

УДК 575.17:597.541

ДАННЫЕ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ У СЕЛЬДЕЙ *CLUPEA PALLASII* ИЗ ОЗЕРА НЕРПИЧЬЕГО

А.В. Семенова, А.Н. Строганов, Г.А. Рубцова*, К.И. Афанасьев*, Г.Н. Маркевич, А.А. Смирнов**



Вед. н. с., вед. н. с., н. с., Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119991 Москва, Ленинские горы, 1-12

Тел.: (495) 939-13-33; (495) 939-37-92

E-mail: anna.semenova@mail.bio.msu.ru; andrei_str@mail.ru; g-markevich@yandex.ru

*Ст. н. с., ст. н. с., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

119991 ГСП-1, Москва, Губкина, 3

Тел.: (499) 135-50-67

E-mail: rubtsova@vigg.ru; afanasiev@vigg.ru

**Зам. дир., Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

685000 Магадан, Портовая, 36/10

Тел.: (4132) 60-71-86

E-mail: smirnov@magniro.ru

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РЫБ, ПОЛИМОРФИЗМ ДНК, ТИХООКЕАНСКАЯ СЕЛЬДЬ *CLUPEA PALLASII*

Исследовано генетическое разнообразие выборок сельдей, собранных в 2010 и 2011 гг., из оз. Нерпичьего на основании девяти микросателлитных локусов. Все локусы, за исключением *Her71*, были полиморфны, оценки ожидаемой гетерозиготности по разным локусам варьировали от 0 до 94,5% (в среднем 58,2%). Показатели средней гетерозиготности озерных сельдей были ниже, чем у сельдей Охотского моря.

DATA ON VARIATION OF MICROSATELLITE LOCI IN HERRING *CLUPEA PALLASII* FROM THE NERPICH'E LAKE

A.V. Semenova, A.N. Stroganov, G.A. Rubtsova*, K.I. Afanasiev*, G.N. Markevich, A.A. Smirnov**

Leading scientist, leading scientist, researcher, Lomonosov Moscow State University

119991 Moscow, Lenin Hills, 1-12

Tel.: (495) 939-13-33; (495) 939-37-92

E-mail: anna.semenova@mail.bio.msu.ru; andrei_str@mail.ru; g-markevich@yandex.ru

*Senior scientist, senior scientist, Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences

119991 GSP-1, Moscow, Gubkina, 3

Tel.: (499) 135-50-67

E-mail: rubtsova@vigg.ru; afanasiev@vigg.ru

**Deputy director, Magadan Research Institute of Fisheries and Oceanography

685000 Magadan, Portovaya, 36/10

Tel.: (4132) 60-71-86

E-mail: smirnov@magniro.ru

POPULATION GENETIC STRUCTURE OF FISHES, DNA POLYMORPHISM, PACIFIC HERRING *CLUPEA PALLASII*

The genetic variations among herring samples, collected in 2010 and 2011 from the Nerpich'e Lake, have been studied using 9 microsatellite loci. All the loci, excluding *Her71*, were polymorphic with the expected heterozygosity estimates varying in different loci in the range of 0–94.5% (with a mean of 58.2%). The mean heterozygosity in the herring from the Nerpich'e Lake were lower than those in the herring from the Sea of Okhotsk.

Исследования популяционной структуры и биологического разнообразия вида не могут быть полноценными без изучения внутривидовой изменчивости с использованием молекулярно-генетических маркеров. Данные о генетической изменчивости сельдей *Clupea pallasii* из лагунного озера Нерпичьего (Камчатка) немногочисленны, имеются сведения только о полиморфизме митохондриальной ДНК (Горбачев, 2011; Горбачев и др., 2012). Однако существует целый ряд маркеров ядерной ДНК, успешно применяемых при исследова-

ниях популяционной структуры рыб, дифференциации и идентификации популяций, в частности микросателлитные локусы. Микросателлиты (или STR-локусы) — небольшие фрагменты ДНК, в которых есть несколько следующих друг за другом коротких идентичных повторов; повтор состоит из нескольких пар нуклеотидов (от 2 до 6). Аллели данного микросателлитного локуса отличаются друг от друга в основном разным числом повторов. Микросателлиты высокополиморфны, до нескольких десятков аллелей в каждом локусе.

Высокие темпы мутирования в микросателлитных локусах приводят к накоплению популяционно-специфических мутаций, что позволяет проводить детальный анализ популяционной структуры (Животовский, 2006).

Целью данной работы являлось изучение особенностей изменчивости микросателлитных локусов у сельдей оз. Нерпичьего.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследований были взяты выборки сельди из оз. Нерпичьего в августе 2010 и 2011 гг. в количестве 7 и 36 экземпляров соответственно. Для анализа ДНК использовали фиксированные в 96%-м этаноле пробы плавников.

Тотальную ДНК выделяли по стандартной методике, с помощью набора реактивов «Diatom DNA Prep» фирмы ООО «ИзоГен» (Россия).

Для ПЦР-амплификации использовали наборы GenePak PCR Core (ООО «Лаборатория ИзоГен», Россия). Инкубационная смесь 20 мкл содержала буфер для ПЦР, 200 мкМ каждого дезоксирибонуклеотида (dTTP, dCTP, dATP, dGTP), 1,5 мМ MgCl₂, 50 нг геномной ДНК и 100 нг специфического праймера. Амплификацию микросателлитных локусов проводили в термоциклере MJ Research PTC-100 при следующем режиме: денатурация в течение 2 мин при 94 °С, затем 8 циклов, включающих 1 мин денатурации ДНК-матрицы при температуре 94 °С, 30 с отжига праймеров при X °С и синтез новых цепей в течение 30 с при 72 °С; затем следовал 21 цикл, включающий 30 с при

94 °С, 30 с — X °С и 15 с при 72 °С; элонгация 3 мин при 72 °С. Температура отжига для индивидуальной пары праймеров дана в табл. 1.

Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 6%-м неденатурирующем полиакриламидном геле в 0,5×TBE буфере при 300 В в течение 2–3 ч, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. В качестве маркеров длины фрагментов использовали ДНК плазмиды pBr322, обработанную рестриктазами *Hae*III или *Hpa*II. Размеры аллелей по каждому локусу определяли в соответствии с электрофоретической подвижностью полос с использованием программы 1D Image Analysis Software Version 3.5 фирмы «Кодак».

Изменчивость сельдей оценивалась по 9 микросателлитным локусам: *Cpa110*, *Cpa113*, *Cpa4*, *Cpa7*, *Cpa27*, *Cha1059*, *Her28*, *Her71*, *Her140*, характеристики которых приведены в табл. 1.

Поскольку исследования полиморфизма микросателлитных локусов у сельдей из оз. Нерпичьего проводятся впервые, анализ проведен в сравнении с особенностями изменчивости этих локусов у тихоокеанской сельди из Охотского моря (губа Тауйская, 2009 г., n=21). Для этого использованы как опубликованные ранее данные по изменчивости четырех локусов (Семенова и др., 2012), так и результаты проведенных дополнительных исследований пяти микросателлитных локусов.

Оценку частот аллелей, аллельного разнообразия, ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, статистические тесты на соответствие наблюдае-

Таблица 1. Характеристика исследованных микросателлитных локусов

Локус	Повторяющаяся последовательность	Последовательность праймеров (5'–3')	Температура отжига, °С	Источник информации о последовательности праймеров
<i>Cpa110</i>	(TAGA) _n	F: CTGACAACCCTCGACATACAT R: ACAATTTGCACTGGTTTGTAGTAG	52	Olsen et al., 2002
<i>Cpa113</i>	(ATCT) _n	F: TGTCCATCTGTCCATTCAGC R: ACCACACAGCACATTTACAGG	50	Olsen et al., 2002
<i>Cpa4</i>	(GACA) _n	F: CTTATCTGTCTGACTGCCTATTTG R: GTTTCTTCTCTGCTCCACCCAGAA	52	Miller et al., 2001
<i>Cpa7</i>	(GATA) _n	F: GGTATTGTGTTTGACAACT R: GTTTGTAAGTGTATAAGCTACTA	52	Miller et al., 2001
<i>Cpa27</i>	(GACA) _n	F: CACATTTATCAATTTCTTTG R: GTTTCAGAAAGAGAATCTAACCTCT	52	Miller et al., 2001
<i>Cha1059</i>	(GACA) _n	F: CATCTACCACCTCCGACTCC R: AATCTAAAGGAAGCCCACTC	52	McPherson et al., 2001
<i>Her28</i>	(CTGT) _n	F: CATTCATCCATCTCATCCCTAAC R: GAGGAGATATGGAGACTCAGGG	51	Teacher et al., 2011
<i>Her71</i>	(AGGC) _n	F: ACATCACCCGACTGCTAACCC R: GTGGCTCTGGATGATGGTCT	51	Teacher et al., 2011
<i>Her140</i>	(GATA) _n	F: TTATGTAATGCACATTCAGATTATTTT R: TGTCCATCTCTATCTATCTGCCG	51	Teacher et al., 2011

мых по каждому локусу генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга осуществляли с использованием программы GDA (Lewis, Zaykin, 2001). Степень дифференциации популяций оценивали величиной θ (аналога *Fst*-статистики (Вейр, 1995)), также с использованием программы GDA.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 13-04-00247-а.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все исследованные у сельдей оз. Нерпичьего микросателлитные локусы были полиморфны, за исключением мономорфного локуса *Her71*, число аллелей в локусе составляло от 2 (*Spa110*) до 21 (*Spa7*), всего обнаружено 77 различных аллелей. Несмотря на небольшой объем выборок и варьирование числа удовлетворительно считываемых образцов (в выборке 2011 г.), распределение генотипов практически по всем локусам соответствовало теоретическому распределению Харди-Вайнберга ($p > 0,05$). Достоверные отклонения от теоретического распределения генотипов обнаружены в выборке 2011 г. по локусам *Cha1059* и *Her28* ($p < 0,05$).

Spa110. У озерных сельдей Камчатки представлен двухаллельной системой, обнаружены аллели 146 и 154 п.н. (рис. 1). Полиморфность сельдей Охотского моря выше: дополнительно к этим аллелям присутствуют еще два, размером 150 и 158 п.н.

Spa113. В каждой выборке сельдей оз. Нерпичьего выявлено по 9 аллелей. В объединенной выборке 2010 и 2011 гг. общее число различных аллелей составило 14, в интервале размеров 140–204 п.н. У сельдей губы Тауйской обнаружено 13 аллелей размером от 136 до 192 п.н.

Spa4. Высокополиморфный локус у озерных сельдей в 2010 и

2011 гг. Обнаружено 8 и 12 аллелей соответственно, в совокупности 13 различных аллелей, их размеры составили 128–168 п.н. В выборке из Охотского моря полиморфизм по этому локусу еще выше, всего отмечено 15 аллелей, в интервале 128–176 п.н.

Spa7. В этом локусе у сельдей выявлено наибольшее число аллелей. Из литературных источников (Miller et al., 2001) известно, что повторяющаяся последовательность локуса *Spa7* — (GATA)_n, то есть разница в размере между аллелями, должна быть кратна 4 нуклеотидам. Однако нами были обнаружены аллели, различающиеся на 2 нуклеотида, поэтому размер аллелей в этом локусе мы определяли с интервалом в 2 нуклеотида (рис. 2). По 10 и 15 аллелей размером от 144 до 208 п.н. обнаружено в выборках 2010 и 2011 гг. у озерных сельдей (в объединенной выборке всего 21 аллель) и 22 аллеля (140–196 п.н.) — у сельдей Охотского моря.

Spa27. По 6 аллелей представлено в каждой из выборок озерных сельдей (всего 9 аллелей) и 8 аллелей — у сельдей из губы Тауйской, их размеры были в пределах 120–256 п.н. и 132–180 п.н. соответственно.

Cha1059. В выборках камчатских озерных сельдей выявлено 3 (2010 г.) и 6 (2011 г.) аллелей

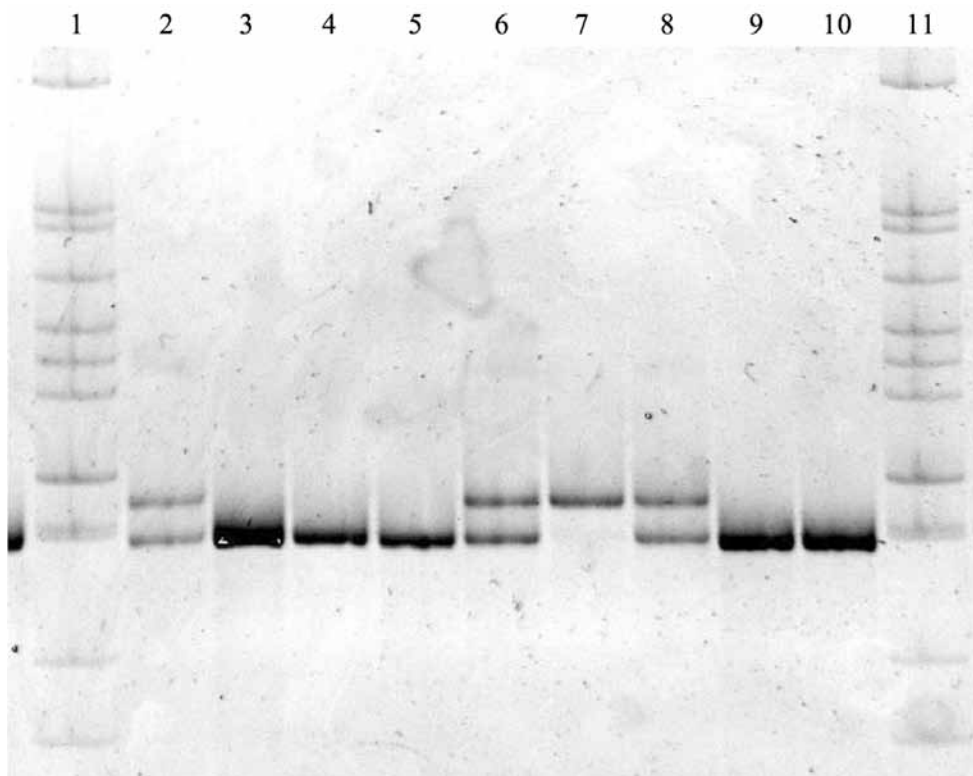


Рис. 1. Пример полиморфного распределения STR-паттернов, полученных с помощью праймера *Spa110*. Дорожки 1 и 11 — маркер длины фрагментов ДНК плазмиды pBr322, обработанной рестриктазой *HpaII*. Распределения генотипов по дорожкам: 2, 6, 8 — 146/154; 3, 4, 5, 9, 10 — 146/146; 7 — 154/154

в данном локусе, в совокупности 6 различных аллелей от 66 до 86 п.н. У охотоморских сельдей также встречается 6 аллелей от 74 до 90 п.н.

Her28. Представлен 2 и 3 аллелями в выборках сельдей оз. Нерпичьего (2011 и 2010 гг. соответственно), общее число различных аллелей составило 3, такие же 3 аллеля встречаются у охотоморских сельдей. Интервал размеров аллелей — 77–105 п.н.

Her71. У исследованных группировок сельдей имеет сходное распределение аллелей. Аллель в 89 п.н. полностью фиксирован у озерных сельдей и превалирует у рыб Охотского моря, альтернативный аллель 105 п.н. встречается в этой выборке у единственной особи в гетерозиготном состоянии.

Her140. 3 и 5 аллелей обнаружено в этом локусе у озерных сельдей 2011 и 2010 гг. в интервале размеров от 110 до 122 п.н., всего в совокупности 5 аллелей; у сельдей из губы Тауйской выявлено также 5 аллелей от 110 до 138 п.н.

Полученные результаты демонстрируют сходный уровень полиморфизма у сельдей из оз. Нерпичьего и Охотского моря по числу аллелей (табл. 2). В четырех исследованных локусах число аллелей в выборке Охотского моря незначительно превышает таковое у камчатских сельдей на 1–2 аллеля; в трех локусах обнаружено одинаковое число аллелей; и в двух локусах у озерных сельдей выявлено по одному дополнительному аллелю. Следует отметить некоторые различия в аллельном составе в высокополиморфных локусах между сельдями Камчатки и Охотского моря. С большой долей уверенности можно связать эти различия с небольшим объемом исследованных выборок.

Величина ожидаемой гетерозиготности

у озерных сельдей Камчатки различалась в разных локусах (табл. 2). Ее значения изменялись в пределах от 0,384 в *Her28* до 0,945 в *Spa7* и *Spa113* в выборке 2010 г.; и от 0,086 в локусе *Her140* до 0,920 в *Spa7* в выборке 2011 г. (рассматриваются только полиморфные локусы). Среднее значение ожидаемой гетерозиготности по всем исследованным локусам составило 0,617 и 0,559 в выборках 2010 и 2011 гг. соответственно. Показатели ожидаемой гетерозиготности практически по всем локусам очень близки в пробах 2010 и 2011 гг., за исключением локуса *Her28*. Одной из причин этого, возможно, является небольшой объем выборок, однако для однозначного ответа на этот вопрос необходим сбор дополнительного материала.

Сравнение объединенной выборки озерных сельдей с сельдями Охотского моря по этому показателю обнаруживает несколько большие значения гетерозиготности охотоморских сельдей по сравнению с камчатскими по всем исследованным локусам. В некоторых случаях эти различия достоверны (табл. 2). Однако оценки генетического разнообразия тихоокеанских сельдей на ареале по

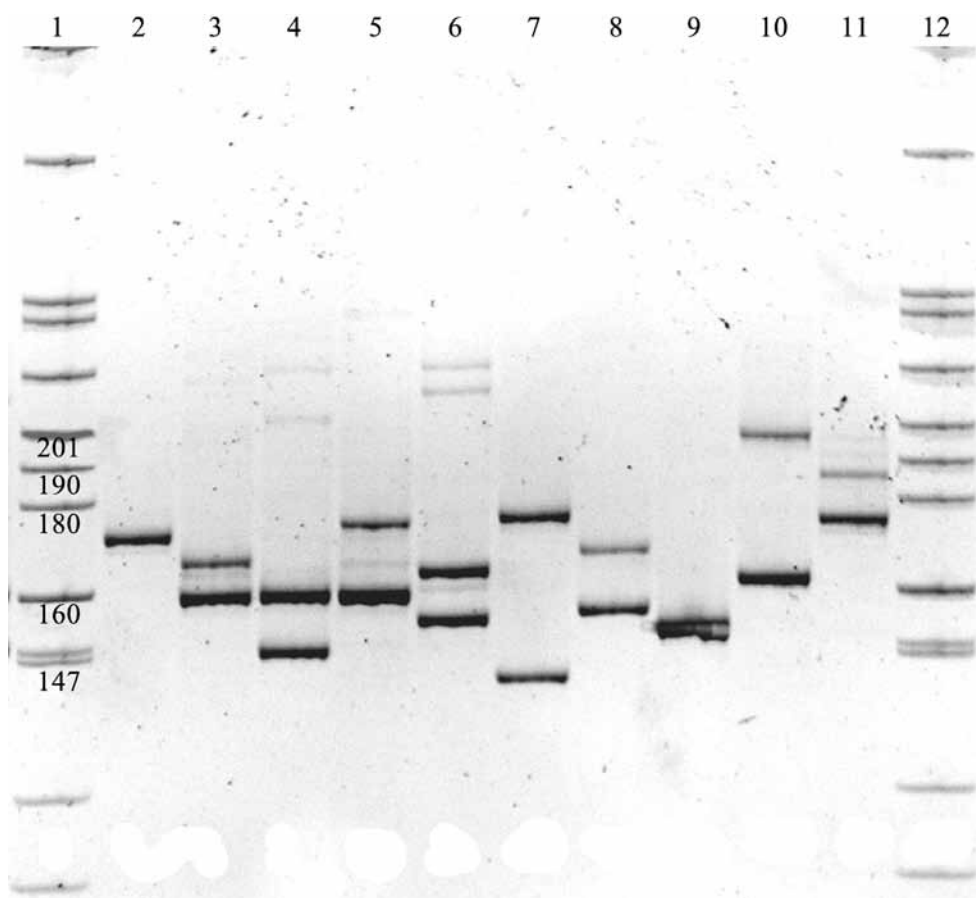


Рис. 2. Пример полиморфного распределения STR-паттернов, полученных с помощью праймера *Spa7*. Дорожки 1 и 12 — маркер длины фрагментов ДНК плазмиды pBr322, обработанной рестриктазой *HpaII*. Распределения генотипов по дорожкам: 2 — 174/174, 3 — 160/168, 4 — 150/160, 5 — 160/176, 6 — 154/164, 7 — 144–178, 8 — 156/168, 9 — 152/154, 10 — 162/198, 11 — 176/186

данным литературы значительно выше: 0,893–0,903 у тихоокеанских сельдей побережья Аляски (O’Connell et al., 1998); 0,840–0,890 в Калифорнии и Британской Колумбии (Beacham et al., 2008); 0,782–0,945 в Японии (Sugaya et al., 2008). Несомненно, это связано с небольшим объемом исследованного материала и, кроме того, имеет значение набор использованных микросателлитных локусов. Показано, что различные микросателлитные локусы по-разному вовлекаются в эволюционные процессы, и оценки внутривидовой дифференциации могут варьировать в зависимости от выбора маркеров (Baer, 1999; Watts et al., 2008).

Степень генетической дифференциации среди камчатских озерных сельдей в величинах θ была достоверна и составила 5,25% с 95%-м доверительным бутстреп-интервалом [0,24; 10,25]. Исследованные микросателлитные локусы различались по уровню генетической дифференциации. Наибольший вклад в дифференциацию между выборками вносит локус *Cha1059*: $\theta = 19,23\%$. Также высокие показатели уровня дифференциации в локусах *Her140*: $\theta = 16,3\%$ и *Her28*: $\theta = 11,23\%$. Оценки по локусу *Cpa27* наименьшие: $\theta = 0,34\%$. Генетическая дифференциация между сельдями Камчатки и Охотского моря также достоверна: $\theta = 4,75\%$ с

Таблица 2. Генетическая изменчивость популяций сельди по микросателлитным локусам

Локус	Показатели	Выборки				Значение F-критерия Фишера
		Оз. Нерпичье 2010	Оз. Нерпичье 2011	Оз. Нерпичье (объедин.)	Охотское море (губа Тауйская)	
<i>Cpa110</i>	<i>n</i>	7	35	42	21	0,93 0,74
	<i>A</i>	2	2	2	4	
	H_E	0,439	0,437	0,432	0,556	
	H_O	0,571	0,571	0,571	0,667	
<i>Cpa113</i>	<i>n</i>	7	20	27	21	0,84 3,51***
	<i>A</i>	9	9	14	13	
	H_E	0,945	0,798	0,851	0,909	
	H_O	1,000	1,000	1,000	0,761	
<i>Cpa4</i>	<i>n</i>	7	28	35	21	0,56 2,16*
	<i>A</i>	8	12	13	15	
	H_E	0,901	0,882	0,881	0,927	
	H_O	1,000	1,000	1,000	0,904	
<i>Cpa7</i>	<i>n</i>	7	23	30	20	0,3 0
	<i>A</i>	10	15	21	22	
	H_E	0,945	0,920	0,933	0,953	
	H_O	1,000	1,000	1,000	1,000	
<i>Cpa27</i>	<i>n</i>	7	14	21	21	0,27 2,55*
	<i>A</i>	6	6	9	8	
	H_E	0,835	0,725	0,761	0,796	
	H_O	0,857	1,000	0,952	0,667	
<i>Cha1059</i>	<i>n</i>	7	36	43	20	0,27 0,17
	<i>A</i>	3	6	6	6	
	H_E	0,604	0,682	0,714	0,746	
	H_O	0,428	0,667	0,627	0,650	
<i>Her28</i>	<i>n</i>	7	36	43	21	0,27 2,5*
	<i>A</i>	3	2	3	3	
	H_E	0,384	0,503	0,502	0,538	
	H_O	0,142	0,916	0,790	0,476	
<i>Her71</i>	<i>n</i>	7	36	43	21	0,51 0,51
	<i>A</i>	1	1	1	2	
	H_E	0,000	0,000	0,000	0,047	
	H_O	0,000	0,000	0,000	0,047	
<i>Her140</i>	<i>n</i>	7	34	41	20	2,34* 3,33***
	<i>A</i>	5	3	5	5	
	H_E	0,505	0,086	0,163	0,443	
	H_O	0,428	0,088	0,146	0,550	

Примечание. *A* — число аллелей, H_E — ожидаемая гетерозиготность, H_O — наблюдаемая гетерозиготность, статистически значимое различие значений гетерозиготности между сельдями озера Нерпичье и Охотского моря при p : * — $< 0,05$; ** — $< 0,01$; *** — $< 0,001$

95%-м доверительным бутстреп-интервалом [2,07; 9,06]. Следует отметить, что эти оценки являются предварительными, для более детального анализа изменчивости сельдей как в пределах оз. Нерпичьего, так и генетических взаимоотношений группировки с остальными тихоокеанскими сельдями, требуются исследования на более представительном материале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в исследованных нами группировках сельдей из лагунного озера Нерпичьего отмечен высокий уровень генетического разнообразия по пяти микросателлитным локусам (*Spa113*, *Spa4*, *Spa7*, *Spa27*, *Chal059*), по трем локусам оценки генетического разнообразия ниже (*Spa110*, *Her28*, *Her140*), один локус *Her71* оказался мономорфным. Оценки средней ожидаемой гетерозиготности варьируют от 0 до 0,945, в среднем — 0,582.

Группировка озерных сельдей, по сравнению с сельдями Охотского моря, характеризуется несколько меньшими значениями средней гетерозиготности, на основании одинакового набора микросателлитных локусов. Однако для достоверной оценки генетической дифференциации и взаимоотношений сельдей оз. Нерпичьего и морских сельдей Охотского моря требуется расширенный анализ, с привлечением дополнительного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир. 399 с.

Горбачев В.В. 2011. Генетическая изменчивость озерной сельди полуострова Камчатка и острова Сахалин / Матер. науч. конф. «Идеи, гипотезы, поиск...». Вып. 18. Магадан: СВГУ. С. 105–108.

Горбачев В.В., Черноиванова Л.А., Панфилова П.Н., Трофимов И.К., Батанов Р.Л., Чикилев В.Г., Бонк А.А., Нехаев И.О., Соловечук Л.Л., Вакатов А.В. 2012. Филогеография тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) некоторых морей Евразии // Генетика. Т. 48. № 9. С. 1091–1097.

Животовский Л.А. 2006. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения // Информационный вестник ВОГиС. Т. 10. № 1. С. 74–96.

Семенова А.В., Андреева А.П., Строганов А.Н., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Маркевич Г.Н., Смирнов А.А. 2012. Предварительные данные по

изменчивости четырех микросателлитных локусов у тихоокеанских сельдей *Clupea pallasii* // Генетика. Т. 50. № 1. С. 97–103.

Baer C.F. 1999. Among-locus variation in Fst: fish, allozymes, and the Lewontin-Krakauer test revisited // Genetics. V. 152. P. 653–659.

Beacham T.D., Schweigert J.F., McConnachie C., Le K.D., Flostrand L. 2008. Use of Microsatellites to Determine Population Structure and Migration of Pacific Herring in British Columbia and Adjacent Regions // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 137. № 6. P. 1795–1811.

Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.unconn.edu/lewishome/software.html>.

Miller K.M., Laberee K., Schulze A.D., Kaukinen K.H. 2001. Development of microsatellite loci in Pacific herring (*Clupea pallasii*) // Mol. Ecol. Notes. № 1. P. 131–132.

McPherson A.A., O'Reilly P.T., McParland T.L., Jones M.V., Bentzen P. 2001. Isolation of nine novel tetranucleotide microsatellites in Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Mol. Ecol. Notes. № 1. P. 131–132.

O'Connell M., Dillon M.C., Wright J.M., Bentzen P., Mercouris S., Seeb J. 1998. Genetic structuring among Alaskan Pacific herring populations identified using microsatellite variation // J. Fish Biol. V. 53. P. 150–163.

Olsen J.B., Lewis C.J., Kretschmer E.J., Wilson S.L., Seeb J.E. 2002. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from Pacific herring // Mol. Ecol. Notes. № 2. P. 101–103.

Sugaya T., Sato M., Yokoyama E., Nemoto Y., Fujita T., Okouchi H., Hamasaki K., Kitada S. 2008. Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of Northern Japan // Fish. Sci. V. 74. P. 579–588.

Teacher A.G.F., Kähkönen K., Merilä J. 2011. Development of 61 new transcriptome-derived microsatellites for the Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Conservation Genetics Resources. Open access. DOI: 10.1007/s12686-011-9477-5.

Watts P.C., O'Leary D., Cross M.C., Coughlan J., Dillane E., Kay S.M., Wylde S., Stet R., Nash R.D.M., Hatfield E.M.C., Cross T.F. 2008. Contrasting levels of genetic differentiation among putative neutral selective loci in Atlantic herring *Clupea harengus* populations and the implications for assessing stock structure // Hydrobiologia. V. 606. P. 27–33.