствии с хордовыми генетическими расстояниями (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967)
Fig. 4. The distribution of the samples in the two-dimension coordinate system is in accordance to genetic chord distances (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967)

Рис. 5. Оценка соответствия уровня генетической дифференциации (F_{st}) и географической удаленности охотоморских выборок
Fig. 5. The assessment of the correspondence of the level of genetic differentiation (F_{st}) and the geographic distances of the Sea of Okhotsk samples

Таблица 6. Популяционная структура минтая Охотского моря с точки зрения отдельных исследователей
Table 6. The population structure of walleye pollock in the Sea of Okhotsk in different versions

Авторы / Authors	Популяции / Populations
В.В. Пушников (1978) V.V. Pushnikov (1978)	Южноохотская / South Sakhalin Западноохотская / Western Okhotsk Sea Восточноохотская / Eastern Okhotsk Sea
Л.М. Зверькова (1981) L.M. Zverkova (1981)	Охотоморская: / Okhotsk Sea: Совокупность субпопуляций зимнего нереста (Южно-Камчатская, Северо-Камчатская, Северо-Охотоморская) / Cluster of winter spawning subpopulations (South Kamchatka, North Kamchatka, Northern Okhotsk Sea) Совокупность субпопуляций весеннего нереста (Восточно-Сахалинская, Южно-Камчатская, Северо-Камчатская, Северо-Охотоморская) / Cluster of spring spawning subpopulations (East Sakhalin, South Kamchatka, North Kamchatka, North Okhotsk Sea)
Г.Д. Флусова (1987) G.D. Flusova (1987)	Северо-Западная / Northwest Притауйская / Pritauiskaya Северо-Сахалинская / North Sakhalin Центрально-Сахалинская / Central Sakhalin Центрально-Камчатская / Central Kamchatka Южно-Сахалинская / South Sakhalin Юго-Западнокамчатская / Southwest Kamchatka Юго-Восточнокамчатская / Southeast Kamchatka Северо-Курильская / North Kuriles Южно-Курильская / South Kuriles
Г.Д. Флусова, Л.В. Богданов (1986) G.D. Flusova, L.V. Bogdanov (1986)	Центрально-Камчатская / Central Kamchatka Юго-Западнокамчатская / Southwest Kamchatka Южно-Курильская / South Kuriles Северо-Курильская / North Kuriles Северо-Западная / Northwest Центрально-Сахалинская / Central Sakhalin Южно-Сахалинская (зал. Терпения) / South Sakhalin (Terpeniya Bay) Северо-Сахалинская / North Sakhalin
Н.С. Фадеев (1987) N.S. Fadeev (1987)	Западно-Камчатская / West Kamchatka Центральная часть Охотского моря / Central Sea of Okhotsk Ионо-Кашеваровская / Iono-Kashevarovskaya Ионо-Аянское / Iono-Ayanskoye Шельф Северо-Восточного Сахалина / Shelf of Northeast Sakhalin

Рис. 6. Группировка выборок минтая (ЗК — воды, прилегающие к Западной Камчатке, ЗШ — залив Шелихова, ПТ — Притауйский район, ВЛ — Возвышенность Лебеда, ИА — Ионо-Аянский район, СВК — воды, прилегающие к северо-восточной части о. Сахалин, ЮК — район Южных Курильских островов)

Fig. 6. The group of the walleye pollock samples (WK — the waters adjacent West Kamchatka, ShB — Shelikhov Bay, PD — Pritauiskiy district, LH — Lebed Highland, IA — Iono-Ayansky district, NES — the waters adjacent Northeast Sakhalin, SK — area of the South Kuriles)

(рис. 8), который подтвердил генетическое сходство выборок из восточной части Охотского моря и сходство выборок из западной части района исследования, за исключением района Южных Курил, объединенная выборка из которого заняла обособленное положение в обоих вариантах анализа.

Оценки достоверности попарных различий между выборками, объединенными в семь групп, соответствуют результатам кластерного анализа (табл. 9): статистически значимая гетерогенность

Таблица 7. Оценка генетической дифференциации (θ_{st}) 7 выделенных групп выборок
Table 7. The genetic differentiation (θ_{st}) estimated for seven figured out groups of samples

Локус / Locus	θ_{st} (%)
<i>Gmo3</i>	0,04
<i>Gmo35</i>	0,07
<i>Gmo34</i>	0,26
<i>Gmo-G18</i>	-0,06
<i>Gmo-C86</i>	0,35
<i>Gmo-C83</i>	0,07
<i>PGgmo32</i>	-0,01
<i>Gma102</i>	0,14
<i>Gma106</i>	0,60
<i>Gma108</i>	0,08
95%-й бутстреп-интервал Верхний / Upper	0,30
The 95% bootstrap interval Нижний / Lower	0,05
Среднее θ_{st} / Mean θ_{st}	0,18

Таблица 8. Результаты иерархического анализа генетической изменчивости 7 групп выборок минтая (%)
Table 8. Results of hierarchical analysis of genetic variety for 7 groups of walleye pollock samples (%)

Уровень разнообразия Diversity level	<i>d.f.</i>	Абсолютные оценки Absolute evaluation	Процент дисперсии Percentage of variance	Вероятность (<i>p</i>) Probability (<i>p</i>)
Между группами выборок Between the groups of samples	6	0,00378	0,12	<0,001
Между выборками в группах Between the samples in the groups	18	0,00665	0,22	<0,001
Внутри выборок In samples	2441	3,08134	99,66	<0,001

Рис. 7. NJ-дендрограмма, построенная по стандартным генетическим расстояниям Нея (Nei, 1972) на основе аллельной изменчивости микросателлитных локусов в объединенных выборках минтая
Fig. 7. The NJ joint-tree, built on standard genetic distances by Nei (Nei, 1972) basdd on the allelic variety of micrisatellite loci in united samples of walleye pollock

прослеживается только между группами выборок из западной и восточной частей Охотского моря. Достоверных различий между выборками в пределах этих районов не выявлено.

Для оценки дискриминирующей способности использованных маркеров популяционно-генетической изменчивости, в программе SPAM был выполнен симуляционный анализ выборок по нулевому сценарию. В результате получены вероятностные оценки определения принадлежности особей к выделенным группам. Точность идентификации находится на крайне низком уровне, в пределах 33,9–49,7%, причем большой процент анализируемых особей (31,2–40,7%) не был отнесен ни к одной из групп (табл. 10). При оценке состава симулированных выборок на уровне двух укрупненных групп, в которые вошли выборки западной и восточной частей Охотского моря, точность идентификации увеличивается незначительно — до 55,8% (табл. 11), что не позволяет подтвердить их значимую генетическую неоднородность.

Для проверки гипотезы о генетической подделанности минтая Охотского моря был выполнен также байесовский анализ, в ходе которого оценивали вероятность принадлежности каждой особи к группам выборок (от 2 до 7). Показано, что наиболее вероятное число различающихся генетических группировок равно двум — западная

Рис. 8. UPGMA-дендрограмма, построенная по генетическим расстояниям Ней (Nei, 1972) на основе аллельной изменчивости микросателлитных локусов в объединенных выборках
Fig. 8. The UPGMA joiny-tree, built on genetic distances by Nei (Nei, 1972), based on allelic variety of microsatellite loci in united samples

и восточная части акватории Охотского моря (рис. 9). Представленные результаты согласуются с приведенными ранее результатами кластерного анализа, указывающими на возможные отличия западно- и восточноохотоморского минтая и отсутствие дифференциации особей в пределах западной и восточной частей Охотского моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования минтая Охотского моря, проведенного на основе аллельной изменчивости десяти микросателлитных локусов, согласуются с ранее сделанным заключением о низком уровне дифференциации берингоморского минтая, характерном для видов, имеющих высокую численность и высокую миграционную активность (Глубоков, Котенев, 2006).

Анализ всей совокупности охотоморских выборок показал отсутствие структурной организации, выявленные генетические сходство или различия выборок не согласуются с их географической локализацией. Отсутствие статистически достоверных генетических отличий (как между

Таблица 9. Оценки достоверности попарных различий между 7-ю группами выборок — над диагональю, значения попарных величин (F_{st}) — под диагональю
Table 9. Evaluation of authenticity of pair differences between seven groups of samples – above, and the values of the pairs (F_{st}) – below

Группы выборок Groups of samples	ЗК	ЗШ	ПТ	ВЛ	ИА	СВС	ЮК
ЗК		–	–	–	+	+	+
ЗШ	0,00152		–	–	+	+	–
ПТ	0,00085	–0,00110		–	+	+	+
ВЛ	0,00070	0,00056	0,00099		+	–	–
ИА	0,00365	0,00240	0,00304	0,00166		–	+
СВС	0,00205	0,00238	0,00257	0,00095	–0,00024		–
ЮК	0,00283	0,001111	0,00255	0,00104	0,00255	0,00175	

Примечание. «+» — различия достоверны
Note. “+” – authentic differences

Таблица 10. Оценка состава (в %) смоделированных смешанных 7 групп выборок минтая Охотского моря по микросателлитным локусам (в скобках указано стандартное отклонение)
Table 10. Evaluation of the percent composition (%) of seven mixed simulated samples of walleye pollock in the Sea of Okhotsk on the microsatellite loci (the standard deviation is indicated in parentheses)

Группы выборок Groups of samples	ЗК	ЗШ	ПТ	ВЛ	ИА	СВС	ЮК
ЗК	49,7 _(3,70)	9,0	9,1	10,5	6,0	6,5	8,4
ЗШ	2,1	37,0 _(1,86)	3,8	2,4	1,6	1,9	1,7
ПТ	3,0	4,8	41,2 _(1,86)	2,3	1,7	2,3	1,8
ВЛ	4,4	4,0	3,0	34,9 _(4,63)	3,1	3,1	5,1
ИА	5,5	5,3	5,0	7,3	43,8 _(3,03)	9,8	5,4
СВС	2,0	2,2	2,2	2,3	4,5	33,9 _(1,72)	2,7
ЮК	2,1	1,6	1,4	3,1	1,7	1,8	37,9 _(2,05)
Неизвестные Unknown	31,2	36,1	34,3	37,2	37,6	40,7	37,0
Σ	100	100	100	100	100	100	100

Таблица 11. Оценка состава (в %) симулированных смешанных двух групп выборок охотоморского минтая по микросателлитным локусам (в скобках указано стандартное отклонение)
Table 11. Evaluation of the percent composition (%) two mixed of simulated groups of samples of walleye pollock from the Sea of Okhotsk on the microsatellite loci (the standard deviation is indicated in parentheses)

Группы выборок Groups of samples	Западная часть Охотского моря West part of the Sea of Okhotsk	Восточная часть Охотского моря East part of the Sea of Okhotsk
Западная часть Охотского моря West part of the Okhotsk Sea	55,8 _(3,61)	14,7
Восточная часть Охотского моря East part of the Okhotsk Sea	10,3	46,9 _(3,88)
Неизвестные / Unknown	33,9	38,4
Σ	100	100

Рис. 9. Гистограмма, отражающая вероятность принадлежности особей обобщенной выборки к одному из двух генетических кластеров
Fig. 9. The histogram reflecting the likelihood of membership in generalized sample and belonging to one of two genetic clusters

большинством выборок, так и между отдельными группами выборок) не позволяет подтвердить наличие четко выраженных не только популяций, но и внутривидовых группировок охотоморского минтая. Однако, в соответствии с представленными результатами, дальнейшего исследования и подтверждения требует предположение о неоднородности минтая на уровне двух макрорайонов — западной и восточной частей Охотского моря. На следующем этапе исследования планируется включить в анализ материалы аналогичной комплексной научной съемки 2015 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глубоков А.И., Котенев Б.Н. 2006. Популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря. М.: ВНИРО. 200 с.
Зверькова Л.М. 1981. Внутривидовая структура минтая в Охотском море / Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 41–56.
Кузнецов В.В., Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н. 2008. Популяционная структура, динамика численности и регулирование промысла минтая в северной части Охотского моря. М.: ВНИРО. 174 с.
Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
Пушиков В.В. 1978. Пространственная структура минтая Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 102. С. 90–96.
Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю., Варкентин А.И., Пильганчук О.А., Кустова А.С., Сараванский О.Н. 2012. Полиморфизм популяционно-генетических маркеров минтая северной части Охотского моря /

Матер. Всерос. науч. конф. «Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 439–447.

Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю., Варкентин А.И., Пильганчук О.А., Муравская У.О., Сараванский О.Н. 2014. Изменчивость микросателлитных локусов в выборках минтая из нерестовых скоплений Охотского, Берингова морей и тихоокеанских вод, прилегающих к Северным Курильским островам // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 34. С. 72–80.

Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. 2011. Шкала стадий зрелости гонад минтая. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 92 с.

Фадеев Н.С. 1987. Нерестилища и сроки размножения минтая северной части Охотского моря / Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 5–23.
Флусова Г.Д., Богданов Л.В. 1986. Популяционная структура минтая по данным генетических исследований. Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 79–88.

Флусова Г.Д. 1987. Популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) / Генетические исследования гидробионтов. Матер. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб (г. Тарту, сентябрь 1986 г.). М. С. 80–94.

Шпигальская Н.Ю., Пильганчук О.А., Савенков В.В., Кустова А.С., Муравская У.О., Сараванский О.Н. 2012. Результаты исследований внутривидовой структуры промысловых видов рыб методами по-

пуляционной генетики // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 25. С. 69–97.

Шубина Е.А., Глубоков А.И. 2003. Генетика субполярных рыб и беспозвоночных (обзор материалов 20-го симпозиума Лоуэлла Уэйкфилда). М.: ВНИРО. 39 с.

Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Глубоков А.И. 2009. Популяционно-генетический анализ минтая *Theragra chalcogramma* (Teleostei, Gadidae) из Берингова и Охотского морей // Молекулярная биология. Т. 43, № 5. С. 918–930.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.

Canino M.F., Spies I.B., Hauser L. 2005. Development and characterization of novel di- and tetranucleotide microsatellite markers in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // Mol. Ecol. Notes. Vol. 5. P. 908–910.

Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.E. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Am. J. Hum. Genet. Vol. 19. P. 233–257.

Miller K.M., Le K.D., Beacham T.D. 2000. Development of tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. Notes. Vol. 9. № 2. P. 238–239.

Nei M. 1972. Genetic distance between populations // American Naturalist. Vol. 106 (949). P. 283–292.

O'Reilly P.T., Canino M., Baily K., Bentzen P. 2000. Isolation of twenty low stutters di- and tetranucleotide microsatellites for population analyses of walleye pollock and other gadoids // J. Fish Biol. Vol. 56. P. 1074–1086.

O'Reilly P.T., Canino M.F., Bailey K.M., Bentzen P. 2004. Inverse relationship between F_{st} and microsatellite polymorphism in the marine fish, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): implications for resolving weak population structure // Mol. Ecol. Vol. 13. P. 1799–1814.

Schneider S., Roessli D., Excoffier L. 2000. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, Univ. Geneva, Switzerland.

Stenvik J., Wesmajervi M.S., Fjalestad K., Damsgard B., Delghandi M. 2006. Development of 25 gene-associated microsatellite markers of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) // Mol. Ecol. Notes. Vol. 6. № 4. P. 1105–1107.

REFERENCES

Glubokov A.I., Kotenev B.N. *Populyatsionnaya struktura mintaya Theragra chalcogramma severnoy chasti Beringova morya* [Population structure of pollock *Theragra chalcogramma* in the North Bering Sea]. Moscow, VNIRO, 2006, 199 p.

Zverkova L.M. Sea of Okhotsk walleye Pollock internal population structure. *Ekologiya, zapasy i promysel mintaya* [Ecology, stocks, and the pollock fishery]. Vladivostok, TINRO, 1981, pp. 41–56. (In Russian)

Kuznetsov V.V., Kotenev B.N., Kuznetsova E.N. *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i regulirovanie promysla mintaya v severnoy chasti Okhotskogo morya* [Population structure of walleye pollock in the Northern Sea of Okhotsk: its dynamics of abundance and regulation of fishery]. Moscow, VNIRO, 2008, 174 p.

Maniatis T., Frich E., Sambruk G. *Metody geneticheskoy inzhenerii. Molekulyarnoe klonirovanie*. [Methods of Genetic Engineering. Molecular Cloning]. Moscow: Mir, 1984. 479 p.

Pushnikov V.V. 1978. Walleye pollack spatial pattern (*Theragra chalcogramma*) in the Sea of Okhotsk. *Izvestiya TINRO*, 1978, vol. 102, pp. 90–96. (In Russian)

Savenkov V.V., Shpigalskaya N.Y., Varkentin A.I., Pilganchuk O.A., Kustova A.S., Saravansky O.N. Polymorphism of the pollock population genetic markers in the North Sea of Okhotsk. *Materialy Vserossiyskoj nauchnoj konferencii, posvjashhennoj 80-letnemu jubileju KamchatNIRO* [Proceedings of the All-Russia Scientific Conference Devoted to the 80th Anniversary of KamchatNIRO]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: KamchatNIRO, 2012, pp. 439–447. (In Russian)

Savenkov V.V., Shpigalskaya N.Y., Varkentin A.I., Pilganchuk O.A., Muravskaya U.O., Saravansky O.N. Variety of microsatellite loci in samples of walleye pollock from spawning aggregations in the Okhotsk and Bering Seas and in Pacific Ocean waters, adjacent to the North Kurile Islands 2014. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 34, pp. 72–80. (In Russian with English abstracts)

Fadeev N.S. Pollock spawning areas and breeding season in the North Sea of Okhotsk. *Sbornik nauchnykh trudov "Populjacionnaja struktura, dinamika chislennosti i jekologija mintaja"* [Pollock population structure, abundance dynamic and ecology. Collection of scholarly writings]. Vladivostok: TINRO, 1987, pp. 5–22. (In Russian)

- Flusova G.D., Bogdanov L.V. Walleye pollock population structure on the basis of genetic research data. *Treskovye dalnevostochnykh morey* [Far East seas cods]. Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 79–88.
- Flusova G.D. Population structure of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas). *Geneticheskie issledovaniya gidrobiontov. Materialy III Vsesoyuznogo soveshchaniya po genetike, selektsii i gibrizatsii ryb, Tartu*. [Genetic investigations of marine organisms. Papers from the III-rd All-Union Meeting, Tartu], Moscow: VNIRO, 1987, pp. 80–94. (In Russian with English abstracts)
- Shpigalskaya N.Y., Pilganchuk O.A., Savenkov V.V., Kustova A.C., Muravskaya U.O., Saravansky O.N. Results on studying intraspecific structure of commercial fish species with methods of population genetics. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 25, pp. 69–97. (In Russian with English abstracts)
- Shubina E.A., Glubokov A.I. Genetics of Subpolar fish and invertebrates. *Obzor materialov 20-go simpoziuma Louella Ueykfilda* [Review of materials from 20th Lowell Wakefield Fisheries Symposium]. Moscow: VNIRO, 2003, 39 p.
- Shubina E.A., Ponomareva E.V., Glubokov A.I. Population genetic structure of walleye Pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae, Pisces) from the Bering Sea and Sea of Okhotsk. *Molecular Biology*, 2009, vol. 43, No. 5, pp. 918–930. (In Russian with English abstracts). doi: 10.1134/S0026893309050161
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* [Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas]. Vladivostok: TINRO, 1993, 426 p.
- Canino M.F., Spies I.B., Hauser L. Development and characterization of novel di- and tetranucleotide microsatellite markers in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *Molecular Ecology Notes*, 2005, vol. 5, pp. 908–910. doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01109.x
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.E. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics*, 1967, vol. 19, pp. 233–257.
- Miller K.M., Le K.D., Beacham T.D. Development of tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Molecular Ecology Notes*, 2000, vol. 9, No. 2, pp. 238–239.
- Nei M. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 1972, vol. 106 (949), pp. 283–292.
- O'Reilly P.T., Canino M., Baily K., Bentzen P. Isolation of twenty low stutters di- and tetranucleotide microsatellites for population analyses of waleye pollock and other gadoids. *Journal of Fish Biology*, 2000, vol. 56, pp. 1074–1086.
- O'Reilly P.T., Canino M.F., Bailey K.M., Bentzen P. Inverse relationship between Fst and microsatellite polymorphism in the marine fish, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): implications for resolving weak population structure. *Molecular Ecology*, 2004, vol. 13, pp. 1799–1814. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02214.x
- Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin version 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, Univ. Geneva, Switzerland, 2000.
- Stenvik J., Wesmajervi M.S., Fjalestad K., Damsgard B., Delghandi M. Development of 25 gene-associated microsatellite markers of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, No. 4, pp. 1105–1107.