

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.  
Материалы IX международной конференции  
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия  
Петрозаводск, 2005. С. 274-279.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МАЛОПОЗВОНКОВЫХ СЕЛЬДЕЙ РОДА *CLUPEA* ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА И ВНЕШНИХ РАЙОНОВ БЕЛОГО МОРЕЙ

А.В. СЕМЕНОВА<sup>1</sup>, А.П. АНДРЕЕВА<sup>1</sup>, А.К. КАРПОВ<sup>1</sup>, С.Н. ТАРАСОВ<sup>2</sup>, Н.И. СТАСЕНКОВА<sup>2</sup>,  
К. ЙОРСТАД<sup>3</sup>, Г.Г. НОВИКОВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова

<sup>2</sup> Северное отделение Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (СевПИИРО), Архангельск

<sup>3</sup> Институт Морских Исследований, Берген, Норвегия

Проведен анализ генетической изменчивости и размерно-возрастной структуры нерестового стада малопозвонковых сельдей рода *Clupea* юго-восточной части Баренцева моря, Мезенского залива и Горла Белого моря в 1995-2002 гг. Выявлена стабильность генетических характеристик нерестовых скоплений сельдей в течение нескольких лет. Достоверных различий по частотам аллелей 4 полиморфных локусов между сельдями с различных нерестилищ не обнаружено, уровень межпопуляционного генного разнообразия  $G_{st}=0,26\%$ . Показаны генетические различия малопозвонковых сельдей европейского севера от многопозвонковых сельдей Атлантического океана.

A.V. Semyenova, A.P. Andreeva, A.K. Karpov, S.N. Tarasov, N.I. Stasenkov, K. Jorstad & G.G. Novikov. Genetic and biological differentiation of low-vertebrate herrings of the genus *Clupea* from the south-east Barents Sea and White Sea external areas // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 274-279.

Genetic variation and the size and age structure of spawning groups of low-vertebrate herrings of the genus *Clupea* caught in south-eastern part of the Barents Sea, Mezen Gulf and Gorlo of the White Sea in 1995-2002 is analysed. The genetic characteristics of spawning aggregations of herrings are stable during several years. No significant differences by frequencies of alleles of 4 polymorphous loci between samples of herring from different spawning grounds is found, the value of the interpopulational genetic differences make  $G_{st}=0,26\%$ . It is shown the genetic differentiation between groups of low-vertebrate herring of the European North and high-vertebrate herring from Atlantic Ocean.

В пределах всего юго-восточного мелководья Баренцева моря от Канина Носа до Карских ворот обитают малопозвонковые сельди. По морфо-биологическим и экологическим параметрам они сходны с сельдями внутренних заливов Белого моря, Мезенского залива и Горла Белого моря, а также малопозвонковыми сельдями Тихого океана (Марти, 1952; Световидов, 1952). В настоящее время нет единого мнения относительно популяционной структуры малопозвонковых сельдей европейского севера. Одни исследователи признают существование самостоятельных локальных форм этих сельдей в отдельных районах юго-восточной части Баренцева моря, вплоть до придания некоторым стадам собственного таксономического статуса (Рабинерсон, 1927; Макушок, 1934, 1935; Есипов, 1938; Дмитриев, 1946). Другие рассматривают малопозвонковых сельдей Баренцева моря как единое стадо – чешско-печорскую сельдь, к которой относят также и сельдей Мезенского залива (Рыженко, 1938; Световидов, 1952). Несомненно, что изучения только морфометрических и биологических параметров недостаточно

для решения вопроса дифференциации малопозвонковых сельдей. Кроме того, вызывает интерес возможность репродуктивного взаимодействия и генетического влияния огромной по численности популяции многопозвонковых атлантических сельдей, находящихся в тесном географическом соседстве с малопозвонковыми сельдями.

### Материал и методика

Материал для исследований был собран с 1995 по 2002 гг. на основных нерестилищах малопозвонковых сельдей в юго-восточной части Баренцева моря. Значительная часть материала была любезно предоставлена нам сотрудниками СевПИИРО. Большинство проб были собраны во время нереста сельдей, но несколько выборок представлено нагульными скоплениями сельдей, что учитывалось при анализе результатов (Рис. 1). Всего были проанализированы 22 выборки сельдей, общее количество исследованных особей составило 1383 экз. Методом электрофореза в полиакриламидном и крахмальном гелях было исследовано около 30 структурных

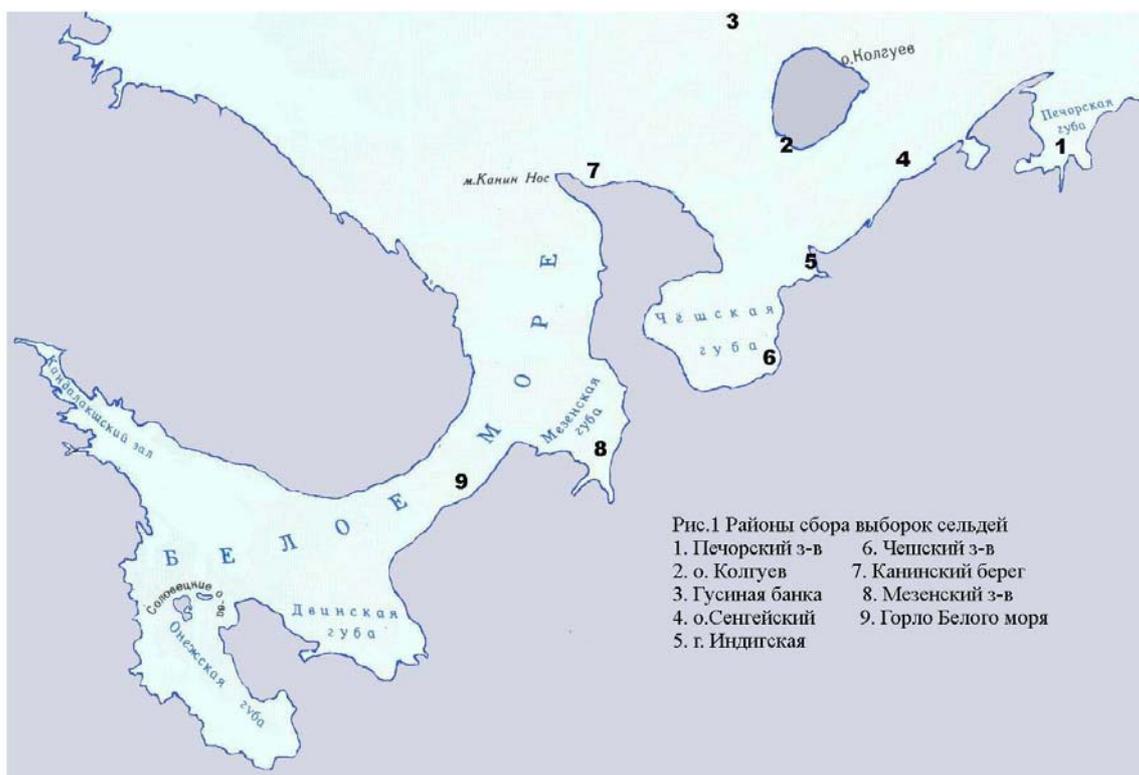


Рис.1 Районы сбора выборок сельдей  
 1. Печорский з-в      6. Чешский з-в  
 2. о. Колгуев      7. Канинский берег  
 3. Гусиная банка    8. Мезенский з-в  
 4. о.Сенгейский    9. Горло Белого моря  
 5. г. Индигская

турных ферментных белковых систем, из которых четыре, *LDH-1\**, *LDH-2\**, *MDH-4\**, *GPI-1\** - локализованные в мышцах, оказались полиморфными и на их основании проводили анализ генетической дифференциации сельдей. Все особи подвергались общему биологическому анализу: определялись длина тела по Смитту (АС), пол, стадия зрелости гонад, возраст, просчитывалось число позвонков (без уростилия). Статистическую обработку данных проводили с помощью критерия  $\chi^2$ , F- критерия Фишера. Анализ генного разнообразия (Nei, 1973) проведен с помощью программы GENESTAT-PC (Lewis, Whitkus, 1989).

### Результаты и обсуждение

Для отнесения изучаемых нами сельдей к определенной группе (малопозвонковых или многопозвонковых) был проведен подсчет позвонков. Однако необходимо принимать во внимание, что этот признак не является абсолютным при дискриминации малопозвонковых и многопозвонковых сельдей, поскольку число позвонков у этих групп может значительно перекрываться (47-57 и 51-60 соответственно) (Световидов, 1952). Большинство особей оказались малопозвонковыми (49-56 позвонков) (Табл. 1). В выборках из районов о-ва Колгуев, Канинского берега отмечены единичные экземпляры, имеющие 57-58 позвонков. Достоверных различий по этому признаку между сельдями в выборках не выявлено.

В результате исследований, проведенных в течение нескольких лет в период нереста сельдей на основных нерестилищах в Чешско-Печорском районе и внешних районах Белого моря, было обнаружено

Таблица 1. Среднее число позвонков у сельдей

Район сбора	Дата поимки	Ср. число позвонков
о. Колгуев	июнь 1996	53,71
	июнь 1997*	53,60
	июль 1997*	54,35
о. Сенгейский	июнь 1996	53,30
	июнь 1996	53,45
г. Индигская	июнь 1996	53,45
	июнь 2002*	53,75
г. Чешская	июль 2002*	53,10
	июль 2002*	53,90
Канинский берег	июль 1996	53,24
Мезенский залив	июнь 1996	53,46
Горло Белого моря	июнь 1996	53,46

Примечание: \*выборки собраны во время нагула

что сельди, размножающиеся на одном нерестилище, а также группировки из различных нерестилищ очень близки друг другу по размерам (Рис. 2). В нагульных скоплениях дисперсия сельдей по размерам больше, так как в их составе много молоди рыб. Возраст сельдей на нерестилищах от 5 до 11 лет, преобладают рыбы 6–8 летнего возраста. Нагульные скопления сельдей представлены, также, и молодь 1-2- летнего возраста (Табл. 2).

Размерно-возрастная структура сельдей на нерестилищах в этом районе (на основании анализа собственных и литературных данных) остается стабильной на протяжении 40-50 лет (Табл. 3, 4).

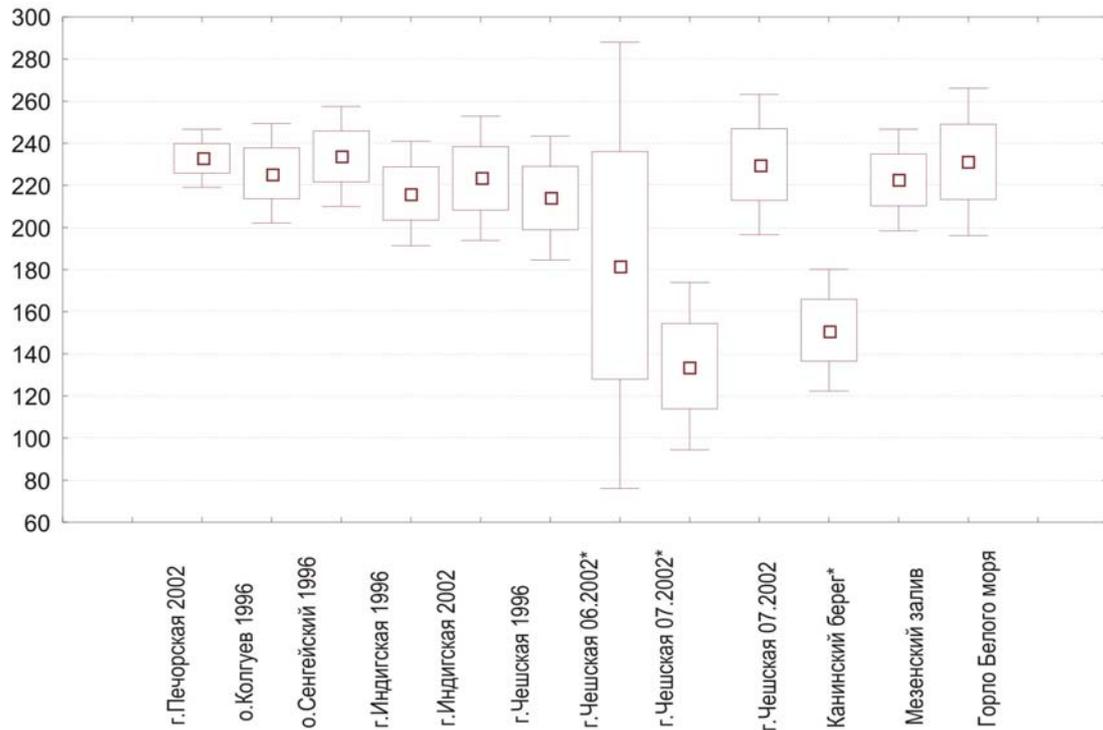


Рис. 2. Размерный состав сельдей их юго-восточной части Баренцева моря (АС, мм)

Таблица 2. Возрастной состав сельдей исследованных районов (%)

Районы	Возраст (годы)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
г. Печорская					5	26	53	11	5		
о-в Колгуев				1,9	3,8	15,3	47,1	30,7	0,9		
о-в Сенгейский						12,6	47,3	38,9	1		
г. Индиговская					2,3	7,1	52,3	38,1			
Канинский берег*	5	67	23	2	2	1					
г. Чешская 07.2002					10	31	33	15	7	3	1
г. Чешская 06.2002*	7	10	20	12	24	7	5				
г. Чешская 07.2002*	4	78	12	2	1		1				
Мезенский залив					1	7	61	28		1	1
Горло Белого моря					4,4	8,7	49,4	36,2			1,1

Примечание: \* - выборки собраны во время нагула.

Таблица 3. Размерно-возрастной состав (по наблюдаемым данным) сельдей в 1995-2002гг. (АС, мм.)

Район сбора	Время поимки	Возраст								
		2	3	4	5	6	7	8	9	
Печорский з-в	Июнь				222	228	238	241		
г. Чешская	Июнь				214	223	225	240		
г. Индиговская	Июнь				193	215	222	236		
о. Колгуев	Июль			161	186	213	225	234	236	
Горло	Июнь				199	216	226	246		
Мезенский з-в	Июнь				203	218	230	243		

Таблица 4. Размерно-возрастной состав сельдей в 1950-1970 гг. (по Марти, 1952; Тамбовцеву, 1957) (АС, мм)

Район сбора	Время поимки	Возраст							
		2	3	4	5	6	7	8	9
Печорский з-в	Июнь				217	221	230	252	
г. Чешская	Июнь	125	164	181	204	218	231	245	256
Мезенский з-в	Июнь	120	157	175	197	213	223	235	259

Распределения фенотипов во всех выборках сельдей, собранных во время нереста, соответствовало теоретическому распределению Харди-Вайнберга. В то время как в выборках, которые были собраны в период нагула, во многих случаях были обнаружены отклонения от равновесного распределения по локусам *LDH-1\** и *LDH-2\** (обнаружен дефицит гетерозигот). Неравновесность была обнаружена в выборках из Гусиной банки -  $p < 0.01$ , о-ва Колгуев (июнь и июль 1997 г.) -  $p < 0.05$ , губы Чешской (июнь и июль 2002 г.) -  $p < 0.01$ , Канинского берега  $p < 0.01$ . Во всех этих выборках отклонения были связаны с присутствием особей, имеющих редкие для малопозвоновых сельдей фенотипы *LDH-1\*160160* и *LDH-2\*100100*. Количество таких особей в выборках было незначительно – от 1 до 5, кроме улова из района Канинского берега, где число рыб с указанными фенотипами составило около 30% общего объема выборки. Все эти особи были половозрелыми в возрасте одного – двух лет. Принимая во внимание почти полное доминирование аллелей *LDH-1\*160* и *LDH-2\*100* у атлантических многопозвоновых (Grant, 1984; Jorstad et al., 1994) сельдей, можно рассматривать особей, гомозиготных по таким аллелям, как молодь атлантических сельдей, попавших в нашу выборку. В тех случаях, когда количество особей, имеющих «атлантические» фенотипы в выборках было незначительно, такие экземпляры из анализа были исключены, после чего распределения фенотипов в этих выборках стали соответствовать теоретическому соотношению Харди-Вайнберга. Выборка из района Канинского берега была исключена из анализа дифференциации мадопозвоновых сельдей.

Недостоверность отличий от равновесного распределения фенотипов по всем локусам в большинстве выборок косвенно подтверждает корректность генетической трактовки электрофоретической картины и позволяет характеризовать эти группы частотами аллелей (Табл. 5).

Исследования генетической изменчивости сельдей, проводимые на одних и тех же нерестилищах в течение нескольких лет, показывают стабильность генетических характеристик нерестовых стад (Табл. 5), сельди из одного района весьма близки из года в год по частотам аллелей полиморфных локусов. В то же время, нагульные группировки сельдей в некоторых случаях отличаются от нерестовых стад из того же района. Так сельди с нерестилища из губы Чешской 1997 г. отличаются ( $p < 0.05$ , *LDH-2\**) от

нагульного скопления особей, выловленных в этом районе в июне 2002 г.

Помимо стабильности генетических параметров нерестовых группировок на отдельных нерестилищах в течение нескольких лет нерестовые стада сходны и по своим биологическим показателям. Что, вероятно, свидетельствует о географической приуроченности группировок сельдей к определенным нерестилищам. Поэтому вполне правомерно объединить выборки разных лет, и сельдей из одного района характеризовать средневзвешенными значениями частот аллелей (Табл. 5).

При попарном сравнении группировок сельдей по частотам аллелей полиморфных локусов достоверных различий между сельдями из различных районов обнаружено не было. Анализ генного разнообразия (Gst), проведенный на основании 4 полиморфных локусов, показал, что большая часть генного разнообразия распределена внутри популяций-99,74%, и только 0,26% приходится на межпопуляционные различия, что свидетельствует об очень низком уровне генетической дифференциации малопозвоновых сельдей в юго-восточной части Баренцева моря и отсутствии репродуктивной изоляции стад в каждом из районов.

Исследуя дифференциацию малопозвоновых сельдей северо-восточной Атлантики, не следует забывать, что они находятся в тесном соседстве с группой многопозвоновых сельдей и возможность генетического контакта между ними не исключена. Одной из проблем является дискриминация их друг от друга. По генетическим характеристикам между малопозвоновыми и многопозвоновыми сельдями были обнаружены различия. В локусах *LDH-1\**, *LDH-2\**, *IDHP-2\**, *GPI-1\** у них практически фиксированы разные аллели, а по частотам некоторых других локусов они достаточно четко различаются (Jorstad et al., 2001; Семенова и др., 2004).

Нами были обнаружены экземпляры молодки многопозвоновых сельдей в нагульных сборах, но на нерестилищах особи, имеющие генотипы, характерные для многопозвоновых сельдей, не отмечены. Это согласуется с данными экологических наблюдений о заходах молодки атлантических сельдей в Чешско-Печорский район и Белое море и не противоречит мнению большинства авторов об отсутствии нереста атлантических сельдей на нерестилищах малопозвоновых сельдей (Аверинцев, 1927; Тамбовцев, 1966). В связи с этим нам кажется важным оценить генетическую близость сельдей Чешско-Печорского района к другим популяциям мало-

Таблица 5. Частоты аллелей полиморфных локусов у сельдей исследованных районов

Район сбора	Дата поимки	LDH-1*		LDH-2*			MDH-4*		GPI-1*				
		*200	*160	*120	*100	*70	**100	*70	*200	*150	*100	*70	*50
г. Печорская	июнь 1995	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,967	0,033	0,333	0,600	0,067	0,000	0,000
		n=15		n=15			n=15				n=15		
	июнь 1995	0,980	0,020	0,980	0,020	0,000	0,990	0,010	0,270	0,690	0,040	0,000	0,000
		n=50		n=50			n=50				n=50		
	июнь 1997	1,000	0,000	0,884	0,116	0,000	0,961	0,038	0,346	0,577	0,077	0,000	0,000
	n=12		n=13			n=13				n=13			
	июнь 2002	1,000	0,000	0,950	0,050	0,000	1,000	0,000	0,300	0,700	0,000	0,000	0,000
		n=20		n=20			n=20				n=20		
тест на гомогенность	F	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	$\chi^2$	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	q	0,989	0,011	0,964	0,036	0,000	0,985	0,015	0,296	0,663	0,040	0,000	0,000
	n	97		98			98				98		
о. Колгуев	июнь 1995	0,988	0,012	0,962	0,038	0,000	0,963	0,037	0,269	0,717	0,013	0,000	0,000
		n=40		n=40			n=41				n=39		
	июнь 1996	0,0979	0,021	0,974	0,026	0,000	0,968	0,031	0,312	0,677	0,005	0,005	0,000
		n=97		n=96			n=96				n=96		
	июнь 1997*	1,000	0,000	0,992	0,007	0,000	0,970	0,030	0,181	0,775	0,029	0,000	0,014
	n=67		n=67			n=67				n=67			
	июнь 1997*	1,000	0,000	0,986	0,135	0,000	0,993	0,007	нет данных				
		n=74		n=76			n=79						
	июль 2002	1,000	0,000	0,900	0,100	0,000	1,000	0,000	0,350	0,650	0,000	0,000	0,000
		n=10		n=10			n=10				n=10		
тест на гомогенность	F	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	$\chi^2$	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	q	0,991	0,009	0,977	0,023	0,000	0,976	0,024	0,265	0,714	0,014	0,002	0,004
	n	287		289			293				212		
Гусиная банка	июнь 1998*	1,000	0,000	0,925	0,075	0,000	0,980	0,020	0,280	0,710	0,005	0,005	0,000
		n=100		n=100			n=100				n=100		
о. Сенгейский	июнь 1996	1,000	0,000	0,948	0,052	0,000	0,974	0,026	0,343	0,640	0,016	0,000	0,000
		n=95		n=96			n=96				n=96		
г. Индигская	июль 2002	1,000	0,000	0,925	0,075	0,000	0,975	0,025	0,400	0,600	0,000	0,000	0,000
		n=20		n=20			n=20				n=20		
	июнь 1996	0,988	0,012	0,965	0,035	0,000	0,988	0,012	0,392	0,595	0,012	0,000	0,000
	n=42		n=42			n=42				n=42			
тест на гомогенность	F	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	$\chi^2$	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	q	0,992	0,008	0,954	0,046	0,000	0,984	0,016	0,395	0,597	0,008	0,000	0,000
	n	62		62			62				62		
г. Чешская	июнь 1996	0,984	0,016	0,968	0,031	0,000	0,974	0,026	0,255	0,734	0,010	0,000	0,000
		n=96		n=96			n=96				n=96		
	июнь 1997	0,971	0,029	0,943	0,057	0,000	0,971	0,028	0,271	0,721	0,071	0,000	0,000
		n=70		n=70			n=70				n=70		
	июль 1997	1,000	0,000	0,988	0,012	0,000	0,988	0,012	нет данных				
	n=42		n=42			n=42							
	июнь 2002*	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,958	0,042	0,294	0,618	0,088	0,000	0,000
		n=37		n=35			n=36				n=34		
	июль 2002*	1,000	0,000	0,949	0,051	0,000	0,984	0,015	0,213	0,723	0,032	0,032	0,000
		n=99		n=99			n=99				n=94		
	июль 2002	1,000	0,000	0,978	0,022	0,000	0,989	0,011	0,289	0,611	0,094	0,006	0,000
		n=90		n=90			n=90				n=90		
тест на гомогенность	F	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	$\chi^2$	p>0,05		p>0,05			p>0,05				p>0,05		
	q	0,992	0,008	0,966	0,034	0,000	0,979	0,021	0,259	0,690	0,042	0,009	0,000
	n	434		432			432				383		
Канинский берег	июль 2002*	0,881	0,119	0,730	0,255	0,015	0,890	0,110	0,173	0,540	0,199	0,051	0,036
		n=100		n=100			n=100				n=98		
Мезенский залив	июнь 1996	0,984	0,016	0,958	0,042	0,000	0,979	0,021	0,307	0,682	0,010	0,000	0,000
		n=96		n=96			n=96				n=96		
Горло Белого моря	июнь 1996	0,995	0,005	0,947	0,053	0,000	0,967	0,032	0,289	0,705	0,005	0,000	0,000
		n=96		n=96			n=93				n=95		

Примечание: · средневзвешенные частоты аллеле, \* - выборки сельдей собраны во время нагула.

F – критерий Фишера,  $\chi^2$  – тест на гомогенность.

позвонковых и многопозвонковых сельдей. Для этого мы сопоставили их по частотам аллелей исследованных нами полиморфных систем, на основании которых были вычислены показатели генетического сходства – стандартные генетические расстояния по Нею (Nei, 1972). На основании литературных сведений и собственных данных было проведено сравнение генетических характеристик сельдей, обитающих в бассейнах Атлантического и Тихого океанов, Белом море и Канинско - Печорском районе. Анализ показал (Табл. 6), что все выборки многопозвонковых сельдей, собранные в бассейне Атлантического океана (районы северной Америки, Норвежского, Балтийского морей) являются чрезвычайно сходными между собой по генетическим характеристикам ( $D=0$ ).

Генетические расстояния между выборками тихоокеанских сельдей (р-н Британской Колумбии), беломорских и канинско-печорских сельдей гораздо меньше, чем между ними и атлантическими многопозвонковыми сельдями. Наиболее близки между

собой чешско-печорские и беломорские сельди. Однако, данные генетических различий нельзя формально трактовать в систематическом плане.

### Выводы

1) Показана стабильность биологических параметров малопозвонковых сельдей на протяжении 40-50 лет.

2) Обнаружен полиморфизм у сельдей по 4 ферментным локусам: *LDH-1\**, *LDH-2\**, *MDH-4\**, *GPI-1\**.

3) Выявлена стабильность генетических параметров нерестовых стад сельдей в течение 2-5 лет.

4) Генетических различий по исследованному локусу между сельдями внешних районов Белого моря (Мезенского залива и Горла) и юго-восточных районов не обнаружено.

5) Показаны генетические различия малопозвонковых сельдей европейского севера от многопозвонковых сельдей Атлантического океана.

Таблица 6. Стандартные генетические расстояния (по Нею) между сельдями рода *Clupea* на ареале (по данным Grant, 1984; Jorstad et al., 1994; Семенова и др., 2004)

	Северная Америка	Норвежское море	Балтийское море	Британская Колумбия	Белое море
Сев. Америка					
Норвежское море	0,0000				
Балтийское море	0,0000	0,0000			
Брит. Колумбия	1,0991	1,1211	1,1260		
Белое море	1,5190	1,5038	1,5014	0,1360	
Чешско-Печорский р-н	1,5890	1,5800	1,5749	0,1248	0,0016

### Литература

- Аверинцев С.В. 1927. Сельди Белого моря // Труды НИИ рыбного хозяйства и океанографии. Т. 2. Вып. 1. С. 41-47.
- Дмитриев Н.А. 1946. Биология и промысел сельди в Белом море. М. Пищепромиздат. С. 1-88.
- Есипов В.К. 1938. О малопозвонковых сельдях Карского и Баренцева морей // Тр. ПИНРО. Вып.1. С. 149-159.
- Макушок М.Е. 1934. Сельди Печорского моря // За рыбн. индустрию Севера. №8. С. 12-15.
- Макушок М.Е. 1935. Сельди Карского моря // За рыбн. индустрию Севера. №1. С. 2-7.
- Марти Ю.Ю. 1952. Семейство сельдевых // Промысловые рыбы Белого и Баренцова морей. Л. С. 42-75.
- Рабинерсон А.И. 1927. Беломорская сельдь и ее биологические особенности // Карело-Мурманский край. №12. С. 36-49.
- Рыженко М.И. 1938. Предварительные результаты исследований сельди Печорского моря // Рыбн. хоз-во. №4-5. С. 34-41.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые. М. Л. Т.2. Вып. 1. 331 с.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Фролов С.Б., Феоктистов Е.И., Новиков Г.Г. 2004. Генетическая

изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 44. №2. С. 207-217.

Тамбовцев В.М. 1957. Биологическое обновление промысла беломорской сельди // Труды ПИНРО. Вып. 9. С. 234-242.

Тамбовцев В.М. 1966. О заходах атлантической сельди (*Clupea harengus harengus*) в Белое море // Труды ПИНРО. Вып.17. С. 223-236.

Grant W.S. 1984. Biochemical population genetics of Atlantic herring *Clupea harengus* // Copeia. №2. P. 357-364.

Jorstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I. 1994. Genetic comparison between Pacific herring (*Clupea pallasii*) and Norwegian fjord stock of Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. Suppl. 1. P. 233-239.

Jorstad K.E., Novikov G.G., Stasenkov N.J., Rottingen I., Stasenkov V.A., Wennelik V., Golubev A.N., Karpov A.K., Telitsina L.A., Andreeva A.P., Stroganov A.N. 2001. Intermingling of herring stocks in the Barents sea area // Herring: Expectations for a New Millennium. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-04, Fairbanks. P. 629-633.

Lewis P., Whitkins R. 1989. GENESTAT-PC (version 2.1). Dept. of Botany, Ohio State University Columbus, Ohio.

Nei M. 1972. Genetic distance between populations // Am. Nat. 106. P. 283-292.