

УДК 597.556.35–115

С.П. Пустовойт<sup>1</sup>, Р.Р. Юсупов<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18;

<sup>2</sup> Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, 685000, г. Магадан, ул. Портовая, 36/10

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЖЕЛТОПЕРОЙ КАМБАЛЫ  
(*LIMANDA ASPERA*) ТАУЙСКОЙ ГУБЫ, ВЫЯВЛЕННАЯ  
ПО НУКЛЕОТИДНЫМ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМ ФРАГМЕНТА  
ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* мтДНК**

Исследована генетическая дифференциация 6 выборок желтоперой камбалы, нерестующей в прибрежье Тауйской губы. В нуклеотидных последовательностях фрагмента гена цитохрома *b* у исследованных 150 особей обнаружено 57 гаплотипов. По величине генетической дифференциации выборок просматривается наличие восточной и западной группировок особей, коэффициент нуклеотидной дифференциации исследованных выборок  $N_{ST} = 0,0309$ . Обнаружение восточной и западной группировок нерестовых популяций указывает на необходимость дифференцированного подхода к определению величины промысла на отдельных участках Тауйской губы.

**Ключевые слова:** желтоперая камбала, Охотское море, цитохром *b*, мтДНК.

**Pustovoit S.P., Yusupov R.R.** Genetic differentiation of yellowfin sole (*Limanda aspera*) from the Tauiskaya Guba Bay revealed on nucleotide sequences in fragment of the gene of cytochrome *b* mtDNA // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 183. — P. 89–96.

Genetic diversity of yellowfin sole from the northern Okhotsk Sea is considered for the first time. The genetic differentiation is investigated for six samples of this flounder species spawning in the Tauiskaya Guba Bay (159 specimens in total), and 57 haplotypes are revealed on nucleotide sequences in fragment of the gene of cytochrome *b*. Average haplotype diversity for all specimens is 0.870. Two groups of the flounders typical for the eastern and western parts of the bay could be divided by the value of genetic differentiation with the coefficient of nucleotide differentiation between them  $N_{ST} = 0.0309$ . This structure of the yellowfin sole spawning stock should be accounted in management of the flounders fishery in the Tauiskaya Guba Bay.

**Key words:** yellowfin sole, Okhotsk Sea, cytochrome *b*, mtDNA.

**Введение**

Популяционно-генетические исследования камбал сем. Pleuronectidae сосредоточены на видах группировки большеротых камбал (палтусов) (Дьяков и др., 1981; Mjelle et al., 2008; Nielsen et al., 2010). Указанный факт объясняется высокой промысловой

\* Пустовойт Сергей Павлович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: [pustov@ibpn.ru](mailto:pustov@ibpn.ru); Юсупов Равиль Рашитович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: [yusupov@magniro.ru](mailto:yusupov@magniro.ru).

Pustovoit Sergey P., Ph.D., senior researcher, e-mail: [pustov@ibpn.ru](mailto:pustov@ibpn.ru); Yusupov Ravil R., Ph.D., senior researcher, e-mail: [yusupov@magniro.ru](mailto:yusupov@magniro.ru).

значимостью палтусов. Среди малоротых камбал генетические исследования известны для видов, обитающих в Атлантическом океане (Kijewska et al., 2009; Was et al., 2010).

В северной части Тихого океана наиболее многочисленным видом в камбалных сообществах является желтоперая камбала *Limanda aspera*, она многие годы стабильно составляет основу прибрежного рыболовства (Юсупов, 2009). Познание внутривидовой пространственной структуры желтоперой камбалы имеет теоретическое и прикладное значение в плане рациональной эксплуатации ее запасов.

Несмотря на исключительно высокую значимость желтоперой камбалы как промыслового объекта, популяционно-генетические исследования ее только начинаются. Начальные сведения о генетической структуре вида получены с использованием методов биохимической генетики (Grant et al., 1983; Пустовойт, Юсупов, 2011). Позднее нами были рассмотрены первые сведения об изменчивости двух генов митохондриальной ДНК (Пустовойт, Юсупов, 2012; Пустовойт и др., 2014). В частности, была показана высокая изменчивость фрагмента гена цитохрома *b*, давно используемого в генетических исследованиях животных (Irwin et al., 1991; Sevilla et al., 2007; Espineira et al., 2008). В отличие от этого нуклеотидная последовательность фрагмента гена цитохромоксидазы субъединицы 1 имеет видоспецифический характер. По этой причине ген цитохромоксидазы обычно используют в рамках программы ДНК-штрихкодирования (Пустовойт, Юсупов, 2012).

Цель работы — оценить по нуклеотидным последовательностям фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК генетическую дифференциацию желтоперой камбалы в период ее нереста в Тауйской губе и на притауйском шельфе.

### Материалы и методы

Материал собран в летний период, когда камбала подходит к побережью для нереста. Всего собрано 150 экз. из 6 выборок, обозначенных по принципу наличия ближайшего географического наземного ориентира (в скобках сокращенное название на английском языке и объем выборки): 2010 г. — зал. Бабушкина (BB, 17 экз.), 2011 г. — зал. Шельтинга (SH, 22 экз.), бухта Нагаево (NG, 33 экз.), 2012 г. — бухта Батарейная (BT, 22 экз.), бухта Веселая (VS, 24 экз.), пос. Янский (YN, 31 экз.). Места сбора материала показаны на рис. 1. Информация о размерном, половом и возрастном составе особей опубликована ранее (Юсупов, 2014).

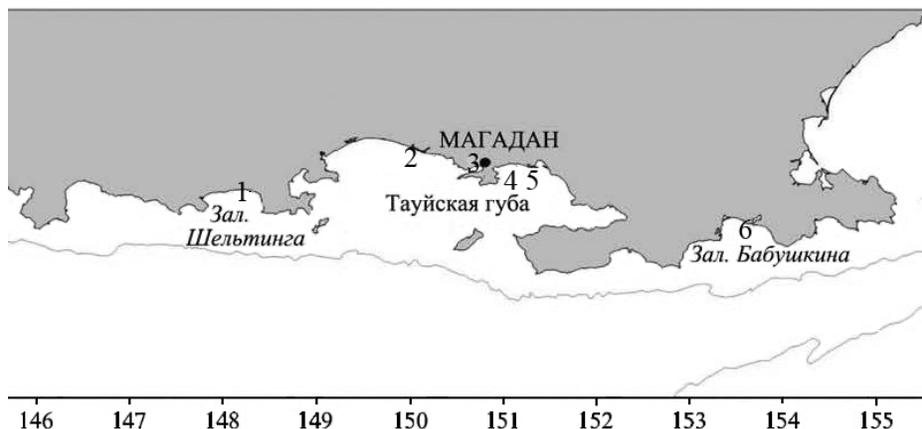


Рис. 1. Места сбора материала в северной части Охотского моря: 1 — зал. Шельтинга; 2 — прибрежный участок возле пос. Янского; 3 — бухта Нагаево; 4 — бухта Батарейная; 5 — бухта Веселая; 6 — зал. Бабушкина

Fig. 1. Scheme of sampling: 1 — Shelting Bay; 2 — coastal area at Yansky village; 3 — Nagayev Bay; 4 — Batareinaya Bay; 5 — Veselaya Bay; 6 — Babushkin Bay

Пробы мышц до лабораторного исследования хранились в замороженном состоянии. Выделение митохондриальной ДНК проведено в лаборатории популяционной генетики Института биологических проблем Севера (г. Магадан) ДВО РАН при помощи

комплекта реагентов «ДНК — ЭКСТРАН-2» по методу, указанному производителем комплекта ЗАО «Синтол» (Пустовойт, Юсупов, 2012). Определение нуклеотидных последовательностей (секвенирование) выполнено в ЗАО «Синтол» (г. Москва). Для полимеразно-цепной реакции использованы следующие праймеры: Cytb-F: 5'ATG GCC AAC CTC CGT AAA TCC CAC CCC CTT 3', Cytb-R: 5' CTG GGG CTC TGG ACG CTG AGC TAC TAG TGC 3' (Kartavtsev et al., 2007). Использован амплификатор 2720 Thermal Cycler и секвенатор ABI Prizm 3130x1 от Applied Biosystems (LifeTechnology). Реакция амплификации проводилась по следующей циклограмме: 95 °С — 5 мин, затем 30 циклов 95 °С — 30 с, 55 °С — 60, 72 °С — 60 с.

Выравнивание прямой и обратной последовательности и получение консенсусной, а также вычисление *p*-дистанции для UPGMA-дендрограмм выполнено при помощи программы MEGA V.6.0 (Tamura et al., 2013). Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие выборок найдено при помощи программы DnaSP v5 (Librado, Rozas, 2009). Медианная сеть сконструирована при помощи программы Network 4.6.1.1. (<http://www.fluxus-engineering.com>, Bandelet et al., 1999). Для графического представления величин различий между исследованными выборками найдены дистанции Эвклида в рамках кластерного анализа, реализованного в программе STATISTICA version 10. Данная программа использовалась для нахождения величины тестов Вилкоксона и Фридмана (Лакин, 1990) при сравнении выборок.

### Результаты и их обсуждение

Для корректного сравнения всех нуклеотидных последовательностей была выбрана единая по длине последовательность в 830 нуклеотидов. Относительные частоты обычного (наиболее частого) нуклеотида в полиморфных сайтах в каждой выборке показаны в табл. 1. Подавляющая часть нуклеотидных сайтов малоизменчива за исключением трех. Высокополиморфными являются сайты: № 708 (обычный нуклеотид цитозин — С, более редкий тимин — Т), № 720 (аденин — А/гуанин — G) и № 744 (гуанин — G/аденин — А). Полиморфизм именно в этих сайтах делит всех особей на две группировки. По-видимому, у желтоперой камбалы, нерестующей в Тауйской губе, имеются две группировки особей, характеризующихся альтернативными наборами нуклеотидов в указанных сайтах (рис. 2, 3). Отмеченные группировки состоят из особей разных локальностей сбора, поэтому их возникновение нельзя рассматривать как географически обусловленное. Более вероятно, что это потомки от двух предковых самок.

У исследованных особей выявлено 57 гаплотипов, численность особей в каждой гаплотипической группе разная. Наиболее многочисленна гаплотипическая группировка, обозначенная Нар\_1 — 51 особь (на рис. 3 номера по направлению движения часовой стрелки от YN3012 до BB110), на втором месте Нар\_12 — 13 особей (BB1710–YN1212), на третьем Нар\_9 — 10 особей (YN1712–BB1210), остальные группировки малочисленны (рис. 3). Наибольшее число гаплотипов (19) обнаружено в выборке из прибрежного участка пос. Янский, наименьшее (11) — в выборках из бухт Шельтинга и Батарейной.

Среднее гаплотипическое разнообразие всех особей желтоперой камбалы равно 0,870. Среди отдельных выборок наибольшее гаплотипическое разнообразие отмечено в бухте Веселой, зал. Бабушкина и побережье пос. Янского, наименьшее — в бухте Нагаево и зал. Шельтинга (табл. 2). Как видно, величина гаплотипического разнообразия определяется нуклеотидным составом каждой выборки. Величина теста Таджimy ( $D = -1,992$ ,  $p < 0,05$ ) для всех особей позволяет отклонить нулевую гипотезу о селективной нейтральности замен нуклеотидов, тогда как в каждой выборке нулевая гипотеза остается в силе. Следует предположить влияние какого-то селективного фактора на популяционно-генетическую структуру желтоперой камбалы. Для нерестящихся особей камбалы, возможно, важны механические свойства грунта, определяющие успешность нереста.

## Частоты основного нуклеотида в полиморфных сайтах в исследованных выборках желтоперой камбалы

## Frequencies of the main nucleotide in polymorphic sites of the examined samples

Локальность	C-132	G-28	C-42	T-47	A-181	C-186	C-189	C-247	T-279	T-286	T-306	A-321	T-329	G-330
Зал. Бабушкина	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,9412	0,8823	1	1	0,5882
Зал. Шельтинга	1	0,9546	0,9546	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,9446	0,7273
Бухта Нагаево	1	1	1	1	1	1	1	0,9091	1	1	1	0,9697	1	0,7273
Бухта Батарейная	1	1	1	1	1	1	1	1	0,9545	0,9545	1	1	1	0,5000
Бухта Веселая	1	1	1	0,9583	0,9583	1	1	1	1	1	1	1	1	0,6250
Пос. Янский	0,9677	1	1	0,9677	0,9677	0,9677	0,9677	1	1	1	1	1	1	0,3871
	T-332	G-333	T-351	T-409	G-418	G-432	C-435	T-436	T-441	T-443	C-444	A-450	A-456	T-459
Зал. Бабушкина	1	1	1	0,9412	1	0,9412	1	1	1	1	1	1	0,9412	1
Зал. Шельтинга	0,9446	1	1	1	1	1	1	1	0,9446	1	1	0,9446	1	1
Бухта Нагаево	1	1	0,9697	0,9697	0,9697	0,9697	1	1	1	1	1	1	0,9697	1
Бухта Батарейная	1	1	0,9091	0,9545	1	0,9545	1	1	1	1	0,9545	0,9545	0,9545	1
Бухта Веселая	1	0,9383	1	1	0,9167	0,9583	0,9583	0,9583	1	0,9583	1	1	0,9583	1
Пос. Янский	1	1	0,9677	0,9677	1	0,9677	1	0,9677	1	1	1	1	1	0,9677
	T-486	C-553	C-555	T-570	T-591	T-627	T-656	T-666	T-686	C-708	G-713	A-720	G-744	T-750
Зал. Бабушкина	1	1	1	0,9412	1	1	1	1	1	0,4706	1	0,4706	0,5294	0,8824
Зал. Шельтинга	1	0,9446	1	0,9446	1	1	1	0,9446	1	0,7273	1	0,7273	0,7273	0,9091
Бухта Нагаево	0,9697	1	1	0,8485	1	1	1	0,9697	1	0,7273	1	0,7273	0,7273	0,9697
Бухта Батарейная	1	1	1	0,9091	1	1	1	1	1	0,5000	1	0,5000	0,5455	0,7727
Бухта Веселая	1	1	1	0,8750	0,9583	1	1	1	0,9583	0,7083	0,9167	0,7083	0,4583	0,9167
Пос. Янский	1	1	0,9677	0,9032	0,9677	0,9677	0,9677	1	1	0,3226	1	0,3226	0,3871	0,8387
	A-767	C-771	A-774	T-775	A-799	T-813	A-816	T-825	A-828					
Зал. Бабушкина	1	1	0,8823	1	1	1	1	1	0,9412					
Зал. Шельтинга	1	0,9445	0,9445	0,9445	0,9445	1	0,9445	0,8182	1					
Бухта Нагаево	1	1	1	1	1	1	1	1	1					
Бухта Батарейная	1	1	1	1	1	0,9545	1	1	1					
Бухта Веселая	1	1	1	1	1	1	1	1	1					
Пос. Янский	0,9677	1	1	0,9032	1	1	1	1	0,9335					

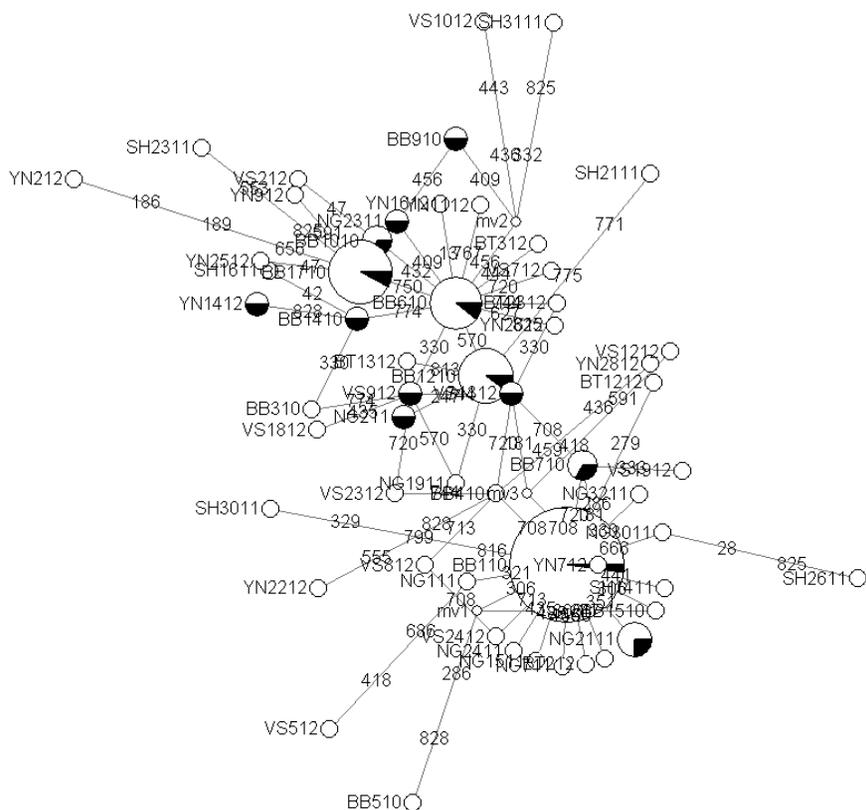


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК у 150 особей желтоперой камбалы Тауйской губы, Охотское море. Диаметр окружности пропорционален количеству особей, составляющих данную совокупность. Черный сектор в окружности показывает долю особей, номер которых указан рядом с соответствующей окружностью

Fig. 2. Median grid of haplotypes in fragment of the gene of cytochrome *b* mtDNA for 150 specimens of yellowfin sole from the Tauiskaya Guba Bay, Okhotsk Sea. Circles diameter is proportional to number of the specimens in a set; black sector in the circles corresponds to the portion of specimens numbered at the circle

Есть ли различия в нуклеотидном составе у особей из географически разобщенных выборок? Рассмотрим сначала совокупность из всех исследованных выборок. Величина рангового теста Фридмана позволяет отвергнуть нулевую гипотезу о гомогенности частот нуклеотидов в такой совокупности ( $\chi^2 = 12,08, p < 0,034$ ). Парные сравнения выборок с использованием парного критерия Вилкоксона выявили статистически значимые различия только выборки из бухты Нагаево (NG) с 4 выборками: NG vs BB (зал. Бабушкина)  $z = 1,96, p = 0,049$ ; NG vs BT (бухта Батарейная)  $z = 2,02, p = 0,043$ ; NG vs VS (бухта Веселая)  $z = 2,37, p = 0,018$ ; NG vs YN (пос. Янский)  $z = 3,11, p = 0,002$ . Во всех остальных вариантах сравнения пары выборок не различаются. Выборка из бухты Нагаево характеризуется самой низкой величиной нуклеотидного разнообразия (табл. 2.). Однако окончательная причина существенного выделения выборки из центральной части области исследования (бухта Нагаево) среди всех прочих неясна.

Результат кластерного анализа исследованных выборок представлен на рис. 4. В одну группировку выборок входит восточная выборка из зал. Бабушкина, в другую — западная выборка из зал. Шельтинга. К восточной выборке из зал. Бабушкина примыкают таковые из бухты Батарейной и пос. Янского, с западной выборкой из зал. Шельтинга сходны таковые из бухт Нагаево и Веселой. Повышенная генетическая изменчивость выборок из побережья пос. Янского и бухты Нагаево может быть связана с нахождением здесь в период нереста особей как из восточной (зал. Бабушкина), так и из западной (зал. Шельтинга) частей притауйского района шельфа северной части Охотского моря

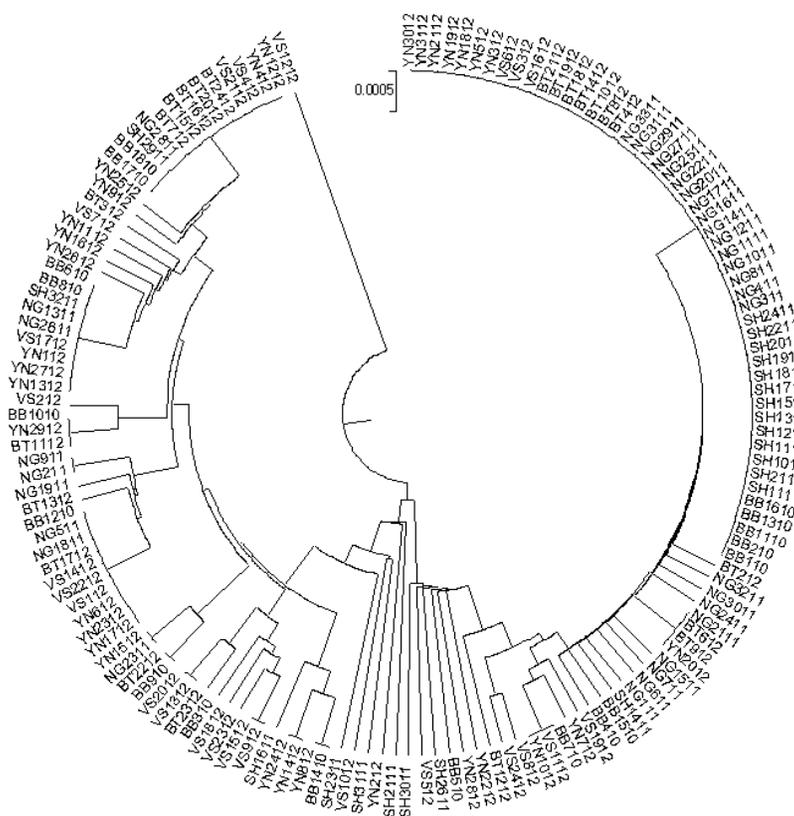


Рис. 3. Круговая дендрограмма, построенная на основании р-дистанций по нуклеотидным последовательностям фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК у 150 особей желтоперой камбалы Тауйской губы, Охотское море: латинские буквы означают название выборки, последняя пара цифр — год, предыдущие цифры — номер особи

Fig. 3. Circular dendrogram for p-distances of nucleotide sequences in fragment of the gene of cytochrome *b* mtDNA for 150 specimens of yellowfin sole from the Tauiskaya Guba Bay, Okhotsk Sea. Sample sites are titled by Latin letters, the last 2 digits show the year of sampling, and the previous digits show its number

Показатели генетического разнообразия фрагмента мтДНК гена цитохрома *b* в исследованных выборках желтоперой камбалы

Таблица 2

Parameters of genetic diversity for fragment of the gene of cytochrome *b* mtDNA in the examined samples

Table 2

Локальность	Абсолютное и относительное число полиморфных сайтов (s)	Число гаплогенов (h)	Гаплогеновое разнообразие (Hd) и дисперсия ( $V_{Hd}$ )	Нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ )	Величина теста Таджимы (D)
Зал. Бабушкина	14/0,01687	13	0,948 0,00154	0,00423	-0,740, $p > 0,05$
Бухта Нагаево	14/0,01687	15	0,767 0,00615	0,00308	-0,847, $p > 0,05$
Зал. Шельтинга	21/0,02530	11	0,714 0,01167	0,00423	-1,458, $p > 0,05$
Бухта Батарейная	15/0,01807	11	0,861 0,00304	0,00426	-0,510, $p > 0,05$
Бухта Веселая	19/0,02289	17	0,967 0,00044	0,00428	-1,229, $p > 0,05$
Пос. Янский	23/0,02771	19	0,938 0,00090	0,00443	-1,271, $p > 0,05$
Все выборки	51/0,06145	57	0,870 0,00060	0,00417	-1,992, $p < 0,05$

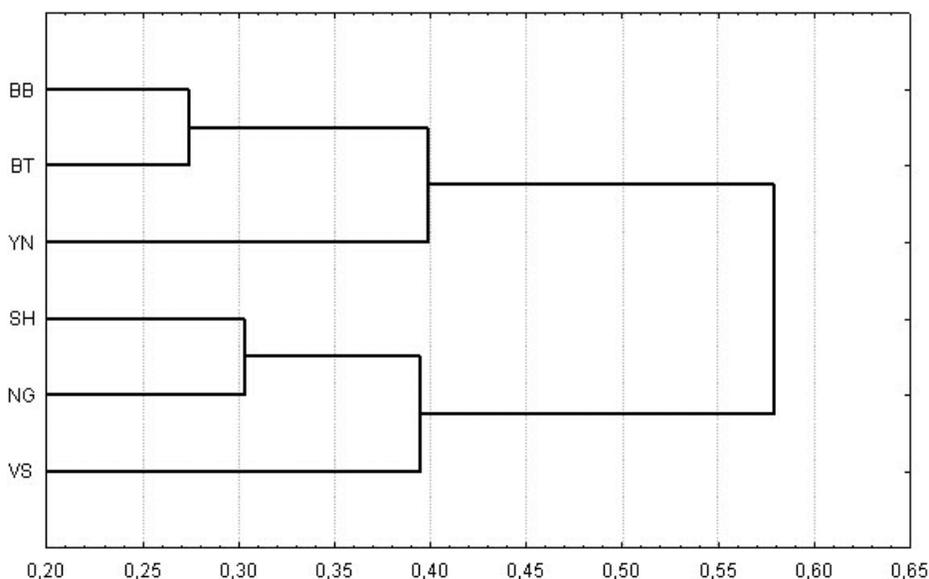


Рис. 4. Дендрограмма, построенная по величинам дистанций Эвклида между исследованными выборками желтоперой камбалы Тауйской губы. Обозначения выборок: *BB* — зал. Бабушкина; *SH* — зал. Шельтинга; *NG* — бухта Нагаево; *BT* — бухта Батарейная; *VS* — бухта Веселая; *YN* — пос. Янский

Fig. 4. Dendrogram for Euclidean distances between the examined samples of yellowfin sole in the Tauiskaya Guba Bay by genetic diversity for fragment of the gene of cytochrome *b* mtDNA. Samples sites: *BB* — Babushkin Bay; *SH* — Shelting Bay; *NG* — Nagayevo Bay; *BT* — Batareinaya Bay; *VS* — Veselaya Bay; *YN* — at Yansky village

(табл. 2). Хотя наличие восточной и западной группировок особей просматривается отчетливо, граница между ними окончательно не ясна. Наличие этих двух крупных группировок может быть связано с направленной миграцией особей к постоянным местам нереста.

Количественной мерой межвыборочной генетической дифференциации служит коэффициент нуклеотидной дифференциации  $N_{ST} = 0,0309$ . Данная величина — аналог известного коэффициента  $G_{ST}$  для частот нуклеотидов (Nei, Kumar, 2000, уравнение 12.75). Генетическая дифференциация выборок определяется наличием адаптивных особенностей нерестовых группировок камбалы к разным участкам дна северной части Охотского моря. По этой причине тест Таджимы указывает на селективный характер нуклеотидных замен у исследованных особей.

Следует отметить, что ранее Р.Р. Юсупов (2014) провел морфометрическое исследование 14 выборок желтоперой камбалы, собранной в том же районе североохотоморского шельфа. Он отмечает наличие двух хорошо дифференцированных крупных кластеров выборок. Десять выборок одного кластера примыкают к таковой из зал. Бабушкина, четыре оставшиеся сходны по морфометрическим признакам с выборкой из бухты Шельтинга (Юсупов, 2014, рис. 4). Можно считать, что приведенные в данной работе сведения подкрепляют отмеченный Р.Р. Юсуповым (2014) вывод. Пространственная структура желтоперой камбалы Тауйской губы характеризуется наличием двух группировок особей — восточной и западной. Между ними широкая зона, в которой есть особи из обеих группировок. Дальнейшие исследования позволят уточнить границы между восточной и западной группировками особей, но само наличие таких группировок не вызывает сомнения.

### Закключение

Поскольку желтоперая камбала является одним из важнейших промысловых объектов в северной части Охотского моря, то решение вопроса о ее пространственной

структуре имеет существенное значение для рациональной эксплуатации запасов. Предполагаемое наличие двух нерестовых группировок (восточной и западной) указывает на необходимость дифференцированного подхода к определению величины добычи желтоперой камбалы на промысловых участках притауйского района.

### Список литературы

- Дьяков Ю.П., Коваль Е.З., Богданов Л.З.** Внутривидовой биохимический полиморфизм и популяционная структура черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) (Pleuronectidae) в Беринговом и Охотском морях // *Вопр. ихтиол.* — 1981. — Т. 21, вып. 5. — С. 809–815.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Пустовойт С.П., Юсупов Р.Р.** О генетической дифференциации желтоперой камбалы *Limanda aspera*, обитающей в Тауйской губе, Охотское море // *Цитология и генетика.* — 2011. — Т. 45, № 3. — С. 57–62.
- Пустовойт С.П., Юсупов Р.Р.** О нуклеотидной последовательности гена цитохромоксидазы CO-1 митохондриальной ДНК желтоперой камбалы (*Limanda aspera*) Тауйской губы // *Вестн. СВГУ.* — 2012. — № 17. — С. 49–58.
- Пустовойт С.П., Юсупов Р.Р., Соловечук Л.Л. и др.** Полиморфизм фрагментов митохондриальной ДНК у желтоперой камбалы *Limanda aspera*, Pallas (1814) из Тауйской губы Охотского моря // *Вестн. СВНЦ ДВО РАН.* — 2014. — № 1. — С. 85–88.
- Юсупов Р.Р.** К вопросу дифференциации запаса желтоперой камбалы *Limanda aspera* (Pleuronectidae) северо-охотоморского промыслового района Охотского моря // *Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр.* — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2014. — Вып. 33. — С. 64–72.
- Юсупов Р.Р.** Плодовитость желтоперой камбалы северной части Охотского моря // *Вопр. рыб.-ва.* — 2009. — Т. 10, № 2(38). — С. 284–291.
- Bandelet H.-J., Forster P., Rahl A.** Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Molecular Biology and Evolution.* — 1999. — Vol. 16. — P. 37–48.
- Espineira M., Gonzalez-Lavin N., Vieites J.M., Santaclara F.J.** Development of a method for the genetic identification of flatfish species on the basis of mitochondrial DNA sequences // *J. of Agricultural and Food Chemistry.* — 2008. — Vol. 56. — P. 8954–8961.
- Grant W.S., Bakkala R., Utter F.M. et al.** Biochemical genetic population structure of yellow sole, *Limanda aspera*, of the North Pacific Ocean and Bering Sea // *Fish. Bull.* — 1983. — Vol. 81, № 4. — P. 667–677.
- Irwin D.M., Kocher T.D., Wilson A.C.** Evolution of the cytochrome b gene of mammals // *J. of Molecular Evolution.* — 1991. — Vol. 32. — P. 128–144.
- Kartavtsev Y.P., Park T.J., Vinnikov K.A. et al.** Cytochrome b (Cyt b) gene sequence analysis in six flatfish species (Teleostei, Pleuronectidae), with phylogenetic and taxonomic insights // *Mar. Biol.* — 2007. — Vol. 152. — P. 757–773.
- Kijewska A., Burzynski A., Wenne R.** Molecular identification of European flounder (*Platichthys flesus*) and its hybrids with European plaice (*Pleuronectes platessa*) // *ICES J. Mar. Sci.* — 2009. — Vol. 66. — P. 902–906.
- Librado P., Rozas J.** DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics.* — 2009. — Vol. 25, № 11. — P. 1451–1452.
- Mjelle K.A., Karlsen B.O., Jorgensen T.E. et al.** Halibut mitochondrial genomes contain extensive heteroplasmic tandem repeat arrays involved in DNA recombination // *BMC Genomics.* — 2008. — Vol. 9, № 10. — P. 1–10.
- Nei M., Kumar S.** *Molecular evolution and phylogenetics.* — Oxford : Oxford Univ. Press, 2000. — 333 p.
- Nielsen J.L., Graziano S.L., Seitz A.C.** Fine-scale population genetic structure in Alaskan Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) // *Conservation Genetics.* — 2010. — Vol. 11, № 3. — P. 999–1012.
- Sevilla R.G., Diez A., Noren M. et al.** Primers and polymerase chain reaction conditions for DNA barcoding teleost fish based on the mitochondrial cytochrome b and nuclear rhodopsin genes // *Mol. Ecol. Notes.* — 2007. — Vol. 7. — P. 730–734.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al.** MEGA6: Molecular Evolutionary Genetic Analysis version 6.0 // *Molecular Biology and Evolution.* — 2013. — Vol. 30. — P. 2725–2729.
- Was A., Gosling E., Hoarau G.** Microsatellite analysis of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the NE Atlantic: weak genetic structuring in a milieu of high gene flow // *Mar. Biol.* — 2010. — Vol. 157, № 3. — P. 447–462.

*Поступила в редакцию 4.06.15 г.*