

В погоне за гибридной сельдью

П.П.Стрелков, Д.Л.Лайус, Р.О.Вайнола

В начале весны, во время полнолуния, в норвежском Балсфиорде в течение нескольких дней можно наблюдать интересное природное явление. Сперва с моря слетаются тучи птиц. Потом вода начинает бурлить от множества рыб. Поблескивая серебряными боками, они иногда выпрыгивают наружу, а птицы на них охотятся. При отливе видны литоральные водоросли, покрытые рыбьей икрой. Так нерестится сельдь Балсфиорда.

На первый взгляд, нет ничего удивительного в том, что в норвежских водах в начале весны нерестится океаническая норвежская сельдь (род *Clupea*) — крупнейшая популяция рыб во всей Северной Атлантике. Однако норвежская сельдь, как и любая другая популяция атлантической сельди, размножается скрытно, на глубине, и с берега этот процесс не увидеть. На литорали в норме нерестится другой вид — тихоокеанская сельдь.

В Северном полушарии встречаются два вида рода *Clupea*: атлантическая сельдь (*C.harengus*), или многопозвонковая, и тихоокеанская (*C.pallasii*), или малопозвонковая. Атлантическая сельдь обитает повсеместно в Северной Атлантике, а тихоокеанская — в Северной Пацифике, а также в Белом море (подвид беломорская сельдь *C.pallasii marisalbii*) и в юго-вос-



Петр Петрович Стрелков, кандидат биологических наук, доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского государственного университета. Область научных интересов — эволюционная и морская биология.



Дмитрий Львович Лайус, кандидат биологических наук, доцент той же кафедры. Научные интересы связаны с популяционной биологией, ихтиологией, исторической экологией, устойчивым рыболовством.



Ристо Олави Вайнола, PhD, PI, старший куратор Музея естественной истории Финляндии Хельсинкского университета. Занимается зоогеографией, молекулярной систематикой, популяционной генетикой, исследованием водной фауны.

Ключевые слова: атлантическая сельдь, тихоокеанская сельдь, Северная Европа, гибридизация, интрогрессия.

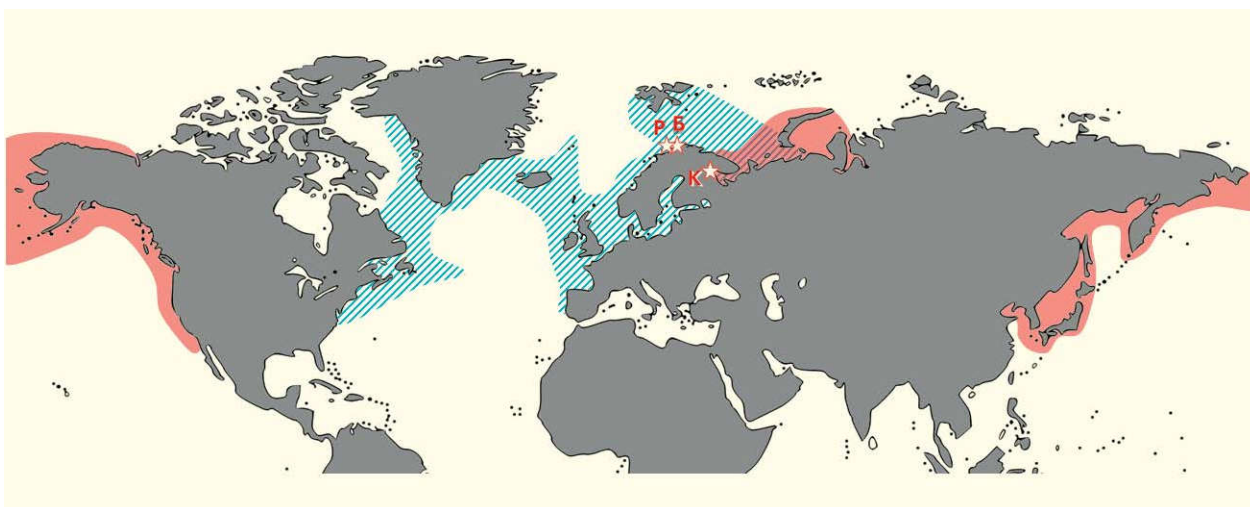
Key words: atlantic herring, pacific herring, Northern Europe, hybridization, introgression.

© Стрелков П.П., Лайус Д.Л., Вайнола Р.О., 2016



«Летучая» сельдь. Такое характерное поведение рыбы связано с тем, что птицы атакуют косяк не только с воздуха, но и из-под воды. Йоканьгская губа, Россия.

Фото Е.А.Генельт-Яновского



Распространение сельдей рода *Clupea* в Северном полушарии. Ареал атлантической сельди показан голубым цветом, тихоокеанской — розовым. Звездочками отмечены Россфиорд (Р), Балсфиорд (Б) и Кандалакша (К).

точных районах Баренцева моря (подвид чёшско-печорская сельдь *C. pallasii suworowi*). В Белое и Печорское моря заходит во время нагульных миграций также и *C. barentus*, но, как считается, не нерестится там. Балсфиорд находится примерно в 1000 км от известной западной границы распространения тихоокеанской сельди. Морфологические (например, число позвонков: в среднем 53 у *C. pallasii* и 57 у *C. barentus*), физиологические, поведенческие различия двух видов частично скрадываются высокой внутривидовой изменчивостью. Однако только тихоокеанская сельдь умеет нереститься на мелководье.

Птицы летят

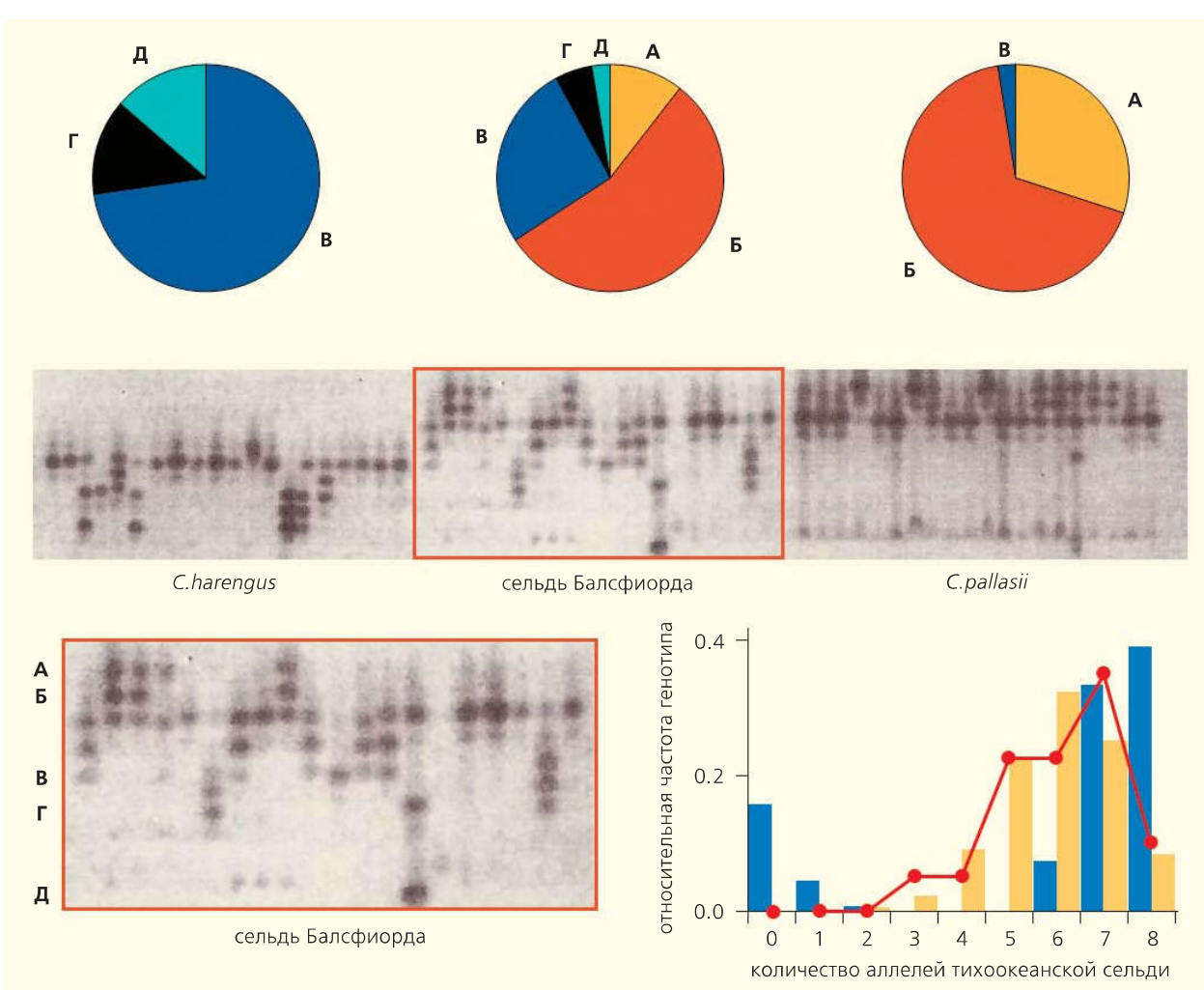
Конечно же, очень интересно изучить эту сельдь генетически, чтобы выяснить ее таксономическую принадлежность. Наша коллега Ханна Лаакконен потратила много сил и времени, чтобы за-

получить для этой цели выборку сельди во время нереста в Балсфиорде. В первый год она приехала туда в нужное время и нашла икру, а сельди уже не было, в следующий год просидела на берегу две недели, а сельдь так и не появилась. Ханна решила, что эта рыба неуловима. Во время поездок она подружилась с рыбаком, чей дом стоит на берегу Балсфиорда. Прошел год, как вдруг на телефоне Ханны высветился норвежский номер. Человек что-то возбужденно кричал по-норвежски, она смогла разобрать только: «птицы летят, птицы летят». Это был тот самый знакомый рыбак Ханны. Она попала в затруднительное положение: в Балсфиорде нерестится сельдь, и она рада бы за ней отправиться, но не была к этому готова. Вот здесь и пригодились русские коллеги. На следующий день в аэропорту Тромсё Ханну встречал на машине А.Ю.Воронков — наш добрый коллега и резидент Тромсё. Сжимая в руках жаберную сеть, они погнали в Балсфиорд. На этот раз улов удался.



Ханна Лаакконен и норвежский рыбак Оддвар Скогли добывают для анализа «неуловимую» сельдь в Балсфиорде.

Фото А.Ю.Воронкова



Результаты генетического анализа сельдей — типичной атлантической, типичной тихоокеанской и обитающей в Балсфиорде [1]. В середине рисунка представлена электрофореграмма аллозимов (продуктов аллелей гена фермента) глюкозо-6-фосфатизомеразы-2 (*Gri-2*) этих рыб. Внизу слева отдельно приведен в увеличенном виде участок фореграммы сельди из Балсфиорда; буквами обозначены зоны экспрессии разных аллелей (т.е. аллозимы *Gri-2*) А—Д. Гомозиготы проявляются как одна точка, гетерозиготы — как три, поскольку фермент представляет собой димер. На диаграммах (вверху) даны частоты аллелей *Gri-2* в выборках, разный цвет соответствует разным аллелям; внизу справа — распределения частот четырехлокусных генотипов в изученной нами выборке сельди из Балсфиорда — наблюдаемое (красный цвет) и ожидаемые: голубой — для смеси с частотами аллелей как в эмпирической выборке из Россфиорда; желтый — для панмиктической популяции [2]. Эти теоретические распределения помогают визуально оценить масштаб гибридизации.

Мы выполнили генетический анализ их улова — электрофоретически* изучили аллельные формы (аллозимы) фермента глюкозо-6-фосфатизомеразы-2 (*Gri-2*). То, что мы увидели, ничем не

* Электрофорез — давно применяемый метод, которым обычно разделяют варианты (аллозимы) полиморфного фермента, кодируемые разными аллелями его гена, по электрическому заряду белковой цепи. С помощью этого классического метода в 1980-х годах был сформулирован молекулярно-генетический диагноз видов сельди. Наиболее широкое применение аллозимы нашли в качестве надежных генных маркеров в популяционной генетике для исследования генетической изменчивости природных популяций и видов.

отличалось от результатов, полученных, например, норвежскими учеными — Куртом Йорстадом с соавторами [1].

Норвежскими авторами представлены результаты электрофореза глюкозо-6-фосфатизомеразы-2 трех выборок рыб: типичной атлантической сельди, типичной тихоокеанской и сельди из Балсфиорда. Судя по электрофореграмме, для атлантической сельди характерен один набор аллелей**, для тихоокеанской — другой, а у сельди из Балсфи-

** Далее, поскольку речь идет о генотипах сельдей, вместо аллозимов будем употреблять слово «аллели», так как они кодируют разные формы фермента.

орда присутствуют и те и другие в соотношении «атлантических» и «тихоокеанских» примерно как 1:4. Мы изучили еще три гена: лактатдегидрогеназ-1 и -2 (Ldh-1 и -2) и малатдегидрогеназы-4 (Mdh-4) и получили такую же картину распределения их аллелей.

Возникает вопрос: эти «тихоокеанские» и «атлантические» аллели случайным образом перемешаны в генотипах рыб, либо у одних особей сочетаются аллели одного вида, а у других — другого? В последнем случае можно заключить, что в сети Йорстада, равно как и в сети Ханны, попала смесь сельдей двух видов.

Зная частоты аллелей у сельдей из Балсфиорда, у тихоокеанской и атлантической, мы смоделировали для нашей выборки два теоретически ожидаемых распределения частот генотипов. Одно из них относится к панмиктической (свободно скрещивающейся) популяции, другое — к выборке, представленной смесью особей двух видов. Когда мы сравнили ожидаемое с наблюдаемым, оказалось, что эмпирическое распределение статистически не отличается от ожидаемого для панмиктической популяции. Из этого мы делаем вывод: «тихоокеанские» и «атлантические» аллели случайным образом перемешаны в генотипах рыб.

30 лет ученые спорили, как интерпретировать генетические особенности сельди из Балсфиорда. Согласно одной гипотезе, это уклонившаяся популяция атлантической сельди; согласно другой, это популяция, родственная тихоокеанской сельди. Наши предшественники, бывшие хорошими зоологами, накрепко усвоили популярную в 1970–1980-х годах концепцию вида, известную как «биологическая». В соответствии с ней, виды — это репродуктивно изолированные сообщества особей, а те популяции, которые способны к интрогрессивной гибридизации (т.е. идущей дальше первого поколения), не виды. Поскольку тихоокеанская и атлантическая сельди выглядят как разные виды, то генетическая конституция сельди из Балсфиорда казалась исследователям необъяснимой. Но никто никогда не высказывал гипотезу о том, что эта рыба — продукт межвидовой гибридизации. Однако именно такой точки зрения придерживаемся мы — на основе своих результатов.

Мы изучали белковый полиморфизм, кодируемый ядерными генами, а исследование, которым занималась наша коллега Ханна, в первую очередь касалось митохондриальной (мт) изменчивости. Из результатов проведенной работы следовало, что уровень различий между мт-генами *C.pallasii* и *C.barengus* соответствует ожидаемому для разных видов рыб [3]. За такими различиями стоят сотни тысяч лет независимой эволюции. В выборке же из Балсфиорда одни рыбы несли «тихоокеанские» митохондрии, другие — «атлантические». Соотношение рыб с этими органеллами двух видов было примерно таким же, что и «видоспецифических» аллелей аллозимов. Этот результат не

оставляет сомнений в гибридном происхождении сельди из Балсфиорда. Как еще можно объяснить сосуществование митохондрий разных видов в одной популяции, кроме как не гибридизацией?

Сельдь на Ивана Купала и сельдь Юрьева дня

Морские сельди рода *Clupea* (нельзя путать с сельдями рода *Alosa*, к которому относятся проходные каспийская и черноморская сельди) — не только одни из самых массовых морских рыб, но и важнейшие объекты рыболовства. Разумеется, сельди были и остаются одной из наиболее изучаемых ихтиологических групп. Как раз у сельдей немецкий ихтиолог Фридрих Хайнке в 1898 г. описал внутривидовые расы, предвосхитив наступление эры популяционного мышления в биологии. С тех пор именно популяции (в разных контекстах именуемые также расами и стадами) рассматриваются ихтиологами в качестве единиц управления запасами рыб и их охраны.

В исследовании сельди внесли лепту и отечественные ученые. В центре их внимания была самая доступная для столичных ихтиологов беломорская сельдь, чья история изучения богата недоразумениями*.

Начнем с «вины» беломорской сельди в том, что тихоокеанские и атлантические сородичи долгое время неоправданно считались подвидами одного вида. В 1904 г. П.Ю.Шмидт провел пионерное таксономическое сравнение сельдей Атлантического и Тихого океанов. В качестве первой он взял сельдь с Дальнего Востока, а в качестве второй — выборку из Белого моря. Сравнивая тихоокеанскую сельдь с Дальнего Востока с тихоокеанской по происхождению сельдью из Белого моря, Шмидт пришел к закономерному выводу, что они отличаются на уровне подвидов. Его ошибка стала очевидной уже в 1930-х годах. Несмотря на это, до самых 1980-х годов советские ихтиологи, в том числе знаменитые Л.С.Берг и А.Н.Световидов, «по старинке» рассматривали тихоокеанскую и атлантическую сельдей как подвиды, а беломорскую — как представителя последнего подвида [4].

Конечно, оказалось неожиданным, что тихоокеанская сельдь помимо Тихого океана обитает еще в Белом и Печорском морях. Считается, что в Европе она появилась вскоре после конца последнего оледенения (12 тыс. лет назад). Представляется не случайным, что именно тихоокеанская сельдь пришла «в гости» к атлантической, а не наоборот. Эта сельдь более холодолюбива, а идти нужно было северным морским путем —

* Одно из них почти анекдотическое. Образно выражаясь, исследуя эту рыбу, ученые наплодили красных сельдей (англ. red herring). А «красная сельдь» на жаргоне англоговорящих секретных служб означает отвлекающий маневр, дезинформацию.

вдоль побережья Арктики. Так два вида встретились в морях Северной Европы. Сегодняшнее их распространение приведено на карте (см. с.52). Но мы думаем, что в прошлом оно менялось, вероятно, реагируя на изменения климата. Очевидно, некогда ареал тихоокеанской сельди простирался гораздо дальше на запад. Иначе откуда взялась балсфиордовская сельдь?

Другое заблуждение относительно природы беломорской сельди было связано с интерпретацией ее популяционной структуры. Этим рыбам свойственно образовывать географические и сезонные расы, и беломорская сельдь не исключение. Например, попросив коллег из Кандалакши достать для нашего исследования у рыбаков несколько десятков особей так называемой егорьевской сельди, которая нерестится близко к Юрьеву дню (6 мая), когда Белое море еще покрыто льдом, мы получили от них 2 кг мелких рыбок граммов по 40 каждая. Такой же заказ на выборку ивановской сельди, нерестящейся в тех же местах, но на Ивана Купала (7 июля), принес нам увесистый мешок 200-граммовых гигантов. Егорьев-



Подледный лов егорьевской сельди во время нереста. Губа Чупа, Кандалакшский залив, Белое море, апрель 1983 г.

Фото Д.Л.Лайуса

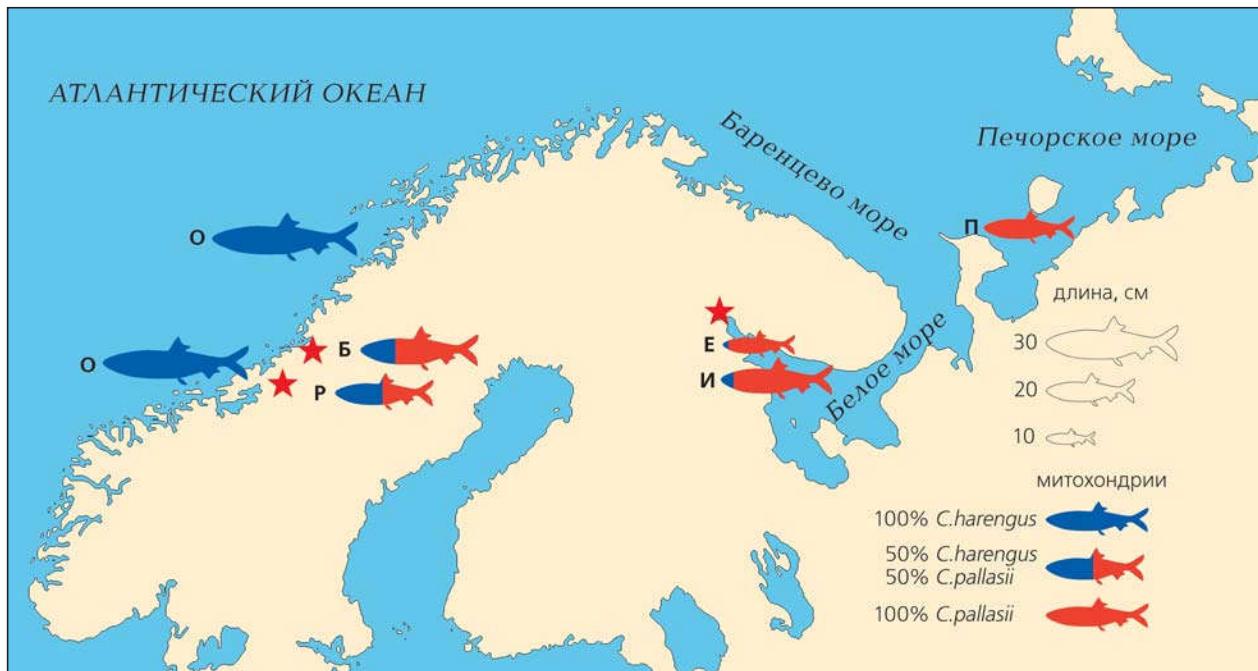
ская и ивановская сельди — лучший пример сезонных рас у сельдей. Помимо сроков нереста и размеров тела, они различаются по многим другим признакам.

В 1960-х годах «советские ученые доказали», что беломорская сельдь представляет собой «единое биологическое целое», т.е. одну популяцию, а выделяемые в ее пределах расы — это или разные онтогенетические стадии (молодые, старые), либо эфемерные группировки, способные превращаться друг в друга за одно поколение. Тезис о свободном взаимопревращении разных популяций друг в друга напоминает знаменитую иллюстрацию о рождении из яйца пеночки птенца кукушки — «закона жизни биологического вида», который был открыт Т.Д.Лысенко. Сходство не случайно: новой концепцией популяционной структуры рыб (вернее, отсутствия этой структуры) ихтиологи отозвались на конъюнктуру времени «мичуринской биологии» [4]. Сегодня трудно понять, как можно было всерьез принимать учение Лысенко. Возможно, наш пример поможет что-то прояснить.

Как сказано, единица промысла и охраны рыб — популяция. Согласно правилам, ученые пишут для рыбаков инструкции, где, когда, сколько и какой рыбы те могут выловить. Инструкции составляются таким образом, чтобы не допустить истощения каждой из популяций. Но разные популяции в разной степени пригодны для промысла. Например, на скалистом дне нельзя использовать самые уловистые для сельди снасти — донные тралы. «Отменив» популяции, ученые позволяют рыбакам ловить сельдь там, где это удобнее всего. В первые годы промысла рыбаки и наука отрапортовывают стахановскими уловами. Потом, скорее всего, наступит кризис, потому что самые доступные популяции окажутся подорванными, а то и истребленными. Опыт рыболовства говорит, что расы сельдей, раз исчезнув, не возрождаются за счет других рас (по крайней мере, на человеческой памяти), — факт, на который еще в 1862 г. указывал пионер исследований беломорской сельди Н.Я.Данилевский. Но кризис рыболовства случится когда-нибудь потом, и его причины можно будет списать на независимые от ученых факторы. В нашем случае, инициатива запоздала: время «мичуринской биологии» подходило к концу, да и сама беломорская сельдь, увы, в 1960-х годах потеряла свое прежнее хозяйственное значение. Но это уже другая история.

Люди и сельди

Вдохновленные достижениями предшественников, мы обратились к беломорской сельди. Во всех выборках из Белого моря Ханна нашла, хотя и в небольших количествах, митохондрии *S.barengus*. В частности, у двух из 50 егорьевских и четырех из 36 ивановских сельдей из канда-



Район исследования сельдей и частота митохондрий двух видов в изученных выборках сельди: ивановской (И), егорьевской (Е), чешско-печорской (П), норвежской океанической (О), из Балсфиорда (Б) и из Россфиорда (Р). Размер пиктограмм пропорционален размеру взрослых рыб, частота митохондрий атлантического вида показана синим цветом, тихоокеанского — красным.

лакшских сборов. По своим аллозимным генотипам эти рыбы ничем не отличались от остальных, с митохондриями *C. pallasii*, т.е. не были ни «заблудшими» в Белое море атлантическими сельдями, ни гибридами ранних поколений между *C. harengus* и *C. pallasii*. В то же время частота «атлантических» аллозимных аллелей у ивановской сельди была повышена на 7–10%, а у егорьевской на 3–5%. А вот у чешско-печорской сельди ни митохондрий *C. harengus*, ни излишка «атлантических» аллелей не было. Эта сельдь ничем не отличалась от *C. pallasii* из Тихого океана.

За «загрязнением» атлантическими аллелями генофондов беломорской сельди должна стоять гибридизация с *C. harengus* и последующая интрогрессия — проникновение генов одного вида в генофонд другого. Это происходит, когда гибрид первого поколения скрещивается с одним из родительских видов, а появившиеся потомки скрещиваются с этим же видом. И так далее. В результате возникают особи с единичными генами другого вида. Рыб от таких возвратных скрещиваний и гибридами уже не назовешь. Как и с сельдью из Балсфиорда, мы не знаем, где и когда происходила гибридизация. Мы думаем, что не случайно именно у ивановской сельди больше атлантических аллелей, чем у егорьевской, потому что она и по размерам тела (крупная), и по условиям нереста (безледный период) больше похожа на атлантическую сельдь. Скорее всего, она-то и передала свои аллели ивановской, а к егорьевской они

попали уже через скрещивание с последней. Кстати, сельдям, у которых спермии долгое время сохраняют живучесть в морской воде, для «внеплановых» оплодотворений не обязательно нереститься вместе, достаточно делать это на нерестилищах, расположенных неподалеку.

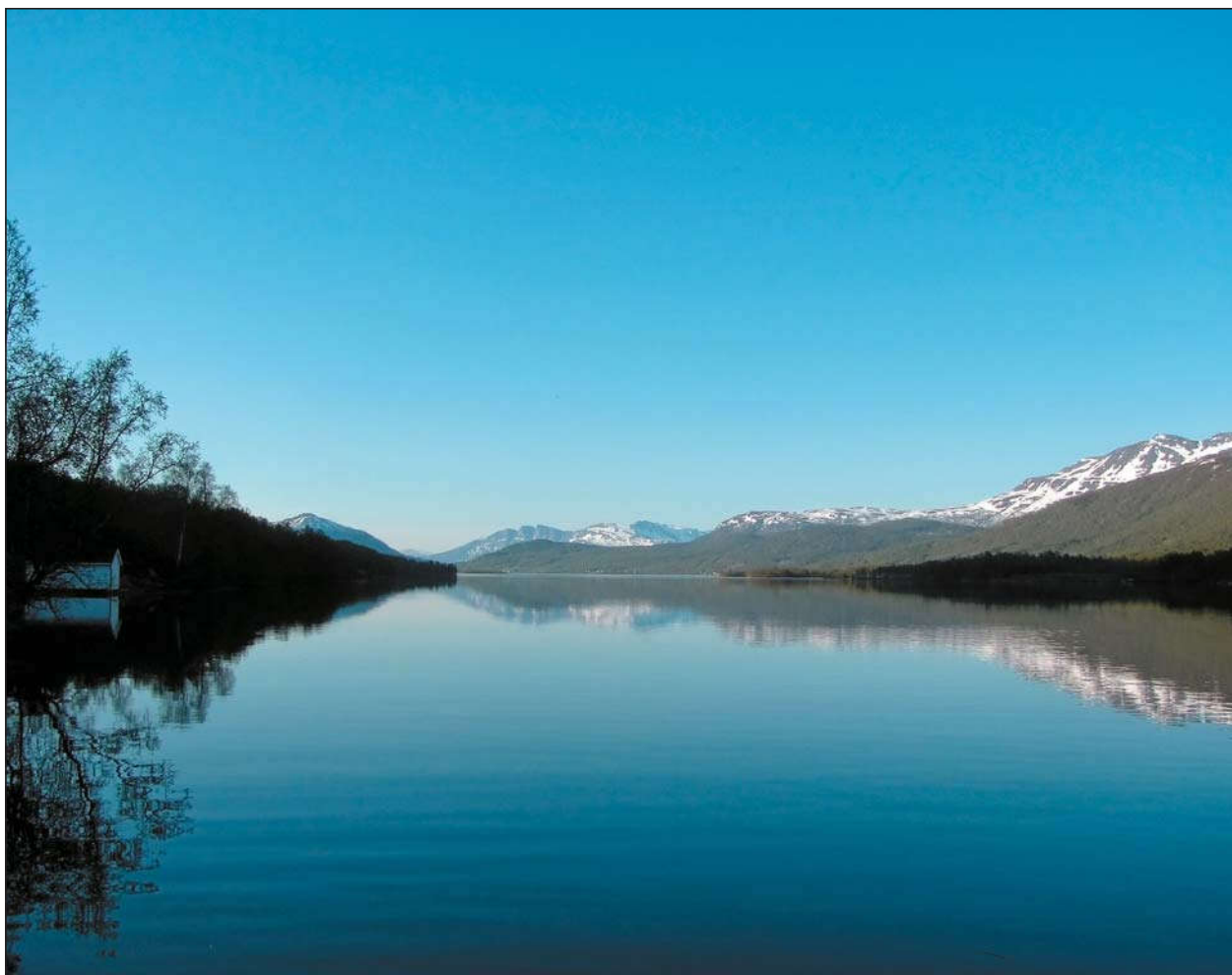
Другой вопрос, который волнует нас больше всего: связаны ли биологические различия между популяциями *C. pallasii* с наличием и количеством чужеродных аллелей? Поясним эту идею на другом, лучше разработанном примере. При заселении Евразии (примерно 50 тыс. лет назад), люди нашего вида (*Homo sapiens*) гибридизовали с другим человеческим видом, неандертальцами [5, 6]. По молекулярно-генетическим данным, гибриды, как и положено межвидовым гибридам, были редкими. И несчастными в личной жизни [7]. Тем не менее интрогрессия состоялась. В результате сегодня все евразийцы несут в своих геномах от 1.5 до 4 % неандертальских генов. Распределены они по геному неслучайно. По некоторым генам их частота непропорционально высока, что косвенно указывает на то, что этим аллелям благоприятствовал естественный отбор. Некоторые из них, действительно, дают своим носителям преимущества, в частности к жизни в холодных климатических условиях. Сапиенсы, как выходцы из жаркой Африки, не имели этих генетических адаптаций и «позаимствовали» их у коренных жителей холодных областей Земли, неандертальцев. Ситуация с рядом других «неандертальских» аллелей,

например, сцепленных с предрасположенностью к курению табака и депрессии, конечно, менее однозначна [5, 6]. И так, «чужие» аллели не только оказываются маркерами различий между популяциями (у евразийцев неандертальские аллели есть, а у африканцев нет), но и напрямую определяют популяционные фенотипы: как преимущества, так, возможно, и недостатки представителей разных популяций. Мы полагаем, что интрогрессивная гибридизация, несмотря на издержки, связанные с пониженной приспособленностью гибридов, — это источник адаптаций и фактор формирования. Что у людей, что и у сельдей.

Озерная сельдь

В сотне километров к западу от Балсфиорда, среди гор, раскинулось заповедное озеро Россфиорд, сообщаемое с морем короткой рекой. Россфиорд — один из редкого типа водоемов, морских озер (подробнее см. [8]). Поверхност-

ные воды озера пресные, глубинные соленые, причем глубже 15 м отравлены сероводородом. В линзе соленой аэрированной воды ютится сообщество морских организмов, заселившее озеро в стародавние времена, когда уровень воды в океане был выше, и озеро было морским заливом. Среди обитателей этого морского «аквариума» есть и сельдь, резко уклоняющаяся по морфологии и поведению от морских сородичей. По некоторым признакам, например по числу позвонков, она занимает промежуточное положение между *C.barengus* и *C.pallasii*. Может быть, генофонд реликтовой сельди «зафиксировал» давнее проникновение тихоокеанской сельди в глубь ареала атлантической, а то и ранний этап гибридизации между ними? Положа руку на сердце, признаемся, что к исследованию сельди Россфиорда нас подталкивала не только научная логика, но и уязвленное самолюбие. Статьи про гибридизацию у сельдей принимались к печати в научных журналах с большим трудом. Анонимные рецензенты, в которых угадывались эксперты по атланти-



Морское озеро Россфиорд, где добывали рыбу для нашего исследования.

Фото П.П.Стрелкова

ческой сельди, реагировали бурно на наши тексты, и это даже можно понять. Интрогрессия, образно выражаясь, есть палка о двух концах. Если генофонды европейской *C.pallasii* «загрязнены» аллелями *C.barengus*, то, вероятно, справедливо и обратное. «На кону стояла» интерпретация генетической изменчивости атлантической сельди — одной из важнейших промысловых рыб Мирового океана.

Не будем описывать все сложности организации полевого исследования в чужой стране, в глуши, в заповеднике. Мы приехали на берег Россфиорда, когда с него еще не сошел лед. На берегу нас встречал, с лицензией на научный лов в руках, «перевербованный» норвежский ихтиолог Трулс Моум из Университета Нордланда. Не покладая рук мы охотились за реликтовой сельдью. Наши сети принесли всю ихтиофауну озера: форель, трехиглую колюшку, сайду, речную камбалу, треску. И сельдь. Три рыбы, всего три рыбы — безнадежно мало для популяционного исследования! Провал был публичным: из-за занавесок красных домиков с черными крышами мы чувствовали взгляды жителей коммуны Россфиорд, потомственных рыбаков, которым уже полвека закон не разрешал опускать сети в эти заповедные воды.

Прошло полгода, и под Рождество к порогу лаборатории Трулса доставили объемную посылку — пенопластовую коробку вроде тех, в которые норвежские рыбаки пакут свой улов. В коробке лежали прекрасные серебристые рыбы. Это был подарок от коммуны Россфиорд. Старые рыбаки, помнившие с молодости секреты лова озерной

сельди, закрыли нашу лицензию. У каждой первой рыбы мы нашли митохондрии *C.barengus*, у каждой второй — *C.pallasii*. По аллозимам сельдь из Россфиорда оказалась похожей на сельдь из Балсфиорда.

Какие все-таки странные сельди живут в северной Норвегии. Вроде уже и не тихоокеанские. Но еще далеко не атлантические. То ли «два в одном», то ли уже что-то третье, новые гибридные таксоны. Пример сельди из Балсфиорда показывает, что гибридная сельдь может обитать в тех же водах, что и атлантическая, и нереститься поблизости (на другой глубине), сохраняя при этом свою идентичность. Пример сельди из Россфиорда, заточенной в морском озере, показывает, что атлантическая и гибридные сельди сосуществуют в этих водах многие поколения. Было бы интересно «познакомить» гибридную сельдь со вторым родителем, *C.pallasii*. Посмотреть, воспримут ли они друг друга как брачных партнеров. К сожалению, природа для нас такой эксперимент не поставила. И остается вопрос об атлантической сельди. Если гены другого вида, пусть в малых количествах, сохраняются в генофондах людей Евразии и через 50 тыс. лет после ограниченного контакта с неандертальцами, разве мы не вправе ожидать того же у океанической норвежской сельди, факт интрогрессивной гибридизации которой с *C.pallasii* в северной Норвегии и в Белом море доказан? Нет, не мог этот тихоокеанский вид не «наследить» в генофондах популяций атлантического. А значит, погоню за гибридной сельдью надо продолжить. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 16-04-00723 а) и Санкт-Петербургского государственного университета (проект 1.38.253.2014).

Литература

1. Jørstad K.E., Dable G., Paulsen O.I. Genetic comparison between Pacific herring *Clupea pallasii* and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring *Clupea harengus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V.51. P.233–239. Doi:10.1139/f94-309.
2. Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C.pallasii*) in the north of Europe // Mar. Biol. 2015. V.162. P.39–54. Doi:10.1007/s00227-014-2564-x.
3. Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R. Phylogeography of amphiboreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // BMC Evol. Boil. 2013. V.13. P.1–16. Doi:10.1186/1471-2148-13-67.
4. Lajus D.L. Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring: historical perspective and present state // ICES Marine Science Symposia. 2002. V.215. P.315–322.
5. Sankararaman S., Mallick S., Dannemann M. et al. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans // Nature. 2014. V.507. P.354–357. Doi:10.1038/nature12961.
6. Simonti C.N., Vernot B., Bastarache L. et al. The phenotypic legacy of admixture between modern humans and Neandertals // Science. 2016. V.351. P.737–741. Doi: 10.1126/science.aad2149.
7. Mendez F., Poznik D., Castellano S., Bustamante C. The Divergence of Neandertal and Modern Human Y Chromosomes // The American Journal of Human Genetics. 2016. V.98. P.728–734. Doi:10.1016/j.ajhg.2016.02.023.
8. Стрелков П.П. Мир морских озер // Природа. 2015. №8. С.12–20.