

УДК 597-115 : 597.562

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ В ВЫБОРКАХ МИНТАЯ ИЗ НЕРЕСТОВЫХ СКОПЛЕНИЙ ОХОТСКОГО, БЕРИНГОВА МОРЕЙ И ТИХООКЕАНСКИХ ВОД, ПРИЛЕГАЮЩИХ К СЕВЕРНЫМ КУРИЛЬСКИМ ОСТРОВАМ

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



Мл. н. с., зам. дир., зав. отделом., 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, shpigalskaya.n.u@kamniro.ru

МИНТАЙ, МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЕ ЛОКУСЫ, ВНУТРИВИДОВАЯ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Представлены результаты исследования изменчивости микросателлитных локусов в выборках минтая Охотского и Берингова морей. Наиболее информативными при оценке дифференциации минтая являются локусы *Gmo-C86*, *Gmo-C83*, *Gmo-G18* и *Gmo3*. Выявлен очень высокий уровень генетической изменчивости особей в пределах исследованных выборок. Соответствия между количественными оценками генетических различий выборок F_{st} и географическими расстояниями между ними не обнаружено. Среди охотоморских выборок в наибольшей степени от других отличается выборка из залива Шелихова.

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

V.V. Savenkov, N.Yu. Shpigalskaya, A.I. Varkentin, O.A. Pilganchuk, U.O. Muravskaya, O.N. Saravanskiy

Researcher, deputy director, head of department, researcher, researcher, engineer, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberedzhnaya, 18
Tel.: (4152) 22-68-33, 41-27-01
E-mail: savenkov.v.v@kamniro.ru, shpigalskaya.n.u@kamniro.ru

WALLEYE POLLOCK, MICROSATELLITE LOCI, INTRASPECIFIC COMPLEXITY, GENETIC VARIETY

Results of examining variety of microsatellite loci in samples of walleye Pollock from the Okhotsk and Bering Seas are provided. The loci *Gmo-C86*, *Gmo-C83*, *Gmo-G18* and *Gmo3* are demonstrated as most informative to provide differentiation of walleye Pollock individuals. A very high level of genetic variety in examined samples has revealed. There is no compliance revealed between quantitative estimations for genetic difference among F_{st} samples and geographic distances between the samples. The most distinct sample among those from the Okhotsk Sea is the sample from the Shelikhov Gulf.

Минтай *Theragra chalcogramma* — один из наиболее важных в промысловом отношении объектов мирового рыболовства. Видовой ареал занимает большую территорию, включающую прибрежные воды северной части Тихого океана с северной границей в Чукотском море, побережье Северной Америки — до залива Монтерей; в азиатских водах вид распространен до северо-восточного побережья острова Хонсю (Фадеев, 1987). Для вида характерны масштабные нагульные и нерестовые миграции: по данным мечения, охотоморский минтай совершает перемещения не только в пределах Охотского моря, но и выходит в Японское и Берингово моря, а также Тихий океан (Пушников, 1987; Глубоков, Котенев, 2006). Несмотря на обширный район обитания, выделя-

ется небольшое число центров воспроизводства минтая, где в основном локализован его промышленный лов. С развитием промысла возникла необходимость не только мониторинга биологического состояния этого ценного объекта, но и формирования обоснованных представлений о его внутривидовой подразделенности, на основе которых определяются единицы запаса и прогнозирования.

Сведения о биологии минтая Охотского моря можно встретить в большом количестве публикаций, однако его внутривидовая структура в данном районе относительно слабо изучена. Существуют две точки зрения, с позиций которых описывают популяционную структуру охотоморского минтая. Первая предполагает, что в каждом

нерестовом районе обитает отдельное локальное стадо (Пушников, 1978; Зверькова, 1981; Флусова, Богданов, 1986; Флусова, 1987; Кузнецов и др., 2008), вторая — охотоморский минтай представляет собой суперпопуляцию с репродуктивным ядром в наиболее благоприятной для воспроизводства северо-восточной части Охотского моря (Шунтов и др., 1993).

Методы, применявшиеся ранее для популяционных исследований минтая, основывались на изучении фенотипических признаков и биохимического полиморфизма, далее получили развитие исследования с использованием нового класса популяционных маркеров — на основе полиморфизма ДНК, и, в частности, микросателлитной ДНК. Ряд работ на основе анализа микросателлитных локусов был представлен как зарубежными, так и отечественными исследователями (Grand, Utter, 1980; O'Reilly et al., 2004; Кузнецов и др., 2008; Шубина и др., 2009; и т. д.), однако практически все они затрагивают вопросы популяционно-генетической структуры минтая Берингова моря и вод, прилегающих к Аляске. Публикаций, посвященных изучению охотоморского минтая с применением метода анализа полиморфизма микросателлитной ДНК, относительно немного. Работая в данном направлении, исследователи столкнулись с проблемой информативности выбранных для анализа локусов вследствие наличия нуль-аллелей или чрезвычайно высокого полиморфизма, вследствие чего осталась нерешенной задача определения набора микросателлитных маркеров, которые позволили бы с высокой достоверностью оценить изменчивость минтая Охотского и Берингова морей.

Целью данной работы является подбор информативных микросателлитных маркеров и оценка, на основании данных об их изменчивости, уровня генетической дифференциации минтая из Охотского и Берингова морей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили 11 выборок минтая из нерестовых скоплений Охотского и Берингова морей, а также вод Тихого океана, прилегающих к Северным Курильским островам (табл. 1, рис. 1). Все пробы, общим объемом 600 экз.,

были собраны в период 2010–2012 гг. Особи имели стадии зрелости гонад: III, IV, V, VI и VI–II по шкале Н.П. Сергеевой с соавторами (2011).

В процессе исследования апробировали 29 микросателлитных локусов (*Gmo34*, *Gmo35*, *PGmo32*, *Gmo8*, *Gmo-G12*, *Gmo19*, *Gmo3*, *Gma101*, *Gma102*, *Gma106*, *Gma107*, *Gma108*, *Gmo-G5*, *Gmo-G7*, *Gmo-G9*, *Gmo-G13*, *Gmo-G16*, *Gmo-G18*, *Gmo-C82*, *Gmo-C83*, *Gmo-C86*, *Gmo-C88*, *Gmo-C91*, *Tch12*, *Tch13*, *Tch15*, *Tch18*, *Tch22*, *Pan1*), сведения о которых опубликованы ранее (Miller et al., 2000; Canino et al., 2005; Stenvik et al., 2006).

Девять локусов были отобраны для дальнейшего анализа. Исключение из дальнейшей работы апробированных микросателлитов обусловлено одной или сочетанием нескольких причин: отсутствие полиморфизма, размер аллельных вариантов не позволяет с уверенностью интерпретировать полученные результаты, вероятное наличие нуль-аллелей, отсутствие, несмотря на использование рекомендованных условий, ПЦР-продукта.

Методика выделения тотальной ДНК подробно описана в одной из предыдущих работ (Шпигальская и др., 2012). Для полимеразной цепной реакции подобраны следующие условия: денату-

Таблица 1. Места сбора проб и объем материала

Выборка	Даты сбора материала	Координаты, с. ш.; в. д.	Количество, отобранных экз.
1	12–15.04.2010	55°30'3"; 154°39'7"	50
2	12–15.04.2010	57°08'0"; 154°46'6"	50
3	28.04–09.05.2010	58°13'8"; 152°57'5"	50
4	30.04–02.05.2010	58°41'4"; 156°31'7"	50
5	01–08.04.2010	51°01'3"; 156° 02'8"	50
6	18–21.05.2010	56°31'6"; 143°50'5"	50
7	02–5.05.2011	60°17'0"; 157°27'2"	50
8	05–8.04.2011	51°54'0"; 155°40'0"	50
9	28.05.2011	51°06'0"; 144°12'8"	50
10	12.05.2012	50°19'7"; 156°59'3"	50
11	24.05–31.05.2011	59°98'0"; 173°92'4"	100

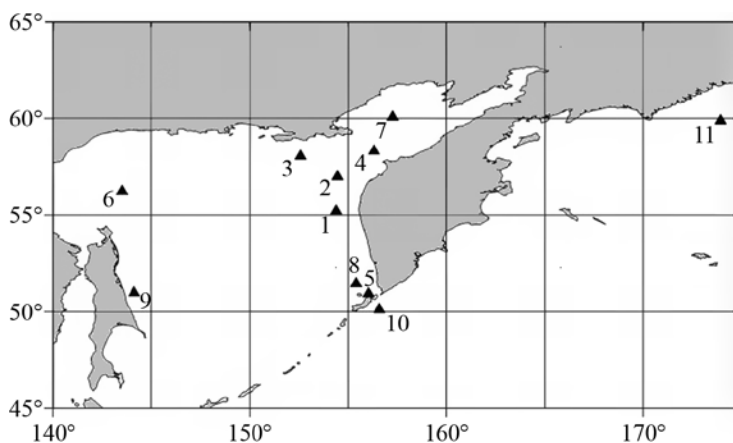


Рис. 1. Локализация сбора выборок (1–11) минтая

рация в течение 4 мин при 95 °С, затем 29 циклов, включающих 20 с денатурации ДНК-матрицы при 94 °С, 1 мин отжига праймеров при X °С и синтез новых цепей в течение 1 мин при 72 °С, затем следовала завершающая элонгация 5 мин при 72 °С (X — температура отжига для каждой пары праймеров — варьировала в пределах 48–60 °С) (табл. 2).

Статистическую обработку данных проводили в пакетах программ GDA (Lewis, Zaykin, 2001), Arlequin 2.0 (Schneider et al., 2000), GenAlEx (Peakall, Smouse, 2006), оценку генетического сходства выборок выполнили в программе NTSYS 2.02i (Rohlf, 1998). Географические расстояния между выборками были определены в программе Garmin MapSource (http://www.garmin.com/software/MapSource_65beta.exe) на основании координат мест их сбора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Включенные в анализ локусы — *Gmo3*, *Gmo35*, *Gmo34*, *Gmo-G18*, *Gmo-C83*, *Gmo-C86*, *Gma102*, *Gma106* и *Gma108* — характеризуются тетра- и три-нуклеотидными, динуклеотидными повторами. Количество обнаруженных аллелей варьирует от 7 (*Gmo-G18*) до 25 (*Gma106*) (рис. 2). По другим локусам число обнаруженных аллелей не превышает 19. Наиболее полиморфным является локус *Gma106* (25 аллелей у 520 особей), наименее полиморфным — *Gmo-C86* (7 аллелей у 526 особей). Среднее число аллельных вариантов на локус составляет 14,6 (табл. 2).

По пяти локусам (*Gmo3*, *Gmo35*, *Gmo34*, *Gmo-G18* и *Gmo-C86*) были выявлены четко выраженные доминирующие аллели (рис. 3, 4). Наборы обнаруженных аллелей по каждому локусу в каждой выборке, а также распределения аллельных частот, заметно различаются. Так, например, до-

минирующий аллель локуса *Gmo-C86* (150 п. н.) менее всего представлен в выборке № 2, а в выборке № 11 встречается с наибольшей частотой (рис. 4).

Средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o) оказалась на уровне 0,541. По высокоизменчивым локусам *Gma102* и *Gma106* H_o достигает наибольшего значения — 0,920. Отклонение от равновесия Харди-Вайнберга по отдельным локусам отмечено во всех выборках (табл. 3), что может объясняться многими 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).

С целью оценки дифференциации выборок по использованному в исследовании микросателлитным локусам провели два варианта анализа — для всех одиннадцати выборок и только для девяти охотоморских. Количественная оценка изменчивости всех выборок оказалась статистически значимой (θ_{st} — 1,51%), а результат второго варианта анализа свидетельствует о меньшей гетерогенности мятая из выборок Охотского моря (θ_{st} — 1,14%) (табл. 4). Наибольший вклад в дифференциацию мятая Охотского и Берингова морей вносят локусы *Gmo-C86* и *Gmo-C83*, а охотоморские выборки в наибольшей степени различаются по локусам *Gmo-G18* и *Gmo3*, что определяет необходимость обязательного использования данных генетических маркеров в дальнейших популяционных исследованиях при увеличении материала в анализе и расширении набора микросателлитных локусов.

Иерархический анализ генетической изменчивости 11 выборок мятая выявил внутривыборочную составляющую на уровне 99,61%, межвыбо-

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов мятая

Локус	Число аллелей/ число исследованных экз.	Размер фрагмента, п. н.	Температура отжига, °С
<i>Gmo3</i>	11/535	114–282	60
<i>Gmo35</i>	11/527	107–218	49
<i>Gmo34</i>	17/519	90–186	48
<i>Gmo-G18</i>	7/526	106–136	56,5
<i>Gmo-C83</i>	14/523	100–138	59
<i>Gmo-C86</i>	10/535	138–162	58
<i>Gma102</i>	18/533	194–276	55
<i>Gma106</i>	25/520	134–242	55
<i>Gma108</i>	19/532	162–262	55
Среднее	14,6	–	–

Примечание. n — количество исследованных экземпляров, A — число аллелей, H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность, H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность, p — вероятность соответствия генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга (* — $P < 0,05$)

рочную — 0,39%. Аналогичные расчеты, сделанные только для охотоморских выборок, свидетельствуют о еще большей доле внутривыборочной изменчивости, которая составила 99,93%, тогда как межвыборочная уменьшилась до 0,07%.

Для оценки степени генетических различий исследованных выборок, по частотам аллелей микросателлитных локусов были рассчитаны значения F_{st} . Из 55 случаев попарных сравнений статистически значимыми оказались только различия

между 14-ю парами выборок (табл. 5). Выборка № 11 из Берингова моря достоверно отличается от всех, за исключением выборки № 1 (восточная часть Охотского моря). Среди охотоморских особей наиболее дифференцирован минтай из залива Шелихова (выборка № 7). Соответствия между количественными оценками генетических различий (F_{st}) выборок и географическими расстояниями между ними не выявлено, коэффициент корреляции статистически не значим ($R = 0,380$).

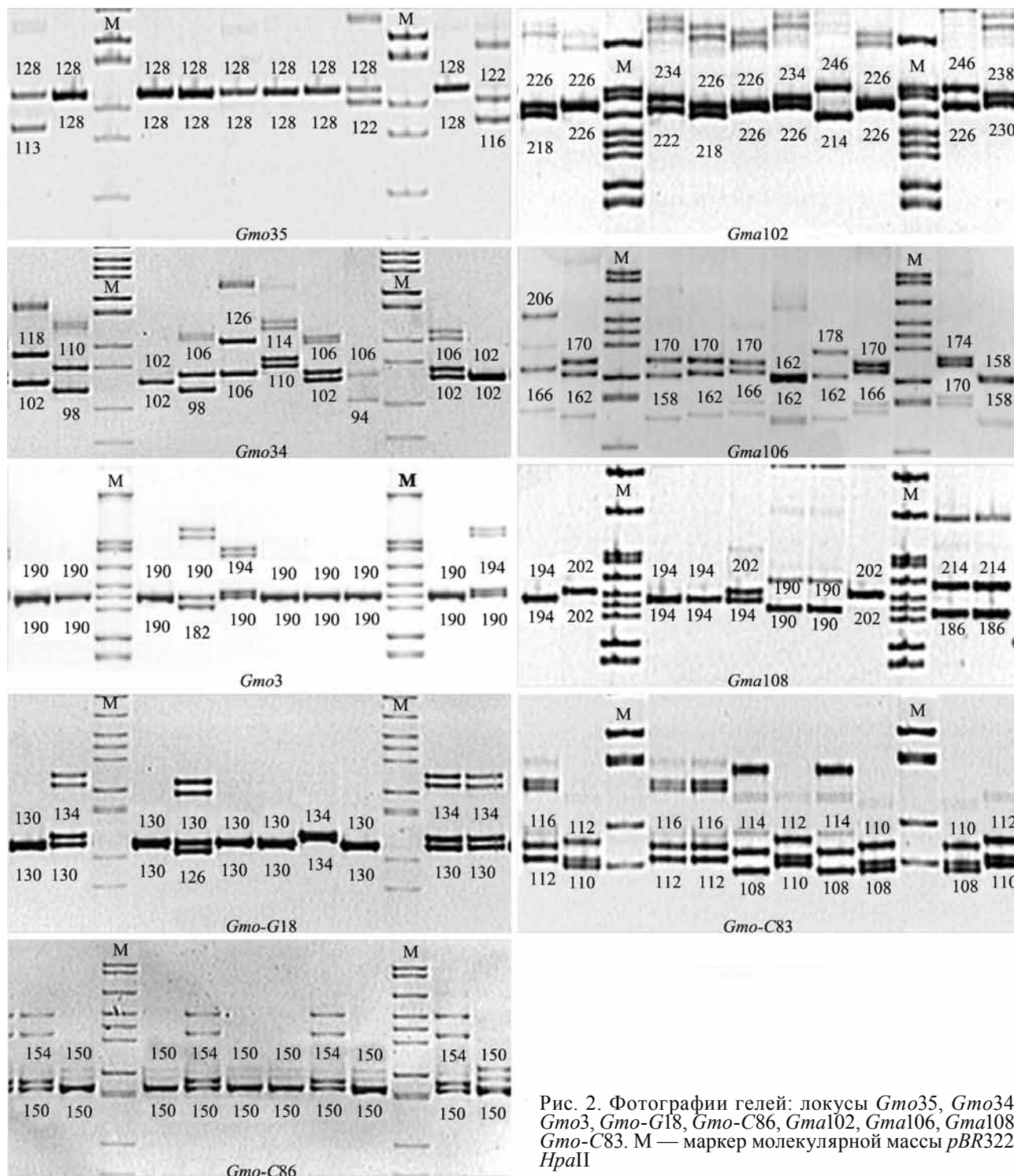


Рис. 2. Фотографии гелей: локусы *Gmo35*, *Gmo34*, *Gmo3*, *Gmo-G18*, *Gmo-C86*, *Gma102*, *Gma106*, *Gma108*, *Gmo-C83*. М — маркер молекулярной массы *pBR322/HpaII*

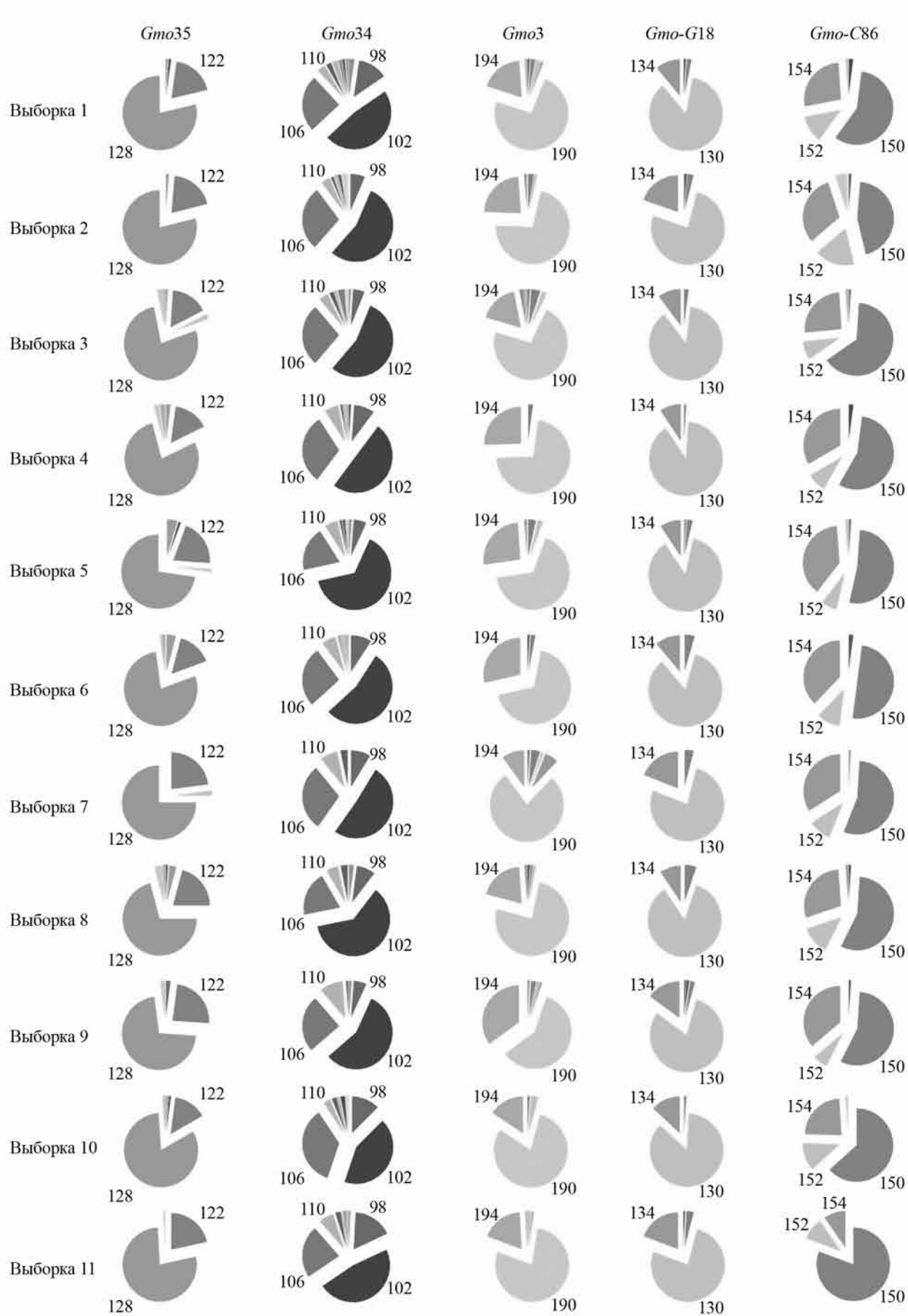


Рис. 3. Распределение частот аллелей локусов *Gmo35*, *Gmo34*, *Gmo3*, *Gmo-G18*, *Gmo-C86* в выборках минтая. Цифрами обозначены размеры (п. н.) наиболее часто встречающихся аллельных вариантов

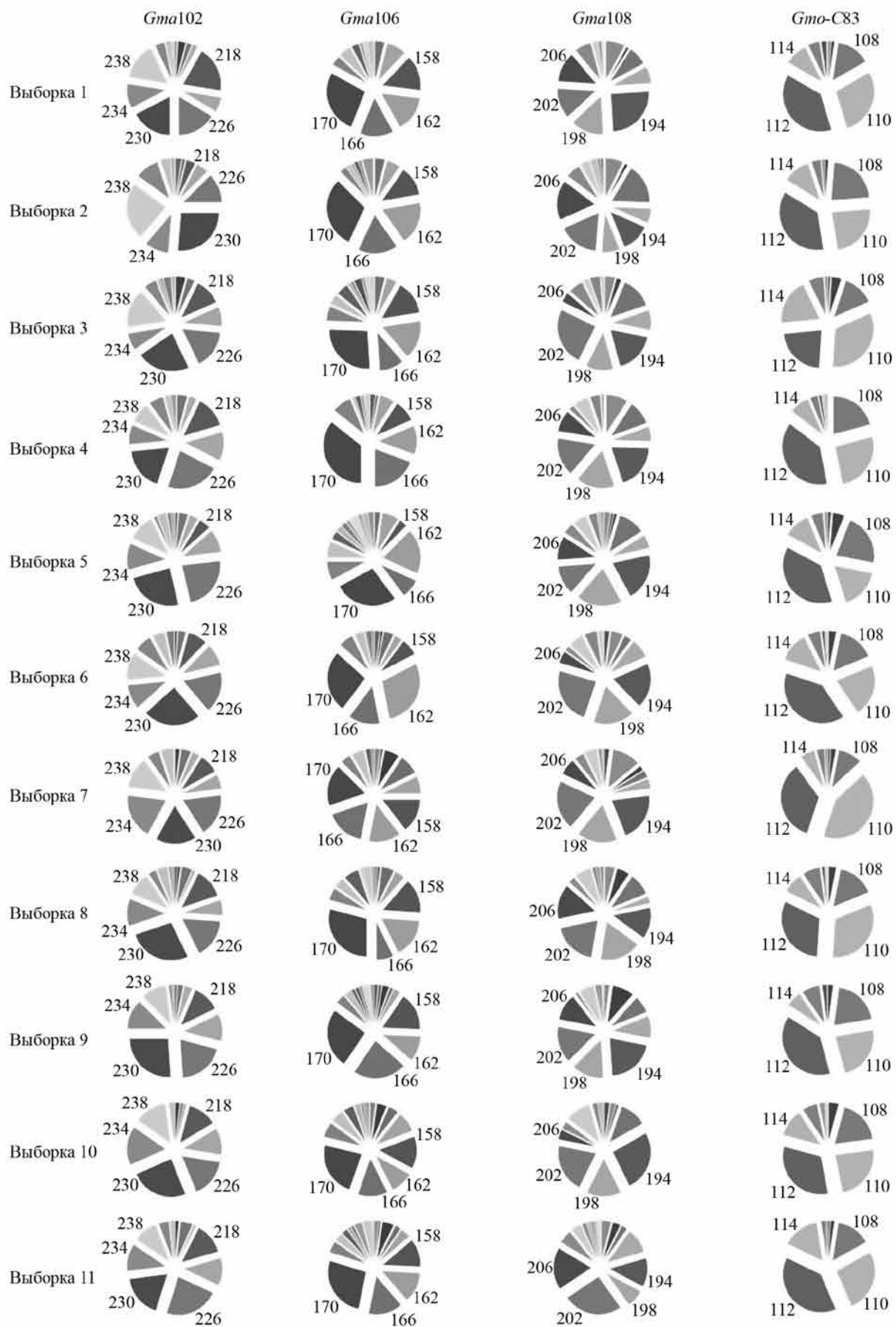


Рис. 4. Распределение частот аллелей локусов *Gma102*, *Gma106*, *Gma108*, *Gmo-C83* в исследованных выборках минтая. Цифрами обозначены размеры (п. н.) наиболее часто встречающихся аллельных вариантов

Таблица 3. Генетическая изменчивость выборок минтая

Локус	Характеристика выборки	Выборки										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Gmo35</i>	<i>n</i>	47	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	4	4	7	6	6	6	3	6	4	6	4
	<i>H_e</i>	0,347	0,565	0,399	0,416	0,547	0,386	0,388	0,457	0,429	0,357	0,431
	<i>H_o</i>	0,382	0,320	0,340	0,360	0,360	0,280	0,460	0,500	0,395	0,280	0,322
	<i>p</i>	0,681	0,000*	0,128	0,118	0,000*	0,015*	0,234	0,502	0,038*	0,038*	0,013*
<i>Gmo34</i>	<i>n</i>	42	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	10	9	10	9	9	8	6	6	7	9	10
	<i>H_e</i>	0,698	0,721	0,635	0,664	0,632	0,645	0,694	0,578	0,664	0,705	0,701
	<i>H_o</i>	0,809	0,520	0,520	0,640	0,420	0,600	0,640	0,583	0,500	0,480	0,645
	<i>p</i>	0,058	0,000*	0,043*	0,616	0,000*	0,330	0,241	0,906	0,000*	0,000*	0,307
<i>Gma102</i>	<i>n</i>	49	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	13	12	14	12	14	12	11	14	11	11	12
	<i>H_e</i>	0,872	0,861	0,879	0,876	0,872	0,875	0,876	0,861	0,847	0,854	0,868
	<i>H_o</i>	0,836	0,600	0,780	0,840	0,720	0,880	0,920	0,729	0,729	0,720	0,758
	<i>p</i>	0,466	0,000*	0,032*	0,348	0,003*	0,854	0,478	0,013*	0,008*	0,008*	0,017*
<i>Gma106</i>	<i>n</i>	50	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	13	13	16	14	18	14	14	14	17	16	17
	<i>H_e</i>	0,857	0,837	0,872	0,815	0,886	0,825	0,896	0,855	0,862	0,899	0,872
	<i>H_o</i>	0,840	0,580	0,920	0,860	0,740	0,720	0,800	0,875	0,666	0,880	0,806
	<i>p</i>	0,682	0,000*	0,384	0,366	0,000*	0,027*	0,024*	0,707	0,435	0,435	0,095
<i>Gma108</i>	<i>n</i>	50	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	12	14	13	12	15	14	13	14	13	14	16
	<i>H_e</i>	0,869	0,893	0,875	0,885	0,894	0,866	0,864	0,889	0,882	0,858	0,872
	<i>H_o</i>	0,720	0,620	0,720	0,780	0,700	0,620	0,620	0,770	0,812	0,620	0,790
	<i>p</i>	0,001*	0,000*	0,001*	0,040*	0,000*	0,000*	0,000*	0,012*	0,000*	0,000*	0,031*
<i>Gmo3</i>	<i>n</i>	50	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	7	6	8	4	6	5	6	6	7	5	5
	<i>H_e</i>	0,419	0,588	0,468	0,480	0,589	0,476	0,380	0,386	0,546	0,385	0,356
	<i>H_o</i>	0,300	0,320	0,380	0,360	0,300	0,360	0,320	0,229	0,333	0,280	0,241
	<i>p</i>	0,011*	0,000*	0,045*	0,0159	0,000*	0,028*	0,053	0,000*	0,010*	0,010*	0,007*
<i>Gmo-G18</i>	<i>n</i>	50	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	4	5	4	4	5	4	3	3	6	4	4
	<i>H_e</i>	0,250	0,588	0,252	0,253	0,415	0,404	0,373	0,261	0,354	0,358	0,377
	<i>H_o</i>	0,240	0,320	0,240	0,160	0,220	0,260	0,340	0,270	0,312	0,260	0,403
	<i>p</i>	0,415	0,000*	0,421	0,001*	0,000*	0,000*	0,326	0,883	0,015*	0,015*	0,724
<i>Gmo-C83</i>	<i>n</i>	42	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	8	8	9	9	9	9	8	8	8	9	9
	<i>H_e</i>	0,749	0,806	0,798	0,758	0,816	0,777	0,692	0,768	0,765	0,807	0,740
	<i>H_o</i>	0,833	0,600	0,700	0,760	0,560	0,680	0,600	0,729	0,708	0,800	0,725
	<i>p</i>	0,180	0,000*	0,084	0,872	0,000*	0,072	0,081	0,490	0,740	0,740	0,733
<i>Gmo-C86</i>	<i>n</i>	50	50	50	50	50	50	50	48	48	50	62
	<i>A</i>	5	6	6	5	6	5	4	5	5	5	3
	<i>H_e</i>	0,581	0,754	0,538	0,603	0,671	0,618	0,577	0,588	0,571	0,553	0,333
	<i>H_o</i>	0,380	0,300	0,420	0,400	0,380	0,380	0,340	0,437	0,416	0,320	0,193
	<i>p</i>	0,003*	0,000*	0,034*	0,002*	0,000*	0,000*	0,000*	0,010*	0,000*	0,000*	0,000*
Среднее на локус	<i>A</i>	8,4	8,5	9,6	8,3	9,7	8,5	7,5	8,4	8,6	8,7	8,8
	<i>H_e</i>	0,627	0,735	0,635	0,639	0,702	0,652	0,638	0,627	0,658	0,642	0,617
	<i>H_o</i>	0,593	0,464	0,557	0,573	0,488	0,531	0,560	0,569	0,541	0,515	0,543

Примечание. *n* — количество исследованных экземпляров, *A* — число аллелей, *H_e* — средняя ожидаемая гетерозиготность, *H_o* — средняя наблюдаемая гетерозиготность, *p* — вероятность соответствия генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга (* — $P < 0,05$)

Результаты кластерного анализа на основе матриц генетических расстояний (Nei, 1972) представлены в виде дендрограмм (рис. 5, 6), построенных по методу «присоединения ближайшего соседа» (NJ). Охотоморские выборки сформировали единый кластер, к которому присоединились относительно обособленные выборки № 10 (тихоокеанские воды, прилегающие к Камчатке) и № 11 (Берингово море) (рис. 5). Для минтая Охотского моря можно отметить, что в наи-

Таблица 4. Дифференциация (θ_{st} в %) выборок минтая

Локус	11 выборки	9 выборки
<i>Gmo3</i>	2,11	2,11
<i>Gmo35</i>	1,42	1,80
<i>Gmo34</i>	0,90	0,75
<i>Gmo-G18</i>	2,73	3,61
<i>Gmo-C83</i>	2,94	1,50
<i>Gmo-C86</i>	3,38	1,37
<i>Gma102</i>	0,70	0,89
<i>Gma106</i>	1,34	1,68
<i>Gma108</i>	1,14	0,96
Среднее	1,51	1,14
95%-й бутстреп-интервал	1,08–2,14	1,12–1,94

большей степени от других отличается выборка из залива Шелихова (рис. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлены микросателлитные локусы, использование которых в дальнейшем анализе внутривидовой подразделенности минтая представляется перспективным. Наиболее информативными при оценке дифференциации минтая Охотского и Берингова морей являются локусы *Gmo-C86* и *Gmo-C83*, а для охотоморского минтая — *Gmo-G18* и *Gmo3*.

Несмотря на статистически значимые оценки генетической гетерогенности исследованных выборок из нерестовых скоплений минтая на основе изменчивости микросателлитных локусов, необходимо отметить очень высокий уровень внутривыборочной изменчивости, не позволяющий однозначно трактовать полученные результаты.

В целом, дифференциация охотоморских выборок относительно невелика, своеобразие минтая из залива Шелихова требует дальнейшего подтверждения. В отношении минтая Охотского моря не подтверждено представление о существовании отдельных локальных стад, для которых были бы свойственны репродуктивная изоляция и, соответственно, доста-

точно четкие генетические различия. Следует подчеркнуть, что продолжение исследований внутривидовой подразделенности минтая предполагает как увеличение материала в анализе, так и расширение набора молекулярно-генетических маркеров.

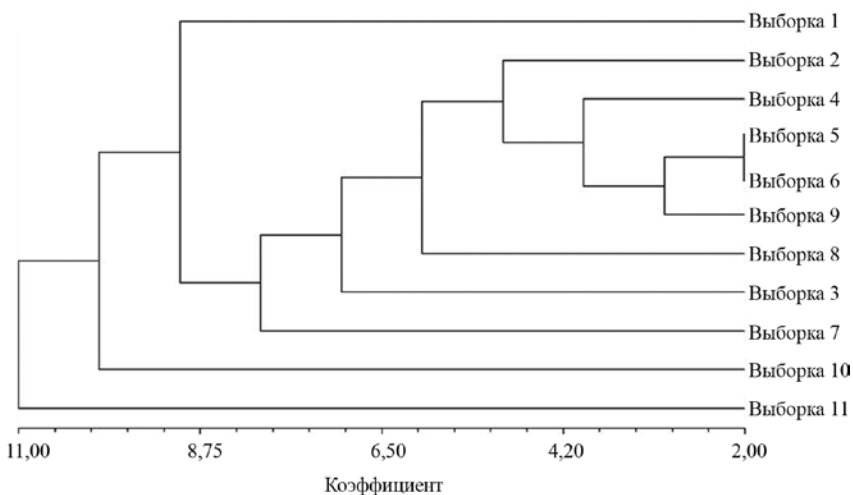


Рис. 5. NJ-дендрограмма, построенная на основе стандартных генетических расстояний (Nei, 1972), вычисленных по частотам аллелей микросателлитных локусов в 11 выборках минтая

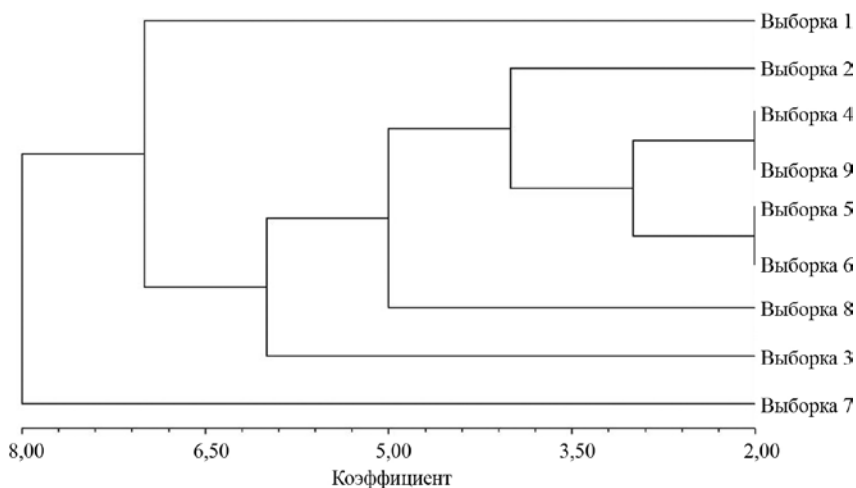


Рис. 6. NJ-дендрограмма, построенная на основе стандартных генетических расстояний (Nei, 1972), вычисленных по частотам аллелей микросателлитных локусов в охотоморских выборках минтая

Таблица 5. Генетические различия (F_{st}) и географические расстояния между выборками минтая

Выборки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1		181	321	327	507	684	557	498	850	579
2	0,001		163	202	685	670	384	678	961	771
3	-0,004	0,005		214	827	580	343	516	972	917
4	-0,005	0,003	0,002		854	794	185	850	1153	931
5	0,003	0,002	0,006	0,000		1009	1035	27	829	102
6	0,000	0,001	0,004	0,000	-0,002		897	986	604	1110
7	0,000	0,008	0,006	0,007	0,013	0,007		1032	1314	1109
8	-0,009	-0,004	-0,005	-0,004	-0,006	-0,002	0,000		802	124
9	-0,002	0,004	0,004	-0,004	-0,005	-0,003	0,007	-0,006		905
10	-0,004	0,008	0,000	0,002	0,010	0,008	0,004	0,001	0,006	
11	0,005	0,017	0,009	0,013	0,023	0,019	0,014	0,008	0,013	0,009

Примечание. Над диагональю — географические расстояния между выборками (км); под диагональю — значения попарных величин F_{st} . Жирным шрифтом обозначены статистически достоверные ($P < 0,05$) значения

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю и глубокую признательность сотрудникам ФГУП «КамчатНИРО» П.О. Самойленко, Д.А. Шалиманову, Е.А. Михайлину, С.В. Агафонову, принимавшим участие в сборе проб для генетических исследований минтая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глубоков А.И., Котенев Б.Н. 2006. Популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря. М.: ВНИРО. С. 112–134.
- 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.
- Пушников В.В. 1978. Пространственная структура минтая Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 102. С. 90–96.
- Пушников В.В. 1987. Результаты мечения охотоморского минтая / Сб.: Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 202–208.
- 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. 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.
- Флусова Г.Д., Богданов Л.В. 1986. Популяционная структура минтая по данным генетических исследований / Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 79–88.
- 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 популяционной генетики / Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 25. С. 69–97.
- Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Глубоков А.И. 2009. Популяционно-генетический анализ минтая *Theragra chalcogramma* (Teleostei, Gadidae) из Берингова и Охотского морей // Мол. биол. 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. V. 5. P. 908–910.
- Garmin MapSource. Version 6.5. http://www.garmin.com/software/MapSource_65beta.exe.
- Grand W.S., Utter F.M. 1980. Biochemical genetic variation in walleye pollock, *Theragra chalcogramma*: population structure in the southeastern Bering Sea and the Gulf of Alaska. Can. // J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. P. 1093–1100.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. (<http://lewis.eeb.uconn.lewishome/software.html>).
- 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. V. 9. № 2. P. 238–239.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // American Naturalist. V. 106 (949). P. 283–292.
- 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. V. 13. P. 1799–1814.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Mol. Ecol. Notes. V. 6. P. 288–295.
- Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 2.02i. New York: Exeter Software.
- 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. V. 6. № 4. P. 1105–1107.