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  $F_{sl}$  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, Oksana 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  $F_{si}$  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 структуры 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 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. Унимак) 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 Лебедя; 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 тетрануклеотидными 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 ПЦРпродукта, возникающее в результате мутаций на концах праймерных последовательностей), вследствие чего гетерозиготное состояние гена ошибочно принимается за гомозиготное.

Показатель изменчивости ( $\theta_{st}$ ) выявил только один локус (*Gma*106), уровень дифференциации которого достиг 1%, что, вероятнее всего, можно объяснить уникальными аллельными вариантами, встречающимися в выборках единично. В остальных случаях дифференциация выборок оказалась невысокой, среднее значение  $\theta_{st}$  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*<sub>s</sub>) 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-Sforsa, 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<sub>st</sub> 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

	<u>ک</u>	
Раион соора выоорок	№ выоорки	дата соора/ координаты, с.ш., в.д.
Location of sampling	Sample	Date of sampling/coordinates, N, E
	1	05.04.2013/ 51°00';154°44'
D	2	06.04.2013/ 51°30';155°43'
Воды, прилегающие к западному посережью	3	11.04.2013/ 53°58′;154°00′
KAMYATKI (SK)	4	13.04.2013/ 54°28′;154°53′
The waters adjacent west Kamchatka (WK)	5	17.04.2013/ 57°24′;155°59′
	6	18.04.2013/ 57°53′.156°25′
Залив Шелихова (ЗШ)	7	30.04.2013/ 58°43′;157°30′
Shelikhov Bay (SB)	8	04.05.2013/ 59°30';157°33'
	9	19–20.04.2013/ 58°08';153°44'
Притауиский район (ПП) Driteuieles district (DD)	10	07.05.2013/ 58°16′;153°00′
PTITaulský district (PD)	11	09.05.2013/ 58°17′;152°00′
	12	20–25.05.2013/ 56°91′;151°29′
DO3BbilletHOCTB JEOEda (DJI)	13	22.04.2013/ 56°28';152°19'
	14	25–26.2013.13/ 54°31′;151°02′
	15	16.05 2013/ 56°59';147°00'
	16	18.05 2013/ 58°01′;145°00′
Ионо-Аянский район (ИА)	17	22.05.2013/ 58°31';143°00'
Iono-Ayansky districs (IA)	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	21	26.05.2013/ 54°48';144°17'
побережью о. Сахалин (СВС)	22	27.05.2013/ 52°39′;144°11′
The waters adjacent the northeast coast of Sakhalin (NES)	23	28.05.2013/ 51°24′;144°44′
Воды, прилегающие к Южным Курильским	24	28.03.2013/ 43°25′;146°46′
островам (ЮК)	25	20.02.2012/ 44921/ 147910/
The waters adjacent South Kuril islands (SK)	23	50.05.2015/ 44*21,14/*19

Table	111a 2. I. 2. Gene	енетиче tic varie	ская из ty of wa	менчин alleye p	30CTb ollock	минта c in the	IN Oxo	rckorc f Okhc	моря tsk																1
госі Іоклері	dicators											Š	ıборки tmples	_											пкэМ ээнр
ſ	ul 1-qex	7	З	4	5	9	٢	$\infty$	6	10	11	12	13	14	15	16	17	18	9 2	0 21	22	23	24	25	(ad
	n 5(	0 50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	50	50 4	50 50	0 50	50	50	50	50	49,8
58	A 3	4	5	ŝ	2	٢	9	4	9	5	4	5	4	5	5	9	4	3	4	5	5	9	\$	5	4,7
jou	$H_{\rm e} \left[ 0, 2 \right]$	00 0,413	3 0,432	0,339	0,461	0,430	0,333	0,339	0,386 (	),437 0	,356 0,	400 0	,382 0,	,321 0,	386 0,	378 0,	370 0,	246 0,	331 0,2	94 0,31	5 0,40	0 0,384	4 0,32	9 0,378	0,364
Ð	$H_{\circ}$ 0,2	20 0,36	0 0,400	0,360	0,420	0,380	0,340	0,380	0,340 (	),420 0	,212 0,	420 0,	460 0,	,320 0,	380 0,	320 0,	360 0,	200 0,	300 0,2	60 0,32	20 0,40	0 0,32(	0 0,36	0,420	0,346
	p = 0,9.	38 0,300	0 0,458	0,750	0,374	0,333	0,838	0,436	0,249 (	),595 0.	003* 0,	854 0.	092 0.	,777 0,	663 0.	189 0.	744 0,	078 0,	393 0,1	93 0,82	29 0,81	8 0,134	4 0,55′	0,232	
	n 5(	0 50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	20	50	50 50	0 50	50	50	50	50	49,8
78	A 6	8	9	7	7	$\infty$	5	L	$\infty$	6	7	7	9	11	7	9	8	6	8	7	7	$\infty$	Г	11	7,6
<i>jou</i>	$H_{\rho}$ 0,6.	34 0,618	8 0,659	0,614	0,64	0,627	0,576	0,593	0,617	),615 0	,509 0,	593 0,	609 0;	,675 0,	651 0,	586 0,	669 0,	661 0,	565 0,6	94 0,64	t2 0,69	7 0,665	5 0,52	5 0,684	0,631
Ð	$H_{0,0}$	60 0,580	0 0,680	0,580	0,640	0,600	0,480	0,640	0,620 (	,600 0	,545 0,	620 0,	560 0,	680 0,	740 0,	580 0,	620 0,	640 0,0	500 0,6	80 0,52	20 0,66	0 0,700	0 0,58	0,700	0,621
	p 0,7.	30 0,44	4 0,878	0,449	0,939	0,503	0,061	0,477	0,866	),851 0	,611 0,	741 0	347 0,	955 0,	101 0,	825 0,	313 0,	621 0,	214 0,7	33 0,03	0* 0,43	6 0,625	5 0,38	4 0,866	-
	n 5(	0 50	50	50	50	50	50	50	50	50	32	50	50	50	50	50	50	50	50 50	0 50	50	50	50	50	49,8
70	A 12	2 13	14	13	15	10	14	15	12	11	10	13	13	13	15	13	13	10	2	5 13	13	11	13	14	12,8
เชน	$H_{e}$ 0,8.	28 0,854	4 0,846	0,861	0,896	0,849	0,851	0,869	0,846 (	),872 0	,852 0,	849 0	,858 0,	,850 0,	878 0,	867 0;	851 0,	827 0,	869 0,8	72 0,87	75 0,85	9 0,861	1 0,86	0,882	0,860
чŊ	$H_{0}$ 0,70	60 0,800	0 0,800	0,760	0,940	0,740	0,840	0,860	0,860 (	,840 0	,750 0,	860 0;	900 0,	840 0,	860 0,	920 0,	900 0,	780 0,	840 0,8	80 0,86	0 0,80	0 0,900	0 0,86	0,820	0,836
	p 0,1.	36 0,278	8 0,339	$0,024^{*}$	0,376	0,023*	0,818	0,652	0,941 (	,400 0	,067 0,	971 0	,518 0,	664 0,	511 0,	194 0,	369 0,	321 0,	511 0,9	94 0,58	39 0,17	9 0,446	6 0,88	5 0,208	
	n 5(	0 50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	20	50	50 50	0 50	50	50	50	50	49,8
90	A 1 <sup>4</sup>	4 15	15	20	18	16	17	18	14	17	13	16	18	19	22	18	17	15	5 1	3 16	21	15	16	19	16,7
[vu	$H_{e}$ 0,8	17 0,81	1 0,820	0,814	0,887	0,833	0,836	0,842	0,808 (	,894 0	,834 0,	865 0.	,856 0,	,894 0,	925 0,	891 0,	858 0,	839 0,	894 0,8	46 0,88	84 0,91	8 0,872	2 0,80	2 0,865	0,857
ŋ	$H_{\circ} 0,7$	80 0,760	0 0,860	0,760	0,880	0,860	0,860	0,840	0,880 (	,860 0	,727 0,	800 0,	860 0,	860 0,	940 0,	900 0,	940 0,	920 0,	820 0,7	80 0,92	20 0,86	0 0,860	0 0,82	0,820	0,845
	p = 0,3.	34 0,28	5 0,459	0,182	0,748	0,662	0,567	0,971	0,211 (	),272 0	,053 0,	136 0,	946 0,	363 0,	914 0,	985 0,	0,343* 0,	103 0,0	0.1	33 0,52	20 0,09	4 0,741	1 0,84	8 0,298	
	n 5(	0 50	50	48	50	49	50	50	50	50	33	50	49	49	50	50	20	50	50 50	0 50	50	50	50	50	49,6
80	A 13	3 15	12	12	14	13	16	14	14	13	14	=	12	14	13	10	13	12	3	1 12	Ξ	12	12	13	12,9
เชน	$H_{e}$ 0,8	60 0,87	4 0,880	0,866	0,848	0,876	0,880	0,884	0,842 (	),884 0	,875 0,	852 0	,871 0,	,886 0,	848 0,	846 0,	868 0,	867 0,	868 0,8	35 0,84	40 0,83	3 0,879	9 0,85′	0,844	0,863
uŋ	$H_0$ 0,80	00 0,700	0 0,880	0,771	0,780	0,612	0,700	0,660	0,820 (	,800 0	,727 0,	720 0	,755 0,	,755 0,	740 0,	740 0;	760 0,	660 0,	800 0,6	80 0,74	0,00	0 0,820	0 0,78	0,620	0,739
	p 0,2	21 0,000	)* 0,902	0,061	0,184	0,000*0	0,000*(	0,000*	0,583 (	,038* 0	013* 0,	013* 0,	014* 0,	002* 0,0	023* 0,	022* 0,	016* 0,0	000* 0,	146 0,0	0,04	4* 0,00	0*0,266	6 0,10	0,000	*
	n 5(	0 50	50	50	50	50	50	50	50	50	33	50	50	50	50	50	20	20	50 50	0 50	50	50	48	42	49,4
EC	3 3	9	4	4	5	4	9	ς	5	7	5	4	9	9	5	5	4	5	5 7	5	5	9	S	5	4,8
วนเ	$H_{\rm e}$ 0,3.	27 0,41;	5 0,277	0,400	0,456	0,382	0,425	0,441	0,334 (	),323 0	,375 0,	366 0.	,525 0,	,474 0,	446 0,	398 0,	185 0,	432 0,	393 0,4	87 0,36	8 0,41	1 0,401	1 0,38	3 0,387	0,391
9	$H_{0,2}$	80 0,28	0 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 0,3	40 0,30	0,46	0 0,32(	0 0,20	8 0,405	0,317
	p 0,10	69 0,005	5* 0,001*	0,209	0,284	$0,021^{*}$	$0,006^{*}$	$0,004^{*}$	0,2970	,004* 0	033* 0,	410 0.	377 0,	212 0,	241 0	111 0.	817 0,	498 0,0	04*0,00	0,03	3 0,42	7 0,038	3*0,00(	* 0,942	

ончание	
. Oke	
11a 2 2. Er	
Габли Гable	

uv	эМ ээндэдЭ	$     \begin{array}{r}       49,4 \\       3,3 \\       0.321 \\     \end{array} $	0,321	49,7 4.7	0,561 0,551	48,9	8	0,770	0,769		48,8	5,3	0,612	0,521		8,1	0,623	0,587	coor- lity of
	25	$\begin{array}{c} 50\\ 3\\ 0.302\\ \end{array}$	0,240	50	$0,633 \\ 0,620 \\ 0,701$	49	7	0,781	0,816	0,682	50	5	0,638	0,540	0,057	8,7	0,639	0,600	атность probabi
	24	$50 \\ 4 \\ 0.337$	0,360	50 50	$0,536 \\ 0,540 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,942 \\ 0,94$	46	6	0,794	0,696	0,081	48	5	0,643	0,479	),002*	~	0,608	0,568	- Bepos od of
	23	50 3 0.248	0,240	50	),603 ),560 ),386	50	6	0,796	0,780	0,790	50	4	),662	0,440	),001*(	8,1	0,637	),594 (	ть, <i>p</i> — эга ikeliho
	22	$\frac{50}{3}$ 0.309 -	0,260	50	0,572 0,620 0,521	37	6	0,725	0,838	0,088	50	9	0,620	0,400	,000,0	8,6	0,635	0,590 -	готнос Зайнбе – the l
	21	50 3 0.309	0,260	50 50	0,599 0,640 0,621	50	7	0,777	0,740	0,568	50	5	0,604	0,600	0,873 (	7,7	0,621	0,590	герозил арди-Е rved, <i>p</i> uilibriu
	20	50 3 0.422	0,380	50	0,55 0,480 0,248	50	٢	0,726	0,660	0,218	48	5	0,602	0,500	,039* (	7,7	0,633	),564 (	мая ге есия X ty obse
	19	50 4 0.334 (	0,360	64	0,58 0,592 0,959 (	50	6	0,778	0,740	0,435	44	5	0,654	0,409 (	,000,	$\infty$	0,637 (	0,572 (	блюдае равнов vzygosi v-Weinł
	18	48 3 .239 (	),229 (	50 50	),551 ),480 (,230 (	50	٢	0,747	0,720	0,557	50	5	),668 (	),560 (	),064 (	7,3	),608 (	),559 (	няя на( ние от e hetero e Hard
	17	47 4 .340 (	),383 (	50	),576 ( ),640 ( ),401 (	50	6	),763 (	),760 (	),821 (	50	5	),574 (	,560 (	,689 (	8,1	),606 (	),612 (	— сред тклоне average from th
	16	50 3 3351 (	),380 (	50	),599 ( ),620 ( ),839 (	50	٢	),764 (	),780 (	,953 (	50	5	),589 (	),580 (	),705 (	7,9	),627 (	),616 (	Tb, $H_o$ – MMOe or $I_o$ – the
	15	50 4 .346 (	),420 (	49	),632 () ),714 () ),229 ()	50	٢	),766 (	),720 (	),419 (	47	9	,698 (	),702 (	,981 (	8,8	),658 (	),660 (	готнос си знач scted, <i>H</i> cant dev
И	14	50 3 .385 (	),340 (	50	),564 ( ),560 ( ),811 (	50	7	),770 (	),760 (	),765 (	50	4	,442 (	,380 (	),108 (	8,7	),626 (	),592 (	терози стичесь ty expe signifi
bifopk	13	50 3 .349 (	),360 ( 0,380 (	50	),555 ( ),540 ( ),688 (	49	$\infty$	),780 (	,673 (	),066 (	50	9	),624 (	,540 (	,094 (	8,1	),641 (	),613 (	емая ге - статис ozygosi stically
m v	12	50 2 323 (	,360 ( 738 (	50	,641 (,660 (,903	50	8	,764 (	,820 (	,413 (	50	٢	,665 (	,680 0	,831 (	7,8	,632 (	,636 (	ожида га, * e heter he stati
	=	32 4 .276 0	,313 0 861 0	4 33	,528 0 ,515 0 ,624 0	31	6	797 0	,839 0	,682 0	33	4	,582 0	,545 0	,426 0	7,4	,598 (	,545 0	)едняя айнбер averag m, * – t
	10	50 3 361 0	,380 0 870 0	50	,607 0 ,680 0 ,315 0	50	7	,788 0	,840 0	,404 0	49	5	,594 0	,490 0	,064 0	7,8	,638 0	,611_0	<u>Ч</u> — ср рди-Ва 1 – the illibriu
	6	50 4 .294 0	,240 0 156 0	50	),555 0 (,480 0 (,189 0	50	10	,790 0	,660 0	,013* 0	48	7	,664 0	,604 0	,200 0	8,5	,614 0	,580 0	елей, <i>I</i> сию Ха leles, <i>H</i> erg equ
	~	50 3 0.396 (	),340 0 169 (	50 50	0,574 ( 0,500 ( 0,181 (	50	7	0,769 (	0,780 0	0,946 0	50	9	0,674 0	0,560 0	,033* 0	8,1	0,638 (	),584 (	сло алл авнове er of al -Weinb
	7	50 4 0.218 (	0,240 (	50	0,582 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,580 (0,5	50	٢	0,770	0,780	0,858 (	50	4	0,594 (	0,500 (	0,128 (	8,3	0,606 (	0,562 (	
	9	$\begin{array}{c} 50\\ 3\\ 0.334\\ \end{array}$	0,320 (	50	0,506	49	6	0,792	0,816	0,612	50	5	0,606	0,460	0,011*	8	0,623 (	0,565 -	обей, / Предел A – th with th
	Ś	49 3 0.284	0,286	50	0,585 0,580 0,817	50	٢	0,756	0,780	0,822	47	9	0,384	0,319	0,056	8,5	0,620	0,602	ных ос их рас mined, utions
	4	$\begin{array}{c} 50\\3\\0.309\end{array}$	0,360	50	$0,516 \\ 0,480 \\ 0,436 \\ 0,436$	49	8	0,780	0,837	0,310	49	9	0,588	0,510	0,102	8,1	0,609	0,576	едован пическ als exa distrib
	ς	$\begin{array}{c} 50\\ 3\\ 0.311\\ 0.311\end{array}$	0,340	50 3	$0,487 \\ 0,380 \\ 0,048$	49	6	0,791	0,837	0,478	50	5	0,619	0,620	0,860	7,6	0,612	0,594	ю иссли геноти ndividu notypic
	7	$\begin{array}{c} 48\\3\\0.284\end{array}$	0,250	50	$0,591 \\ 0,580 \\ 0,714$	50	~	0,763	0,780	0,702	46	4	0,611	0,500	0,047	8,1	0,623	0,559	порединие поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити поредити по поредити поредити по по по по по по по по по по по по по
0	-	50 5 0.297	0,300	50	$0,534 \\ 0,500 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,448 \\ 0,44$	50	6	0,760	0,820	0,316	49	5	0,627	0,531	0,085	7,6	0,588	0,565	ние. n - аблюда в numt
лок	Хар-ка выбо Іndicators	n A H	<sup>2</sup> <sup>°</sup>	, = <b>4</b>	L L L	u	A	$H_{\rm e}$	$^{\circ}H$	d	u	A	$H_{ m e}$	$\overset{^{\mathrm{o}}}{H}$	d	A	$H_{\rm e}$	H H	<u>1</u> 1 мечан Утвия н У. n – th Shing th
	Покусы	819-	owŋ	982	)-owŋ		83	<b>)</b> -01	шŊ			32	owr	)d			ал ЭЭН	ag nagana nagana nagana nagana nagana	II pr Berc Note matc

Таблица 3. Оценка генетической дифференциации ( $\theta_{s}$ )	
выборок минтая	
Table 3 The genetic differentiation $(\theta_{-})$ estimated for the	

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

	$\theta_{st}$ (%)
	0,30
	0,20
	0,20
	-0,20
	0,30
	0,01
	0,60
	0,20
	1,00
	0,50
ерхний / upper	0,60
ижний / lower	0,10
	0,40
	ерхний / upper ижний / lower

Unity of th	ne samp	nes (70)		
Уровень разнообразия Diversity	d.f.	Абсолютные оценки Absolute values	Процент дисперсии Percent of dispersion	Bероятность $\binom{p}{(p)}$ Likelihood $(p)$
Между выборками Between samples	24	0,00991	0,32	<0,001
Внутри выборок 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 microsatellite 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, вычис-ленных по частотам микроса-теллитных локусов в выборках минтая (курсивом указана бут-стреп-поддержка) Fig. 3. The UPGMA joint-tree of the chord distances, calculated on the frequences of microsatellite lociin samples of walleye pollock (the bootstripe support is itali-cized)

Table	ица : 5. А	sses	smer	a doc	the a	uthe	ntici	ty of	рны pair	diffe	erenc	es b	екд etwe	у вы en th	le Se	а of	Okh	otsk	wall	oro n eye p	ollo	ая ( <i>1</i> ck sa	' <sub>st</sub> ) mple	es (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	_	_	+	+	_	_	_	_	+	+	_	_	—	_	+	_	_	_	+	_	_	_	_	_	

Таблица 5. Оценка д ий между выборками охотоморского минтая (F)

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  $\theta_{st}$  ни по одному из проанализированных локусов не достиг уровня в 1%, наибольшее значение оказалось по локусу *Gma*106 — 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 Лебедя (рис. 7). Отдельный кластер образуют выборки из Ионо-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. 5. Оценка соответствия уровня генетической дифференциации (*F<sub>sp</sub>*) и географической удаленности охотоморских выборок

Fig. 5. The assessment of the correspondence of the level of genetic differentiation  $(F_s)$  and the geographic distances of the Sea of Okhotsk samples

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

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



Рис. 6. Группировка выборок минтая (ЗК — воды, прилегающие к Западной Камчатке, ЗШ — залив Шелихова, ПТ — Притауйский район, ВЛ — Возвышенность Лебедя, ИА — Ионо-Аянский район, СВС воды, прилегающие к северовосточной 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 – Pritauisky district, LH – Lebed Highland, IA– Ion-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 ( $\theta_{sl}$ ) 7 выделенных групп выборок Table 7. The genetic differentiation ( $\theta_{sl}$ ) estimated for seven figured out groups of samples

Локус / Locus		$\theta_{st}$ (%)
Gmo3		0,04
Gmo35		0,07
Gmo34		0,26
<i>Gmo-G</i> 18		-0,06
<i>Gmo-C</i> 86		0,35
<i>Gmo-C</i> 83		0,07
PGgmo32		-0,01
Gma102		0,14
<i>Gma</i> 106		0,60
Gma108		0,08
95%-й бутстреп-интервал	Верхний / Upper	0,30
The 95% bootstrap interval	Нижний / Lower	0,05
Среднее $\theta_{st}$ / Mean $\theta_{st}$		0,18

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 подразделенности 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

Таблица 8. Результаты иерархическог	о анализа генетическо	й изменчивости 7 гр	рупп выборок минтая (%)
Table 8. Results of hierarchical analysis	of genetic variety for 7 g	groups of walleye pol	lock samples (%)

			• • •	
Уровень разнообразия Diversity level	<i>d.f.</i>	Абсолютные оценки Absolute evaluation	Процент дисперсии Percentage of variance	Вероятность ( <i>p</i> ) Probability (p)
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



Рис. 8. UPGMA-дендрограмма, построенная по генетическим расстояниям Нея (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 беринговоморского 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, значение попарных величин  $(F_{sy})$  — под диагональю Table 9. Evaluation of authenticity of pair differences between seven groups of samples – above, and the values of the pairs  $(F_{sy})$  – below

pairs $(T_{st}) = 0000$							
Группы выборок Groups of samples	ЗК	3Ш	ПТ	ВЛ	ИА	CBC	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		_	+
CBC	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 %) симулированных смешанных 7 групп выборок минтая Охотского моря по микросателлитным локусам (в скобках указанно 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)

oknotsk on the interosatenne loer (the standard deviation is indicated in parentneses)							
Группы выборок Groups of samples	ЗК	3Ш	ПТ	ВЛ	ИА	CBC	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
CBC	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 указанно 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)

the Sea of Oknotsk on the interosatemite foer (the standard deviation is indicated in parentileses)						
Группы выборок	Западная часть Охотского моря	Восточная часть Охотского моря				
Groups of samples	West part of the Sea of Okhotsk	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				

3К ЗШ ПТ ВЛ ИА СВС ЮК

Рис. 9. Гистограмма, отражающая вероятность принадлежности особей обобщенной выборки к одному из двух генетических кластеров Fig. 9. The histogramme 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 внутрипопуляционных 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 помысел 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.

*Пушников 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-Камчат-ский: 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 популяционной 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 *Thera*gra 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., Дулепова 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-Sforsa 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 waleye 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 severnoj 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. *Iz-vestiya TINRO*, 1978, vol. 102, pp. 90–96. (In Russian) Savenkov V.V., Shpigalskaya N.Y., Varkentin A.I., Pil-ganchuk O.A., Kustova A.S., Saravansky O.N. Polymorphism of the pollock population genetic markers in the North Sea of Okhotsk. *Materialy Vserossijskoj 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 nauchnyh 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 gibridizatsii 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-Sforsa 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.