

УДК 597.553.1.575.17

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЗОНЕ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА АТЛАНТИЧЕСКОЙ *CLUPEA HARENGUS* И ТИХООКЕАНСКОЙ *C. PALLASII* СЕЛЬДЕЙ (CLUPEIDAE): ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ, ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ

© 2020 г. А. В. Семенова*

Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: anna.semenova@mail.bio.msu.ru

Поступила в редакцию 06.05.2019 г.

После доработки 03.07.2019 г.

Принята к публикации 07.08.2019 г.

На основании многолетнего мониторинга генетической изменчивости у тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* из Белого, Баренцева и Карского морей с использованием многомерных статистических процедур анализа в программах Structure и NewHybrids исследована географическая структура и динамика интрогрессивной гибридизации с атлантической сельдью *C. harengus*. Показан неравный уровень интрогрессии генов атлантической сельди в популяции беломорской летненерестующей и весненерестующей, а также чёско-печорской сельди. Рассмотрены факторы, вовлечённые в поддержку гибридизации видов сельди в зоне их вторичного контакта. Выявлена преобладающая роль гибридизации и интрогрессии генов в формировании внутривидового генетического разнообразия тихоокеанской сельди.

Ключевые слова: *Clupea harengus*, *Clupea pallasii*, интрогрессивная гибридизация, генетическое разнообразие, формообразование.

DOI: 10.31857/S0042875220030212

Гибридизация и интрогрессия ядерных генов являются важным фактором увеличения генотипической и фенотипической изменчивости таксонов и потенциальным источником адаптивной эволюции (Seehausen, 2004; Abbott et al., 2013). С развитием молекулярных методов исследования анализ проблем межвидовой гибридизации рыб приобретает всё большее значение в связи с выявлением множества случаев гибридизации и интрогрессии, в том числе и у морских рыб (Roques et al., 2001; Burford et al., 2011). Естественная гибридизация у рыб довольно часто выявляется, когда некогда аллопатричные популяции вступают во вторичный контакт (Machado-Schiaffino et al., 2010; Stemshorn et al., 2011). Повторные оледенения плейстоценовой эпохи и связанные с этим изменения климата оказали значительное влияние на филогеографию и генетическую дифференциацию видов Северного полушария (Bernatchez, Dodson, 1991; Bernatchez, Wilson, 1998). Изучение процессов интрогрессивной гибридизации в зоне вторичного контакта видов может способствовать пониманию масштабов и эволюционных последствий гибридных зон и позволяет по-

новому взглянуть на причины формообразования в популяциях рыб.

Тихоокеанская *Clupea pallasii* и атлантическая *C. harengus* сельди — сестринские виды, существующие изолированно в течение как минимум 3 млн лет. Они характеризуются значительными различиями в экологии и репродуктивном поведении, некоторых морфологических признаках и отличаются по ядерным и митохондриальным маркерам на соответствующем таксономическом уровне (Световидов, 1952; Grant, 1986; Jørstad et al., 1994; Laakkonen et al., 2013). Атлантическая сельдь встречается повсеместно в Северной Атлантике, тихоокеанская — в Северной Пацифике. Кроме того, группировки сельди тихоокеанского происхождения обитают в Белом, юго-восточной части Баренцева (Чёско-Печорском районе), Карском море, море Лаптевых, а также в некоторых фьордах Северной Норвегии (Световидов, 1952; Jørstad et al., 1994). Предполагается, что колонизация этих местообитаний сельдью из Тихого океана произошла во время климатического максимума, пришедшего на смену последнему оледенению ~ 5–8 тыс. лет назад (Дерюгин, 1928,

1929; Андрияшев, 1939; Jørstad et al., 1994; Laakkonen et al., 2013).

В настоящее время Белое и Баренцево моря являются зоной вторичного контакта *C. harengus* и *C. pallasii*, поскольку в эти воды заходит на нагул молодь атлантической (атлантико-скандинавской, или норвежской весенненерестующей) сельди. В тёплые годы ареал сельди урожайных поколений широкий: кроме западных и центральных районов Баренцева моря молодь распространяется в северо-западных, восточных и юго-восточных областях, вплоть до захода в Белое море. Предполагалось, что атлантическая сельдь половой зрелости в баренцевоморских водах не достигает и размножается только на основных нерестилищах в районе Лофотенских о-вов (Марти, 1956; Тамбовцев, 1966; Dragesund et al., 1980; Toresen, Østvedt, 2000; Sætre et al., 2002). Исследования с использованием молекулярно-генетических методов показали наличие митохондриальной ДНК атлантической сельди у особей из Белого моря, что свидетельствует о гибридизации видов в историческом прошлом. По аллозимным и микросателлитным локусам ядерной ДНК также выявлена интрогрессивная гибридизация в направлении тихоокеанской сельди, которая происходит и в настоящее время (Laakkonen et al., 2015; Semenova, Stroganov, 2018). Обнаруженная гибридизация вызывает вопросы о масштабах этого явления и даёт новую информацию для обсуждения процессов формообразования у сельди Белого моря и юго-восточной части Баренцева и Карского морей.

Тихоокеанские вселенцы в морях Европейского Севера сформировали разнообразное сообщество, состоящее из многих локальных стад, различающихся размерно-возрастной структурой, темпом роста, плодовитостью, морфобиологическими особенностями, которые приурочены к отдельным заливам и нерестилищам (Биология ..., 1975; Lajus, 2002). Выделяют два подвида: беломорскую сельдь *C. pallasii marisalbi*, обитающую во внутренних районах Белого моря, и чешско-печорскую сельдь *C. pallasii suworowi* из внешних районов Белого, юго-восточной части Баренцева и Карского морей (Парин и др., 2014). Среди группировок Европейского Севера *C. pallasii marisalbi* характеризуется более высоким уровнем генетической изменчивости и значительной генетической дифференциацией по сравнению с *C. pallasii suworowi* (Семенова и др., 2009, 2013).

В Белом море наиболее контрастные различия показаны между двумя экологическими формами, или сезонными расами, сельди — крупной летненерестующей и мелкой весенненерестующей. Локальные стада весенненерестующей сельди отмечены во всех заливах Белого моря; размножаются они в период гидрологической весны с апреля до середины июня. Летненерестующая

раса нерестится с середины июня до начала июля; её основным ареалом является Кандалакшский залив, центральная часть Белого моря, район Соловецких о-вов (Lajus, 2002). Основные различия между расами проявляются в темпе роста: весенненерестующая сельдь значительно меньше по размеру, чем летненерестующая в том же возрасте (Дмитриев, 1946; Алтухов и др., 1958). Между ними показаны стабильные во времени генетические различия по аллозимным и микросателлитным маркерам (Семенова и др., 2009, 2013; Semenova et al., 2015). Полной генетической изоляции между расами, очевидно, не существует, поскольку среди весенненерестующей медленнорастущей сельди Кандалакшского залива обнаружены и быстро растущие особи (Лайус, 1990; Lajus, 2002). В пределах весенненерестующей формы возможно наличие локальных стад в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах (Семенова и др., 2013, Semenova et al., 2015).

Цель работы — на основании многолетних данных об аллозимной изменчивости тихоокеанской сельди в Белом, юго-восточной части Баренцева и Карском морях оценить пространственную и временную динамику гибридизации атлантической и тихоокеанской сельдей; рассмотреть факторы, влияющие на существование этой гибридной зоны; оценить уровень интрогрессии в зависимости от сезонной расы и этапа жизненного цикла сельди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выборки сельди тихоокеанского происхождения собраны в 1994–2008 гг. во время нереста и нагула в Белом (*C. pallasii marisalbi*), юго-восточной части Баренцева (Чёско-Печорский район) и в Карском море (*C. pallasii suworowi*). Сборы сельди во время нереста проводили жаберными сетями (ячея 22 мм), реже — учебными снастями. Нагульные скопления собраны с помощью учебных снастей, жаберных сетей и пелагического траля. Всего изучено 85 выборок из 38 локальностей, включающих 7589 экз. сельди (таблица, рис. 1).

У рыб из части выборок проведён общий биологический анализ: определена длина по Смитту (*FL*), масса, пол, стадия зрелости гонад, определён возраст по чешуе.

В качестве референсных использовали две выборки молоди норвежской весенненерестующей сельди *C. harengus* из Баренцева моря, данные о которых приведены в работе Йорстада (Jørstad, 2004). Эти выборки характеризуются типичными частотами аллелей аллозимных локусов для атлантико-скандинавской сельди, молодь которой заходит на нагул в Белое море (Jørstad et al., 1991, 1994).

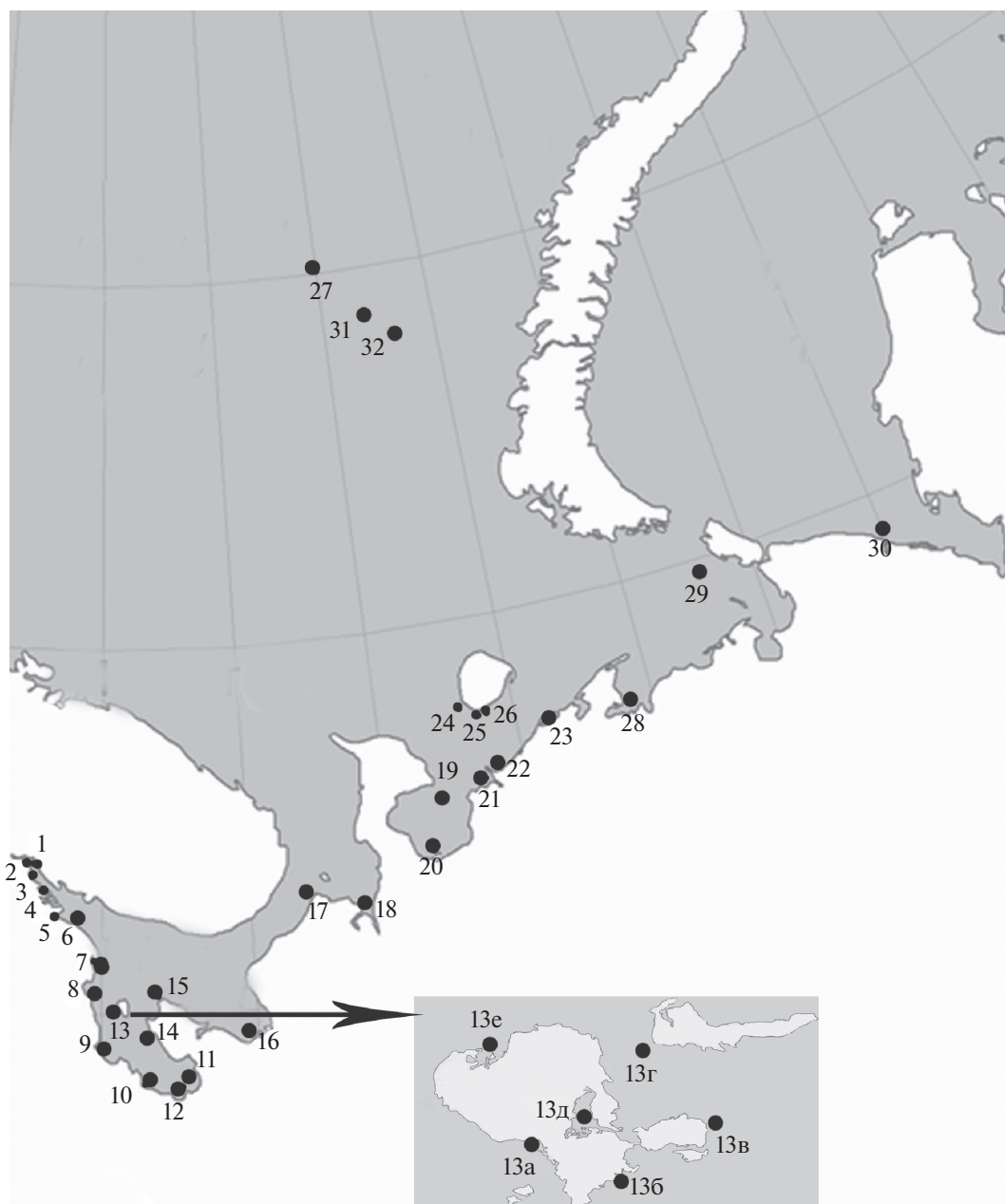


Рис. 1. Места сбора выборок тихоокеанской *Clupea pallasii* (1–30) и атлантической *C. harengus* (31–32) сельди: 1 – губа Колвица (Kol), 2 – губа Палкина (Pal), 3 – губа Жемчужная (Zhe), 4 – прол. Великая Салма (GSsp, GSSu, GSfd), 5 – губа Чула (Chu), 6 – о. Соностров (Son), 7 – губа Калгалакша (Kal), 8 – губа Поньгома (Pon), 9 – губа Сорокская (Sor), 10 – губа Нюхча (Nuh), 11 – о. Кий (Kiy), 12 – Онежская губа (Ong), 13 – Соловецкие о-ва (Slv, Sli, Sla), 13а–б. Благополучия (SB1), 13в – м. Березовый (SBe, SBeS, SBef), 13г – о. Анзер (SAn), 13д – губа Долгая (SD1), 13е – губа Сосновая (SSn), 14 – м. Чесменский (Chs), 15 – м. Лопатка (Lop), 16 – губа Яндовая (Ynd), 17 – Горло (Grl), 18 – Мезенский залив (Mez), 19 – Чёшская губа (Che, Chf, Chs), 20 – р. Волонга (ChV), 21 – Индигская губа (Ind), 22 – Горносталя губа (Gor), 23 – о. Сенгейский (Sen), 24 – о. Колгуев (Klg, KIS), 25 – деревня Бугрино (KIB), 26 – губа Ременка (KIR), 27 – Гусиная банка (Gus), 28 – Печорская губа (Pec), 29 – Вайгачский район (Vay), 30 – Карская губа (Kar); 31–32 – Новая Земля (BNG93, NGB93 – по: Jorstad, 2004).

Анализ результатов проведён с учётом географической локализации выборок, а также стадии жизненного цикла особей в момент вылова: во время нагула или нереста. Для нерестовых сборов из внутренних районов Белого моря выборки

классифицировали в зависимости от того, к какой экологической форме принадлежит сельдь: к крупной быстрорастущей летненерестующей или к мелкой медленно растущей весенненерестующей. В сборах Соловецких о-вов только пять из 20

Характеристики исследованного материала и оценки уровня интрогрессии

Район сбора	Обозначение выборки	Координаты		Число рыб, экз.	Срок сбора (месяц, год)	Эколого- физиологический статус	Число особей, экз. (%)		
		с. ш.	в. д.				гибридов	атланти- ческих	гибридов в локальности
<i>Clupea pallasii pallasii</i>									
БЕЛОЕ МОРЕ Кандалакшский залив: — губа Колвица — губа Палкина — губа Жемчужная — пролив Великая Салма	Ko102	67°04'	33°05'	22	05.2002	Нерест	0	0	0
	Pa196	67°03'	32°18'	157	05.1996	»	0	0	0
	Pa197	»	»	100	05.1997	»	0	0	0
	Zhe02	66°53'	32°28'	110	04.2002	»	1 (0.9)	0	1 (0.9)
	GSsp95	66°33'	33°06'	35	04.1995	»	0	0	0
	GSsu95	»	»	100	06.1995	»	0	0	62 (3.9)
	GSsu96	»	»	200	06.1996	Нерест + молодь	3 (1.5)	0	0
	GSsu97	»	»	214	06.1997	Нерест	18 (8.4)	0	0
	GSsu98	»	»	290	06.1998	»	1 (0.3)	0	0
	GSfd98	»	»	41	09.1998	Нагул	0	2 (4.9)	0
— губа Чула	GSsu99	»	»	300	06.1999	Нерест	9 (3.0)	0	0
	GSsu00	»	»	172	06.2000	»	16 (9.3)	1 (0.6)	0
	GSsu01	»	»	151	06.2001	»	11 (7.3)	0	0
	GSsu02	»	»	98	06.2002	После нереста	4 (4.1)	0	0
	Chu96	66°19'	33°34'	99	05.1996	Нерест	2 (2.0)	0	8 (1.3)
	Chu01	»	»	117	04.2001	»	1 (0.8)	0	0
	Chu02	»	»	120	04.2002	»	1 (0.8)	1 (0.8)	0
	Chu03	»	»	76	04.2003	»	4 (5.2)	0	0
	Chu06	»	»	100	04.2006	»	0	0	0
	Chu08	»	»	100	04.2008	»	0	0	0
— о. Соностров Онежский залив: — губа Капалакша — губа Поньгома — Сорокекая губа — губа Нюха — о. Кий	Son96	66°10'	34°13'	96	1996	н. д.	4 (4.2)	0	4 (4.2)
	Ka199	65°42'	34°46'	25	10.1999	Нагул	0	1 (4.0)	0
	Pop03	65°21'	34°24'	70	05.2003	Нерест + молодь	1 (1.4)	1 (1.4)	1 (1.4)
	Sor98	64°31'	34°46'	185	05.1998	Нерест	0	0	0
	Sor00	»	»	160	05.2000	Нерест + молодь	0	1 (0.6)	0
	Sor01	»	»	147	05.2001	»	0	1 (0.7)	0
	Nuh01	63°58'	36°17'	153	05.2001	Нерест	1 (0.6)	0	1 (0.6)
	Kiy96	63°59'	37°52'	97	05.1996	»	0	0	2 (0.9)
	Kiy02	»	»	122	06.2002	Нагул	2 (1.6)	0	0

Продолжение таблицы

Район сбора	Обозначение выборки	Координаты		Число рыб, экз.	Срок сбора (месяц, год)	Эколого- физиологический статус	Число особей, экз. (%)		
		с.ш.	в.д.				гибридов	атланти- ческих	гибридов в локальности
— Онежская губа — Соловецкие о-ва: — бухта Благополучия	Ong95	63°58'	37°54'	47	1995	н.д.	0	0	0
	Slv97	н.д.	н.д.	90	1997	»	0	0	53 (3.4)
	SlI99*	»	»	106	07.1999	Нагул	2 (1.9)	0	0
	SlA99*	»	»	50	08.1999	»	0	0	0
	SB100	65°07'	35°24'	49	07.2000	»	0	1(2)	5 (5.0)
	SB101	»	»	100	07.2001	»	11 (11.0)	0	0
	SB102	»	»	107	08.2002	»	18 (16.8)	0	0
	SB104	»	»	104	06.2004	Нерест	3 (2.9)	0	0
	SB105	»	»	155	08.2005	Нагул	2 (1.3)	4 (2.6)	0
	SB106*	»	»	52	04.2006	»	0	0	0
— мыс Берёзовый	SB107*	»	»	39	06.2007	»	0	0	0
	SBe01*	64°59'	35°51'	99	07.2001	»	8 (8.0)	1 (1.0)	0
	SBe02*	»	»	104	07.2002	»	4 (3.8)	2 (1.9)	0
	SBe03	»	»	46	06.2003	Нерест	0	0	0
	SBe03*	»	»	98	07.2003	Нагул	0	1 (1.0)	0
	SBe04*	»	»	100	06.2004	»	1 (1.0)	0	0
	SMu00	65°03'	35°56'	102	08.2000	»	4 (4.0)	0	0
	SAn03	65°10'	35°55'	28	09.2003	»	0	0	0
	SD105	65°04'	35°46'	59	06.2005	Нерест	0	0	0
	SD106*	»	»	54	04.2006	Нагул	0	0	0
— губа Сосновая — мыс Чесменский — мыс Лопатка Двинской залив: — губа Яндовая	SSn07*	65°08'	35°36'	30	05.2007	»	0	0	0
	Chs99	64°43'	36°32'	115	10.1999	»	2 (1.7)	7 (6.0)	2 (1.7)
	Lop99	65°09'	36°50'	46	10.1999	»	0	5 (10.8)	0
	Ynd94	64°37'	39°48'	21	1994	н.д.	0	0	4 (0.5)
	Ynd95	»	»	51	1995	»	0	0	0
	Ynd96	»	»	100	1996	»	1 (1.0)	1 (1.0)	0
	Ynd97	»	»	55	1997	»	0	1 (1.8)	0
	Ynd99	»	»	300	02.1999	Нагул	1 (0.3)	2 (0.6)	0
	Ynd1'02	»	»	100	06.2002	Нерест	0	0	0
	Ynd2'02	»	»	110	05.2002	»	0	0	0
Ynd3'02	»	»	98	06.2002	»	0	0	0	
Ynd4'02	»	»	16	05.2002	»	0	0	0	

Окончание таблицы

Район сбора	Обозначение выборки	Координаты		Число рыб, экз.	Срок сбора (месяц, год)	Эколого- физиологический статус	Число особей, экз. (%)		
		с.ш.	в.д.				гибридов	атланти- ческих	гибридов в локальности
Внешние районы: — Горло — Мезенский залив БАРЕНЦЕВО МОРЕ Чёшская губа: — р. Волонга Индийская губа Горносталя губа о. Сенгейский о. Колгуев: — м. Сувойский — губа Ременка — деревня Бугрино Гусиная Банка Печорская губа Вайгачский район КАРСКОЕ МОРЕ Карская губа	Gп96	66°21'	42°12'	96	06.1996	»	0	0	0
	Mez96	66°15'	44°25'	96	06.1996	»	4 (4.1)	0	4 (4.1)
	Che95	67°34'	46°46'	15	06.1995	»	0	0	11 (2.4)
	Che96	67°01'	47°21'	96	06.1996	»	3 (3.1)	0	0
	Che97	»	»	70	07.1997	»	4 (5.7)	0	0
	Che'97	н.д.	н.д.	42	07.1997	н.д.	0	0	0
	Chf02	67°44'	47°11'	42	06.2002	Нагул	1 (2.4)	4 (9.5)	0
	Chs02	»	»	101	07.2002	»	2 (2.0)	2 (2.0)	0
	ChV02	66°49'	46°01'	90	07.2002	Нерест	1 (1.1)	0	0
	Ind96	67°43'	48°40'	42	06.1996	»	0	0	0
	Gor02	67°51'	48°56'	22	07.2002	Нерест + молодь	0	2 (9.0)	0
	Sen96	69°18'	55°34'	96	06.1996	Нерест	0	0	0
	Klg95	68°45'	48°06'	40	06.1995	Нагул	1 (2.5)	0	12 (3.8)
	Klg97	68°40'	48°35'	80	06.1997	н.д.	6 (7.5)	0	0
KIS97	н.д.	н.д.	69	06.1997	»	0	2 (2.9)	0	
KIR02	68°42'	48°57'	10	07.2002	»	0	0	0	
KIB96	68°22'	48°34'	96	06.1996	Нерест	5 (5.2)	0	0	
KIB03	68°23'	48°34'	19	07.2003	»	0	0	0	
Gus98	74°53'	41°54'	100	1998	Нагул	0	0	0	
Pec95	68°21'	54°24'	50	06.1995	»	2 (4.0)	0	3 (3.6)	
Pec97	68°34'	55°23'	13	06.1997	н.д.	1 (7.7)	0	0	
Pec02	»	»	20	07.2002	Нерест	0	0	0	
Vay08	69°18'	55°34'	32	10.2008	Нагул	0	0	0	
Kar08	69°12'	64°50'	11	09.2008	»	0	0	0	
БАРЕНЦЕВО МОРЕ Новая Земля	BNG93	73°07'	45°04'	100	02.1993	»	0	0	0
	NGB93	72°28'	48°58'	100	02.1993	»	0	0	0
						<i>C. harengus</i>			

Примечание. * По размерно-возрастному составу рассматриваются как летненерестующие быстрорастущие сельди, н.д. — нет данных. Для расчёта гибридов по локальностям все выборки из разных акваторий вокруг Соловецких о-вов учтены как принадлежащие одной локальности "Соловецкие острова", вокруг о-ва Колгуев — к одной локальности "о. Колгуев".

выборки взяты во время нереста сельди, по размерно-возрастным показателям входящей в категорию крупной быстрорастущей; остальные выборки собраны во время нагула. Поскольку район Соловецких о-вов является основным местом обитания летненерестующей расы, ещё десять выборок соловецкой сельди отнесены к летненерестующей крупной форме по размерно-возрастным показателям. Остальные пять выборок, представленные молодью и особями как крупной, так и мелкой формы, которые также обитают в этом районе (Алтухов, 1975а), при анализе дифференциации между сезонными расами не учитывали.

Анализ проводили по четырём аллозимным локусам: *LDH-1**, *LDH-2**, *MDH-4**, *GPI-1**. Локус *LDH-1** является диагностическим, он мономорфен у сельди в Тихом океане с фиксацией аллеля *200. У атлантической сельди высока частота встречаемости аллеля *100 и отмечен аллель *160. Локус *LDH-2** содержит видоспецифичный для тихоокеанской сельди аллель *120, не встречающийся у рыб атлантического происхождения. В локусе *GPI-1** аллель *200 видоспецифичен для тихоокеанской, а *30 — для атлантической сельди. Остальные аллели в локусах общие для обоих видов (Grant, 1986; Jørstad et al., 1991, 1994; Jørstad, 2004). Детальное описание методов исследования и аллозимной изменчивости приведено в предыдущих работах (Семенова и др., 2004, 2009).

Оценку вероятности гибридной природы образцов на основании многолокусных генотипов проводили с использованием метода Байеса в программах Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) и NewHybrids 1.1 (Anderson, Thompson, 2002). В процессе анализа в программе Structure показано наличие двух отдельных генетических кластеров ($K = 2$), соответствующих двум видам сельди, на основании модальной оценки ΔK (Evanno et al., 2005). Поэтому для каждого индивидуума оценивали принадлежность к двум кластерам — атлантическому и тихоокеанскому. При расчётах использовали модель, допускающую генетическое смешение и независимость аллельных частот среди кластеров. Тестирование выполнено с 10^6 повторов марковских цепей Монте-Карло (MCMC), предварительный выбор стартовой точки (burn-in) проведён в течение 10^5 итераций. В результате для каждой выборки были получены средние оценки вероятности принадлежности к кластерам, соответствующим двум видам сельди (Q_{har} и Q_{pal}). Определение каждого образца в тот или другой кластер проводили на основании индивидуальных оценок вероятности (q_{har} и q_{pal}), а также 90%-ных доверительных интервалов (CI) для этих оценок. Выбор порогового значения оценки q , позволяющего наиболее эффективно и точно идентифицировать особей, проводили в соответствии с реко-

мендациями (Pritchard et al., 2000; Vähä, Primmer, 2006). Так, образцы со значениями оценок $q_{har} < 0.9$ и $q_{pal} < 0.9$ были классифицированы как имеющие генетически смешанное (гибридное) происхождение. Кроме того, все предположительно гибридные экземпляры имели доверительные интервалы (90% CI) оценок вероятности q от 0 до 1, в то время как для большинства исследованных чистых образцов значения 90% CI изменяются в пределах 0.8–1.0. Расширенные доверительные интервалы также могут свидетельствовать о смешанном происхождении генотипов исследуемых особей (Pritchard et al., 2000). Чтобы избежать ошибок, связанных с некорректной классификацией рыб, определение на основании 90% CI проводили только для образцов с полными многолокусными данными (из-за недостатка информации были исключены 42 экз.).

В программе NewHybrids была вычислена апостериорная вероятность принадлежности каждого индивидуума к одному из шести генотипических классов: двум классам чистых видов (*C. harengus* и *C. pallasii*), гибридам первого (F1) и второго поколения (F2), а также возвратным гибридам с каждым из родительских видов. Тестирование выполнено с 10^6 повторов марковских цепей Монте-Карло (MCMC), предварительный выбор стартовой точки (burn-in) проведён в течение 10^5 итераций. Образец был отнесён к тому или иному классу при значении оценки вероятности > 0.9 .

Статистическую значимость различий частоты встречаемости гибридов между группами оценивали с помощью модификации t -критерия Стьюдента — углового коэффициента трансформации Фишера (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Идентификация сельди с помощью методов Байесовской статистики

По данным анализа в программе Structure, вероятность принадлежности выборок атлантической сельди к кластеру *C. harengus* (Q_{har}) составила в среднем 0.998, тихоокеанской сельди Белого и юго-восточной части Баренцева морей к кластеру *C. pallasii* (Q_{pal}) — 0.985. У большинства выборок *C. pallasii* оценки Q_{pal} варьировали в пределах 0.950–0.999. Исключение составили пять выборок, собранные в основном во время нагула сельди: SBI01 ($Q_{pal} = 0.935$), Chs99 (0.938), Lop99 (0.889), Chf02 (0.904), Gor02 (0.913).

Значения индивидуальной принадлежности атлантической сельди к кластеру *C. harengus* (q_{har}) > 0.98 у всех референсных образцов. Особи тихоокеанской сельди в большинстве случаев принадлежат к кластеру *C. pallasii* с индивидуальными оценками $q_{pal} > 0.9$. В то же время у 148 из 7589 экз.

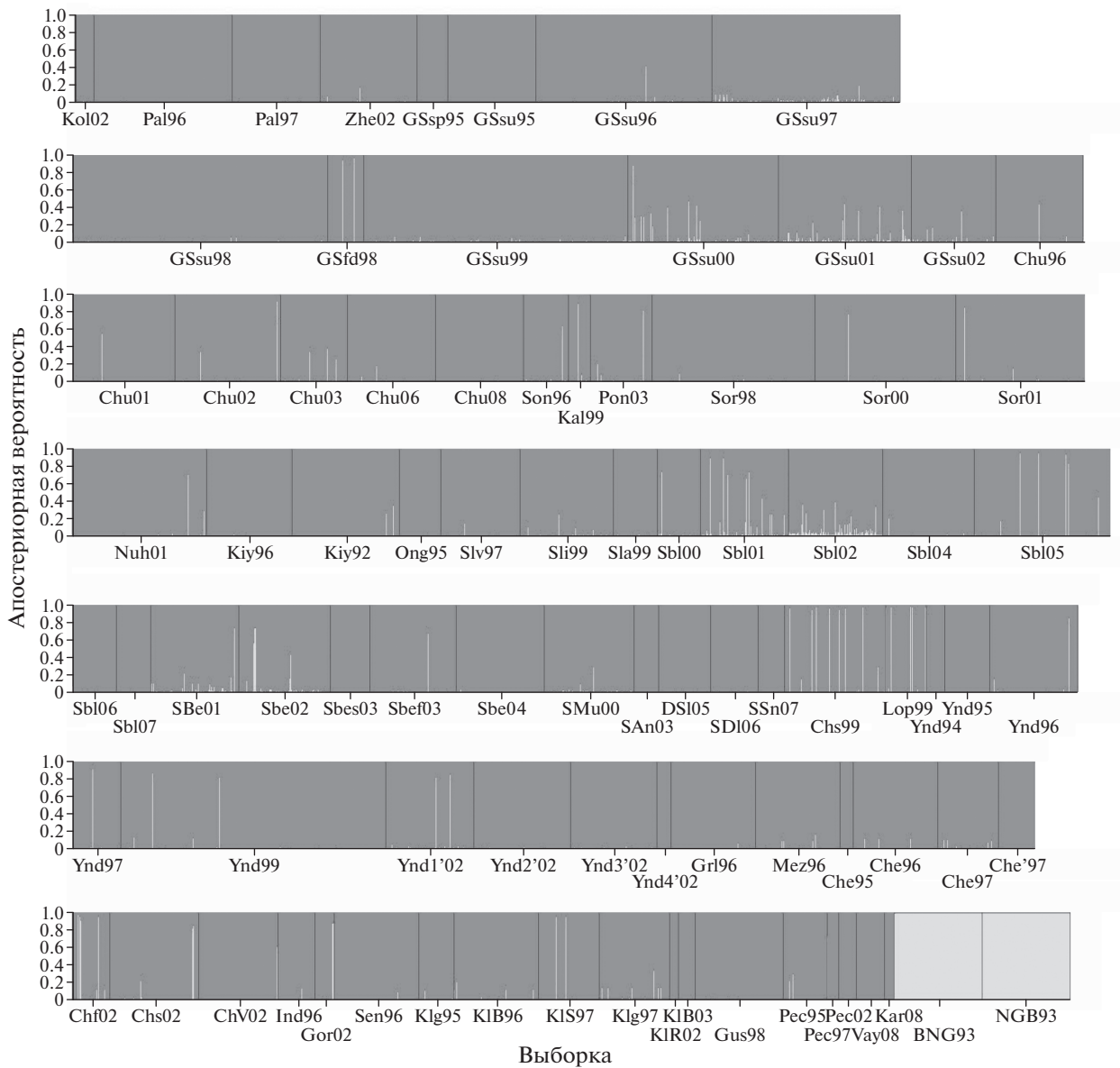


Рис. 2. Графики апостериорной вероятности принадлежности сельди к кластерам *Clupea pallasii* (■) и *C. harengus* (□), полученные в программе Structure; обозначения выборки см. на рис. 1.

сельди Белого и Баренцева морей $q_{pal} < 0.9$ (рис. 2), что даёт возможность предположить их гибридное происхождение либо принадлежность к *C. harengus*. Кроме того, ещё 71 экз. сельди можно отнести в группу вероятно гибридных на основании значений 90% CI индивидуальных оценок q от 0.547 до 1, в то время как для большинства особей значения 90% CI изменяются в пределах 0.8–1.0.

Анализ в программе NewHybrids выявил высокие апостериорные значения вероятности принадлежности к чистым видам для большинства исследованных особей тихоокеанской сельди и для всех атлантических образцов ($p > 0.98$). Результаты идентификации чистых представителей

видов, полученные в данной программе, практически полностью совпадают с анализом Structure. Так, все экземпляры сельди, классифицированные в Structure как чистые тихоокеанские, и все референсные атлантические образцы принадлежат к соответствующим видам и по результатам программы NewHybrids. Однако NewHybrids определяет меньшее число представителей *C. pallasii*, имеющих смешанные или атлантические генотипы: только 116 экз. из выборок Белого и Баренцева морей имели значения вероятности принадлежности к чистому классу *C. pallasii* меньше порогового значения 0.9.

Атлантическая сельдь в выборках *C. pallasii*

По данным анализа Structure, 30 экз. сельди из выборок Белого и Баренцева морей имели индивидуальные оценки вероятности принадлежности к атлантическому кластеру ($q_{har} > 0.9$), что позволяет их считать атлантической сельдью, попавшей в выборки. Эти экземпляры классифицированы и программой NewHybrids ($q_{har} > 0.95$) как принадлежащие к генотипическому классу *C. harengus*. Кроме того, ещё 21 образец принадлежит к чистому классу *C. harengus* по данным NewHybrids. В Structure эти сельди имеют оценки q_{har} от 0.696 до 0.899, что может свидетельствовать об их гибридном происхождении. Можно отметить, что все эти 21 особи гомозиготны по аллелю *LDH1*100*, видоспецифичному для атлантической сельди, а в остальных локусах несут общие для видов аллели. Такие генотипы могут быть свойственны или атлантической сельди, или возвратным гибридам — потомкам от скрещивания гибридов F1 с атлантической сельдью. Вероятность образования таких возвратных гибридов в Белом море представляется незначительной, поэтому можно предположить, что все образцы, которые в NewHybrids классифицированы как атлантические, т.е. 51 экз. в выборках из Белого и Баренцева морей, являются атлантической сельдью (таблица).

Сельдь гибридного происхождения в выборках *C. pallasii*

По данным Structure, у 97 экз. сельди можно предполагать гибридное происхождение на основании значений вероятности как $q_{har} < 0.9$, так и $q_{pal} < 0.9$ и вместе с тем расширенных границ 90% CI. Кроме того, 71 экз. сельди имели границы 90% CI шире обычных, которых также можно считать несущими в своих генотипах следы гибридизации с атлантической сельдью в более отдалённом прошлом (таблица).

Не все особи, классифицированные как гибридные в Structure, имеют гибридный статус и по результатам NewHybrids. Лишь для 66 экз. показано смешанное генетическое происхождение и оценки $q_{pal} < 0.9$ и $q_{har} < 0.9$. Остальные предположительно гибридные особи классифицированы NewHybrids как чистая тихоокеанская сельдь, однако в большинстве случаев значения вероятности принадлежности к этому генотипическому классу были ниже таковых, показанных для большинства особей. Так, значения вероятности принадлежности к тихоокеанскому классу подавляющего большинства сельди были > 0.99 , в то время как для возможных гибридов, выявляемых только по данным Structure, но не NewHybrids, значения этих показателей находятся в диапазоне 0.91—0.94. Наиболее вероятно, что эти рыбы являются возвратными гибридами с тихоокеанской сель-

дью или потомками гибридов, возникших несколько поколений назад.

Большинство особей смешанного происхождения, определённых в NewHybrids (59 из 66), не удалось отнести к какому-либо генотипическому классу, поскольку значения апостериорных вероятностей у этих рыб распределены между всеми классами и не превышают порогового значения 0.9; 7 экз. могут быть гибридами второго поколения, поскольку имеют вероятность принадлежности к генотипическому классу $F2 > 0.9$.

Очевидно, что статистической силы используемых аллозимных локусов недостаточно для корректной классификации сельди в NewHybrids. Так, например, к классу гибридов F1 не отнесён ни один из представителей гибридной группы. Однако все семь особей, определённые в класс F2, являются гетерозиготами *LDH1*200/100* и в остальных локусах гетеро- или гомозиготны по общим для двух видов аллелям. Анализ Structure даёт оценку вероятности принадлежности к двум кластерам для этих индивидуумов в приблизительно равных соотношениях (50 : 50). Такие генотипы могут быть свойственны также и гибридам F1, что, принимая во внимание особенности биологии сельди, размер популяции и небольшой показатель гибридизации, является более вероятным событием, чем вероятность возникновения и обнаружения гибрида F2. Некоторая часть гибридных особей, не определённых к какому-либо классу в NewHybrids, имеет соотношения вероятности принадлежности к кластерам 50 : 50 по данным Structure, что также можно интерпретировать как принадлежность к гибридам F1. Основываясь на индивидуальных генотипах и данных анализа Structure для 17 экз. сельди можно предположить принадлежность к классу гибридов F1.

Все остальные вероятные гибриды, выявляемые в Structure, определены NewHybrids либо как чистая тихоокеанская сельдь, либо не классифицированы. Можно предполагать, что многие из образцов, отнесённые в Structure к гибридной группе на основании оценок $q_{pal} < 0.9$, являются возвратными гибридами, т.е. возникли при скрещивании гибридов F1 с особями родительского тихоокеанского вида. Для многих из них (31 экз.) показаны соотношения вероятности принадлежности к кластерам около 75 : 25, что близко к теоретическим отношениям генотипов для возвратных гибридов. Однако точная дифференциация возвратных гибридов и представителей чистых видов очень сложна и требует значительно большего числа локусов (> 12), даже когда дивергенция между родительскими видами значительна (Vähä, Primmer, 2006). Идентификация потомков от межвидовой гибридизации, произошедшей несколько поколений назад, с использованием данной программы затруднительна.

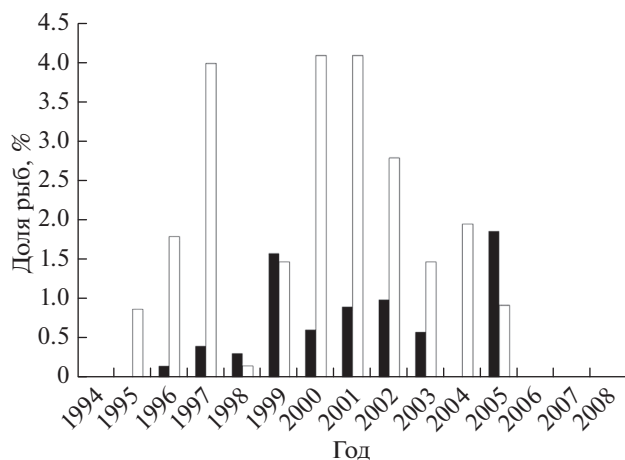


Рис. 3. Доля гибридов (□) и особей атлантической сельди *Clupea harengus* (■) в выборках тихоокеанской сельди *C. pallasii* в разные годы.

Таким образом, на основании анализа многокусных индивидуальных генотипов в программах Structure и NewHybrids мы можем предполагать возможность гибридного происхождения для 168 экз. сельди в выборках Белого и юго-восточной части Баренцева морей, что составляет 2.2% общей выборки. Можно предположить, что 17 из них являются гибридами первого или, возможно, второго поколения, а остальные, вероятно, потомки от скрещивания гибридов с родительским тихоокеанским видом или имеют следы гибридизации в геноме.

ОБСУЖДЕНИЕ

Атлантическая сельдь в выборках *C. pallasii*

В 24 выборках сельди из Белого и юго-восточной части Баренцева морей 51 экз. был идентифицирован как атлантическая сельдь. Все эти рыбы (за исключением 2 экз.) — неполовозрелая молодь в возрасте 0+–2+ — отмечены в выборках в основном из нагульных скоплений либо пойманы вместе с нерестующей сельдью, но не имели зрелых половых продуктов. Для 4 экз. атлантической сельди из района о-ва Колгуев (KIS97) и губы Яндовая (Ynd96, Ynd97) данные биологического анализа отсутствуют. Встречаются атлантические особи во всех заливах Белого моря, в районе Баренцева моря отмечены в Чёшской губе и у о-ва Колгуев, на восток вдоль побережья попадают вплоть до Горностальей губы. По данным литературы, молодь атлантической сельди может распространяться на восток Баренцева моря вплоть до архипелага Новая Земля (Марти, 1956; Пашкова, Селиверстова, 1988).

По 1 экз. атлантической сельди обнаружено в период нереста (V стадия зрелости гонад) в вы-

борке из Великой Салмы (2000 г.) и губы Чупа (2002 г.). Это подтверждает предположения о возможном половом созревании атлантической сельди в Белом море и размножении вместе с беломорской сельдью. В выборке летненерестующей сельди из Великой Салмы атлантическая самка была *FL* 250 мм, а средний размер особей в данной выборке составил 228 (175–265) мм; данных по возрастному составу этой выборки нет. Среди весненнерестующей сельди в губе Чупа атлантическая особь была также самкой в возрасте 4+ и значительно превышала по размеру особей на этом нерестилище (*FL* 270 против 145 (118–192) мм). Средний размер норвежской весненнерестующей сельди в возрасте 4+ составляет 28.7 ± 1.8 см, а половое созревание особей той части стада, которая заходит на нагул в Баренцевом море, наступает в 4–8-летнем возрасте (Holst, Slotte, 1998; Engelhard, Heino, 2004).

Наибольшее число атлантических экземпляров обнаружено в Чёшской губе (1.3% объёма выборки), в Онежском (1.1%) и в Двинском заливах (0.7%); в открытых районах Баренцева моря (о. Колгуев и Гусиная банка) — 0.48%. Наименьшее число атлантических образцов отмечено в Кандалакшском заливе (0.19%), что, скорее всего, является следствием того, что > 96% выборок в этом заливе представлены нерестовыми сборами, вероятность попадания в которые для атлантической молоди значительно меньше, чем в нагульные.

Норвежская весненнерестующая сельдь продолжительное время испытывала депрессию численности, из-за которой её ареал в Баренцевом море значительно сократился; только к концу 1980-х гг. стали появляться урожайные поколения и наметилась тенденция восстановления запаса. В наших пробах наиболее многочисленна атлантическая сельдь в сборах 1999 и 2005 гг. (рис. 3). Это коррелирует с данными промысловых наблюдений о максимальной численности атлантической сельди в возрасте 1+ и 2+ в Баренцевом море в 1999–2000 и 2004–2006 гг. Кроме того, урожайные поколения возникают регулярно, и численность молоди в Баренцевом море не подвержена значительным колебаниям (Stiansen, Filin, 2007), что, вероятно, способствует и увеличению численности атлантических представителей в Белом море и, как следствие, благоприятствует межвидовой гибридизации.

Географическая изменчивость в распределении гибридных особей

Доля гибридных особей, обнаруженных у беломорской *C. p. marisalbi* и чёшко-печорской *C. p. suworowi* сельдей, одинаковая — по 2.2% объёма выборок каждого подвида. Анализ распределения гибридов на географической шкале показывает присутствие их во всех заливах Белого моря —

Кандалакшском (2.8%), Онежском (2.2%) и Двинском (0.5%). На ареале *S. p. suworowi* гибриды отмечены во внешних районах Белого моря — в Горле и Мезенском заливе (2.1%), вдоль побережья от Чёской губы до Индигской (1.8%), в открытых районах Баренцева моря (2.9%) и в Печорской губе (3.6%). Далее на восток, в районе о-ва Вайгач и в Карском море, гибридные особи не отмечены (таблица). У беломорской сельди наибольшая доля гибридов обнаружена в выборках о-ва Соностров, прол. Великая Салма и Соловецких о-вов; у чёско-печорской сельди — в Мезенском заливе, в районе о-ва Колгуев и в Печорской губе. Следует отметить, что, по данным анализа мтДНК, следы гибридизации у чёско-печорской группировки не выявлены (Laakkonen et al., 2015). Возможно, это связано с небольшим объёмом исследованных выборок.

Во всех локальностях, за исключением Печорской губы и м. Чесменский, гибридные особи встречаются в выборках, собранных не только во время нагула, но и во время нереста рыб. Это может свидетельствовать о том, что на многих нерестилищах возможен эпизодический нерест атлантической сельди и впоследствии большинство гибридов приходят размножаться в места своего рождения. Особенности популяционной структуры беломорской сельди, такие как стабильные во времени морфобиологические показатели рыб локальных нерестовых стад и временная стабильность их генетических характеристик (Lajus, 2002; Семенова и др., 2009, 2013, 2016), позволяют предполагать высокий уровень хоминга сельди. Результаты мечения и сравнительного анализа биологических показателей стад свидетельствуют о том, что развитие сельди от личинки до молоди-сеголетки, а также значительная часть жизненного цикла взрослых особей (за исключением летнего нагула) проходят в пределах родного залива (Биология ..., 1975; Алтухов, 1990).

Подобная сопряжённость фенотипической и генетической структуры популяции экологических группировок сельди в Северном море также интерпретируется как свидетельство natalного хоминга (Ruzzante et al., 2006). По результатам мечения у тихоокеанской сельди уровень возврата на родные нерестилища может достигать 75–95% (Hourston, 1959; Stobo, 1982); высокий уровень хоминга показан и у норвежской весеннерестующей сельди (Dragesund et al., 1980; Wheeler, Winters, 1984; Hamre, 1990). Специфические гидрологические особенности водного тела Белого моря, препятствующие распространению личинок от нерестилищ (Pantulin, 2003; Евсеенко и др., 2006; Евсеенко, Мишин, 2011), могут способствовать процессу импринтинга условий родных местообитаний, являющемуся одним из основных механизмов хоминга (Dittman, Quinn, 1996; Atema et al., 2002; Mitamura et al., 2005). Тем

не менее нельзя исключать некоторый миграционный обмен между локальными группировками, так как прямые доказательства нереста атлантической сельди получены только на нерестилищах в губе Чупа и в прол. Великая Салма.

Временная динамика гибридизации

Наибольшее число гибридов выявлено в выборках 1997, 2000 и 2001 гг. (рис. 3). После 2000 г. наблюдается снижение доли гибридных особей, а начиная с 2006 г. они не обнаружены. Возможно, частично это связано с меньшим объёмом проанализированного материала после 2003 г.

Доля гибридов в стадах из отдельных локальностей непостоянна в разные годы. Так, например, у летнерестующей сельди прол. Великая Салма частота встречаемости гибридных особей варьирует от 0 до 9.3% (большинство попарных сравнений между выборками разных лет достоверны, $p < 0.05$), у весеннерестующей сельди из губы Чупа — от 0 до 5.3% (достоверны различия между выборками 2003, 2006 и 2008 гг. и всеми остальными выборками, $p < 0.05$) (таблица). Возможно, что при небольшой вероятности гибридизационных событий и значительной численности беломорской и чёско-печорской популяций сельди обнаружение гибридов в выборках обусловлено во многом случайными причинами. Разрешающая способность аллозимных маркеров с большой долей вероятности позволяет обнаружить лишь потомков от недавней гибридизации. Кроме того, высокие уровни внутривидового генного потока могут эффективно нейтрализовывать интродюцированные гены, тем самым не позволяя им достигнуть высокой частоты (Petit, Excoffier, 2009). Интродюкция также может противостоять отбору против чужеродных аллелей в геноме или естественный и половой отбор, действующий на эти введённые гены (Barton, Hewitt, 1985; Payseur et al., 2004). Поскольку возможность гибридизации зависит от наличия атлантической сельди в зоне вторичного контакта, т.е. от многих факторов, обуславливающих возникновение урожайных поколений атлантико-скандинавской сельди, а также от факторов среды, благоприятствующих созреванию и нересту атлантической сельди в Белом море, следует предполагать, что уровень гибридизации может сильно варьировать год от года (Semenova, Stroganov, 2018).

В связи с недостаточной статистической силой используемых маркеров точное определение времени наибольшей интенсивности гибридизационных событий в исследуемый период затруднительно. Однако если допустить, что особи с вероятностью принадлежности к двум кластерам в соотношении 50 : 50, по данным анализа Structure, являются гибридами F1, а в соотношении 75 : 25 — возвратными гибридами, можно примерно опре-

делить год их рождения на основе данных по возрастному составу. Таким образом, были получены следующие результаты: наибольшее число гибридов возникло в 1995 и 1999 гг. (по данным F1) и в 1995–1996 гг. (по данным возвратных гибридов). Полученные данные соответствуют динамике численности норвежской весеннерестующей сельди. Так, в 1995–1996 гг. отмечено начало вступления в нерестовое стадо рекрутов урожайного поколения 1991 г. и высокоурожайного 1992 г. – поколений, которые доминировали в атлантико-скандинавской популяции долгое время (Крысов, 2000; ICES, 2004; Орлова и др., 2006). Кроме того, начиная с конца 1980-х гг. отмечено потепление климата и связанное с этим повышение температуры баренцевоморских вод, продолжавшееся до 2008–2010 гг., когда наметилась обратная тенденция к похолоданию (Матишов и др., 2011). Наиболее выраженное потепление в начале 1990-х гг. отмечено также и для вод Белого моря (Дроздов, Усов, 2014). Повышение температуры Атлантического океана увеличивает вероятность возникновения урожайных поколений атлантико-скандинавской сельди и широкого её распространения по ареалу вплоть до Белого моря (Dragesund et al., 1980; Toresen, Østvedt, 2000; Sætre et al., 2002; Sissener, Bjørndal, 2005).

Помимо положительного влияния повышения температуры на численность атлантико-скандинавской популяции (Ottersen, Loeng, 2000) некоторое потепление беломорских вод во время нереста может способствовать выживанию и нормальному развитию гибридных икринок и личинок сельди. Исследования гибридных зон показали, что в стабильных условиях окружающей среды большинство гибридных генотипов имеют более низкую приспособленность по сравнению с родительскими генотипами, но в новых экстремальных условиях, связанных с изменением климата, гибриды могут получить преимущество (Barton, Hewitt, 1985; Arnold, Hodges, 1995; Burke, Arnold, 2001). В связи с современными климатическими изменениями, приводящими к потеплению морских вод и пространственным сдвигам в распределении видов, возможно ожидать, что гибридационные события могут стать более распространёнными (Chunco, 2014; Muhlfeld et al., 2014). В том числе это касается и процессов гибридизации сельди в Белом и Баренцевом морях.

Зависимость от этапа жизненного цикла и экологической формы (сезонной расы) сельди

Различия в числе гибридов в выборках в зависимости от этапа жизненного цикла сельди, т.е. нагула или нереста, достоверны ($p < 0.001$). В нагульных сборах выявлено 2.7% гибридной сельди, в нерестовых – 1.9%. Возможно, эти различия свидетельствуют о постзиготических барьерах,

связанных с более низкой приспособленностью гибридных особей по сравнению с негибридными, так как многие нагульные выборки представлены в основном молодью. К моменту наступления половой зрелости значительная часть гибридов может элиминироваться отбором, поскольку новые генетические комбинации с большой вероятностью формируют неадаптивные фенотипы, которые никогда не были под действием естественного отбора (Barton, Hewitt, 1985; Burke, Arnold, 2001; Rogers, Bernatchez, 2006; Wiley et al., 2009).

Различия между экологическими формами сельди Белого моря весьма значительны ($p < 0.001$): среди летнерестующей сельди выявлено 3.24% гибридов (объём объединённой выборки 2465 экз.), среди весеннерестующей – 0.62% (2327 экз.). Эти различия касаются как гибридов недавнего происхождения, так и особей, у которых обнаружены следы гибридизации. Так, из 17 гибридов F1 семь выявлены в выборках из Великой Салмы, пять – у Соловецких о-вов, три – в губе Чупа, по одному гибриду обнаружено в районе о-ва Кий (2002 г.) и в Печорской губе (1995 г.). Среди 71 экз. с отдалёнными следами интрогрессии большинство оказалось из прол. Великая Салма (37 экз.) и Соловецких о-вов (23 экз.); остальные гибриды обнаружены в выборах у о-вов Соностров (3), Колгуев (2) и из губ Чупа (1), Яндовая (2) и Чёшская (3). Поскольку большинство сборов в прол. Великая Салма и в районе Соловецких о-вов представляют быстрорастущую летнерестующую расу сельди, очевидно, что атлантическая сельдь постоянно “предпочитает” для совместного нереста представителей летнерестующей экологической формы.

Сходная тенденция показана и в работе Лаакконен с соавторами (Laakkonen et al., 2015): по данным анализа мтДНК, уровень интрогрессии у летнерестующей сельди составляет 11%, а у весеннерестующей – 4%; по аллозимам у летнерестующей сельди выявлено 4.5% гибридов, у весеннерестующей – 2.6–3.2%. Следует отметить, что эта работа основана на одной выборке летнерестующей сельди и двух – весеннерестующей, поэтому возможно сравнение лишь общей тенденции, а не абсолютных показателей гибридизации. По микросателлитным маркерам (Semenova, Stroganov, 2018) выявлено 2.7% гибридов у летнерестующей и 3.8% у весеннерестующей сельди. Однако в этой работе использован небольшой объём материала, особенно по летнерестующей сельди, и, по-видимому, отражена ситуация, происходившая в конкретный момент. Очевидно, что только многолетние мониторинговые исследования на выборках значительной численности могут характеризовать реальную распространённость и динамику межвидовой гибридизации.

Предпочтение атлантической сельдью нереста с представителями быстрорастущей летнерестующей расы, а не с медленнорастущей весеннерестующей кажется биологически обоснованным. Так, крупная беломорская сельдь значительно ближе к атлантической по размеру. Формирование в период размножения нескольких нерестовых волн рыбами сходных размеров свойственно как *S. harengus*, так и *S. pallasii* (Blaxter, Holliday 1963; Hay, 1985; Lambert, Messieh, 1989; Ware, Tanasichuk, 1989).

Основные различия между видами связаны с экологией размножения. Атлантическая сельдь нерестится у дна на глубинах от 10 до 200 м, в отдалении от берегов, при температуре 4–20°C (Световидов, 1949; Haegele, Schweigert, 1985). Тихоокеанская сельдь более приурочена к опреснённым зонам, откладывает икру у берегов, на глубинах от 0.5 до 10–15 м, обычно 3–4 м, на растительный субстрат или на камни, при более низкой температуре воды, чем атлантическая. В разных частях ареала нерест начинается при температуре 0–12°C. Ранние стадии развития икры у некоторых популяций, например у весеннерестующей сельди Кандалякшского залива Белого моря или у сельди из зал. Петра Великого Японского моря, проходят иногда даже при отрицательной температуре, икра может сохранять жизнеспособность даже после замерзания и оттаивания (Световидов, 1952; Алтухов, 1975б; Hay, 1985). Температура воды во время нереста и эмбрионального развития у летнерестующей беломорской сельди выше, чем у весеннерестующей — 5–12°C против 0–9°C (Кузнецов, 1960; Алтухов, 1975б), и больше соответствует таковой, при которой нерестится атлантическая сельдь. Отрицательных значений температуры во время раннего развития летнерестующей сельди не бывает, что, вероятно, способствует выживанию гибридной икры и личинок. Кроме того, основные места размножения летнерестующей сельди находятся в Кандалякшском заливе и на границе Онежского залива и Бассейна Белого моря — в районе Соловецких о-вов. Эти зоны характеризуются более высокой солёностью по сравнению с опреснёнными кутковыми участками заливов, где массово размножается весеннерестующая сельдь (Кузнецов, 1960; Бабков, 1998). Возможно, гидрологический режим на нерестилищах является существенным фактором, определяющим успех гибридизации.

Значительные различия в численности видов могут способствовать их гибридизации (Hubbs, 1955; Rao, Lakshmi, 1999; DiBattista et al., 2015). Многие виды рыб способны воспринимать информацию и учиться на основании поведения других особей в стае (Avisé, Saunders, 1984; Corten, 2002; Brown, Laland, 2003; Yaakub et al., 2006). Известно, что впервые созревающие атлантические

сельди усваивают миграционное и нерестовое поведение на примере такового особей старшего возраста (McQuinn, 1997; Fernö et al., 1998; Corten, 1999; Huse et al., 2002). Вероятно, некоторые представители атлантической сельди, находясь среди беломорской группировки, которая значительно превосходит их по численности, могут подвергнуться воздействию нерестовых стимулов, обучиться нерестовому поведению и принять участие в нересте.

Среди весеннерестующей сельди наибольшая доля гибридов обнаружена в Кандалякшском заливе (0.87 против 0.60 и 0.24% в Двинском и Онежском); различия между Кандалякшским и Онежским заливом достоверны ($p < 0.05$). Более высокие показатели гибридизации у сельди в Кандалякшском заливе могут быть обусловлены многими факторами, в том числе некоторым потоком генов, происходящем при обмене мигрантами между группировками сельди в Кандалякшском заливе, включая и сезонные расы (Лайус, 1990). Несомненно, что процесс гибридизации в Белом море обусловлен комплексом биологических и климатических факторов, изучение которых требует проведения масштабных исследований.

Гибридизация и генетическая дифференциация сельди в Белом море

Полученные данные свидетельствуют о широкой интрогрессии атлантических аллелей на ареале тихоокеанской сельди в Белом и Баренцевом морях. Наибольшие значения гибридизации показаны для летнерестующей быстрорастущей расы сельди в Кандалякшском заливе и в районе Соловецких о-вов. Помимо общего числа гибридных особей подавляющее большинство гибридов первого поколения, а также экземпляров, для которых отмечены следы гибридизации в отдалённом прошлом, сконцентрированы именно в выборках из прол. Великая Салма и Соловецких о-вов.

Очевидно, что генетические различия по аллозимным локусам, позволившие ранее дифференцировать летнерестующую, весеннерестующую и чёшко-печорскую сельдь (Семенова и др., 2004, 2009), обусловлены в большой мере неравной интрогрессией атлантических генов в связи со значительным преобладанием гибридизационных событий у летнерестующей сельди. Так, к атлантической сельди наиболее близки по генетическим показателям представители летнерестующей беломорской расы, а наибольшие различия обнаружены с чёшко-печорской сельдью: средние попарные оценки генетической дифференциации F_{ST} между атлантической сельдью и летнерестующей, весеннерестующей и чёшко-печорской группировками составляют соответственно 0.68, 0.75 и 0.79. Тем не менее суще-

ствование в Белом море локальных стад сельди, адаптированных к специфическим условиям обитания и нереста, кажется обоснованным. Накопленный к настоящему времени обширный материал свидетельствует о приуроченности личинок и сеголеток к локальным местообитаниям в своих заливах (Алтухов, 1990; Евсеенко и др., 2006; Евсеенко, Мишин, 2011), незначительности миграций взрослых особей между заливами и возврате их на родные нерестилища (Марти, 1966; Гошева, 1967; Мухомедияров, 1975а, 1975б), различиях в размерно-возрастном составе, темпе роста, упитанности и других параметрах локальных стад сельди на отдельных нерестилищах (Биология ..., 1975; Lajus, 2002). Несмотря на поток генов от атлантической сельди, беломорская и чёшско-печорская популяции сохраняют свою генетическую самостоятельность и обособленность.

Возможно, именно интрогрессивная гибридизация явилась основным источником адаптивных возможностей для тихоокеанской сельди Белого и Баренцева морей, позволившим сформировать в новых условиях сложную иерархическую популяционную структуру, представленную локальными группировками и сезонными расами. Гибридизация и интрогрессия генов являются источником генетической изменчивости, которая может приводить к формированию новых адаптаций и способствовать дифференциации и усилению репродуктивной изоляции локальных стад (Mallet, 2005; Abbott et al., 2013). Особенно важную роль в формообразовании играет интрогрессивная гибридизация для периферийных популяций. В связи с отдалённым положением в таких популяциях часто снижена генетическая изменчивость вследствие эффекта основателя и отсутствия миграций генов из основного видового ареала, что приводит к снижению их адаптивного потенциала (Kirkpatrick, Barton, 1997; Bridle, Vines, 2007; Sexton et al., 2009; Pfennig et al., 2016).

Вопрос происхождения и поддержания обособленности симпатричных популяций, различающихся сроками нереста (сезонных рас) как у атлантической, так и у тихоокеанской сельди Белого моря, до сих пор является предметом дискуссий. Неизвестно, являются ли сезонные расы результатом симпатрического видообразования, либо группировки с разным временем нереста формировались аллопатрически в периоды изоляции вследствие климатических изменений (Blaxter, 1958; Svårdson, 1961; Раннак, 1970; Батальянц, 1972; Brophy et al., 2006; Семенова и др., 2009; Berg et al., 2017).

Результаты анализа генетической изменчивости сельди из Белого, юго-восточной части Баренцева и Карского морей показали, что 2.2% особей имеют следы интрогрессии генов атлантической сельди. Наибольшее влияние гибридизации показано для летненерестующей сельди Бе-

лого моря, число гибридных потомков у которых более чем в пять раз превышает таковое у весенненерестующей сельди. Уровень гибридизации может сильно варьировать год от года в зависимости от динамики численности норвежской весенненерестующей сельди и климатических факторов. Показана преобладающая роль интрогрессивной гибридизации в формировании степени генетического разнообразия, внутривидовых различий и структурированности популяций сельди европейского севера.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 19-04-00244-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов К.А. 1975а. Сельдь Соловецких островов // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 53–91.
- Алтухов К.А. 1975б. Биология ранних стадий развития кандалакшской сельди // Там же. С. 185–221.
- Алтухов К.А. 1990. К биологии ранних стадий развития сельди *Clupea pallasii marisalbi* (Berg) Двинского и Онежского заливов Белого моря // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 227. С. 84–91.
- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б. и др. 1958. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Госиздат КарелАССР, 162 с.
- Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ, 187 с.
- Бабков А.И. 1998. Гидрология Белого моря. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 94 с.
- Батальянц К.Я. 1972. Историческое прошлое сезонных рас сельди *Clupea harengus* в свете современных представлений // Зоол. журн. № 2. С. 237–241.
- Биология беломорской сельди. 1975 // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Л.: Наука, 298 с.
- Гошева Т.Д. 1967. О миграциях сельди в заливах Белого моря // Рыб. хоз-во. № 9. С. 10–14.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Л.: Изд-во Гос. гидрол. ин-та, 511 с.
- Дерюгин К.М. 1929. Фауна Белого моря и условия ее происхождения // Природа. № 9. С. 17–28.
- Дмитриев Н.А. 1946. Биология и промысел сельди в Белом море. М.: Пищепромиздат, 88 с.
- Дроздов В.В., Усов Н.В. 2014. Крупномасштабная изменчивость атмосферной циркуляции и динамика поверхностной температуры воды Белого моря // Уч. зап. РГГМУ. № 37. С. 155–169.
- Евсеенко С.А., Мишин А.В. 2011. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сель-

- ди *Clupea pallasii marisalbi* // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 6. С. 809–821
- Евсеев С.А., Андрианов Д.П., Мишин А.В., Наумов А.П. 2006. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. // Там же. Т. 46. № 5. С. 672–685.
- Крысов А.И. 2000. Динамика численности атлантическо-скандинавской (норвежской весенне-нерестующей) сельди (*Clupea harengus harengus* L.) в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Наука, 322 с.
- Лайус Д.Л. 1990. Популяционная структура беломорской сельди: данные кариологического анализа // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 227. С. 4–15.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Марти Ю.Ю. 1956. Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей // Тр. ПИНРО. № 9. С. 5–61.
- Марти Ю.Ю. 1966. Взгляды на формирование морфо-биологических особенностей морских сельдей Атлантического и Тихого океанов // Там же. № 17. С. 303–315.
- Матишов Г.Г., Джениук С.Л., Жичкин А.П., Моисеев Д.В. 2011. Климат морей западной Арктики в начале XXI века // Изв. РАН. Сер. географ. № 3. С. 17–32.
- Мухомедияров Ф.Б. 1975а. О динамике и структуре локальных популяций сельдей в заливах Белого моря // Исследования фауны морей. Т. 16 (24). Биология беломорской сельди. Л.: Наука. С. 38–52.
- Мухомедияров Ф.Б. 1975б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе их мечения // Там же. С. 109–125.
- Орлова Э.Л., Селиверстова Е.И., Долгов А.В. и др. 2006. Особенности распределения, питания атлантической сельди и уровень ее потребления треской в Баренцевом море в 1984–2002 гг. // Исследования межвидовых взаимоотношений гидробионтов Баренцева и Норвежского морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 130–154.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Пашкова Т.Е., Селиверстова Е.И. 1988. Исследования атлантическо-скандинавской сельди в Баренцевом море в 1984–1986 гг. // Биология рыб Европейского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 112–124.
- Раннак Л.А. 1970. Плодовитость салаки Финского залива // Тр. БалтНИРО. Т. 4. С. 228–255.
- Световидов А.Н. 1949. О некоторых биологических особенностях тихоокеанской сельди и о причинах, их обусловивших // Изв. ТИНРО. Т. 31. С. 59–64.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые (Clupeidae). Т. 2. Вып. 1. М.; Л.: Наука, 331 с.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др. 2004. Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 2. С. 207–217.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Новиков Г.Г. 2009. Анализ аллозимной изменчивости у сельдей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Там же. Т. 49. № 3. С. 354–371.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др. 2013. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у сельдей (*Clupea pallasii marisalbi*) Белого моря // Генетика. Т. 49. № 6. С. 751–766.
<https://doi.org/10.7868/S0016675813060106>
- Семенова А.В., Карпов А.К., Андреева А.П. и др. 2016. Темпоральная стабильность популяционно-генетической структуры беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Там же. Т. 52. № 12. С. 1428–1436.
<https://doi.org/10.7868/S0016675816120122>
- Тамбовцев Б.М. 1966. О заходах атлантической сельди (*Clupea harengus harengus*) в Белое море // Тр. ПИНРО. № 17. С. 223–236.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. P. 229–246.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // Genetics. V. 160. № 3. P. 1217–1229.
- Arnold M.L., Hodges S.A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? // Trends Ecol. Evol. V. 10. № 2. P. 67–71.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88979-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88979-X)
- Atema J., Kingsford M.J., Gerlach G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 241. P. 151–160.
<https://doi.org/10.3354/meps241151>
- Awise J.C., Saunders N.C. 1984. Hybridization and introgression among species of sunfish (*Lepomis*): analysis by mitochondrial DNA and allozyme markers // Genetics. V. 108. № 1. P. 237–255.
- Barton N.H., Hewitt G.M. 1985. Analysis of hybrid zones // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 16. № 1. P. 113–148.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.000553>
- Berg F., Husebø A., Godiksen J.A. et al. 2017. Spawning time of Atlantic herring (*Clupea harengus*) populations within a restricted area reflects their otolith growth at the larval stage // Fish. Res. V. 194. P. 68–75.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.05.009>
- Bernatchez L., Dodson J.J. 1991. Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and its relation to Pleistocene glaciations // Evolution. V. 45. № 4. P. 1016–1035.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb04367.x>
- Bernatchez L., Wilson C.C. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecol. V. 7. № 4. P. 431–452.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00319.x>
- Blaxter J.H.S. 1958. The racial problem in herring from the viewpoint of recent physiological, evolutionary and genetical theory // Rapp. Cons. Explor. Mer. V. 143. № 2. P. 10–19.
- Blaxter J.H.S., Holliday F.G.T. 1963. The behaviour and physiology of herring and other clupeids // Adv. Mar. Biol.

- V. 1. P. 261–394.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60261-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60261-8)
- Bridle J.R., Vines T.H.* 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? // *Trends Ecol. Evol.* V. 22. P. 140–147.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.002>
- Brophy D., Danilowicz B.S., King P.A.* 2006. Spawning season fidelity in sympatric populations of Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 63. № 3. P. 607–616.
<https://doi.org/10.1139/f05-235>
- Brown C., Laland K.N.* 2003. Social learning in fishes: a review // *Fish Fish.* V. 4. P. 280–288.
<https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x>
- Burford M.O., Bernardi G., Carr M.H.* 2011. Analysis of individual year-classes of a marine fish reveals little evidence of first-generation hybrids between cryptic species in sympatric regions // *Mar. Biol.* V. 158. № 8. P. 1815–1827.
<https://doi.org/10.1007/s00227-011-1694-7>
- Burke J.M., Arnold M.L.* 2001. Genetics and the fitness of hybrids // *Ann. Rev. Genet.* V. 35. № 1. P. 31–52.
<https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085719>
- Chunco A.J.* 2014. Hybridization in a warmer world // *Ecol. Evol.* V. 4. P. 2019–2031.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1052>
- Corten A.* 1999. A proposed mechanism for the Bohuslän herring periods // *ICES J. Mar. Sci.* V. 56. № 2. P. 207–220.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0429>
- Corten A.* 2002. The role of “conservatism” in herring migrations // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 11. № 4. P. 339–361.
<https://doi.org/10.1023/A:1021347630813>
- DiBattista J.D., Rocha L.A., Hobbs J. et al.* 2015. When biogeographical provinces collide: hybridization of reef fishes at the crossroads of marine biogeographical provinces in the Arabian Sea // *J. Biogeography.* V. 42. № 9. P. 1601–1614.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12526>
- Dittman A., Quinn T.* 1996. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis // *J. Exp. Biol.* V. 199. № 1. P. 83–91.
- Dragesund O., Hamre J., Ulltang O.* 1980. Biology and population dynamics of the Norwegian spring-spawning herring // *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 177. P. 43–71.
- Engelhard G.H., Heino M.* 2004. Maturity changes in Norwegian spring-spawning herring *Clupea harengus*: compensatory or evolutionary responses? // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 272. P. 245–256.
<https://doi.org/10.3354/meps272245>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J.* 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* V. 14. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Fernö A., Pitcher T.J., Melle W. et al.* 1998. The challenge of the herring in the Norwegian Sea: making optimal collective spatial decisions // *Sarsia.* V. 83. № 2. P. 149–167.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1998.10413679>
- Grant W.S.* 1986. Biochemical genetic divergence between Atlantic, *Clupea harengus*, and Pacific, *C. pallasii*, herring // *Copeia.* № 3. P. 714–719.
<https://doi.org/10.2307/1444954>
- Haegle C.W., Schweigert J.F.* 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. Suppl. 1. P. s39–s55.
<https://doi.org/10.1139/f85-261>
- Hamre J.* 1990. Life history and exploitation of Norwegian spring-spawning herring // *Proc 4th Soviet-Norwegian Symp. Bergen, Norway: Inst. Mar. Res.* P. 5–39
- Hay D.E.* 1985. Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. Suppl. 1. P. s111–s126.
<https://doi.org/10.1139/f85-267>
- Holst J.C., Slotte A.* 1998. Effects of juvenile nursery on geographic spawning distribution in Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) // *ICES J. Mar. Sci.* V. 55. № 6. P. 987–996.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0371>
- Hourston A.S.* 1959. The relationship of the juvenile herring stocks in Barkley sound to the major adult herring populations in British Columbia // *J. Fish. Board Can.* V. 16. P. 309–320.
<https://doi.org/10.1139/f59-024>
- Hubbs C.L.* 1955. Hybridization between fish species in nature // *Syst. Zool.* V. 4. № 1. P. 1–20.
<https://doi.org/10.2307/sysbio/4.1.1>
- Huse G., Railsback S., Feronö A.* 2002. Modelling changes in migration pattern of herring: collective behaviour and numerical domination // *J. Fish Biol.* V. 60. № 3. P. 571–582.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01685.x>
- ICES. 2004. Report of the northern pelagic and blue whiting fisheries working group // *ICES CM/ACFM*: 24. 294 p.
- Jørstad K.E.* 2004. Evidence for two highly differentiated herring groups at Goose Bank in the Barents Sea and the genetic relationship to Pacific herring, *Clupea pallasii* // *Environ. Biol. Fish.* V. 69. P. 211–221.
<https://doi.org/10.1023/B:EBF1.0000022878.90511.88>
- Jørstad K.E., King D.P.F., Nævdal G.* 1991. Population structure of Atlantic herring, *Clupea harengus* L. // *J. Fish Biol.* V. 39. P. 43–52.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05066.x>
- Jørstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I.* 1994. Genetic comparison between Pacific herring (*Clupea pallasii*) and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring (*Clupea harengus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 51. Suppl. 1. P. 233–239.
<https://doi.org/10.1139/f94-309>
- Kirkpatrick M., Barton N.H.* 1997. Evolution of a species' range // *Amer. Naturalist.* V. 150. № 1. P. 1–23.
<https://doi.org/10.1086/286054>
- Laakkonen H.M., Lajus D.L., Strelkov P., Väinölä R.* 2013. Phylogeography of amphiboreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // *BMC Evol. Biol.* V. 13. № 1. P. 67.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-67>

- Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R.* 2015. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe // *Mar. Biol.* V. 162. № 1. P. 39–54. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2564-x>
- Lajus D.L.* 2002. Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring: historical perspective and present state // *ICES Mar. Sci. Symp.* V. 215. P. 315–322.
- Lambert T.C., Messieh S.N.* 1989. Spawning dynamics of gulf of St. Lawrence herring (*Clupea harengus*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. № 12. P. 2085–2094. <https://doi.org/10.1139/f89-258>
- Machado-Schiaffino G., Juanes F., Garcia-Vazquez E.* 2010. Introgressive hybridization in North American hakes after secondary contact // *Mol. Phyl. Evol.* V. 55. № 2. P. 552–558. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.034>
- Mallet J.* 2005. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. № 5. P. 229–237. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>
- McQuinn I.H.* 1997. Metapopulations and the Atlantic herring // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 7. № 3. P. 297–329. <https://doi.org/10.1023/A:1018491828875>
- Mitamura H., Arai N., Sakamoto W. et al.* 2005. Role of olfaction and vision in homing behaviour of black rockfish *Sebastes inermis* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 322. № 2. P. 123–134. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.02.010>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Jones L.A.* 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // *Nature Climate Change.* V. 4. № 7. P. 620–624. <https://doi.org/10.1038/nclimate2252>
- Ottersen G., Loeng H.* 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link // *ICES J. Mar. Sci.* V. 57. № 2. P. 339–348. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0529>
- Pantulin A.N.* 2003. Hydrological system of the White Sea // *Oceanology.* V. 43. Suppl. 1. P. S1–S14.
- Payseur B.A., Krenz J.G., Nachman M.W.* 2004. Differential patterns of introgression across the X chromosome in a hybrid zone between two species of house mice // *Evolution.* V. 58. P. 2064–2078. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00490.x>
- Petit R.J., Excoffier L.* 2009. Gene flow and species delimitation // *Trends Ecol. Evol.* V. 24. № 7. P. 386–393. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.011>
- Pfennig K.S., Kelly A.L., Pierce A.A.* 2016. Hybridization as a facilitator of species range expansion // *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 283B. № 1839. Article 20161329. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1329>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics.* V. 155. № 2. P. 945–959.
- Rao K., Lakshmi K.* 1999. Cryptic hybridization in marine fishes: significance of narrow hybrid zones in identifying stable hybrid populations // *J. Nat. Hist.* V. 33. P. 1237–1259. <https://doi.org/10.1080/002229399300001>
- Rogers S.M., Bernatchez L.* 2006. The genetic basis of intrinsic and extrinsic post-zygotic reproductive isolation jointly promoting speciation in the lake whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*) // *J. Evol. Biol.* V. 19. № 6. P. 1979–1994. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01150.x>
- Roques S., Sevigny J.M., Bernatchez L.* 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example // *Mol. Ecol.* V. 10. № 1. P. 149–165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01195.x>
- Ruzzante D.E., Mariani S., Bekkevold D. et al.* 2006. Bio-complexity in a highly migratory pelagic marine fish, Atlantic herring // *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* V. 273B. P. 1459–1464. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3463>
- Sætre R., Toresen R., Anker-Nilssen T.* 2002. Factors affecting the recruitment variability of the Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) // *ICES J. Mar. Sci.* V. 59. № 4. P. 725–736. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1180>
- Seehausen O.* 2004. Hybridization and adaptive radiation // *Trends Ecol. Evol.* V. 19. P. 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003>
- Semenova A.V., Stroganov A.N.* 2018. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herring (*Clupea harengus* and *Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas evidenced by microsatellites // *Conserv. Genet.* V. 19. № 1. P. 143–153. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1036-5>
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A.* 2015. Population structure and variability of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas revealed by microsatellite DNA analyses // *Polar Biol.* V. 38. № 7. P. 951–965. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1653-8>
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J.* 2009. Evolution and ecology of species range limits // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 40. P. 415–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Sissener E.H., Bjørndal T.* 2005. Climate change and the migratory pattern for Norwegian spring-spawning herring: implications for management // *Mar. Policy.* V. 29. № 4. P. 299–309. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2004.04.002>
- Stemshorn K.C., Reed F.A., Nolte A.W., Tautz D.* 2011. Rapid formation of distinct hybrid lineages after secondary contact of two fish species (*Cottus* sp.) // *Mol. Ecol.* V. 20. № 7. P. 1475–1491. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04997.x>
- Stiansen J.E., Filin A.A.* 2007. Joint PINRO/IMR report on the state of the Barents Sea ecosystem 2006, with expected situation and considerations for management // *IMR/PINRO Joint Rept. Ser.* № 2/2007. 209 p.
- Stobo W.T.* 1982. Tagging studies on Scotian shelf herring // *NAFO SCR Doc.* 82/IX/108, 16 p.

- Svärdson G.* 1961. Young sibling fish species in northwestern Europe // *Vertebrate speciation* / Ed. Blair W. Austin: Univ. Texas Press. P. 498–513.
- Toresen R., Østvedt O.J.* 2000. Variation in abundance of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*, Clupeidae) throughout the 20-th century and the influence of climatic fluctuations // *Fish Fish.* V. 1. № 3. P. 231–256. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2000.00022.x>
- Vähä J.P., Primmer C.R.* 2006. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci // *Mol. Ecol.* V.15. № 1. P. 63–72. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02773.x>
- Ware D.M., Tanasichuk R.W.* 1989. Biological basis of maturation and spawning waves in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 46. № 10. P. 1776–1784. <https://doi.org/10.1139/f89-225>
- Wheeler J.P., Winters G.H.* 1984. Homing of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) in Newfoundland waters as indicated by tagging data // *Ibid.* V. 41. № 1. P. 108–117. <https://doi.org/10.1139/f84-010>
- Wiley C., Qvarnström A., Andersson G. et al.* 2009. Postzygotic isolation over multiple generations of hybrid descendants in a natural hybrid zone: how well do single-generation estimates reflect reproductive isolation? // *Evolution.* V. 63. № 7. P. 1731–1739. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00674.x>
- Yaakub S.M., Bellwood D.R., van Herwerden L., Walsh F.M.* 2006. Hybridization in coral reef fishes: introgression and bi-directional gene exchange in *Thalassoma* (family Labridae) // *Mol. Phyl. Evol.* V. 40. № 1. P. 84–100. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.02.012>