

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ
СПАРИВАНИЯ У ЖИВОРОДЯЩЕГО МОРСКОГО ОКУНЯ
Sebastes taczanowskii Steindachner, 1880

© 2023 г. Н. М. Батищева¹ *, В. Д. Ягодина¹, В. А. Брыков¹

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: batishchevanata@gmail.com

Поступила в редакцию 02.03.2022 г.

После доработки 13.04.2022 г.

Принята к публикации 11.05.2022 г.

Внутреннее оплодотворение и живорождение характерно для некоторых видов рода *Sebastes*. У некоторых видов этого рода показано наличие полиандрии. Мы использовали пять микросателлитных маркеров и три основных статистических подхода для оценки уровня полиандрии в дикой популяции восточного морского окуня (*Sebastes taczanowskii*). В некоторых кладках нами обнаружено множественное отцовство. Настоящая работа – первое доказательство множественного отцовства у дальневосточного морского окуня. Вероятно, полиандрия является весьма распространенной стратегией у этого вида, обитающего в дальневосточных морях, а также важным фактором в регулировании генетического разнообразия и продуктивности.

Ключевые слова: репродуктивная стратегия, микросателлиты, полиандрия, скорпенообразные, *Sebastes*.

DOI: 10.31857/S0016675823010022, EDN: CLDIBU

Для рыб характерно большое разнообразие репродуктивных стратегий. Можно выделить несколько основных характеристик, связанных с ними: число скрещивающихся особей, типы размножения, системы спаривания, соотношение полов, вторичные половые признаки, место и время размножения, способ оплодотворения, эмбриональное развитие и забота о потомстве [1].

Системы спаривания у рыб чрезвычайно разнообразны: от самооплодотворения и социальной моногамии до группового нереста [2–8]. В целом существует четыре типа генетических систем спаривания: а) моногамия (в истинной моногамной системе спаривания у каждой особи есть один партнер и все потомство является полными братьями и сестрами); б) полигиния (полигамия – у самцов есть несколько успешных спариваний, а у самок – одно); в) полиандрия (полигамия самок – это когда у самок есть несколько успешных спариваний, а у самцов – только одно); г) промискуитет (полигамия обоих полов, оба пола спариваются с несколькими партнерами [2, 3, 5–8].

Анализ генетических систем спаривания, основанных на наблюдениях и молекулярных данных,

дает фундаментальные понимания о поведении, экологии и эволюции репродуктивных стратегий животных [6, 9]. Активное применение молекулярно-биологических методов в последние два десятилетия во многом изменило представление о тех или иных системах спаривания у рыб.

Цель нашего исследования состояла в определении генетической системы спаривания у одного из видов семейства Scorpaenidae, в котором лишь для представителей подсемейства Sebastinae характерно живорождение. Входящий в это подсемейство род *Sebastes*, насчитывающий более 110 видов, примечателен большим разнообразием. Представителей этого рода можно встретить от приливной зоны до глубин более 1000 м [10, 11]. Часть из них живородящие, с внутренним оплодотворением и развитием личинок [11]. Некоторые способны удерживать сперму после спаривания для более позднего оплодотворения [12, 13]. В отличие от большинства костистых рыб морские окуни оплодотворяют икру внутри особей и выпускают живых примитивно развитых (по сравнению с другими живородящими (например, большинство акул)) [14] плавающих личинок. Личинки высвобождаются на стадии желточного мешка, что поз-

воляет им избежать высокой смертности, связанной с ранними личиночными стадиями [15, 16]. Морские окуни очень плодовиты, с выводками, содержащими от тысяч до миллионов личинок на самку [10, 11, 17]. Генетические исследования выявили множественное отцовство у 15 видов рода *Sebastes*: *S. schlegeli* [18], *S. atrovirens*, *S. brevispinis*, *S. diploproa*, *S. elongates*, *S. goodie*, *S. jordani*, *S. proriger*, *S. ruberrimus*, *S. rufus* [14], *S. inermis* [19], *S. alutus* [20], *S. melanops* [21], *S. maliger* [10, 12], *S. caurinus* [10].

Восточный морской окунь (*Sebastes taczanowskii* Steindachner, 1880), как и другие виды рода *Sebastes*, является живородящим [22]. Биология *S. taczanowskii* относительно хорошо изучена [23–27], но исследований о репродуктивном поведении на основе молекулярных данных не проводилось. В рамках настоящего исследования на внутривидовом уровне мы проверили гипотезу множественного отцовства и дали оценку уровню полиандрии у восточного морского окуня, используя генотипические данные, чтобы восполнить этот пробел в знаниях. Основываясь на предыдущих оценках множественного отцовства у рода *Sebastes*, пойманных в дикой природе, и наличии полигамных самок у близкородственного вида *S. schlegeli*, мы предположили, что полиандрия возможна и у данного вида. Для анализа мы использовали микросателлитные локусы. На сегодняшний день наиболее эффективным инструментом для изучения полиандрии в природе является микросателлитный анализ [28]; использование данного типа маркеров для анализа генетического происхождения и родства было проверено на многих видах [29–35].

Микросателлиты — фрагменты ДНК с большим количеством tandemно повторенных коротких последовательностей, имеющих длину от 1 до 6 пар нуклеотидов [36]. Основными преимуществами микросателлитных маркеров являются: кодоминантный тип наследования, высокий уровень полиморфизма и гипервариабельность, высокая скорость мутаций, легкая пробоподготовка [37].

Микросателлитные маркеры также имеют некоторые недостатки, такие как: видоспецифичность (пара микросателлитных праймеров редко работает для широкого круга таксономических групп в связи с большой мутационной скоростью, поэтому праймеры обычно разрабатываются заново для каждого вида [38]), скрытое аллельное разнообразие (на практике можно столкнуться с явлением гомоплазии), проблемы с амплификацией, приводящие к ошибкам генотипирования (к примеру, из-за мутаций в сайтах отжига праймеров возможно появление нулевых аллелей — без

амплификации целевого продукта ПЦР). Нулевые аллели могут приводить к смещенной оценке аллельных и генотипических частот и недооценке гетерозиготности [38].

Несмотря на вышеперечисленные изъяны [39–43], анализ микросателлитных локусов остается незаменимым инструментом для исследований родословных и семейного анализа благодаря их полиморфизму, разработке подходящих статистических методов и большого количества данных генотипирования. Как правило, требуется всего несколько микросателлитных маркеров для получения высокой статистической значимости обнаружения множественных спариваний [32].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мы проверили наличие или отсутствие множественного отцовства у особей из естественной популяции *S. taczanowskii* путем генотипического отнесения самок к их выводкам с использованием микросателлитных локусов. Материалом для исследования послужили 48 самок восточного морского окуня, пойманных при помощи удочки в одной локальности зал. Восток в мае–июне 2013 г. (зал. Петра Великого Японского моря).

Самок восточного окуня вскрывали. Ячейки гонад, состоящих из икринок с эмбрионами и предличинок, оценивали как возможность нескольких последовательных оплодотворений (брудеры). При микроскопическом исследовании было видно, что в некоторых случаях эмбриональное развитие икринок находится на разных стадиях онтогенеза, что противоречит ранее полученным данным на основе наблюдений [44].

Чтобы гарантировать обнаружение производителей, яичники вскрывали и отбирали эмбрионы из передней, средней и задней частей каждого яичника для получения репрезентативного образца генотипического пула потомства. Объединенную пробу потомства от каждой отдельной самки тщательно перемешивали и образец объемом примерно 1–2 мл фиксировали в 95%-ном этаноле.

Геномную ДНК экстрагировали из образцов мышечной ткани самок с использованием стандартного фенол/хлороформного метода [45]. Аналогичным образом выделяли ДНК из эмбрионов. Подробное описание условий проведения амплификации микросателлитной ДНК можно найти в опубликованной ранее статье [46].

ПЦР-продукт проверяли с помощью гелеэлектрофореза в 1.5%-ном агарозном геле. 1 мкл ПЦР-смеси, содержащую формамид, добавляли в

смесь для генотипирования. Электрофоретическое разделение полученных продуктов осуществляли на автоматическом секвенаторе ABI3130 (Applied Biosystems Inc., США) с применением размерного стандарта (S450) (COrDIS). Определение размера аллелей проводили с помощью программного пакета GeneMapper ver. 5.0 (Applied Biosystems).

Предварительные данные по оценке качества амплификации микросателлитных маркеров, уровень их полиморфизма, частоты аллелей, гетерозиготность, наличие нуль-аллелей и соответствие частот генотипов уравнению Харди–Вайнберга (HWP) для *S. taczanowskii* опубликованы ранее [46]. Пять высокополиморфных локусов SR 7-2, SR 7-7, SR 7-25 [47] и Sma3, Sma10 [48] были выбраны для генотипирования всех образцов, чтобы определить количество производителей для каждого выводка в этом исследовании.

Для анализа и установления отцовства существуют шесть основных статистических подходов. Подробную информацию о каждом методе можно найти в обзорах [9, 49–51].

В настоящей работе мы использовали три метода и соответствующие программные пакеты: метод исключения, применяемый в программе VITASSIGN V8-5.1.xlsm [52]; GERUD 2.0 [53] для метода реконструкции отцовства; COLONY 2.0 [54] для реконструкции родства.

Программное обеспечение VITASSIGN, GERUD и COLONY для определения отцовства было использовано в соответствии с рекомендациями разработчиков. Реконструкция отсутствующих генотипов принималась, когда апостериорные вероятности генотипов, выведенных COLONY, были близки к 1.

Основной принцип в методике генетического определения биологического родства заключается в поиске и анализе совпадающих аллелей у предполагаемых родителей и потомков. На первом этапе мы вручную проверили все генотипы потомства на наличие и соответствие у них материнских аллелей, определив генотип матери и сравнив аллели по пяти локусам, где один из аллелей каждого локуса должен быть представлен у потомства. Генотипы у одного или нескольких потомков, в которых аллель матери не найден, были исключены из анализа. Такое событие означает, что произошла мутация в праймерных сайтах.

Так как вид живородящий, материнство каждого потомства идентифицировалось априори. Сопоставление генотипов потомства и матерей позволило провести идентификацию происхождения и оценить количество предполагаемых отцов. На основании генотипов потомков и матерей

удалось смоделировать генотипы самцов, сравнив полученные данные из разных программ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для реконструкции родства и определения уровня полиандрии во всех выбранных для анализа программных пакетах использовали один и тот же набор данных. Используя коэффициент ошибки 0.02, были получены идентичные результаты для метода исключения и реконструкции родства. По результатам, полученным методом реконструкции родительства (GERUD), уровень репродукции (количество самцов, принимающих участие в оплодотворении) оказался меньше. В результате исключения образцов с высоким процентом ошибок генотипирования, которые приводят к несовпадению материнских аллелей с аллелями у потомства, были использованы только 12 самок из 48. Сравнение аллелей у материнских особей и потомков проводилось по пяти полиморфным локусам.

Мы нашли доказательства множественного отцовства во всех 12 исследованных выводках. В частности, выводки двух самок имели двух производителей, шесть от трех производителей, три самки от четырех и одна самка от шести производителей (табл. 1). Реконструированные генотипы самцов показали, что в нашей выборке 21 самец спаривался с 12 самками, или семь самцов оплодотворили по одной самке, шесть — двух, пять спаривались с тремя, оставшиеся три самых производительных самца спарились с четырьмя, пятью и шестью самками соответственно (табл. 2).

Результаты моделирования каждого ряда потомков в программах COLONY и VITASSIGN показали, что мы правильно определили минимальное количество производителей, оплодотворяющих каждый выводок, с вероятностью 0.95. Эффективное количество самцов, участвовавших в оплодотворении одной самки, варьировало от одного до шести.

Еще одним генетическим доказательством высокого показателя множественных спариваний у самок восточного морского окуня является то, что выводки всех категорий рыб состоят из групп потомства-полусибсов по данным программы COLONY.

ОБСУЖДЕНИЕ

Множественное отцовство может быть стратегией выживания потомства в неблагоприятных условиях для морских окуней, позволяя самке увеличить генетическое разнообразие личинок, тем самым повышая вероятность выживания [10,

Таблица 1. Уровень полиандрии у *S. taczanowskii*

Самки*	Число генотипированного потомства	Присвоенные самцы-отцы**	Число предполагаемых отцов по результатам программы VITASSIGN	Число предполагаемых отцов по результатам программы GERUD	Число предполагаемых отцов по результатам программы COLONY
MM15	4	F1, F2	2	2	2
MM19	4	F3, F4	2	2	2
MM20	4	F1, F5, F6	3	2	3
MM51	3	F9, F10, F11	3	2	3
MM55	4	F9, F11, F12, F13	4	2	4
MM58	6	F8, F11, F14, F15, F16, F17	6	3	6
MM74	5	F13, F14, F18	3	2	3
MM81	4	F1, F16, F17, F20	4	2	4
MM86	3	F1, F7, F21	3	2	3
MM88	5	F7, F12, F21, F22	4	2	4
MM94	3	F7, F10, F21	3	2	3
M100	4	F2, F9, F10	3	2	3

* — генотипированные матери. ** — генотипы предполагаемых отцов по результатам программы COLONY.

Таблица 2. Уровень полигинии у *S. taczanowskii*

Самцы*	VITASSIGN	COLONY	Самцы*	VITASSIGN	COLONY	Самцы*	VITASSIGN	COLONY
F1	4	4	F8	1	1	F15	1	1
F2	2	2	F9	3	3	F16	2	2
F3	1	1	F10	3	3	F17	2	2
F4	1	1	F11	3	3	F18	1	1
F5	5	5	F12	2	2	F20	1	1
F6	6	6	F13	2	2	F21	3	3
F7	3	3	F14	2	2	F22	1	1

Примечание. Цифры обозначают число самок, спарившихся с данным самцом. * — нумерация предполагаемых отцов по результатам программы COLONY.

14, 20]. Еще одно потенциальное преимущество многократного спаривания для отдельных самок — потенциальное снижение вероятности неполного оплодотворения яиц в выводке [13]. Как следствие — получение преимуществ для них. На уровне популяции — выигрыш от снижения инбредной депрессии и увеличения эффективного размера популяции [14]. Было показано, что множественное отцовство обеспечивает генетические преимущества [55], улучшает количество и качество потомства [56], увеличивает индивидуальную приспособленность [57] и количество жизнеспособного потомства в выводке [58].

Множественное отцовство может иметь фундаментальное влияние на генетическое разнообразие популяции. Высокое генетическое разнообразие у *S. taczanowskii* [46] сходно с таковым для других морских окуней: *S. thompsoni* [59], *S. pinniger* [60], *S. schlegeli* [61], *S. atrovirens* [13] и *S. inermis* [19].

В настоящем исследовании мы использовали высокополиморфные микросателлитные локусы для скрининга отцовства, учитывая данные, полученные на других исследованиях видов рода *Sebastes* [10, 12–14, 18–20, 62, 63]. У исследованных 15 видов этого рода в основном использовали пять–шесть локусов и метод реконструкции родительства. Метод категориального распределения и реконструкции родительства использовали Согорд с соавт. [13].

Мы использовали три основных подхода, в которых применяются различные статистические алгоритмы. Лишь совокупный результат полученных данных может помочь с высокой апостериорной вероятностью (выше 0.95) адекватно оценить репродуктивную стратегию данного вида с помощью микросателлитного анализа, так как в каждом подходе имеются свои ограничения:

COLONY [50, 54] — маркеры должны быть в равновесии по сцеплению, высокополиморфны; реконструкция родителей гораздо более эффективна на больших массивах потомства. Точность быстро повышается за счет увеличения количества маркерной информации, что не всегда возможно.

GERUD 2.0 [64] — не может учитывать мутации, нулевые аллели или отсутствующие данные. GERUD чрезвычайно требователен к вычислительным ресурсам с более чем четырьмя или пятью локусами. Также программа не будет включать данные, которые отсутствуют у общего родителя.

VITASSIGN [52] — ошибки генотипирования или мутации являются основной причиной низ-

кой мощности метода, а также отсутствие данных хотя бы об одном из родителей.

Доля установления отцовства совпала на 100% в программах VITASSIGN и COLONY, продемонстрировав силу сочетания метода исключения и метода реконструкции родства при наличии хотя бы одного реального родительского генотипа. Такой подход стал возможным благодаря использованию успешно реконструированных отсутствующих генотипов самцов, исправлений ошибок генотипирования, рассчитанных с помощью COLONY, и возможного “неисключения” отцовства конкретного индивидуума в отношении данного потомства с помощью VITASSIGN [65]. Методы правдоподобия обычно дают более высокие показатели назначения, чем исключения с наборами маркеров низкой мощности. В нашем случае эти показатели полностью совпали. Хотя есть работы, где отцовство оставалось ниже, чем ожидалось с помощью моделирования VITASSIGN [66].

Уровень репродукции с помощью программного пакета GERUD оказался ниже, так как в данной программе просчитывается минимальное количество возможных отцов. Использовать генотипы, выведенные GERUD, оказалось проблематичным из-за их большого числа комбинаций.

Результаты данного исследования ясно продемонстрировали наличие полиандрии в природной популяции морского окуня во всех 12 проанализированных массивах потомства (100% потомков). Применение мультилокусного генотипирования [67] предполагает вероятность недооценки числа самцов из-за выборочности взятия тканей в гонадах самки [10, 11].

Половина самок во всех исследованных выводах спаривались с тремя самцами. Двадцать один самец принял участие в оплодотворении 12 множеств полиандрических потомков. Частота спаривания с самками самцов F1, F5, F6 на порядок выше, чем у остальных восемнадцати, что может свидетельствовать о перекосе репродуктивного успеха самцов. Мы смогли определить успех каждого отца в общем массиве, но, к сожалению, установить успех самца для каждого потомка невозможно, так как для этого необходимо генотипировать гораздо больший массив потомства от каждой самки.

Полученные результаты и выводы хорошо согласуются с предыдущими работами по живородящим окуням. На сегодняшний день у 27 видов морских окуней исследована система спаривания. Из них у 15 было описано множественное отцовство; число самцов, успешно участвующих в оплодотворении одной самки у *S. schlegeli*, — 6; у

S. ruberrimus, *S. alutus*, *S. melanops*, *S. elongates* — 4; у *S. atrovirens*, *S. brevispinis*, *S. diploproa*, *S. goodie*, *S. jordani*, *S. proriger*, *S. rufus*, *S. maliger* — 3; у *S. inermis*, *S. caurinus* — 2. Уровень генетического разнообразия и полиандрии сопоставим с данными работ [10, 12, 14, 18–21]. Также можно предположить наличие полигамии обоих полов при определении генетической системы спаривания данного вида.

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. Murua H., Saborido-Rey F. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic // J. Northwest Atlantic Fish. Sci. 2003. V. 33. P. 23–31.
2. DeWoody J.A., Avise J.C. Genetic perspectives on the natural history of fish mating systems // J. Heredity. 2001. V. 92(2). P. 167–172.
<https://doi.org/10.1093/jhered/92.2.167>
3. Haddeland P.J., Junge C., Serbezov D., Vøllestad L.A. Genetic parentage analysis confirms a polygynandrous breeding system in the European grayling (*Thymallus thymallus*) // PLoS One. 2015. V. 10(3). e0122032.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122032>
4. Ribolli J., Mino C.I., Zaniboni-Filho E. et al. Preliminary insights into the genetic mating system of Neotropical *Salminus brasiliensis*: Kinship assignment and parental reconstruction reveal polygynandry // Ichthyol. Research. 2016. V. 63(1). P. 187–191.
<https://doi.org/10.1007/s10228-015-0487-2>
5. Smith C., Wootton R.J. The remarkable reproductive diversity of teleost fishes // Fish and Fisheries. 2016. V. 17(4). P. 1208–1215.
<https://doi.org/10.1111/faf.12116>
6. Avise J.C., Jones A.G., Walker D. et al. Genetic mating systems and reproductive natural histories of fishes: Lessons for ecology and evolution // Annual Review Genet. 2002. V. 36(1). P. 19–45.
<https://doi.org/10.1146/annurev.genet.36.030602.090831>
7. Karageorge K.W. Microsatellite DNA Assessment of the Genetic Mating System of the Viviparous Black Rockfish, *Sebastes melanops*. California State Univ., Long Beach, 2009.
8. Nunney L. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size // Evolution. 1993. V. 47(5). P. 1329–1341.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02158.x>
9. Jones A.G., Ardren W.R. Methods of parentage analysis in natural populations // Mol. Ecol. 2003. V. 12(10). P. 2511–2523.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01928.x>
10. Johansson M.L., Clifford K., Fodness B. et al. Mate selection in captive-breeding rockfishes *Sebastes* spp.: Inference from parentage analysis and the major histocompatibility complex (MHC) // Marine Ecol. Progress Series. 2012. V. 460. P. 195–206.
<https://doi.org/10.3354/meps09803>
11. Love M.S., Yoklavich M., Thorsteinson L.K. The Rockfishes of the Northeast Pacific. Univ. California Press, 2002.
12. Gray A.K., Rodgveller C.J., Lunsford C.R. Evidence of multiple paternity in quillback rockfish (*Sebastes maliger*) // U.S. Dep Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-303. 2015. P. 25.
<https://doi.org/10.7289/V5PZ56T3>
13. Sogard S.M., Gilbert-Horvath E., Anderson E.C. et al. Multiple paternity in viviparous kelp rockfish, *Sebastes atrovirens* // Environ. Biol. Fishes. 2008. V. 81(1). P. 7–13.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9170-9>
14. Hyde J.R., Kimbrell C., Robertson L. et al. Multiple paternity and maintenance of genetic diversity in the live-bearing rockfishes *Sebastes* spp. // Marine Ecol. Progress Series. 2008. V. 357. P. 245–253.
<https://doi.org/10.3354/meps07296>
15. Boehlert G.W., Yamada J. In Rockfishes of the genus *Sebastes*: Their reproduction and early life history // Introduction to the Symposium on Rockfishes. Springer. 1991. P. 9–14.
16. Boehlert G.W., Yoklavich M.M. Reproduction, embryonic energetics, and the maternal-fetal relationship in the viviparous genus *Sebastes* (Pisces: Scorpaenidae) // Biol. Bulletin. 1984. V. 167(2). P. 354–370.
17. Маркевич А.И. Состав группировок, экология и поведение морских окуней рода *Sebastes* Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 1998. С. 149.
18. Gao T., Ding K., Song N. et al. Comparative analysis of multiple paternity in different populations of viviparous black rockfish, *Sebastes schlegelii*, a fish with long-term female sperm storage // Marine Biodiversity. 2018. V. 48(4). P. 2017–2024.
<https://doi.org/10.1007/s12526-017-0713-4>
19. Gonzalez E.B., Murakami T., Teshima Y. et al. Paternity testing of wild black rockfish *Sebastes inermis* (brownish type) from the Seto Inland Sea of Japan // Ichthyol. Research. 2009. V. 56(1). P. 87–91.
<https://doi.org/10.1007/s10228-008-0055-0>
20. Van Doornik D.M., Parker S.J., Millard S.R. et al. Multiple paternity is prevalent in Pacific ocean perch (*Sebastes alutus*) off the Oregon coast, and is correlated with female size and age // Environmental Biol. Fishes. 2008. V. 83(3). P. 269–275.
<https://doi.org/10.1007/s10641-008-9331-0>
21. Karageorge K.W., Wilson R.R., Jr. An integrative mating system assessment of a nonmodel, economically important Pacific rockfish (*Sebastes melanops*) reveals nonterritorial polygamy and conservation implications

- for a large species flock // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7(24). P. 11277–11291.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3579>
22. *Wourms J.P.* Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity // *Environ. Biol. Fishes.* 1991. V. 30(1). P. 111–126.
<https://doi.org/10.1007/BF02296882>
 23. *Колпаков Н.В.* О биологии малого *Sebastes minor* и восточного *S. taczanowskii* (Sebastidae) морских окуней прибрежных вод северного Приморья // *Вопр. ихтиологии.* 2006. Т. 46. № 3. С. 334–344.
 24. *Haldorson L., Love M.* Maturity and fecundity in the rockfishes, *Sebastes* spp. // *Mar. Fish. Rev.* 1991. V. 53. № 2. P. 25–31.
 25. *Hayakawa Y., Munehara H.* Comparison of ovarian functions for keeping embryos by measurement of dissolved oxygen concentrations in ovaries of copulatory and noncopulatory oviparous fishes and viviparous fishes // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2003. V. 295. № 2. P. 245–255.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00297-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00297-1)
 26. *Nagasawa T., Ishida R., Sasaki M.* Development of *Sebastes taczanowskii* (Scorpaenidae) in the Sea of Japan off Hokkaido with a key to species of larvae // *Ichthyol. Res.* 2008. V. 55. № 2. P. 124–132.
<https://doi.org/10.1007/s10228-007-0016-z>
 27. *Takahashi H., Takano K., Takemura A.* Reproductive cycles of *Sebastes taczanowskii*, compared with those of other rockfishes of the genus *Sebastes* // *Environ. Biol. Fishes.* 1991. V. 30. № 1–2. P. 23–30.
<https://doi.org/10.1007/BF02296873>
 28. *Taylor M.L., Price T.A.R., Wedell N.* Polyandry in nature: A global analysis // *Trends Ecol. Evol.* 2014. V. 29 (7). P. 376–383.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.005>
 29. *Borrell Y.J., Pineda H., McCarthy I. et al.* Correlations between fitness and heterozygosity at allozyme and microsatellite loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *Heredity.* 2004. V. 92(6). P. 585–593.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.08.021>
 30. *Gomes M.L., Hatanaka T., de Campos W.N., Wasko A.P.* Assessing paternity in Japanese quails (*Coturnix japonica*) using microsatellite markers-inferences for its mating system and reproductive success // *Brazil. J. Poultry Science.* 2013. V. 15(4). P. 329–338.
 31. *Liu J.-X., Tatarenkov A., O'Rear T.A. et al.* Molecular evidence for multiple paternity in a population of the viviparous tulle perch *Hysteroicarpus traski* // *J. Heredity.* 2013. V. 104(2). P. 217–222.
<https://doi.org/10.1093/jhered/ess105>
 32. *Neff B.D., Pitcher T.E.* Assessing the statistical power of genetic analyses to detect multiple mating in fishes // *J. Fish Biology.* 2002. V. 61(3). P. 739–750.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb00908.x>
 33. *Norris A.T., Bradley D.G., Cunningham E.P.* Parentage and relatedness determination in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellite markers // *Aquaculture.* 2000. V. 182(1–2). P. 73–83.
[https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00247-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00247-1)
 34. *Porta J., Porta J.M., Martínez-Rodríguez G., Alvarez M.C.* Genetic structure and genetic relatedness of a hatchery stock of Senegal sole (*Solea senegalensis*) inferred by microsatellites // *Aquaculture.* 2006. V. 251(1). P. 46–55.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.05.019>
 35. *Sekino M., Sugaya T., Hara M., Taniguchi N.* Relatedness inferred from microsatellite genotypes as a tool for broodstock management of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* // *Aquaculture.* 2004. V. 233(1–4). P. 163–172.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.11.008>
 36. *Powell W., Machray G.C., Provan J.* Polymorphism revealed by simple sequence repeats // *Trends in Plant Sci.* 1996. V. 1. P. 215–222.
[https://doi.org/10.1016/1360-1385\(96\)86898-1](https://doi.org/10.1016/1360-1385(96)86898-1)
 37. *Abdul-Muneer P.M.* Application of microsatellite markers in conservation and fisheries management: Recent advances in population structure analysis and conservation strategies // *Genet. Research Intern.* 2014. V. 2014. P. e691759.
<https://doi.org/10.1155/2014/691759>
 38. *Selkoe K.A., Toonen R.J.* Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers // *Ecol. Letters.* 2006. V. 9(5). P. 615–629.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00889.x>
 39. *Bonin A., Bellemain E., Bronken Eidesen P. et al.* How to track and assess genotyping errors in population genetics studies // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13(11). P. 3261–3273.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02346.x>
 40. *Guichoux E., Lagache L., Wagner S. et al.* Current trends in microsatellite genotyping // *Mol. Ecol. Resources.* 2011. V. 11(4). P. 591–611.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
 41. *Hoffman J.I., Amos W.* Microsatellite genotyping errors: Detection approaches, common sources and consequences for paternal exclusion // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14(2). P. 599–612.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02419.x>
 42. *Pompanon F., Bonin A., Bellemain E., Taberlet P.* Genotyping errors: causes, consequences and solutions // *Nature Rev. Genet.* 2005. V. 6(11). P. 847–859.
<https://doi.org/10.1038/nrg1707>
 43. *Галинская Т.В., Щенетов Д.М., Лысенков С.Н.* Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // *Генетика.* 2019. Т. 55. № 6. С. 617–632.
 44. *Маркевич А.И., Гнубкина В.П.* Особенности позднего эмбрионального развития и предличинок восточного *Sebastes taczanowskii* и малого *S. minor* морских окуней (Sebastidae) в заливе Петра Великого Японского моря // *Изв. ТИНРО.* 2015. С. 183.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-183-112-119>
 45. *Asahida T., Kobayashi T., Saitoh K., Nakayama I.* Tissue preservation and total DNA extraction from fish

- stored at ambient temperature using buffers containing high concentration of urea // *Fish. Science*. 1996. V. 62(5). P. 727–730.
<https://doi.org/10.2331/fishsci.62.727>
46. *Batishcheva N.M., Brykov V.A.* The search of polymorphic microsatellite loci for *Sebastes taczanowskii* Steindachner, 1880 (Sebastidae) // *Rus. J. Marine Biol.* 2021. V. 47(4). P. 322–324.
<https://doi.org/10.1134/S1063074021040027>
 47. *Westerman M.E., Buonaccorsi V.P., Stannard J.A. et al.* Cloning and characterization of novel microsatellite DNA markers for the grass rockfish, *Sebastes rastrelliger*, and cross-species amplification in 10 related *Sebastes* spp. // *Mol. Ecol. Notes*. 2005. V. 5(1). P. 74–76.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00837.x>
 48. *Wimberger P., Burr J., Gray A. et al.* Isolation and characterization of twelve microsatellite loci for rockfish (*Sebastes*) // *Marine Biotechnol.* 1999. V. 1(3). P. 311–315.
 49. *Flanagan S.P., Jones A.G.* The future of parentage analysis: From microsatellites to SNPs and beyond // *Mol. Ecol.* 2019. V. 28(3). P. 544–567.
<https://doi.org/10.1111/mec.14988>
 50. *Jones A.G., Small C.M., Paczolt K.A., Ratterman N.L.* A practical guide to methods of parentage analysis // *Mol. Ecol. Resources*. 2010. V. 10(1). P. 6–30.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02778.x>
 51. *Yue G.H., Xia J.H.* Practical considerations of molecular parentage analysis in fish // *J. World Aquaculture Society*. 2014. V. 45(2). P. 89–103.
<https://doi.org/10.1111/jwas.12107>
 52. *Vandeputte M., Mauger S., Dupont-Nivet M.* An evaluation of allowing for mismatches as a way to manage genotyping errors in parentage assignment by exclusion // *Mol. Ecol. Notes*. 2006. V. 6(1). P. 265–267.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01167.x>
 53. *Jones A.G.* GERUD 2.0: A computer program for the reconstruction of parental genotypes from half-sib progeny arrays with known or unknown parents // *Mol. Ecol. Notes*. 2005. V. 5(3). P. 708–711.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01029.x>
 54. *Jones O.R., Wang J.* COLONY: A program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data // *Mol. Ecol. Resources*. 2010. V. 10(3). P. 551–555.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>
 55. *Jennions M.D., Petrie M.* Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits // *Biol. Reviews*. 2000. V. 75(1). P. 21–64.
<https://doi.org/10.1017/S0006323199005423>
 56. *Evans J.P., Magurran A.E.* Multiple benefits of multiple mating in guppies // *Proc. Natl Acad. Sci.* 2000. V. 97(18). P. 10074–10076.
<https://doi.org/10.1073/pnas.180207297>
 57. *Neff Bryan D., Pitcher T.E.* Genetic quality and sexual selection: An integrated framework for good genes and compatible genes // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14(1). P. 19–38.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02395.x>
 58. *Konior M., Radwan J., Kolodziejczyk M.* Polyandry increases offspring fecundity in the bulb mite // *Evolution*. 2001. V. 55(9). 1893–1896.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00838.x>
 59. *Sekino M., Takagi N., Hara M., Takahashi H.* Analysis of microsatellite DNA polymorphisms in rockfish *Sebastes thompsoni* and application to population genetics studies // *Marine Biotechnol.* 2001. V. 3(1). P. 45–52.
<https://doi.org/10.1007/s101260000046>
 60. *Gomez-Uchida D., Hoffman E.A., Ardren W.R., Banks M.A.* Microsatellite markers for the heavily exploited canary (*Sebastes pinniger*) and other rockfish species // *Mol. Ecol. Notes*. 2003. V. 3(3). P. 387–389.
<https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00458.x>
 61. *Yoshida K., Nakagawa M., Wada S.* Multiplex PCR system applied for analysing microsatellite loci of Schlegel's black rockfish, *Sebastes schlegeli* // *Mol. Ecol. Notes*. 2005. V. 5(2). P. 416–418.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00945.x>
 62. *Karageorge K.W., Wilson R.R., Jr.* An integrative mating system assessment of a nonmodel, economically important Pacific rockfish (*Sebastes melanops*) reveals nonterritorial polygamy and conservation implications for a large species flock // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7(24). P. 11277–11291.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3579>
 63. *Ng W.-C., Sadovy Y., Leung F.C.C.* Mating system of the rockfish, *Sebastiscus marmoratus* as revealed by DNA fingerprinting // *Ichthyol. Research*. 2003. V. 50(4). P. 339–348.
<https://doi.org/10.1007/s10228-003-0178-2>
 64. *Croshaw D.A., Peters M.B., Glenn T.C.* Comparing the performance of analytical techniques for genetic parentage of half-sib progeny arrays // *Genet. Res., Camb.* 2009. V. 91. P. 313–325.
<https://doi.org/10.1017/S0016672309990231>
 65. *Doan Q.K., Vandeputte M., Chatain B. et al.* Combining VITASSIGN and COLONY: An efficient practical procedure for parental assignment with missing parents // *ISGA XII*. 2015. Santiago de Compostela, Spain. hal-01535335
 66. *Allal F., Doan Q.K., Chatain B. et al.* Combining vitasign and colony for pedigree reconstruction in a case of factorial mating with missing parental genotypes // *Aquaculture. Cutting Edge Science in Aquaculture*. 2015. August 23–26. Montpellier. France.
 67. *Bos D.H., Gopurenko D., Williams R.N., DeWoody J.A.* Inferring population history and demography using microsatellites, mitochondrial DNA, and major histocompatibility complex (MHC) genes // *Evolution: Intern. J. Organic Evolution*. 2008. V. 62(6). P. 1458–1468.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00364.x>

Evidence of the Genetic Mating System in Viviparity White-Edged Rockfish, *Sebastes taczanowskii* Steindachner, 1880

N. M. Batishcheva^{a, *}, V. D. Yagodina^a, and V. A. Brykov^a

^a*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far East Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

**e-mail: batishchevanata@gmail.com*

Internal fertilization and viviparity are characteristic of some species of the genus *Sebastes*. Polyandry has also been reported for some species of this genus. We used five microsatellite markers and three main statistical approaches to estimate the level of polyandry in a wild population of white-edged rockfish (*Sebastes taczanowskii*). In some clutches, we detected multiple paternity. This study is the first record of multiple paternity in white-edged rockfish from the Far East. Polyandry is probably quite a widespread strategy in this species inhabiting the Far Eastern seas, and also an important factor in the regulation of genetic diversity and productivity.

Keywords: reproductive strategy, microsatellites, polyandry, scorpaeniformes, *Sebastes*.