

Е. В. Пономарева¹, А. М. Хрусталева², М. В. Пономарева¹, А. А. Волков², Е. А. Шубина³

Особенности разнообразия гаплотипов Д-петли мтДНК нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum

Аннотация. В работе проанализированы гаплотипы полной последовательности Д-петли мтДНК у 60 особей нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) из материковой (р. Анадырь, р. Пахача, оз. Азабачье, р. Камчатка, р. Воровская) и островной части (острова Итуруп, Парамушир, Шумшу) ареала. После множественного выравнивания полученных последовательностей исследован участок мтДНК длиной 1025 п.н., включающий полную последовательность Д-петли, GC-содержание этого фрагмента составляло 39.8%. Было выявлено 4 полиморфных сайта (0.3% от всех сайтов), из них информативных 4, все замены транзиции, и выявлено 4 индела. Только одна замена наблюдается в участке Д-петли до поли-Т повтора, остальные переменные сайты расположены во второй половине исследуемого фрагмента мтДНК. Для нерки характерно низкое разнообразие гаплотипов Д-петли: всего было выявлено 4 гаплотипа по заменам и 7 гаплотипов с учетом инделов. Были выявлены две гаплогруппы, отличающиеся по трем заменам. Выделено два наиболее распространенных гаплотипа А и В, отличающихся на 3 замены. Гаплотипы А и В присутствуют в обеих группах популяций, еще 2 гаплотипа обнаружены среди материковых популяций. На Курильских островах присутствуют только А и В гаплотипы. С учетом инделов гаплотипы А и В отличаются на 3 замены и 2 индела, и выделяется гаплотип, обнаруженный только у рыб Курильских островов. С учетом инделов индекс разнообразия гаплотипов (Hd) увеличивается до 0.75, индекс разнообразия гаплотипов в материковых популяциях выше, чем в популяциях Курильских островов.

Таким образом, Д-петля митохондриальной ДНК нерки обладает структурными особенностями: большинство переменных сайтов расположено в участке от поли-Т повтора, и при низком гаплотипическом разнообразии присутствует большое количество инделов. При этом в структуре современного генетического разнообразия нерки прослеживается снижение численности и фрагментации ареала в течение позднего плейстоцена.

Ключевые слова: нерка; *Oncorhynchus nerka*; митохондриальная ДНК; Д-петля; индел.

Авторы:

Пономарева Екатерина Валериановна — кандидат биологических наук, научный сотрудник кафедры ихтиологии; e-mail: kponom@mail.ru;

Хрусталева Анастасия Михайловна — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник; e-mail: mailfed@mail.ru;

Пономарева Мария Валериановна — научный сотрудник кафедры ихтиологии; e-mail: ponomasha@mail.ru;

Волков Александр Анатольевич — старший научный сотрудник лаборатории молекулярной генетики; e-mail: alexavolkov@gmail.com;

Шубина Елена Александровна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник; e-mail: shubina@genebee.msu.ru.

¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, биологический факультет — МГУ им. М. В. Ломоносова; 119234, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ФГБНУ ВНИРО; 107140, Россия, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17;

³ Научно-исследовательский институт физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского (МГУ), — НИИФХБ им. А. Н. Белозерского (МГУ); 119992, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 40.

Введение. Нерка *Oncorhynchus nerka* Walbaum — один из наиболее исследованных промысловых видов дальневосточных лососевых [1, 2, 3, 4, 5 и др.], имеющий важное хозяйственное значение для северо-восточных регионов России. Генетические исследования являются базой для радио-

нальной эксплуатации и заводского разведения вида. Современные методы молекулярной генетики позволяют дополнить и более точно описать сложную внутривидовую структуру нерки, а также реконструировать и проследить происходящие эволюционные процессы. МтДНК — важ-

ный маркер для выявления эволюционных единиц внутри вида, и наиболее часто используется в филогенетических исследованиях из-за высокой скорости мутаций, не несущих селективной нагрузки. Большинство филогенетических исследований нерки построены на анализе последовательностей, кодирующих ген цитохрома *b* [6, 7]. Д-петля относится к некодирующим участкам мтДНК с наибольшей скоростью мутаций и поэтому часто используется во внутривидовых исследованиях для прослеживания недавних эволюционных событий. В связи с этим для уточнения путей формирования филогеографической структуры вида в нашем исследовании мы выбрали Д-петлю в качестве маркера. Для наших целей мы исследовали гаплотипы Д-петли нерки из водоемов материковой части ареала и с Курильских островов.

Материалы и методы. Всего было проанализировано 60 особей нерки из водоемов материковой части ареала — р. Анадырь, р. Пахача, оз. Азабачье, р. Камчатка, р. Воровская и Курильских островов — Итуруп, Парамушир, Шумшу. Выделение ДНК из плавников проводили с использованием набора QIAGEN DNeasy™ по протоколу производителя. Для амплификации Д-петли использовали последовательности праймеров HN20 и Trp02 [8]. Амплификацию проводили в 15 мкл смеси, содержащей 10X Taq буфер, 2 мМ Mg²⁺, 2.5 мМ dNTP's, 1 ед. Taq полимеразы (ДИАЛАТ, Россия), 5 пкМ каждого праймера, 1.5 мкл ДНК. Амплификацию проводили в термоциклере Tetrad 2 (BioRad Laboratories, Inc., США) в следующем режиме: I — 95°C 5 мин., затем 35 циклов II — 94°C 20 сек., 58°C 30 сек., 72°C 1 мин. 30 сек., III — заключительная элонгация 72°C — 10 мин. Анализ нуклеотидной последовательности проводили в генетическом анализаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems, США). Первичную обработку и множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе Geneious® 6.0.5 (Biomatters Ltd),

статистический и филогенетический анализ — в программах DnaSP V.5 [9], Geneious® 6.0.5 (Biomatters Ltd).

Результаты и обсуждение. После множественного выравнивания полученных последовательностей исследован участок мтДНК длиной 1025 п.н., включающий полную последовательность Д-петли, GC-содержание этого фрагмента составляло 39.8%. Было выявлено 4 полиморфных сайта (0.3% от всех сайтов), из них информативных 4, все замены транзиции, и выявлено 4 индела (indel — insertion/deletion, инсерция / делеция). Только одна замена наблюдается в участке Д-петли до поли-Т повтора (табл. 1), остальные вариабельные сайты расположены во второй половине исследуемого фрагмента мтДНК. Среди последовательностей на основе только замен выделено 4 гаплотипа, а с учетом инделов — 7 гаплотипов (табл. 1). Распределение гаплотипов по группам выборок «Курильские острова» и «Материковые» представлено в таблице 2.

Выделено два наиболее распространенных гаплотипа А и В, отличающихся на 3 замены (табл. 1, рис. 1). Гаплотипы А и В присутствуют в обеих группах популяций, еще 2 гаплотипа (В1, РН) обнаружены среди материковых популяций. На Курильских островах присутствуют только А и В гаплотипы. С учетом инделов гаплотипы А и В отличаются на 3 замены и 2 индела (табл. 1), и выделяется гаплотип, обнаруженный только у рыб Курильских островов. С учетом инделов индекс разнообразия гаплотипов (Hd) увеличивается до 0,75, индекс разнообразия гаплотипов в материковых популяциях выше, чем в популяциях Курильских островов (табл. 2).

Инделы — важные эволюционные события, которые часто вносят более значимые изменения в геном, чем замены, приводя к структурным изменениям в генах. Тем не менее, из-за сложности оценки относительной скорости возникновения

Таблица 1. Вариабельные сайты в последовательностях контрольного региона мтДНК нерки с гаплотипами, содержащими инделы (-)

Гаплотипы с инделами	Обозначение гаплотипа без учета инделов	Номер вариабельного сайта в выравнивании							
		20	570	739	740	801	835	971	986
Нар_1	А	С	—	—	—	С	А	А	А
Нар_2	А	—	—	—	А	—	—	—	—
Нар_3	РН	—	—	—	А	Т	—	—	—
Нар_4	В1	Т	С	—	А	Т	—	Г	Г
Нар_5	В	Т	С	—	А	Т	—	—	Г
Нар_6	В	Т	С	Т	А	Т	—	—	Г
Нар_7	В	Т	—	—	А	Т	—	—	Г

Таблица 2. Распределение гаплотипов в группах выборок «Курильские острова» и «Материки» с учетом инделов и индекс разнообразия гаплотипов (Hd) по группам

Гаплотипы с инделами	Обозначение гаплотипов без учета инделов	Курильские острова	Материки
Нар_1	A	0	4
Нар_2	A	13	10
Нар_3	PH	0	2
Нар_4	B1	0	4
Нар_5	B	1	13
Нар_6	B	1	4
Нар_7	B	8	0
Hd=0.750	Hd (без инделов)=0.576	Hd=0.537	Hd=0.772

инделов, они не учитываются в большинстве филогенетических методов при расчетах различий между геномами. В работах, посвященных эволюции разных организмов, этой проблеме уделяется все больше внимания, и было показано, что для большинства вирусных геномов скорость возникновения инделов примерно в 4 раза ниже, чем скорость возникновения замен [10]. Количество инделов в Д-петле других видов рыб меньше, чем у нерки: у щук — ни одного индела на 11 гаплотипов [11], у хариусов — 1 индел на 10 гаплотипов [12]. При этом у нерки инделы в Д-петле значительно влияют на разнообразие гаплотипов, увеличивая практически в два раза количество гаплотипов, и на различия между двумя наиболее распространенными гаплотипами.

Наличие двух наиболее распространенных гаплотипов мтДНК нерки было показано в работах с применением других маркеров: ПДРФ анализа фрагментов мтДНК [13], цитохрома *b* [6; 7], причем наблюдается сходная структура филогенети-

ческих отношений гаплотипов — две гаплогруппы, формируемые центральными гаплотипами и гаплотипами, отличающимися в большинстве случаев на одну замену; топология таких филогенетических структур относится к звездообразной. Наличие звездообразной топологии дерева указывает на значительное и быстрое возрастание генетического разнообразия группы [14], свидетельствует в пользу быстрой экспансии вида после численного сокращения. Гаплогруппы образуются вследствие прохождения вида через «бутылочное горлышко» (резкое сокращение численности), и вследствие «дрейфа генов» и «эффекта основателя» закрепляется один из гаплотипов.

Низкий уровень разнообразия гаплотипов, небольшие различия между гаплогруппами — указывают на недавнее сокращение численности нерки; если принять общепринятые скорости возникновения мутаций в Д-петле (1% за 1 млн. лет), то данные события по усредненным оценкам относятся к позднеплейстоценовым. Соответственно, эти особенности гаплотипов мтДНК указывают, вероятно, на события последнего оледенения, в результате которого нерка Северо-Востока России сохранилась в двух рефугиумах. Одним из предполагаемых рефугиумов, по мнению Брыкова с соавторами [13], мог быть палеобассейн в средней части реки Камчатки, что также подтверждается наличием обособленной формы гольца [15]. Считается, что последнее оледенение Камчатки носило горно-долинный характер [16]. При этом, по мнению Гросвальда [17], ледник мог происходить из Арктики и наступал из океана, выход рыбам в океанические воды в таком случае был закрыт, и нерка могла сохраниться в приледниковых долинных озерах, сократившись в численности и перейдя к пресноводному образу жизни (кокани). После отступления ледника, вероятно, нерка сно-

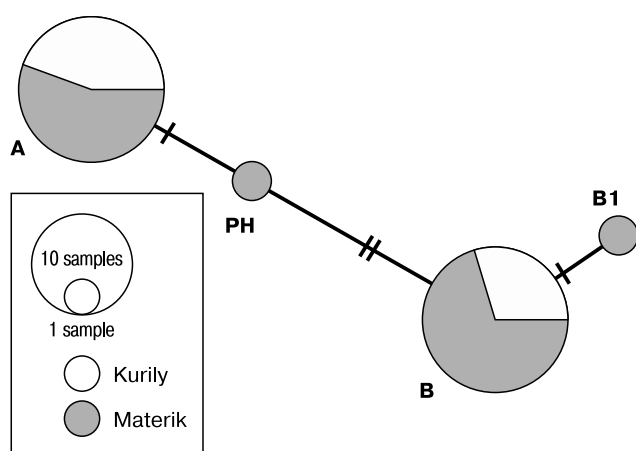


Рис. 1. Сеть гаплотипов Д-петли мтДНК исследованных рыб на основе алгоритма TCS. Белым цветом выделены гаплотипы рыб из водоемов Курильских островов, серым — из материковых водоемов

ва перешла к анадромной форме и достаточно быстро восстановилась в численности и расселилась по доступным водоемам. Для более точной реконструкции событий необходимо увеличить исследование выборок из разных частей ареала.

Заключение. Д-петля митохондриальной ДНК нерки обладает структурными особенностями:

большинство варибельных сайтов расположено в участке от поли-Т повтора, и при низком гаплотипическом разнообразии присутствует большое количество инделов. При этом в структуре современного генетического разнообразия нерки прослеживается снижение численности и фрагментации ареала в течение позднего плейстоцена.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант №17-04-00668 А «Роль нейтральной и адаптивной генетической изменчивости в формировании популяционной структуры нерки *Oncorhynchus nerka*».*

Литература

1. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика лососевых рыб / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова, В. Т. Омелченко. — М.: Наука, 1997. — 288 с.
2. Бугаев В. Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) / В. Ф. Бугаев — М.: Колос, 1995. — 464 с.
3. Варнавская Н. В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей / Н. В. Варнавская — Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2006. — 488 с.
4. Хрусталева А. М. Комплексный метод дифференциации нерки (*Oncorhynchus nerka*) азиатских стад / А. М. Хрусталева — М.: Изд-во ВНИРО, 2007. — 165 с.
5. Хрусталева А. М. Реконструкция послеледникового расселения азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* / А. М. Хрусталева [и др.] // Тр. ВНИРО. — 2016. — Т. 161. — С. 65–77.
6. Бачевская Л. Т. Генетическое разнообразие нерки (*Oncorhynchus nerka*) из некоторых рек восточной Камчатки и материкового побережья Охотского моря по данным полиморфизма гена цитохрома b митохондриальной ДНК / Л. Т. Бачевская [и др.] // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — 2015. — Вып. 38. — С. 49–56.
7. Зеленина Д. А. Внутривидовой митохондриальный полиморфизм и сравнительная филогеография тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* / Д. А. Зеленина [и др.] // Сб. мат. Всерос. науч. конф. «Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление», посвященной 85-летию КамчатНИРО (Петропавловск-Камчатский, 3-6 окт. 2017г.) — Петропавловск-Камчатский, 2017. — С. 167–171.
8. Brunner P.C. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences / Brunner P.C. [et al.] // Evolution. — 2001. — V. 55, № 3. — P. 573–586. 17.
9. Librado P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / Librado P., J. Rozas // Bioinformatics. — 2009. — V.25 — P. 1451–1452.
10. Sanjuán R. Viral Mutation Rates / R. Sanjuán // J. of Virology. — 2010. — Vol. 84, № 19. — P. 9733–9748.
11. Nicod J.-C. Low levels of mitochondrial DNA variation among central and southern European *Esox lucius* populations / J.-C. Nicod [et al.] // J. of Fish Biology. — 2004. — V. 64. — P. 1442–1449.
12. Пономарева Е. В. Разнообразие гаплотипов контрольного региона мтДНК европейского хариуса (*Thymallus thymallus* L.) рек бассейна Белого моря / Е. В. Пономарева, М. В. Пономарева, Е. А. Шубина // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. — 2016. — № 8–5. — С. 747–751.
13. Брыков В. А. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) / Брыков В. А. [и др.] // Генетика. — 2005 — Т. 41, № 5. — С. 1–10.
14. Лукашов В. В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ / В. В. Лукашов — М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. — 256 с.
15. Есин Е. В. Морфологическая специфика «каменного» гольца (*Salvelinus*, *Salmonidae*) бассейна реки Камчатка / Е. В. Есин, Г. Н. Маркевич, Н. О. Мельник. // Сб. тр. Кроноцкого гос. природного биосферного заповедника. — 2017. — Вып. 5. — С. 13–25.

16. Брайцева О. А. Новые данные о возрасте плейстоценовых отложений центральной камчатской депрессии / О. А. Брайцева, И. В. Мелекесцев, Л. Д. Сулержицкий // Стратиграфия. Геологическая корреляция. — 2005. — Т.13, № 1. — С. 106–115.
17. Гросвальд М. Г. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания / М. Г. Гросвальд // Мат. гляциологических исследований. — 2009. — Вып. 106. — 152 с.

Ponomareva E.¹, Khrustaleva A.², Ponomareva M.¹, Volkov A.², Shubina E.³

Features of D-loop mtDNA haplotypes diversity of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum

Abstract. *The haplotypes of the D-loop mtDNA complete sequence in 60 sockeye salmon (Oncorhynchus nerka Walbaum) specimens from the mainland part (the Anadyr River, the Pakhacha River, the Azabachye Lake, the Kamchatka River, the Vorovskaya River) and the island part (Iturup, Paramushir, Shumshu) of the areal were analyzed. After multiple alignment of the sequences, a part of 1025 bp mtDNA comprising the entire D-loop sequence was examined, the GC content of this fragment was 39.8%. Four polymorphic sites were identified (0.3% of all sites), 4 of them informative, all substitutions were transitions, and four indels were identified. Only one substitution was observed in the D-loop region before poly-T repeat, the remaining variable sites were located in the second half of the analyzed mtDNA fragment. For Sockeye Salmon, a low diversity of D-loop haplotypes is characteristic: in total, 4 haplotypes for substitution and 7 haplotypes with indels were identified. Two haplogroups were identified, differing in three substitutions. Two most common haplotypes A and B are distinguished, differing by 3 substitutions. Haplotypes A and B are present in both groups of populations, two more haplotypes are found among the mainland populations. On the Kuril Islands there are only A and B haplotypes. Taking into account the indeles, haplotypes A and B differ by 3 substitutions and 2 indeles and, taking into account the indeles, a haplotype which was found only in fishes of the Kurile Islands was revealed. Taking into account the indels, the index of the haplotypes diversity (Hd) increases to 0.75, the haplotypes diversity index in group of continental populations is higher than in the populations of the Kurile Islands.*

Thus, the D-loop of mitochondrial DNA of sockeye salmon possesses structural features: most variable sites are located at a site after poly-T repeat, and a large number of indeles are present with a low haplotypic diversity. With that, in the structure of the current genetic diversity of sockeye salmon there is traced a decrease in the population number and fragmentation of the sockeye salmon areal in the Late Pleistocene.

Key words: sockeye salmon; *Oncorhynchus nerka*; mitochondrial DNA; D-loop; indel.

Authors:

E. Ponomareva — PhD (Biol. Sci.), researcher;; e-mail: kponom@mail.ru;

A. Khrustaleva — PhD (Biol. Sci.), leading researcher; e-mail: mailfed@mail.ru;

M. Ponomareva — researcher; e-mail: ponomasha@mail.ru;

A. Volkov — senior researcher; Laboratory of Molecular Genetics; e-mail: alexavolkov@gmail.com ;

E. Shubina— PhD (Biol. Sci.), senior researcher; e-mail: shubina@genebee.msu.ru.

¹ Lomonosov Moscow State University; 119234, 1-12, Leninskiye Gory, MSU, Biological Faculty, Moscow, Russia;

² Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 107140, 17, V. Krasnoselskaya str., Moscow, Russia;

³ A. N. Belozersky Institute of physico-chemical biology; 119992, 1-40, Leninskiye Gory, MSU, Moscow, Russia.

References

1. Altuhov YU. P. Populyacionnaya genetika lososevyh ryb / YU. P. Altuhov, E. A. Salmenkova, V. T. Omel'chenko. — M.: Nauka, 1997. — 288 p.
2. Bugaev V. F. Aziatskaya nerka (presnovodnyj period zhizni, struktura lokal'nyh stad, dinamika chislennosti) / V. F. Bugaev — M.: Kolos, 1995. — 464 p.
3. Varnavskaya N. V. Geneticheskaya differenciatsiya populyacij tihookeanskih lososej / N. V. Varnavskaya — Petropavlovsk-Kamchatskij: Izd-vo KamchatNIRO, 2006. — 488 p.
4. Hrustaleva A. M. Kompleksnyj metod differenciatsii nerki (*Oncorhynchus nerka*) aziatskih stad / A. M. Hrustaleva — M.: Izd-vo VNIRO, 2007. — 165 p.
5. Hrustaleva A. M. Rekonstruktsiya poslednikovogo rasseleniya aziatskoj nerki *Oncorhynchus nerka* / A. M. Hrustaleva [i dr.] // Tr. VNIRO. — 2016. — T. 161. — P. 65–77.
6. Bachevskaya L. T. Geneticheskoe raznoobrazie nerki (*Oncorhynchus nerka*) iz nekotoryh rek vostochnoj Kamchatki i materikovogo poberezh'ya Ohotskogo morya po dannym polimorfizma gena citohroma b mitohondrial'noj DNK / L. T. Bachevskaya [i dr.] // Issledovaniya vodnyh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana. — 2015. — Vyp. 38. — P. 49–56.
7. Zelenina D. A. Vnutrividovoj mitohondrial'nyj polimorfizm i sravnitel'naya filogeografiya tihookeanskih lososej roda *Oncorhynchus* / D. A. Zelenina [i dr.] // Sb. mat. Vseros. nauch. konf. «Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie», posvyashchennoj 85-letiyu KamchatNIRO (Petropavlovsk-Kamchatskij, 3-6 okt. 2017g.) — Petropavlovsk-Kamchatskij, 2017. — P. 167–171.
8. Brunner P.C. Holarctic phylogeography of arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences / Brunner P.C. [et al.] // Evolution. — 2001. — V. 55, № 3. — P. 573–586.
9. Librado P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / Librado P., J. Rozas // Bioinformatics. — 2009. — V. 25 — P. 1451–1452.
10. Sanjuán R. Viral Mutation Rates / R. Sanjuán // J. of Virology. — 2010. — Vol. 84, № 19. — P. 9733–9748.
11. Nicod J.-C. Low levels of mitochondrial DNA variation among central and southern European *Esox lucius* populations / J.-C. Nicod [et al.] // J. of Fish Biology. — 2004. — V. 64. — P. 1442–1449.
12. Ponomareva E. V. Raznoobrazie gaplotipov kontrol'nogo regiona mtDNK evropejskogo hariusa (*Thymallus thymallus* L.) rek bassejna Belogo morya / E. V. Ponomareva, M. V. Ponomareva, E. A. Shubina // Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnyh i fundamental'nyh issledovanij. — 2016. — № 8-5. — P. 747–751.
13. Brykov V. A. Vliyanie biotopov razmnozheniya na geneticheskuyu differenciatsiyu populyacij nerki (*Oncorhynchus nerka*) / Brykov V. A. [i dr.] // Genetika. — 2005 — T. 41, № 5. — P. 1–10.
14. Lukashov V. V. Molekulyarnaya ehvolutsiya i filogeneticheskij analiz / V. V. Lukashov — M.: BINOM. Laboratoriya znaniy, 2009. — 256 p.
15. Esin E. V. Morfologicheskaya specifiika «kamennogo» gol'ca (*Salvelinus*, *Salmonidae*) bassejna reki Kamchatka / E. V. Esin, G. N. Markevich, N. O. Mel'nik. // Sb. tr. Kronockogo gos. prirodnogo biosfernogo zapovednika. — 2017. — Vyp. 5. — P. 13–25.
16. Brajceva O. A. Nove dannye o vozraste plejstocenovyyh otlozhenij central'noj kamchatskoj depressii / O. A. Brajceva, I. V. Melesceev, L. D. Sulerzhickij // Stratigrafiya. Geologicheskaya korrelyatsiya. — 2005. — T. 13, № 1. — P. 106–115.
17. Grosval'd M. G. Oledenenie Russkogo Severa i Severo-Vostoka v ehphu poslednego velikogo poholodaniya / M. G. Grosval'd // Mat. glyaciologicheskikh issledovanij. — 2009. — Vyp. 106. — 152 p.