ГЕНЕТИКА, 2023, том 59, № 1, с. 80–88

ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ

УДК 639.227.2

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ АФРИКАНСКОЙ СКУМБРИИ *Scomber colias* Gmelin, 1789 (Scombridae) В ЦЕНТРАЛЬНО-ВОСТОЧНОЙ АТЛАНТИКЕ

© 2023 г. А. Н. Строганов[1], *, А. И. Никитенко[2], Т. А. Ракицкая[3], В. А. Беляев[4]

[1]*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра ихтиологии, Москва, 119234 Россия*

[2]*Филиал по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) Московская обл., пос. Рыбное, 141821 Россия*

[3]*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия*

[4]*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, 107140 Россия*

**e-mail: andrei_str@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.02.2022 г.
После доработки 01.04.2022 г.
Принята к публикации 12.04.2022 г.

Проведено исследование генетического разнообразия в группировках африканской скумбрии из акваторий Центрально-Восточной Атлантики на основании семи микросателлитных локусов. Все локусы были полиморфны, оценки ожидаемой гетерозиготности варьировали от 0.021 до 0.914. Для всех исследовавшихся выборок выявлен дефицит гетерозиготности, связанный с присутствием нуль-аллелей в четырех из семи исследовавшихся микросателлитных локусов. Получено низкое, но достоверное значение генетической дифференциации, рассчитанное по всем локусам ($\theta = 0.0052$), что предположительно, в том числе, может быть связано с нарушением панмиксии за счет формирования отдельных субпопуляций в результате неравномерного воздействия промысла в различных локальностях.

Ключевые слова: африканская скумбрия, Центрально-Восточная Атлантика, микросателлиты, генетический полиморфизм.

DOI: 10.31857/S0016675823010113, **EDN:** CNJWFH

Африканская скумбрия *Scomber colias* Gmelin, 1789 [1] – пелагическая стайная рыба, широко распространенная в прибрежных акваториях Атлантического океана от Бискайского залива на севере до юга Африки (включая Черное и Средиземное моря), являющаяся традиционным объектом тралового и кошелькового лова. Как хозяйственно ценный объект, представляющий собой важную составляющую пелагической экосистемы, африканская скумбрия является объектом различного рода исследовательских работ, направленных как на развитие общебиологического фундаментального знания, так и мониторинговые сырьевые исследования, в цели которых входит создание условий для рационального, “предосторожного” использования рыбных ресурсов. Важный материал как для фундаментальных, так и прикладных работ дают результаты популяционных исследований, проводимых с применением спектра морфо-биологических, поведенческих, физиологических, генетических методологий. Так, с использованием анализа морфометрических характеристик и формы отолита выявлена популяционная структурированность африканской скумбрии прибрежных вод Португалии и островных акваторий Центрально-Восточной Атлантики (**ЦВА**) [2]. По результатам определения биологических характеристик (пол, длина, общая масса, масса порки и др.) выявлена изменчивость скумбрии из акваторий центральной части Средиземного моря [3]. На основе анализа морфометрических и меристических признаков выявлена определенная структурированность группировки африканской скумбрии из прибрежных вод Туниса [4]. На основе анализа полиморфизма ядерной и митохондриальной ДНК проводили анализ видового состава рода *Scomber* [5, 6]. На основе анализа изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК рассматривали генетическую структурированность скумбрии прибрежных вод Португалии и северных акваторий средиземноморского региона. Если скумбрия атлантических вод характеризовалась как панмиктическая группировка, то в средиземноморье выявлен определенный

Таблица 1. Характеристика анализируемого в работе материала

Индекс выборки	Место и время взятия выборок	Координаты		Число рыб, экз.
		широта	долгота	
Mar1	ЦВА, Зап. Африка 21.09.2017	21°15′ N	17°24′ W	50
Mar2	ЦВА, Зап. Африка 29.09.2017	22°34′ N	17°30′ W	50
Mar3	ЦВА, Зап. Африка 14.10.2017	23°0′ N	16°38′ W	50
Mar4	ЦВА, Зап. Африка 20.10.2017	23°39′ N	16°38′ W	50
Mar5	ЦВА, Зап. Африка 22.10.2017	23°39′ N	16°38′ W	50
Mar6	ЦВА, Зап. Африка 23.09.2017	23°36′ N	16°40′ W	50
Mavr	ЦВА, Зап. Африка 27.09.2016	18°2′ N	16°26′ W	50

уровень генетической структурированности [7]. На основе анализа изменчивости SNP-маркеров анализировали популяционно-генетическую структуру скумбрии прибрежных вод Канады, Бискайского залива и Средиземного моря [8].

Из вышеизложенного следует, что при значительном объеме проведенных популяционных исследований для представителей рода *Scomber* районов Индо-Пацифики и Атлантики, практически отсутствуют популяционно-генетические исследования африканской скумбрии из акваторий ЦВА.

Цель данной работы – исследование популяционно-генетической структуры африканской скумбрии акваторий ЦВА на основе изучения полиморфизма микросателлитных локусов ядерной ДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для выполнения данной работы послужили сборы африканской скумбрии, полученные в рамках программы мониторинга комплексных исследований мелких пелагических рыб на рыболовных судах в марокканско-мавританских экономических водах (табл. 1, рис. 1).

В качестве маркеров использовали секвенированные для восточной скумбрии микросателлитные локусы *SJT5*, *SJT25*, *SJT36*, *SJNT66*, *SJT205*, *SJT142*, *SJT175* [9]. Для ПЦР-амплификации использовали наборы Gene Pak PCR Core (ООО “ИзоГен”, Россия), к которым добавляли 5 мкл смеси праймеров (конечная концентрация 0.5 мкМ) и 5 мкл исследуемой ДНК (100 нг). Амплификацию микросателлитных локусов проводили в термоциклере “MJ Research PTC 100” при следующем режиме: сначала 4 мин разрушение ДНК при температуре 95°C, затем 35 циклов дальнейшей денатурации ДНК матрицы, отжиг праймеров и синтез новых цепей. Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 6%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле в ТБЕ-буфере [10] при 300 В в течение 2–3 ч, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. Размеры аллелей по каждому локусу определяли с использованием программы “1D Image Analysis Software Version 3.5” (“Kodak”).

Частоты аллелей, равновесие Харди–Вайнберга, гетерозиготности ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o), коэффициент дифференциации популяций θ (аналог F_{ST}-статистики) [11] и другие показатели определяли с использованием программного пакета GDA [12]. Генетическую идентичность (I) рассчитывали по методу Нея [13] в GDA. Достоверность отличий H_e и H_o оценивали с помощью F-критерия Фишера [14]. Для снижения эффекта множественных сравнений проводили процедуру внесения поправки Бонферрони [15]. Программный пакет GENEPOP 4.2 [16] использовали при оценке частот неамплифицирующихся нуль-аллелей и определении показателя интенсивности генных потоков (N_m). Для оценки возможного влияния демографических изменений (снижения эффективной численности, так называемое “горлышко бутылки”) на генетическое разнообразие в популяциях скумбрии использовали программу BOTTLENECK ver. 1.2.02 [17] со стандартными параметрами. Для проверки качества данных и наличия неамплифицируемых нуль-аллелей использовали программу Micro-Checker 2.2.3 [18]. Для оценки степени влияния предполагаемых ноль-аллелей на показатели генетической дифференциации F_{ST} проводили корректировку их значений с использованием программы FreeNA [19]. Представление графической проекции выборок на основе многомерного шкалирования матрицы генетических дистанций Кавалли–Сфорца проводили в программе STATISTICA 10.

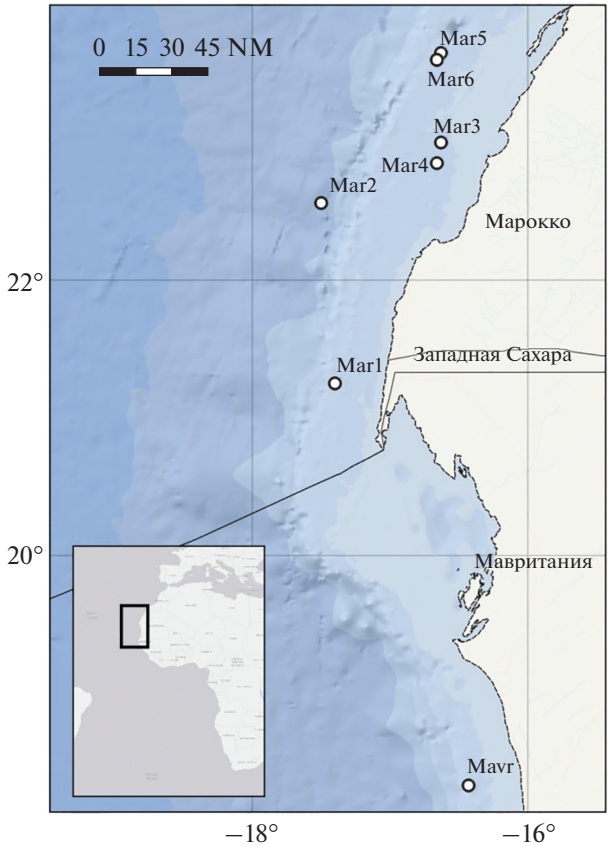

Рис. 1. Карта-схема локализации выборок африканской скумбрии (обозначения как в табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследовавшиеся микросателлитные локусы демонстрировали полиморфизм различного уровня с некоторыми отличиями в выборках африканской скумбрии. Локус *SJT36* был наименее полиморфен (от 2 до 3 аллелей в интервале размеров 122–128 пн). Наибольший уровень полиморфизма выявлен в локусах *SJNT66* (от 13 до 19 аллелей в интервале размеров 104–146 пн), *SJT25* (от 7 до 12 аллелей в интервале размеров 105–156 пн), *SJT5* (от 13 до 19 аллелей в интервале размеров 80–126 пн). Средний уровень полиморфизма демонстрировали локусы *SJT205* (от 6 до 9 аллелей в интервале размеров 152–168 пн), *SJT142* (от 3 до 6 аллелей в интервале размеров 126–136 пн), *SJT175* (от 5 до 8 аллелей в интервале размеров 144–158 пн) (табл. 2).

В семи выборках скумбрии рассчитаны оценки внутрипопуляционного генетического разнообразия (табл. 2). Значения H_e изменялись в вы-

Таблица 2. Частоты неамплифицирующихся нуль-аллелей в исследованных выборках африканской скумбрии

Локус	Выборки						
	Mar1	Mar2	Mar3	Mar4	Mar5	Mar6	Mavr
SJT5	0.0781	0.0424	0.1056	0.1239	0.1470	0.0550	0.0075
SJT25	0.0000	0.0458	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
SJT36	0.0000	0.0121	0.0000	0.0000	0.0168	0.0444	0.0000
SJNT66	0.0132	0.0292	0.0433	0.0351	0.0328	0.0380	0.0000
SJT205	0.1225	0.0992	0.0552	0.0965	0.0000	0.0964	0.0596
SJT142	0.1462	0.0773	0.1136	0.1273	0.1043	0.1280	0.1412
SJT175	0.1572	0.1444	0.1783	0.1437	0.1332	0.1264	0.1245

борках скумбрии от 0.021 до 0.914. Максимальные значения H_e, как и наибольшее число аллелей, показаны в локусе *SJT5*. Средние оценки H_e во всех изученных выборках варьировали от 0.625 до 0.662. После проведения тестирования на соответствие равновесию Харди–Вайнберга (HWE), порядка половины тестов продемонстрировали отклонение от ожидаемой величины ($P < 0.05$). Проведение процедуры введения поправки Бонферрони для множественных сравнений снизило объем отклонений от HWE до 35%. Несоответствие около третьей части выполненных тестов распределению Харди–Вайнберга не позволяют отнести это обстоятельство к области случайных. Проведенное (в рамках определения причин масштабного отклонения от HWE) тестирование на возможное сокращение группировки скумбрии в недалеком прошлом не выявило ситуации с прохождением "горлышка бутылки" группировкой африканской скумбрии ЦВА, в том числе на фоне дефицита гетерозиготности.

Из результатов ранее проведенных исследований известно, что достаточно часто тестируемое в популяционных исследованиях отклонение от равновесия Харди–Вайнберга [20] при использовании считающихся селективно нейтральными микросателлитных локусов формируется в условиях присутствия нуль-аллелей в исследуемых локусах [21–24].

Применение нами программы Micro-Checker выявило присутствие нуль-аллелей в четырех из семи исследовавшихся микросателлитных локусов. Практически сходные результаты дала оценка частот неамплифицирующихся нуль-аллелей в исследованных выборках африканской скумбрии с применением программного пакета GENEPOP 4.2. Частоты нуль-аллелей в выборках скумбрии варьировали в довольно широких пределах: от 0.0075 до 0.1783 (табл. 2). Высокая доля локусов с нуль-аллелями в выборках беспозвоночных и рыб отмечалась и в ранее проводившихся популяционных исследованиях как российских, так и зарубежных авторов. Так, при изучении популяций японского гребешка (*Chlamys farreri*) выявлено 56% локусов с нуль-аллелями [25]. В работах с минтаем (*Theragra chlalcogramma*) Берингова и Охотского морей в четырех микросателлитных локусах из десяти исследовавшихся предполагалось наличие нуль-аллеля [26]. В исследованиях выборок тихоокеанских лососей также были обнаружены нулевые аллели [27]. Что касается частоты нуль-аллелей, то значение ее для динуклеотидных повторов может достигать 0.30 [28].

Присутствие нуль-аллелей может быть связано с ошибками генотипирования в связи с накоплением мутаций в последовательностях, комплементарных праймерным, у анализируемого вида по сравнению с видом/популяцией для которого/которой эти праймеры были разработаны, что, например, было показано при исследованиях выборки голомянки [29]. Применения праймера атлантической трески *Gmo3* в популяционных исследованиях минтая сопровождалось обнаружением нуль-аллелей в 44% локус-тестов [22]. В нашем случае для исследования популяционной структуры скумбрии из акваторий ЦВА были использованы микросателлитные локусы, секвенированные для скумбрии из центрально-западной части Тихого океана. Если более ранние работы относили эти группировки к одному виду с подвидами, то в современных работах эти подвиды получили видовой статус [1, 30, 31]. Таким образом, дивергенция фланкирующих микросателлитный повтор последовательностей на видовом уровне могла стать причиной проблем с отжигом праймеров при амплификации ДНК.

Выполнена оценка с применением критерия Фишера значимости различий ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностей в выборках скумбрии. Показано достоверное отличие средних значений H_e и H_o во всех исследовавшихся выборках африканской скумбрии (табл. 3). Полученные результаты продемонстрировали наличие дефицита гетерозиготности, что может быть связано с присутствием нуль-аллелей, провоцирующих ошибки детекции гомо- и гетерозигот [32]. Проверка влияния возможных нуль-аллелей на оценки генетической дифференциации продемонстрировала изменения F_{ST} по исследовавшимся микросателлитным локусам в среднем на 17.9%.

Диаграмма рассеяния была построена на основе процедуры многомерного шкалирования в пространстве двух координат в соответствии со скорректированными с точки зрения влияния нуль-аллелей генетическими дистанциями Кавалли–Сфорца. Полученные значения показателя Юнга (0.08) и коэффициента отчуждения (0.14) свидетельствуют о хорошем соответствии модели исходным данным [33]. Соответствующие проанализированным выборкам точки формировали на диаграмме – общее облако, при этом наиболее близко были расположены две пары выборок: Mar4-Mavr и Mar1-Mar5 (рис. 2). Можно предположить, что образование пар с аналогичными генетическими характеристиками могло быть связано со взятием материала из сходных (несмотря на пространственную разобщенность), но активно перемещающихся группировок африканской

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия в выборках скумбрии

Локус	Показатель	Выборки						
		Mar1 $N = 47$	Mar2 $N = 48$	Mar3 $N = 48$	Mar4 $N = 48$	Mar5 $N = 48$	Mar6 $N = 48$	Mavr $N = 48$
SJT5	*A*/*Ap*	13/13	15/15	16/16	16/16	19/19	15/15	14/14
	H_e/H_o	0.859/0.723	0.858/0.770	0.872/0.666	0.884/0.625	0.914/0.625	0.860/0.750	0.854/0.791
SJT25	*A*/*Ap*	10/10	12/12	9/9	10/10	7/7	10/10	8/8
	H_e/H_o	0.731/0.829	0.776/0.687	0.763/0.895	0.802/0.812	0.730/0.770	0.753/0.812	0.667/0.791
SJT36	*A*/*Ap*	2/2	3/3	2/2	2/2	2/2	3/3	2/2
	H_e/H_o	0.021/0.021	0.225/0.208	0.061/0.062	0.099/0.104	0.188/0.166	0.155/0.083	0.205/0.229
SJNT66	*A*/*Ap*	16/16	19/19	17/17	17/17	13/13	13/13	16/16
	H_e/H_o	0.907/0.872	0.875/0.791	0.882/0.791	0.909/0.833	0.861/0.791	0.849/0.770	0.858/0.895
SJT205	*A*/*Ap*	6/6	9/9	7/7	8/8	8/8	7/7	7/7
	H_e/H_o	0.582/0.382	0.646/0.458	0.679/0.541	0.620/0.458	0.624/0.666	0.620/0.458	0.646/0.541
SJT142	*A*/*Ap*	4/4	5/5	5/5	3/3	6/6	5/5	5/5
	H_e/H_o	0.550/0.319	0.541/0.416	0.557/0.375	0.388/0.208	0.540/0.375	0.579/0.354	0.484/0.270
SJT175	*A*/*Ap*	8/8	8/8	6/6	7/7	5/5	7/7	7/7
	H_e/H_o	0.724/0.446	0.711/0.458	0.680/0.375	0.685/0.437	0.641/0.416	0.700/0.479	0.741/0.500
Среднее значение	*A*/*Ap*	8.42/8.42	10.14/10.14	8.85/8.85	9.00/9.00	8.57/8.57	8.57/8.57	8.42/8.42
	H_e/H_o	0.625/0.513	0.662/0.541	0.642/0.529	0.627/0.497	0.643/0.544	0.645/0.529	0.636/0.574

Примечание. *A* – число аллелей, *Ap* – среднее число аллелей на полиморфный локус, H_e – ожидаемая гетерозиготность, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, *N* – объем выборки.

скумбрии. Также необходимо отметить, что коррекция значений генетических дистанций с точки зрения влияния нуль-аллелей не оказывала кардинального влияния на характер диаграммы рассеяния. Наряду с влиянием нуль-аллелей пониженный уровень гетерозигот может быть также связан и с нарушением панмиксии за счет присутствия и смешения отдельных субпопуляций [25, 34]. Если в популяции существуют определенные группы, между которыми обмен генами происходит с меньшей интенсивностью (чем в пределах самих этих групп), может иметь место разделение популяции на субпопуляции и, в определенной степени, изоляция.

При оценке генетической подразделенности группировки африканской скумбрии получены демонстрировавшие высокую степень сходства исследовавшихся выборок попарные значения показателя генетической идентичности Нея ($I = 0.975$–1.003). При этом при глобальной оценке генетической дифференциации, рассчитанной по всем локусам, получены низкие, но достоверные значения θ (0.0052 с 95%-ным бутстреп-интервалом 0.0015–0.0091). Наибольший вклад в оценку θ вносят локусы *SJT36* (θ = 0.0146), *SJT5* (θ = 0.0118), *SJNT66* (θ = 0.0072), *SJT25* (θ = 0.0058). Понимая, что на формирование значения θ могут оказывать связанные с нуль-аллелями погрешности, все же возможно допущение и того, что полученные оценки в определенной степени могут свидетельствовать в пользу структуры со слабой генетической подразделенностью [35, 36] в анализируемой группировке африканской скумбрии ЦВА.

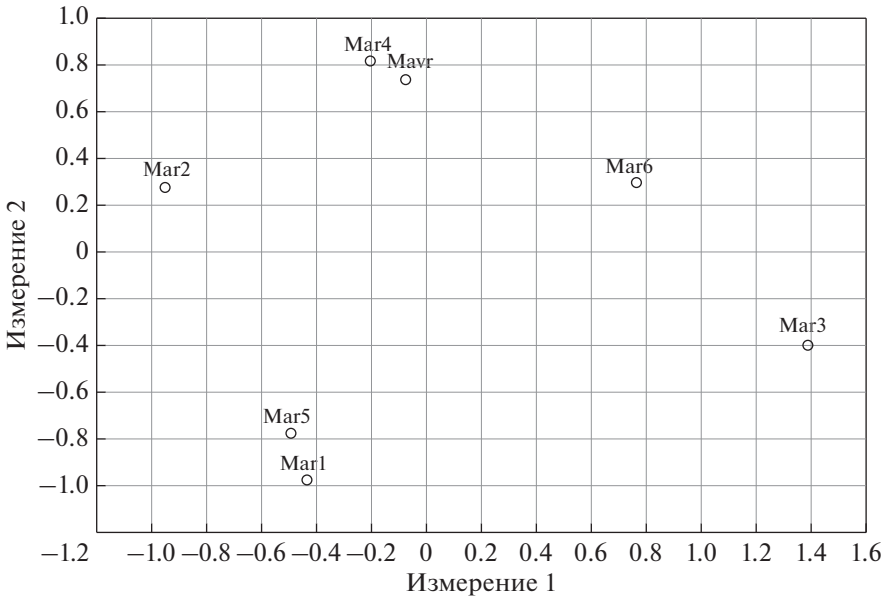

Рис. 2. Расположение точек, соответствующих выборкам африканской скумбрии из акваторий ЦВА, в пространстве двух координат в соответствии со скорректированными (с точки зрения влияния нуль-аллелей) генетическими дистанциями Кавалли–Сфорца (обозначения как в табл. 1).

Показатель интенсивности генных потоков (N_m) [37] может характеризовать особенности структурированности исследуемой группировки. Так, например, для атлантической трески показано, что, если в рамках акваторий Северо-Восточной Атлантики интенсивность генных потоков высокая ($N_m = 37.06$), то между Северо-Восточной Атлантикой и Северо-Западной Атлантикой, в силу особенностей гидрологических характеристик, интенсивность генных потоков падает ($N_m = 8.27$), что способствует формированию определенного уровня генной подразделенности [38]. Сходная ситуация показана для европейского анчоуса Азово-Черноморского бассейна, демонстрирующего слабую генетическую подразделенность на фоне высокой интенсивности генных потоков ($N_m = 86.58$).

Что касается анализируемой в нашей работе группировки африканской скумбрии ЦВА, то оценка этого показателя в программе GENEPOP 4.2 дала усредненное довольно низкое значение $N_m = 13.20$, что, соответственно, сопровождается отклонением от гомогенной структуры с панмиксией. Учитывая относительно небольшую протяженность района сбора используемого в нашей работе экспериментального материала африканской скумбрии (в пределах 500 км), ее пелагический образ жизни, значительный период времени денатантных миграций в раннем развитии, высокую мигрантность половозрелых особей скумбрии, следовало бы ожидать гораздо более высокий показатель интенсивности генных потоков. Не забывая о возможном определенном отклонении значения N_m из-за смещения аллельных частот, мы также можем допустить и влияние антропогенного фактора на ограничение интенсивности генных потоков и формирование определенного (невысокого) уровня структурированности в анализируемой группировке африканской скумбрии.

Дело в том, что как хозяйственно ценный объект африканская скумбрия находится под прессом рыболовного промысла. При этом, несмотря на существующие ограничения невозможно обеспечить равномерное распределение промыслового усилия по всей акватории. Неминуемо, рыболовные суда концентрируются в участок ареала с максимальной плотностью объекта вылова. В результате этого одни субпопуляции перелавливаются, другие недолавливаются. В связи с этим происходит нарушение естественно сложившихся каналов миграционной связи между элементами системы, в некоторой степени нарушается сложившаяся генетическая структура популяции [39, 40]. Предположить в нашем случае другие возможные механизмы дифференциации в группировках морских рыб (как то: океанические фронты, зоны апвеллинга, течения и др.) довольно сложно в связи с ограниченностью акваторий взятия выборок и биологическими характеристиками африканской скумбрии.

Исходя из вышеизложенного можно отметить, что впервые с помощью селективно нейтральных генетических маркеров – микросателлитных локусов ядерной ДНК проведен анализ уровня популяционно-генетической структурированности группировки африканской скумбрии акваторий ЦВА. Выявлено устойчивое отклонение от HWE, одной из основных причин которого может быть присутствие нуль-аллелей почти в половине исследовавшихся микросателлитных локусов. Это может быть связано в том числе с применением праймеров, секвенированных ранее для сестринского вида из рода *Scomber* [9]. Выявлена слабая структурированность группировки африканской скумбрии на акваториях ЦВА, где был собран исследуемый материал. Поводом к этому может быть интенсивный (с неравномерным распределением нагрузки) промысел запасов пелагических рыб в марокканско-мавританских экономических водах.

Полученные в настоящем исследовании первичные данные предполагают полезность и необходимость развития популяционно-генетических исследовательских работ для дальнейшего изучения и мониторинга группировки африканской скумбрии ЦВА. Одним из направлений исследовательских работ является совершенствование методической исследовательской базы, направленное на обнаружение альтернативных праймеров для выявления нуль-аллелей. Практическая составляющая развития исследований состоит в отработке методологий применения получаемых результатов для мониторинга и совершенствования промысла, направленных на восстановление нативной популяционной структуры африканской скумбрии акваторий ЦВА.

Авторы выражают благодарность за консультации и помощь при подготовке материалов статьи: К.И. Афанасьеву, (ИОГен РАН), А.М. Хрусталевой (ИБГ РАН), А.В. Семеновой, И.М. Полушкиной (каф. ихтиологии МГУ).

Сбор материала осуществлялся в экспедициях ВНИРО, а обработка и анализ проводились в рамках плановых исследований по основным гостемам без привлечения финансирования по грантам.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.* Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2014. 733 с.
2. *Muniz A.A., Moura A., Triay-Portella R. et al.* Population structure of the chub mackerel (*Scomber colias*) in the North-east Atlantic inferred from otolith shape and body morphometrics // Marine and Freshwater Res. 2020. V. 72. № 3. P. 341–352. https://doi.org/10.1071/MF19389
3. *Allaya H., Hattour A., Hajjej G., Trabelsi M.* Biologic characteristics of *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) in Tunisian waters (central Mediterranean Sea) // African J. Biotechnol. 2013. V. 12. P. 3040–3048. https://doi.org/10.5897/AJB12.2723
4. *Allaya H., Ben Faleh A., Rebaya M. et al.* Identification of Atlantic chub mackerel *Scomber colias* population through the analysis of body shape in Tunisian waters // Cah. Biol. Mar. 2016. V. 57. P. 195–207.
5. *Scoles D.R., Collette B.C., Graves J.E.* Global phylogeography of mackerels of the genus *Scomber* // Fisheries Bulletin. 1998. V. 96. P. 823–842.
6. *Catanese G., Manchado M., Infante C.* Evolutionary relatedness of mackerels of the genus *Scomber* based on complete mitochondrial genomes: Strong support to the recognition of Atlantic *Scomber colias* and Pacific *Scomber japonicus* as distinct species // Gene. 2010. V. 452. P. 35–43. https://doi.org/10.1016/j.gene.2009.12.004
7. *Zardoya R., Castilho R., Grande C. et al.* Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*), in the Mediterranean Sea // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 1785–1798.
8. *Rodríguez-Ezpeleta N., Bradbury I.R., Mendibil I. et al.* Population structure of Atlantic mackerel inferred from RAD-seq-derived SNP markers: Effects of sequence clustering parameters and hierarchical SNP selection // Mol. Ecol. Resources. 2016. V. 16. I. 4. P. 991–1001. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12518
9. *Zeng L., Cheng Q.* Thirty novel microsatellite markers for the coastal pelagic fish, *Scomber japonicus* (Scombridae) // J. Genet. 2012. V. 91. P. e64–e68.
10. *Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж.* Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 480 с.
11. *Weir B.S.* Genetic Data Analysis II. Methods for Discrete Population Genetic Data. Massachusets: Sinauer Ass. Sunderland, 1996. 445 p.
12. *Lewis P.O., Zaykin D.* Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d 16c). 2001. Free program distributed by the authors over the internet from. http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html
13. *Nei M.* Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89(3). P. 583–590.

14. *Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Петр. ГУ, 2003. 304 с.

15. *Rice W.R.* Analyzing tables of statistical tests // Evolution. 1989. V. 43. P. 223–225.

16. *Rousset F.* Genepop 007: A complete reimplementation of the genepop software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Res. 2008. V. 8. P. 103–106. https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x

17. *Piry S., Luikart G., Conuet J.M.* Bottleneck: A computer program for detecting recent reduction in the effective population size using allele frequency data // J. Hered. 1999. V. 90. P. 502–503.

18. *Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* MICROCHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. 2004. V. 4. P. 535–538. https://doi.org/10.1111/j.1471–8286.2004.00684.x

19. *Chapuis M.P., Estoup A.* Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation // Mol. Biol. Evol. 2007. V. 24. P. 621–631. https://doi.org/10.1093/molbev/msl191

20. *Кордичева С.Ю., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др.* Выявление нуль-аллелей в микросателлитном локусе кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) // Генетика. 2010. Т. 46. № 8. С. 1143–1147.

21. *Смирнова М.А., Орлова С.Ю., Калчугин П.В. и др.* Особенности популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* южной части ареала на основе микросателлитного анализа // Генетика. 2018. Т. 54. № 6. С. 661–670.

22. *Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю., Варкентин А.И. и др.* Дифференциация минтая (*Theragra chalcogramma*) Охотского моря по микросателлитным локусам // Исследов. водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2018. Вып. 48. С. 5–18.

23. *Семенова А.В., Строганов А.Н., Афанасьев К.И. и др.* Микросателлитная изменчивость тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes 1847 Охотского и Берингова морей // Генетика. 2018. Т. 54. № 3. С. 349–360.

24. *Семенова А.В., Строганов А.Н., Бугаев А.В. и др.* Анализ изменчивости микросателлитных локусов в популяциях азиатской зубастой корюшки *Osmerus dentex* Восточной и Западной Камчатки // Генетика. 2019. Т. 55. № 1. С. 70–80. https://doi.org/10.1134/S0016675819010041

25. *Zhan A., Hu J., Hu X. et al.* Construction of microsatellite-based linkage maps and identification of size-related quantitative trait loci for Zhikong scallop (*Chlamys farreri*) // Animal Genet. 2009. № 40. P. 821–831. https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2009.01920.x

26. *Шубина Е.А., Пономарева Е.В., Глубоков А.И.* Популяционно-генетический анализ минтая *Theragra chalcogramma* (Teleostei, Gadidae) из Беренгового и Охотского морей // Мол. биология. 2009. Т. 43. № 5. С. 918–930. https://doi.org/10.1134/S0026898409050164

27. *Кордичева С.Ю.* Нуль-аллели в микросателлитных локусах кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum). Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен РАН. 2011. 120 с.

28. *Ellegren H.* Microsatellites: Simple sequences with complex evolution // Nature Rev. Genet. 2004. V. 5. P. 435–445.

29. *Тетерина В.И., Суханова Л.В., Кирильчик С.В.* Полиморфизм микросателлитной ДНК эндемичного рода рыб оз. Байкал – голомянок (*Comephorus lacepede*, 1801) // Экол. генетика. 2007. Т. 5. № 2. С. 50–57.

30. *Collette B.B., Nauen C.E.* FAO Species Catalogue. Scombrids of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Tunas, Mackerels, Bonitos and Related Species Known to Date. FAO Fish. Synop. № 125. Italy, Rome: FAO, 1983. V. 2. 137 p.

31. *Collette B.B.* Family Scombridae Rafinesque 1815 – Mackerels, Tunas, and Bonitos. Calif. Acad. Sci. Annotated Check lists of Fishes. № 19. USA, San Francisco: California Acad. of Sci., 2003. 28 p.

32. *Галинская Т.В., Щепетов Д.М., Лысенков С.Н.* Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // Генетика. 2019. Т. 55. № 6. С. 617–632. https://doi.org/10.1134/S0016675819060043

33. *Толстова Ю.Н.* Основы многомерного шкалирования: учебное пособие. М.: КДУ, 2006. 157 с.

34. *Хрусталева А.М., Кловач Н.В.* О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озерно-речных систем Восточной и Западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. 2019. Т. 59. № 6. С. 640–650. https://doi.org/10.1134/S0042875219060055

35. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 276 с.

36. *Кузнецов В.М.* F-статистики Райта: оценка и интерпретация // Пробл. биол. продуктивных животных. 2014. Т. 4. С. 80–104.

37. *Slatkin M.* Gene flow in natural populations // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1985. V. 16. P. 393–430.

38. *Строганов А.Н., Орлов А.М., Семенова А.В., Орлова С.Ю.* Формирование популяционной структуры атлантической трески *Gadus morhua* Linnaeus, 1758 в четвертичном периоде // Биология моря. 2019. Т. 45. № 1. С. 17–24. https://doi.org/10.1134/S0134347519010091

39. *Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.

40. *Алтухов Ю.П.* Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 2. С. 40–59.

Study of Population Genetic Structure of Atlantic Chub Mackerel *Scomber colias* Gmelin, 1789 (Scombridae) in the Central-East Atlantic

A. N. Stroganov[a], *, A. I. Nikitenko[b], T. A. Rakitskaya[c], and V. A. Belyaev[d]

[a] *Moscow State University, Department of Ichthyology, Moscow, 119234 Russia*

[b] *Branch for Freshwater Fisheries of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow oblast, pos. Rybnoe, 141821 Russia*

[c] *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

[d] *All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, 107140 Russia*

**e-mail: andrei_str@mail.ru*

A study of genetic diversity in groups of Atlantic Chub mackerel from the waters of the Central-East Atlantic was carried out on the basis of seven microsatellite loci. All loci were polymorphic, the estimates of expected heterozygosity varied from 0.021 to 0.914. For all studied samples of Atlantic Chub mackerel, a heterozygosity deficiency was identified, associated with the presence of null alleles in four of the seven studied microsatellite loci. A low but significant value of genetic differentiation was obtained, calculated for all loci ($\theta = 0.0052$), which, presumably, may also be associated with the violation of panmixia due to the formation of individual subpopulations as a result of the uneven impact of fishing in different localities.

Keywords: Atlantic Chub Mackerel, Central-East Atlantic, microsatellites, genetic polymorphism.