

МИКИЖА *PARASALMO MYKISS* (WALBAUM, 1792) (SALMONIFORMES: SALMONIDAE) ШАНТАРСКИХ ОСТРОВОВ: СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ, ФЕНЕТИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ¹

© 2015 г. М. А. Груздева, М. Ю. Пичугин, К. В. Кузищин,
С. Д. Павлов, М. Н. Мельникова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119991
e-mail: MG_office@mail.ru

Статья принята к печати 04.06.2015 г.

Рассмотрены биологические особенности микижи Шантарских островов. Установлено, что из шести рек о-ва Большой Шантар она населяет только речную систему Оленья–Средняя. По структуре чешуи выявлены три фенотипа с разной жизненной стратегией: речной, речной эстуарный и эстуарный. Приведены данные по распределению, размерному и возрастному составу, питанию. Проанализированы внешняя морфология и строение костей черепа; рассмотрены фенетические отношения по данным внешнеморфологического, краниологического и популяционно-генетического анализа. Обсуждаются вопросы происхождения и статуса шантарской микижи.

Ключевые слова: микижа, Шантарские острова, жизненная стратегия, возраст, морфология, краниология, популяционная генетика, фенетические отношения, изоляция.

***Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) (Salmoniformes: Salmonidae) from the Shantar Islands: population structure and phenetic and genetic diversity.** M. A. Gruzdeva, M. Yu. Pichugin, K. V. Kuzishchin, S. D. Pavlov, M. N. Melnikova (M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991)

This paper deals with the biological peculiarities of the mykizha *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) from the Shantar Islands. *P. mykiss* inhabits only the Srednyaya and Olenya rivers out of six rivers of Bolshoi Shantar Island. Based on the scale structure, three phenotypes with different life-history patterns were found: riverine, riverine estuarine, and estuarine. Data on distribution, size and age composition, and feeding are provided. The external morphology and the structure of bones of the skull are analyzed. The phenetic relationships are examined based on the analyses of external body morphology, skull morphology, and population genetics. The origin and status of *P. mykiss* from the Shantar Islands is discussed. (Biologiya Morya, 2015, vol. 41, no. 6, pp. 403–417).

Keywords: *Parasalmo mykiss*, Shantar Islands, life-history pattern, age, morphology, skull morphology, population genetics, phenetic relationships, isolation.

В Северной Америке микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) распространена от Аляски до Калифорнии и представляет собой высокополиморфный вид, включающий серию как широко распространенных, так и узкоареальных форм в ранге подвидов (Behnke, 1992, 2002). В Азии ареал микижи гораздо уже и приурочен в основном к водоемам п-ва Камчатка. Поимки единичных особей микижи в реках материкового побережья Охотского моря, Тугуро-Чумиканского района, в лимане Амура, в реках Приморского края и в р. Саранная на о-ве Беринга (Гребницкий, 1897; Суворов, 1912; Кагановский, 1949; Максимов, Савваитова, 1967; Золотухин, 2002) не являются свидетельством существования самовоспроизводящихся популяций. В азиатской части ареала известна единственная удаленная от Камчатки локальная популяция микижи на о-ве Большой Шантар (Шантарские острова). Первые све-

дения о шантарской микиже были получены в 1982 г. С.С. Алексеевым и М.А. Груздевой (Свириденко) при изучении небольшой выборки, собранной на р. Средняя (Алексеев, Свириденко, 1985). В экспедициях 2001 и 2003 гг. нами собраны дополнительные данные по ихтиофауне бассейна рек Оленья–Средняя, которые частично опубликованы (Skopetz, 2002; Алексеев и др., 2004; Павлов и др., 2004; Пичугин, Скопец, 2005; Пичугин, 2012). В результате накоплен большой массив информации, позволяющей более полно охарактеризовать микижу Шантарских островов.

Цель настоящей работы – изучить разнообразие микижи Шантарских островов и провести ее комплексное сравнение с камчатскими популяциями, в том числе по результатам популяционно-генетического анализа, а также установить таксономический статус данной микижи.

¹ Сбор полевого материала выполнен при финансовой поддержке Центра дикого лосося (WSC) США. Обработка регистрирующих структур, биологического, морфологического и краниологического материала, статистический анализ и подготовка рукописи выполнены при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 "Депозитарий МГУ"; обработка генетического материала выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-01437.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в сентябре 2001 и 2003 гг. в реках о-ва Большой Шантар (рис. 1). Обследованы все шесть рек острова, для каждой из них составлены списки ихтиофауны и определены реки, в которых обитает микижа. Обловы проводились удильными снастями, набором ставных сетей с шагом ячеи от 20×20 до 70×70 мм и сетками Киналёва. Одновременно изучали гидрогеоморфологические параметры рек (длина, ширина, глубина, скорость течения, характер меандрирования и др.).

В исследовании использовано 254 экземпляра микижи. Рыбы были подвергнуты биологическому и морфометрическому анализу (Правдин, 1966; Павлов и др., 2001). Возраст и тип жизненной стратегии рыб определяли по структуре чешуи (Кузицин и др., 1999; Павлов и др., 2001). Краниологический анализ выполнен по общепринятым методикам (Васильева, 1999), измерения костей проводили по модифицированной схеме Романова (Кузицин, Савваитова, 1996). В настоящем исследовании приведены оригинальные данные краниологии микижи из р. Оленья (17 экз.), а также использована выборка С.С. Алексеева и М.А. Груздевой (Свириденко) из р. Средняя, дополненная сборами 2001 г. Для сравнительного анализа привлечены собственные данные по микиже Камчатки.

Для популяционно-генетического анализа использовали фиксированные в 96% этаноле ткани грудных плавников микижи из р. Оленья. Общую ДНК экстрагировали по стандартной методике (Павлов и др., 2004). Проведен анализ варибельности участка мтДНК, включающего ген *cytb*, контрольный регион d-loop и 5' концевой фрагмент 125 рПНК с помощью пяти рестриктаз MspI, TruI, RsaI, BsuRI и DdeI в соответствии с модифицированной методикой (Павлов и др., 2004). Секвенирование полной последовательности гена *cytb* проведено по общепринятым методикам популяционных исследований лососевых рыб (Megan et al., 2000; Павлов и др., 2004). Также был применен AP-PCR-анализ геномной ДНК по парным случайным сочетаниям шести праймеров (Welsh, McClelland, 1991; Мельникова и др., 2010).

Материал обработан стандартными методами унивариантного статистического анализа (Лакин, 1990) и многомерной статистики (James, McCullach, 1990). Для расчетов, построения графиков и диаграмм использовали программу Statistica 7.0. Различные виды кластерного анализа данных популяционно-генетического анализа осуществляли с помощью пакета программ TREECON for Windows, v.1.3b, Yves Van de Peer, 1994 и CLUSTAL X.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение микижи на о-ве Большой Шантар

Из шести обследованных рек микижа найдена только в речной системе Оленья–Средняя. Река Оленья (Талвак) (33 км) и ее крупнейший приток р. Средняя (28 км) берут начало в отрогах горного кряжа у северо-восточного берега острова (рис. 1). Истоки обеих рек – типичные горные водотоки со значительным уклоном ложа, с быстрым течением, каменистым дном и бесцветной водой. Питание смешанное, за счет атмосферных осадков и грунтовых вод. Ширина рек в верховьях составляет 3–5 м, глубина на перекатах – 10–15 см, на плесах – 30–40 см. Ниже по течению обе реки выходят на обширную заболоченную равнину "Бугристая Марь". Река Оленья пересекает марь, а р. Средняя обгибает ее с юго-запада (рис. 1). На этом участке характер обеих рек резко меняется. Течение замедляется, глубина увеличивается, русло сильно меандрирует, преобладают длинные (100–150 м) и относительно глубокие (до 1.2 м) плесы, перекаты редки. Дно образовано гравием и песком, прибрежные косы в основном песчаные; высокие участки берега сложены песчаником с выходами торфа. На участке со стороны мари обе реки принимают

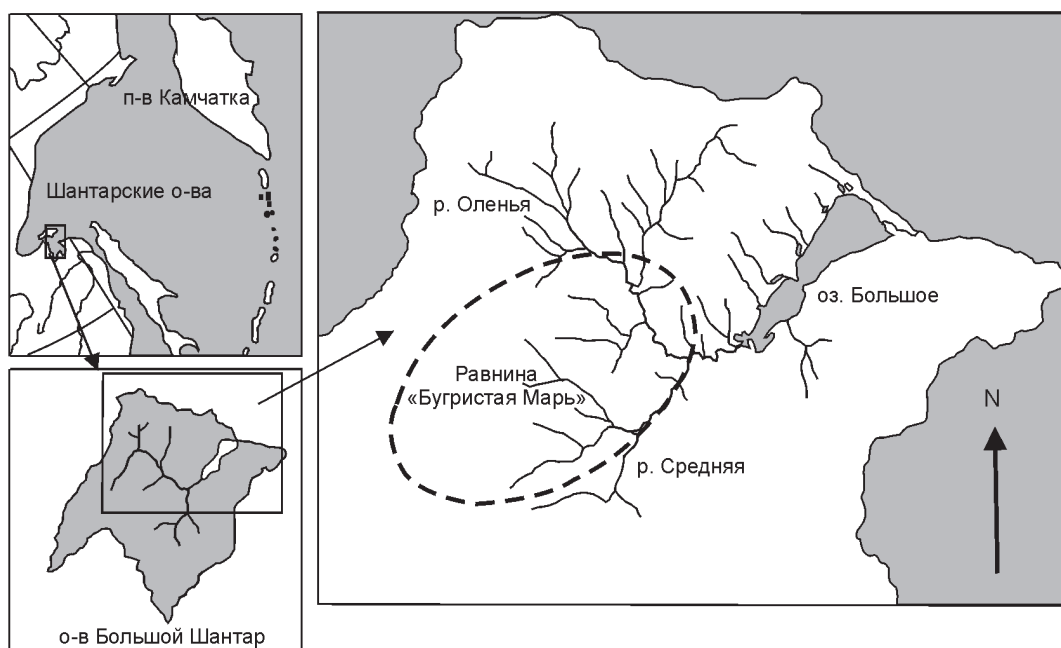


Рис. 1. Карта-схема о-ва Большой Шантар и расположение важнейших рек.

значительный объем поверхностного стока, отчего вода приобретает темно-коричневый цвет. Общая протяженность "равнинных" участков р. Оленья около 18 км, р. Средняя – около 14 км. В межень обе реки легко преодолеваются вброд, но во время частых паводков уровень воды в них поднимается более чем на 1 м. В целом эти реки сходны по строению и гидрологическому режиму, однако между ними существуют и различия. Река Оленья имеет большой водосбор, она многоводная, так как в нее впадает крупный приток – р. Тундровая, ниже устья которой ширина р. Оленья местами достигает 7–15 м, глубина – 0.7 м, в ямах – 1.5–2.0 м, а течение становится более быстрым. Река Средняя также принимает притоки, но небольшие. После слияния с р. Средняя р. Оленья меандрирует по приозерной равнине, ее протяженность составляет около 4.5 км, ширина – от 10 до 25 м и глубина – от 0.4 до 2 м. Вода р. Оленья с темным оттенком. В нижнем течении река представляет собой протяженные плесы с отдельными порогами, скорость течения и глубина варьируют в зависимости от водности. Река Оленья впадает в оз. Большое. Последний каменистый порог является естественной границей между рекой и озером, трудно преодолимой рыбами в межень.

Озеро Большое (Соленое) длиной 16 км, шириной 1–4 км и площадью зеркала 26.9 км² является лагунным по происхождению, оно отгорожено от моря песчано-галечной косой шириной более 400 м. Вода из озера стекает в море через узкую протоку, не имеющую постоянного русла. Протока ежегодно замыкается осенними штормами и вновь прорывается с половодьем в июне. Вода в наиболее глубокой (до 11 м) части озера соленая – до 20‰, у протоки – 12‰, а вдоль берегов и в заливе при впадении р. Оленья – почти пресная. Благодаря поверхностному стоку в море, соленые воды и морская ихтиофауна в озере сохраняются (Skopetz, 2002; Алексеев и др., 2004; Пичугин, Скопец, 2005; Пичугин, 2012). Озеро Большое замерзает в конце октября – в начале ноября, очищается ото льда во второй половине мая. Температура воды в 20-х числах сентября составляет 12.6–13.5°C. Важной характеристикой Шантарских островов является наиболее суровый климат в бассейне Охотского моря. По данным Линдберга и Дулькейта (1929), реки замерзают здесь во второй половине октября, вскрываются в конце апреля – в начале мая. Зимой большая часть рек перемерзает в районе устья, где образуются наледи толщиной до 3 м, а местами формируются незамерзающие промоины. Температура воды в реках зимой около 0.2°C (на выходах ключей до 1.5°C), в июне 7.8–9.5°C, в июле 8.4–12.3°C, в августе 9.6–11.6°C, в сентябре 4.5–11.0°C, в октябре 0.2–6.7°C (Линдберг, Дулькейт, 1929; наши данные).

Микижа в речной системе Оленья–Средняя обнаружена только на участках среднего течения, где обе реки протекают по краю Бугристой Мари. Рыба держится на плесах, вдоль высокого берега и в русловых ямах, избегая мелководных порогов, как правило, обособленно

друг от друга, но иногда по 3–5 особей в больших глубоких ямах или у завалов древесного материала в русле. В верховьях рек микижи нет. По экспертным оценкам, численность микижи и ее плотность в р. Оленья выше, чем в р. Средняя. В целом места обитания и биотопы, которые выбирает микижа в реках Оленья и Средняя, хорошо соответствуют таковым в небольших реках на п-ве Камчатка (Павлов и др., 2008; Кузищин и др., 2013).

Ниже слияния рек Оленья и Средняя микижа встречается единично и только на мелководных порогатах. Это может быть обусловлено равнинным характером участка (слабое течение и песчаное дно) или конкуренцией с крупной кунджей, многочисленной здесь в августе–сентябре. В оз. Большое микижа нами не поймана, но, по опросным данным, единичные экземпляры встречаются регулярно, как и скатившиеся после нереста из рек Оленья и Средняя производители анадромной кунджи и мальмы. По-видимому, в озере микижа может нагуливаться и в пресных, и в солоноватых зонах. Зимние миграции из озера в реку невозможны, так как в зимнюю межень нижний порог полностью промерзает с образованием мощной наледи. Места нереста микижи определить не удалось. Судя по геоморфологическому строению рек и фракционному составу грунта, а также по аналогии с местами размножения микижи п-ва Камчатка (Савваитова и др., 1973; Кузищин и др., 2008), можно предположить, что нерестилища располагаются в верхней трети среднего участка обеих рек, где р. Средняя огибает Бугристую Марь. Таким образом, зона обитания микижи на о-ве Большой Шантар ограничена короткими и узкими участками двух рек. На Камчатке, как правило, популяции речной микижи населяют более крупные реки (Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001, 2008).

Структура популяций микижи

В выборках из рек Оленья и Средняя резко преобладали рыбы с резидентным (речным) типом жизненной стратегии. Помимо резидентных особей микижи в выборке из р. Оленья обнаружены речные эстуарные и эстуарные рыбы, а в выборке из р. Средняя – только речные эстуарные (табл. 1).

Величина годовых приростов на чешуе и число склеритов во всех годовых зонах у микижи из р. Средняя меньше, чем у микижи из р. Оленья, что указывает на ее меньший темп роста (табл. 2). Сравнительный анализ

Таблица 1. Соотношение рыб (%) с разным типом жизненной стратегии в выборках микижи из рек Оленья и Средняя (о-в Большой Шантар)

Река, год, объем выборки	Тип жизненной стратегии		
	речной	речной эстуарный	эстуарный
Оленья, 2001 и 2003, n = 57	80.4	14.3	5.3
Средняя, 2001, n = 75	97.3	2.7	–

Таблица 2. Строение чешуи резидентной микижи из водоемов о-ва Большой Шантар и п-ва Камчатка

Река, год	Годовые зоны на чешуе			
	1-я	2-я	3-я	4-я
	О-в Большой Шантар			
Оленья, 2003	6.21(5–8) [28] 0.18 (0.10–0.22)	6.78 (5–9) [28] 0.22 (0.12–0.28)	7.86 (5–10) [28] 0.25 (0.14–0.30)	8.21 (5–11) [28] 0.29 (0.18–0.34)
Средняя, 2001	6.11 (4–8) [22] 0.17 (0.11–0.22)	6.54 (5–9) [22] 0.20 (0.13–0.28)	7.16 (5–10) [22] 0.22 (0.12–0.30)	7.97 (5–10) [21] 0.27 (0.17–0.34)
	П-в Камчатка, западное побережье			
Воямполка, 1997	7.33 (6–13) [58] 0.20 (0.12–0.31)	10.01 (8–13) [55] 0.24 (0.14–0.32)	10.4 (7–11) [49] 0.27 (0.18–0.31)	10.3 (9–12) [38] 0.31 (0.20–0.42)
Утхолок, 2004	6.96 (5–11) [96] 0.25 (0.14–0.39)	8.22 (6–11) [96] 0.24 (0.13–0.37)	9.51 (7–11) [88] 0.32 (0.21–0.42)	9.83 (9–11) [73] 0.31 (0.21–0.42)
Сопочная, 2001	7.89 (8–11) [95] 0.30 (0.18–0.39)	8.84 (7–12) [93] 0.29 (0.19–0.40)	9.87 (7–13) [87] 0.38 (0.22–0.52)	9.96 (8–13) [65] 0.46 (0.22–0.54)
Крутогорова, 1999	7.72 (6–9) [90] 0.29 (0.16–0.35)	8.89 (7–11) [90] 0.30 (0.18–0.40)	9.85 (7–12) [90] 0.40 (0.22–0.53)	9.89 (8–13) [68] 0.42 (0.22–0.53)
Коль, 2004	7.67 (6–10) [90] 0.28 (0.17–0.39)	8.96 (7–11) [88] 0.31 (0.18–0.41)	9.85 (7–12) [88] 0.39 (0.19–0.48)	9.91 (7–13) [88] 0.44 (0.23–0.55)
	П-в Камчатка, восточное побережье			
Озерная, Восточная, 2004	6.71 (4–8) [83] 0.22 (0.13–0.30)	9.03 (7–11) [83] 0.25 (0.17–0.36)	9.16 (7–12) [80] 0.31 (0.22–0.43)	9.95 (7–13) [80] 0.33 (0.22–0.45)
Кишимшина*, 1970	6.68 (4–8) [25] 0.24 (0.13–0.35)	8.25 (5–10) [25] 0.28 (0.14–0.39)	8.87 (5–11) [25] 0.32 (0.17–0.41)	9.37 (5–12) [25] 0.36 (0.17–0.46)
Жупанова, 2002	6.88 (5–8) [118] 0.26 (0.14–0.34)	9.05 (6–13) [98] 0.33 (0.17–0.43)	10.2 (5–14) [87] 0.48 (0.29–0.61)	10.8 (8–15) [73] 0.52 (0.30–0.62)

*Приток р. Камчатка (собственные данные).

Примечание. В числителе – число склеритов, в знаменателе – ширина годовой зоны. Среднее, пределы варьирования (в круглых скобках) и в квадратных скобках – объем выборки.

строения чешуи микижи из водоемов Шантарских островов и п-ва Камчатка показал, что микижа из рек Оленья и Средняя характеризуется наименьшими по сравнению с любой из камчатских популяций величинами годовых приростов на чешуе (табл. 2). Так, параметры роста микижи из рек Шантарских островов гораздо ниже, чем микижи из рек Воямполка и Озерная Восточная, которые находятся на границе естественного ареала и являются одними из наиболее северных и холодных. Таким образом, исходя из структуры чешуи, можно сделать вывод, что шантарская микижа растет очень медленно и популяции микижи рек Оленья и Средняя обитают в зоне экологического пессимума вида.

Возрастной состав

Возраст речной микижи в выборке из р. Оленья варьирует от 4+ до 10+ лет, модальный возрастной класс – восьмилетки (7+). В р. Средняя возраст рыб варьирует от 5 до 14 лет, к модальным возрастным классам принадлежат особи возрастом 9–11 лет. Высокая доля старшевозрастных особей микижи в р. Средняя сохраняется на протяжении почти 20-летнего периода (табл. 3). Возраст речной эстуарной микижи из р. Оленья – от 4+ до 7+ лет (биографические группы 3.1.0+, 3.1.2+, 4.1.1+, 4.1.2+, 5.1.0+, 5.1.1.+), эстуарной – от 4+ до 6+ лет (3.1+, 4.1+, 4.2+). В р. Средняя выявлены всего две особи с речным эстуарным типом жизненной стратегии, возраст обеих

6+ лет (3.1.2+, 4.1.1+). Возрастной состав и разнообразие биографических групп речной эстуарной микижи из рек Оленья и Средняя сходны с таковыми у популяций микижи из рек западной Камчатки (Павлов, Кузищин, 1999; Павлов и др., 2001).

Микижа из р. Средняя характеризуется наибольшей продолжительностью жизни на всей азиатской части ареала (до 14 лет), а средний возраст популяции составляет более 10 лет (табл. 3). Продолжительность жизни и возрастной состав микижи из р. Оленья существенно отличаются от таковых микижи из р. Средняя и в целом сходны с параметрами камчатских популяций (табл. 3).

Нерест

Повторность нереста речной микижи с п-ва Камчатка по чешуе определить трудно. Нерестовые метки у таких рыб по сравнению с проходными рыбами выражены слабо (Савваитова и др., 1973; Павлов и др., 2001). У шантарской речной микижи нерестовые метки хорошо выражены. В выборке из р. Оленья нерестовые метки выявлены у 11 рыб из 35. Микижа созревает и впервые нерестится в возрасте от 5+ до 7+ лет и размножается до трех раз в течение жизни. В выборке 2001 г. из р. Средняя нерестовые метки выявлены у 16 рыб из 75. Из них 9 рыб имели одну, 5 – две и 2 рыбы – три нерестовые метки. Большинство рыб (около 70%) из обеих

Таблица 3. Возрастной состав (%) резидентной микижи из водоемов о-ва Большой Шантар и п-ва Камчатка

Река, год, объем выборки	Возрастной класс											Средневзвешенный возраст, лет
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	
О-в Большой Шантар												
Оленья, 2003, n = 56	10.7	14.3	21.4	23.2	16.1	10.7	3.6	–	–	–	–	6.68
Средняя, 1982, n = 15*	–	–	–	6.7	–	26.7	20.0	26.7	6.7	–	13.3	10.51
Средняя, 2001, n = 75	–	4.3	8.7	11.6	13.1	14.5	14.5	13.1	11.6	8.6	–	9.52
П-в Камчатка, западное побережье												
Воямполка, 1997, n = 65	2.2	13.6	27.3	22.6	16.4	11.5	–	–	–	–	–	6.33
Тигиль, 1997, n = 365	6.8	23.6	34.7	25.2	6.5	3.2	–	–	–	–	–	6.11
Утхолок, 2004, n = 62	–	17.7	33.9	27.4	8.1	8.1	4.8	–	–	–	–	6.69
Сопочная, 2001, n = 71	11.3	18.3	28.2	22.5	12.7	7.0	–	–	–	–	–	6.28
Крутогорова, 1999, n = 68	–	9.3	21.4	27.5	21.8	13.2	6.8	–	–	–	–	7.29
Коль, 2006, n = 155	10.9	12.9	18.1	23.2	14.8	12.9	5.8	1.3	–	–	–	6.86
Кихчик, 1998, n = 55	–	3.5	18.7	41.7	23.5	12.6	–	–	–	–	–	7.23
Большая, 1971, n = 62	11.2	19.3	25.8	24.3	12.9	6.4	–	–	–	–	–	6.27
П-в Камчатка, восточное побережье												
Озерная Восточная, 2004, n = 118	6.2	13.3	25.0	25.8	14.1	7.0	0.8	–	–	–	–	6.55
Кишимшина, 1970, n = 102	1.7	5.1	13.6	37.8	29.2	11.1	1.5	–	–	–	–	7.27
Николка**, 1970, n = 85	5.9	16.5	28.2	23.5	15.3	10.6	–	–	–	–	–	6.58
Урцы**, 1970, n = 48	10.4	22.9	29.2	22.9	14.6	–	–	–	–	–	–	6.08
Крапивная, 1998, n = 39	4.2	18.7	22.9	27.1	16.7	10.4	–	–	–	–	–	6.65
Жупанова, 2002, n = 118	8.8	13.2	13.2	19.8	27.5	10.9	4.4	2.2	–	–	–	7.05

*По: Алексеев, Свириденко (1985).

**По: Максимов (1972, 1974), с дополнениями.

Пр и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены модальные возрастные классы.

рек пропускали один нерестовый сезон, остальные – два. У речной микижи из рек Камчатки пропусков нерестового сезона не выявлено, после наступления полового созревания нерест происходит ежегодно (Павлов и др., 2001).

Половая структура

В обеих реках у речной микижи соотношение полов близко к 1 : 1. У речной эстуарной микижи из р. Оленья преобладают самки (5 самок и 3 самца), эстуарная представлена только самками. У речной эстуарной микижи из р. Средняя две особи оказались самками. В р. Средняя в сентябре подавляющее большинство самок с длиной тела более 300 мм имели половые железы на стадии зрелости III, самцы – на стадиях зрелости III–IV и IV. Самцы и самки с длиной тела менее 300 мм имели гонады на стадиях зрелости II или II–III. У речной микижи из р. Оленья наблюдается сходная картина, однако все речные эстуарные и эстуарные самки имели половые железы на стадиях III–IV, а самцы – на стадии зрелости IV.

Длина и масса тела, рост

Речная эстуарная и эстуарная микижа обгоняет в линейном и весовом росте речную (табл. 4). У микижи из р. Средняя длина и масса тела в одновозрастных классах значительно меньше. При этом низкий темп роста микижи из р. Средняя по сравнению с микижей из

р. Оленья сохраняется на протяжении всего периода наблюдений с 1982 по 2001 г. (табл. 5). В целом микижа из рек Шантарских островов характеризуется наименьшими показателями длины и массы тела по сравнению с камчатскими популяциями этого вида (табл. 5).

Питание

Спектр кормов микижи в реках Средняя и Оленья широкий. В р. Средняя в августе–сентябре около 40% рациона большинства особей составляли имаго насекомых (подёнки Ephemeroptera, ручейники Trichoptera и жуки Coleoptera), более 30% – личинки амфибиотических насекомых (преимущественно ручейники), более 20% – рыба (главным образом молодь мальмы *Salvelinus malma*). У особей длиной тела более 350 мм в желудках были обнаружены бурозубки *Sorex*, в единичных случаях – крупные полевки *Microtus*. Речная микижа из р. Оленья также эврифаг. В сентябре до 35% ее рациона составляли имаго жуков и муравьев, около 40% – личинки крупных ручейников и поденок, 10% – икра тихоокеанских лососей, приблизительно столько же (9–10%) приходилось на молодь мальмы, причем сеголетки мальмы были отмечены в желудках даже самых мелких особей речной микижи с длиной тела 240–250 мм. У более крупной микижи (длина тела 383–415 мм) в желудках обнаружена более крупная молодь мальмы и кунджи *Salvelinus leucomaenis* длиной 80–150 мм. Примечательно, что

Таблица 4. Длина (мм) и масса (г) тела микижи с разным типом жизненной стратегии и разного возраста из р. Оленья, 2003 г.

Возрастной класс	Тип жизненной стратегии					
	речной (n = 45)		речной эстуарный (n = 8)		эстуарный (n = 4)	
	длина	масса	длина	масса	длина	масса
4+	264.5 243–292	245.3 (6) 175–350	310 [3.1.0+] –	330 (1) –	348 (1) [3.1+] –	425 (1) –
5+	315.4 266–375	265.5 (8) 195–380	–	–	361.1 [4.1+] 353–369	588 (2) 430–823
6+	365.2 320–415	686.3 (12) 406–1000	369.3 [3.1.2+] 331–397	702.2 (3) 450–985	432 (1) [4.2+] –	788 (1) –
	–	–	370.2 [4.1.1+] 340–400	712.3 (2) 430–995	–	–
	–	–	402 [5.1.0+] –	960 (1) –	–	–
7+	407.3 383–425	860.0 (13) 730–930	422 [5.1.1+] –	1020 (1) –	–	–
8+	455.8 396–468	1207.2 (9) 890–1480	–	–	–	–
9+	483.5 462–495	1570.0 (6) 1440–1700	–	–	–	–
10+	502.5 482–523	1610.0 (2) 1420–1800	–	–	–	–

Примечание. В круглых скобках – объем выборки; в квадратных – биографическая группа для речных эстуарных и эстуарных особей.

Таблица 5. Длина тела (мм) самок и самцов резидентной микижи из водоемов о-ва Большой Шантар и п-ва Камчатка

Река, год	Возрастной класс						
	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
О-в Большой Шантар							
Оленья, 2003	264 (243–292)	315 (266–375)	365 (320–415)	407 (383–425)	455 (396–468)	483 (462–495)	502 (482–523)
Средняя, 1982*	–	–	–	–	–	401 (345–465)	462 (405–490)
Средняя, 2001	–	267 (220–313)	312 (266–338)	344 (290–387)	385 (327–424)	411 (350–450)	471 (428–502)
П-в Камчатка, западное побережье							
Воямполка	289 (255–321)	320 (270–378)	381 (315–419)	411 (389–458)	465 (433–497)	501 (453–522)	–
Тигиль	320 (290–410)	372 (270–480)	429 (330–546)	461 (390–545)	524 (410–640)	539 (483–650)	–
Утхолок	287 (257–316)	295 (253–440)	398 (278–464)	436 (413–470)	533 (510–554)	562 (553–580)	569 (547–589)
Сопочная	301 (255–336)	330 (287–387)	393 (340–450)	460 (400–487)	482 (442–524)	498 (450–568)	548 (522–590)
Крутогорова	244 (–)	337 (272–394)	402 (343–457)	442 (386–504)	485 (453–528)	507 (–)	533 (497–572)
Коль	248 (203–287)	323 (284–380)	391 (305–465)	455 (335–529)	487 (415–558)	533 (470–592)	553 (475–623)
Кихчик	253 (200–279)	338 (295–390)	403 (375–430)	459 (403–500)	481 (432–530)	546 (495–600)	551 (520–600)
Большая	265 (225–290)	339 (290–365)	421 (380–445)	462 (410–510)	501 (475–530)	531 (490–600)	–
П-в Камчатка, восточное побережье							
Озерная	290 (255–325)	328 (275–380)	385 (300–420)	421 (375–460)	481 (440–510)	533 (485–565)	570 (–)
Восточная							
Кишимшина	372 (–)	363 (275–415)	406 (340–505)	424 (340–540)	468 (365–600)	524 (410–600)	595 (520–670)
Николка**	258 (220–300)	306 (265–335)	361 (332–405)	410 (380–450)	490 (460–520)	537 (490–575)	–
Урцы**	255 (215–280)	315 (270–330)	398 (330–430)	462 (390–502)	460 (420–485)	–	–
Крапивная	276 (234–302)	342 (318–374)	412 (386–444)	453 (421–468)	488 (439–510)	505 (483–520)	–
Жупанова	350 (300–405)	435 (385–500)	529 (435–560)	559 (485–618)	614 (545–675)	664 (570–710)	676 (580–705)

*По: Алексеев, Свириденко (1985).

**По: Максимов (1972, 1974), с дополнениями.

Примечание. Годы сбора и объем выборок микижи из рек Камчатки, как в табл. 3.

молодь кунджи очень редко становится жертвой микижи как в реках Шантарских островов, так и в реках Камчатки. В отличие от микижи из р. Средняя, микижа из р. Оленья редко питается бурозубками, однако она активно потребляет лягушек *Rana*, доля которых составляла около 5%. Факт питания микижи лягушками из р. Средняя не установлен.

Морфометрическая характеристика

Микижа из р. Средняя в отличие от микижи из р. Оленья имеет узкий лоб, удлинённое рыло и челюсти. Тело и хвостовой стебель у нее более низкие, а спинной, брюшные и анальный плавники больше смещены к хвосту. У микижи из р. Средняя меньшее количество прободенных чешуй в боковой линии, ветвистых лучей в спинном и грудном (слева) плавниках и жаберных лучей слева (табл. 6). Анализ морфометрических признаков показывает, что в каждой из рек микижа имеет свой морфотип.

Сравнительный анализ микижи из водоёмов Шантарских островов с камчатскими популяциями показал, что ясно выраженной обособленности шантарских выборок не наблюдается. При этом по совокупности пластических признаков факторные области микижи из рек Средняя и Оленья не пересекаются, а занимают удалённое положение, как и факторная область микижи из краевой популяции из р. Воямполка (рис. 2А). В то же время по меристическим признакам факторные области всех изученных выборок, включая шантарскую микижу, практически совпадают (рис. 2Б).

Краниология

У 76% рыб ширина этмоидного отдела на уровне основания отростков клиновидноушных костей составляет менее 2/3 ширины мозгового отдела, длина – не более 85% его длины. Рострум у этих рыб раздвоен на вершине, его длина примерно равна ширине. Такое строение черепа характерно для всех изученных самок ($n = 9$) и самцов с длиной тела до 425 мм ($n = 4$). Самцы с длиной тела более 450 мм имеют массивный этмоидный отдел и нераздвоенный массивный рострум. У всех рыб передняя часть этмоидного отдела покрыта сетью слаборазветвлённых каналов. У девяти из 17 рыб (53%) этмоидный отдел плавно переходит в хрящевой мост, у остальных в месте перехода имеются выступы – рожки. Дорсальные фонтанели овальные (59% особей) или неправильной формы. У 70% рыб *supraoccipitale* овальная или шестигранная и не достигает заднего края дорсальных фонтанелей. У крупных самцов и самок передний край верхнезатылочной кости раздвоен и покрывает около 1/4 площади дорсальных фонтанелей (табл. 7). Полученные данные по строению хондрокrania у резидентной микижи из р. Оленья говорят о его значительной изменчивости – в выборке встречаются морфотипы, отмеченные также и у проходных рыб (Максимов, Савваитова, 1967; Кузищин, Савваитова, 1996).

Микижу из р. Оленья характеризует высокий уровень изменчивости большинства покровных костей черепа и висцерального скелета. Так, у 17.6% особей кость *supraethmoideum* треугольная, с хорошо выраженной округлой головкой, ее задняя часть шире головки; 65% рыб имеют кость ромбовидной формы, ее головка не выражена, а ширина задней части примерно равна передней; у 17.6% рыб кость клиновидная, с узкой передней частью и очень широкой задней (рис. 3). Кости всех трех морф встречаются у самцов и самок независимо от длины тела особей. Задний край кости у всех рыб имеет гребневую выемку в средней части.

В выборке микижи из р. Оленья с определенной долей условности можно выделить несколько морф по строению *praemaxillare*: 1) кость низкая – высота менее 60% длины кости, без зубовидного отростка в передней части (29% рыб); 2) кость низкая, как у морфы 1, но в ее передней части имеется хорошо выраженный зубовидный отросток (6% рыб); 3) кость высокая – высота до 95–110% длины кости, зубовидного отростка нет (65% рыб) (рис. 3).

Наиболее изменчив *vomer*, однако выделить морфы затруднительно. У 35% рыб боковые края рукоятки сошника шире головки, у части рыб (47%) они равны ширине головки, у оставшейся части (18%) боковые выросты уже головки. У всех рыб головка сошника короткая; 5–7 зубов расположены на ней либо в виде прямой поперечной линии (53% рыб), либо в виде широкой буквы "V". Наибольшая изменчивость наблюдается в характере расположения зубов на рукоятке сошника. У части рыб (23%) зубов немного (8–11) и они расположены в одну извилистую линию. Но у большинства рыб 13–18 зубов расположены в два ряда (42% особей) или 15–22 зуба – в три ряда (35% особей). В тех случаях, когда зубы на рукоятке *vomer* расположены в два или три ряда, они достигают заднего края кости. В строении сошника очень часто проявляются сочетания неясно выраженных и переходных признаков, которые с трудом поддаются классификации и строгому формальному описанию, при этом связи строения сошника с полом или размером рыбы не выявлено.

У большинства рыб *dentale* относительно короткая, высокая, ее покрытая зубами часть имеет прямой профиль, а в задней части находится хорошо выраженный выступ, по высоте превышающий высоту зубов (71% особей). У других рыб имеется относительно низкая кость без выступа в задней части, но с плавным изгибом в середине покрытой зубами части. Значительные вариации обнаружены в строении *articulare*, *quadratum*, *hyomandibulare* и ряда других костей. Особенностью микижи из р. Оленья является высокая доля рыб, у которых имеются зубы на *basibranchyale*. У 41% особей на этой кости обнаружен один зуб и у 17% – два зуба. У микижи Камчатки зубы на *basibranchyale* встречаются лишь у единичных особей в некоторых популяциях (Павлов и др., 2001).

Таблица 6. Морфометрическая характеристика микижи из рек Средняя и Оленья Шантарских островов

Признак	Средняя, n = 27*			Оленья, n = 25			Оценка различий	
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	tst	CD
АС, мм	260–502	406.3±6.47	33.6	243–502	392.4±6.24	31.2	1.56	0.21
Пластические признаки, % длины АС								
с	20.4–23.9	21.64±0.19	0.99	20.6–21.9	21.29±0.10	0.51	1.63	0.23
ao	4.7–7.9	5.86±0.15	0.80	4.9–6.3	5.43±0.07	0.35	2.59	0.37
о	3.6–5.0	4.53±0.11	0.56	3.7–4.9	4.25±0.07	0.38	2.14	0.30
ор	10.9–12.6	11.61±0.09	0.47	11.2–12.5	11.95±0.08	0.45	2.82	0.37
io	6.2–8.1	6.88±0.10	0.50	7.0–8.8	7.66±0.08	0.43	6.09	0.83
hcz	11.9–16.3	14.41±0.19	1.00	14.2–15.3	14.86±0.07	0.33	2.22	0.34
hco	9.7–13.4	11.12±0.20	1.06	10.4–12.2	11.20±0.03	0.49	0.39	0.05
lm	10.5–13.8	11.82±0.18	0.92	8.4–9.5	11.18±0.07	0.35	3.31	0.50
lmx	8.2–11.1	9.21±0.15	0.78	10.6–11.9	8.81±0.07	0.35	2.42	0.35
hmx	1.53–2.29	1.95±0.04	0.21	2.16–2.59	2.38±0.03	0.14	8.60	1.23
lmd	12.3–16.7	13.92±0.21	1.11	13.0–14.5	13.79±0.09	0.47	0.57	0.08
H	16.1–25.1	21.07±0.36	1.89	22.5–24.6	23.62±0.12	0.61	6.71	1.01
h	6.2–9.1	8.24±0.12	0.63	8.9–9.7	9.12±0.05	0.24	6.76	1.01
pl	14.9–18.8	17.09±0.21	1.09	17.6–19.4	18.52±0.08	0.42	6.36	0.94
ID	9.4–12.6	11.55±0.15	0.79	11.3–13.4	12.56±0.13	0.64	5.09	0.71
hD	8.5–12.2	11.02±0.16	0.81	12.5–15.0	13.63±0.15	0.73	11.9	1.69
IA	8.2–10.8	9.39±0.15	0.76	9.0–10.8	9.53±0.11	0.55	0.75	0.11
hA	8.8–12.1	10.39±0.16	0.84	10.9–12.9	11.81±0.10	0.52	7.52	1.04
IP	12.4–14.8	13.77±0.13	0.67	12.6–14.8	13.53±0.14	0.69	1.26	0.17
IV	9.6–13.1	11.51±0.15	0.78	10.5–11.3	10.95±0.05	0.26	3.54	0.53
aD	44.8–49.4	46.86±0.28	1.47	44.4–48.6	45.86±0.24	1.20	2.71	0.37
pD	34.4–39.2	36.17±0.18	0.92	35.6–38.5	37.30±0.17	0.85	4.56	0.64
aV	47.8–52.4	50.64±0.21	1.09	47.1–50.8	48.80±0.20	0.98	6.34	0.89
aA	67.5–72.8	69.42±0.24	1.24	65.3–68.9	67.24±0.22	1.11	6.69	0.92
P–V	25.9–35.7	30.24±0.38	1.97	27.2–29.3	28.05±0.13	0.66	5.45	0.83
V–A	17.3–21.4	19.51±0.22	1.14	16.5–19.1	17.98±0.16	0.80	5.62	0.79
Меристические признаки								
ll	110–133	122.73±1.28	6.40	122–128	126.0±0.34	1.71	2.47	0.40
D	8–10	9.53±0.12	0.61	9–11	10.01±0.15	0.74	2.49	0.35
A	8–10	9.36±0.11	0.59	9–10	9.45±0.10	0.50	0.60	0.08
P	13–14	13.26±0.09	0.45	13–15	14.0±0.12	0.60	4.93	0.70
V	8–9	8.94±0.04	0.22	8–9	8.91±0.06	0.29	0.41	0.06
rb1	11–12	11.73±0.09	0.45	11–13	12.09±0.14	0.70	2.16	0.31
rb2	11–12	11.36±0.09	0.49	9–12	11.18±0.17	0.83	0.93	0.13
sp.br	17–21	18.63±0.19	1.01	17–21	19.18±0.21	1.03	1.94	0.27
Pc	42–52	46.27±0.62	3.05	36–55	45.64±1.17	5.85	0.47	0.07
vert	61–64	62.73±0.19	0.99	61–64	62.36±0.21	1.03	1.31	0.18

*По: Алексеев, Свириденко (1985), с дополнениями.

Примечание. АС – длина тела по Смитту; с – длина головы и ao – рыла; о – горизонтальный диаметр глаза; ор – заглазничное расстояние; io – ширина лба; hcz – высота головы у затылка; hco – высота головы через глаз; lm – длина верхнечелюстной кости; lmx – длина и hmx – высота верхней челюсти; lmd – длина нижней челюсти; H – высота тела; h – высота хвостового стебля; pl – длина хвостового стебля; ID и hD, IA и hA – длина и высота спинного и анального плавников соответственно; IP и IV – длина грудного и брюшного плавников; aD, pD, aV, aA, P–V и V–A – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пектоцентральное и вентроанальное расстояния соответственно; ll – число прободенных чешуй в боковой линии; D, A, P, V – число ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном (слева) и брюшном (слева) плавниках соответственно; rb1 и rb2 – число жаберных лучей слева и справа; sp.br – число жаберных тычинок; Pc – число пилорических придатков; vert – число позвонков. Достоверные значения tst (> 0.95) выделены жирным шрифтом. Здесь и в табл. 7: lim – пределы варьирования, M±m – среднее ± стандартное отклонение, σ – среднее квадратичное отклонение, CD – критерий Майра.

Для микижи из р. Оленья характерен высокий уровень вариабельности строения костей черепа, который охватывает весь ряд изменчивости краниологических признаков и у проходной, и у жилой микижи из рек

Камчатки (Максимов, Савваитова, 1967; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Кузицин, Савваитова, 1996). Так, в выборке из р. Оленья среди жилой микижи встречаются особи с хорошо выраженной головкой supraethmoideum

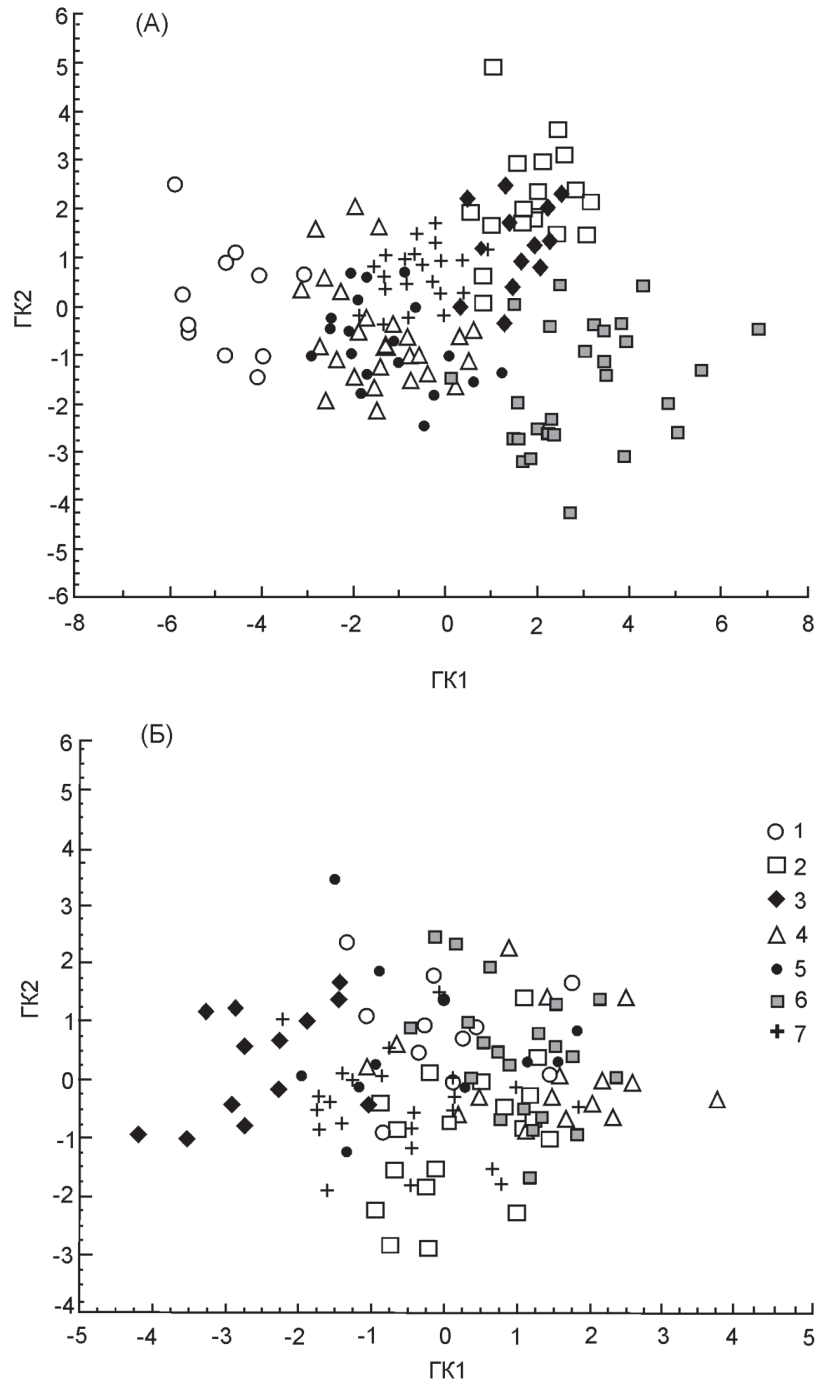


Рис. 2. Фенетические отношения микижи из рек Шантарских островов и п-ва Камчатка, оцененные методом главных компонент (ГК1 и ГК2). А – по совокупности 26 пластических признаков, Б – по совокупности 10 меристических признаков (табл. 6). Здесь и на рис. 4: 1 – р. Средняя, о-в Б. Шантар; 2 – р. Оленья, о-в Б. Шантар; 3 – р. Коль, западная Камчатка; 4 – р. Саичик, западная Камчатка; 5 – р. Сопочная, западная Камчатка; 6 – р. Воямполка, западная Камчатка, 7 – р. Кишимшина, восточная Камчатка. Признаки, внесшие существенный вклад в дискриминацию (значения нагрузок собственных векторов): пластические (с – 0.86, ао – 0.77, аD – 0.81, аV – 0.77, аА – –0.79) и меристические (А – 0.78, Р – –0.77, rb1 – –0.84).

(признак проходной микижи), более того, у этой кости обнаружены такие морфы, которые не были описаны для камчатской микижи. Для пресноводной микижи характерна короткая ргаеахllаге с высоким или широким восходящим отростком, а зубовидный отросток в передней ее части чаще не выражен (Максимов, Савваитова,

1967; Салманов, 1984; Кузицин, Савваитова, 1996). Тем не менее в р. Оленья выявлено наличие морф, характерных для проходной микижи. У резидентной микижи из р. Оленья также выявлен широкий ряд изменчивости формы сошника, который включает морфы как жилой, так и проходной форм вида.

Таблица 7. Краниологические признаки микижи из рек Средняя и Оленья Шантарских островов

Признак	Средняя, n = 18*			Оленья, n = 17			Оценка различий	
	lim	M±m	σ	lim	M±m	σ	tst	CD
АС, мм	260–502	401.8±	38.2	295–502	405.3	36.7		
Пропорции хондрокраниума, % длины основания черепа								
hch	37.0–43.7	42.0±0.46	1.79	41.4–52.0	47.5±0.85	3.52	5.69	1.03
W1	44.8–55.2	52.0±0.62	2.40	49.7–56.8	53.7±0.76	3.16	1.73	0.31
W2	53.7–61.5	58.2±0.57	2.22	52.7–61.7	58.5±0.72	2.98	0.32	0.06
W3	34.9–42.6	39.7±0.59	2.30	38.6–45.1	41.6±0.75	3.08	1.99	0.35
Leth	39.0–50.0	44.8±0.93	3.47	39.7–53.4	47.4±0.78	3.21	2.14	0.39
Пропорции костей, % наибольшей длины кости								
sethW	58.0–75.9	68.3±1.41	5.47	56.4–77.3	67.8±1.79	7.39	0.22	0.04
pmxH	57.5–86.8	75.7±2.01	7.78	55.2–85.8	73.4±2.07	8.55	0.80	0.14
Vwg	18.0–29.1	25.1±0.77	2.92	18.2–29.4	26.8±0.94	3.88	1.40	0.25
MxH	9.1–13.1	11.4±0.34	1.32	10.1–14.1	12.0±0.72	2.97	0.75	0.14
Dh	28.9–36.5	31.4±0.51	1.98	27.5–37.8	32.7±0.75	3.08	1.43	0.26
АН	27.6–32.2	29.5±0.28	1.08	26.0–33.1	28.8±0.88	3.65	0.76	0.15
HmW	57.1–65.5	61.9±0.65	2.51	59.2–67.4	64.2±0.64	2.65	2.52	0.44
OpW	70.6–83.3	76.5±1.02	3.96	72.1–84.8	77.9±0.76	3.14	1.10	0.20
SopW	45.6–66.1	56.3±1.25	4.85	44.8–62.7	55.3±0.75	3.09	0.68	0.12
PopW	30.4–39.6	34.9±0.74	2.86	31.2–40.5	35.7±0.79	3.25	0.74	0.13
IopW	52.7–71.7	61.9±1.37	5.30	50.6–73.2	60.2±0.83	3.42	1.06	0.19
PsWf	10.7–17.2	13.7±0.50	1.92	11.2–17.6	14.2±0.78	3.22	0.54	0.10
PsWp	8.0–11.9	10.1±0.26	1.00	8.3–12.3	10.2±0.72	2.97	0.13	0.02
FW	41.2–49.5	45.9±0.69	2.67	39.6–48.7	44.5±0.98	4.03	1.17	0.21
pmxN	7–9	8.2±0.14	0.56	6–11	9.4±0.51	2.12	2.26	0.45

*По: Алексеев, Свириденко (1985), с дополнениями.

Примечание. АС – длина тела по Смитту; hch – высота черепа на уровне sphenotica; W1 – ширина черепа на уровне основания отростков крыловидноушных костей; W2 – ширина черепа на уровне основания отростков клиновидноушных костей; W3 – расстояние между наружными краями боковых обонятельных костей; Leth – длина этmoidного отдела; sethW – ширина задней части supraethmoideum; pmxH – наибольшая высота праемаксилляре; Vwg – ширина головки vomer; MxH – высота maxillare; Dh – наибольшая высота dentale; АН – наибольшая высота articulare; HmW – ширина верхнего края hyomandibulare; OpW – ширина operculum; SopW – высота suboperculum; IopW – ширина interoperculum; PsWf – ширина передней части parasphenoideum; PsWp – ширина перехвата parasphenoideum; FW – наибольшая ширина frontale; pmxN – число зубов на левой праемаксилляре. Достоверные значения tst (> 0.95) выделены жирным шрифтом.



Рис. 3. Строение supraethmoideum и праемаксилляре микижи Шантарских островов и п-ва Камчатка.

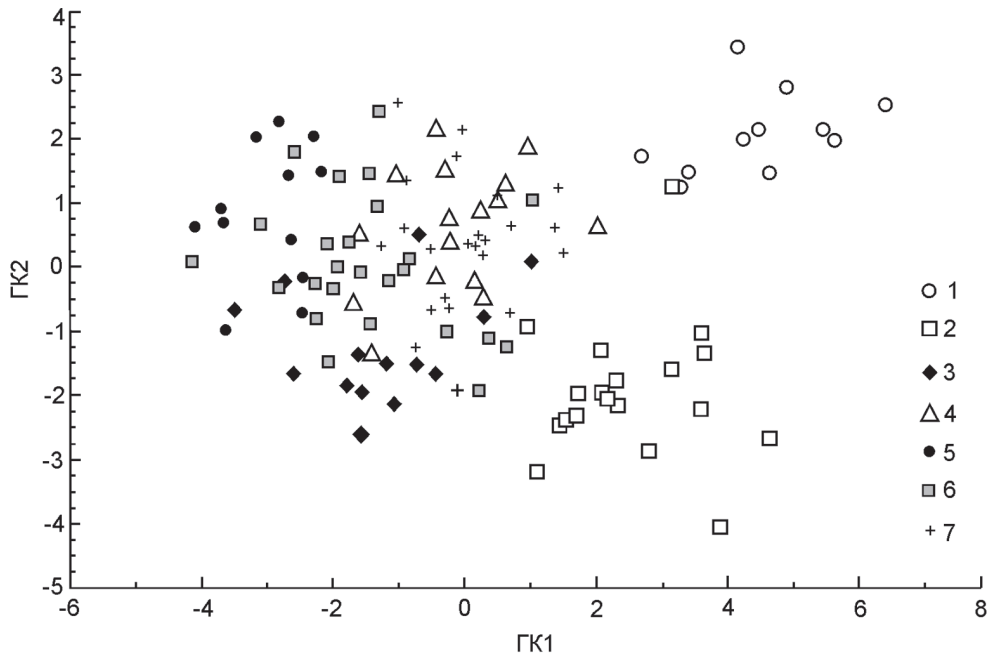


Рис. 4. Фенетические отношения микижи из рек Шантарских островов и п-ва Камчатка, оцененные методом главных компонент (ГК1 и ГК2) по совокупности 20 пластических краниологических признаков (табл. 7). Признаки, внесшие существенный вклад в дискриминацию (значения нагрузок собственных векторов): $pmxH - 0.78$, $Vwg - 0.77$, $AN - 0.79$, $HmW - -0.79$, $pmxN - -0.78$.

По пластическим краниологическим признакам рыбы из рек Оленья и Средняя сходны между собой, но выборка микижи из р. Оленья имеет более высокие показатели варибельности статистических показателей (табл. 7). К сожалению, сравнить качественные признаки строения покровных костей черепа и спланхнокраниума невозможно, так как выборка микижи 1982 г. из р. Средняя утрачена. По краниологическим признакам выборки микижи из рек Средняя и Оленья заняли обособленное положение как от камчатских популяций, так и друг от друга (рис. 4). Таким образом, уровень дивергенции микижи из водоемов Шантарских островов от камчатских популяций вида по краниологическим признакам оказался выше, чем по внешнеморфологическим (пластическим и меристическим). В то же время уникальных особенностей, которые бы встречались у всех особей шантарской микижи, выявить не удалось.

Генетические особенности

Для анализа филогенетических отношений шантарской микижи с другими популяциями вида были использованы выборки, представленные различными типами жизненной стратегии микижи в азиатской части ареала. При анализе варибельности митохондриальной ДНК с использованием пяти рестриктаз (*MspI*, *TruI*, *RsaI*, *BsuRI*, *DdeI*) во всех вариантах сочетаний шантарская микижа обнаруживала гомогенность получаемых продуктов. Также гомогенными оказались полученные AP-PCR-профили шантарской микижи при анализе изменчивости геномной ДНК с парой случайных праймеров (табл. 8).

Показательна гомогенность шантарской микижи даже в случаях выявления высокополиморфных профилей для остальных популяций. У пяти рыб из р. Оленья и у 14 рыб из других районов азиатской части ареала определена первичная структура участка мтДНК размером 1225 bp, включающего ген *cytb*. В последующий сравнительный анализ были включены выверенные последовательности длиной 1070 bp (табл. 9). Обнаруженные различия в основном определялись единичными мутациями на всей протяженности гена. Последовательности ДНК, выделенные у исследованных рыб, имели высокую степень сходства (99.1–99.5%) с гаплотипом микижи из базы данных (Genebank L29771). Уровень гомологии между включенными в анализ экземплярами камчатской микижи варьировал от 99.6 до 100%. У микижи Шантарских островов был выявлен наименьший уровень различий внутри выборки (99.9% гомологии); четыре экземпляра из пяти были гомологичны друг другу, а у одного установлена единичная мутация (табл. 9). Проведение кла-

Таблица 8. Нуклеотидные последовательности праймеров, использованных в AP-PCR-анализе ДНК микижи

Порядковый номер праймера	Последовательность 5'–3'	Длина в нуклеотидах
1	Tgg cct ggc tgc cct gag cag	21
2	Gat cat gcc att gca ctc ta	20
3	Atg ctt tgg wac aca cct tgc t	22
4	gag gat tgt ggc ctt ctt tg	20
5	Taa tac gac tca cta tag gg	20
6	Gca cat tt acg att cct agt gg	20

Таблица 9. Сайты замен у шантарской микижи и других выборок по гену *cytb* на участке в 1070 bp

Выборки	17 34 98 403 406 464 483 485 552 725 739 889 901 913 941 1012 1046 1047 1065
<i>Oncorhynchus mykiss</i> *	CGACCTCCCA C G G A A A C T C C A T A C C T T T G A A A T T A A A G
1.ZhRB** A . C A . G A
2.ZhRB T . A C . T . A A . G G A
3.ZhRB A C A A . G . G . . G A
4.ZhRB	T A . T C A . G A
1.SPRB A C A . G A
2.SPRB A C A . G A
3.SPRB A C A . G A A A
1.SPSH A C A . G A
2.SPSH A . G . . C C A . G A
3.SPSH A C . G A . G A
1.SeaSH A C . C A . G A
2.SeaSH A . G . . C A . G C A
3.SeaSH A C T A . G A
4.SeaSH A C A . G A
1.Shantar A C A . G A
2.Shantar A C C A . G A
3.Shantar A C A . G A
4.Shantar A C A . G A
5.Shantar A C A . G A

*Микижа, селективная линия радужной форели (Genebank L29771).

**Обозначения выборок, как на рис. 5.

стерного анализа показало высокий уровень сходства шантарской микижи с остальными популяциями вида в азиатской части ареала (рис. 5).

Вариабельность различных участков ДНК подтверждает данные по филогенетическому анализу камчатской группы микижи (Павлов и др., 2004). Все включенные в анализ азиатские выборки образуют отдельный кластер по отношению к американской выборке радужной форели и другим видам (рис. 5). Шантарская микижа оказалась наиболее гомогенна по гену *cytb* среди всех сравниваемых выборок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные говорят о том, что микижа Шантарских островов отличается от микижи Камчатки по ряду особенностей: 1) в отличие от камчатских популяций, шантарская микижа растет медленно и нерестится один раз в два года (микижа Камчатки нерестится ежегодно); 2) по внешнеморфологическим признакам выборки шантарской микижи занимают обособленное положение от камчатских; 3) краниологические признаки шантарской микижи включают весь известный диапазон изменчивости жилой и проходной форм камчатской микижи, встречаются также рыбы с уникальными состояниями признаков; 4) шантарской микиже присущ низкий уровень генетического полиморфизма по гену *cytb*; 5) у шантарской микижи отсутствуют особи с типично проходной жизненной стратегией.

В то же время шантарская микижа внутренне неоднородна: несмотря на то, что реки Средняя и Оленья – единая водная система, биологические особенности микижи, обитающей в этих реках, настолько разные,

что можно говорить о двух обособленных популяциях. Однако для определения статуса микижи из рек Оленья и Средняя требуются дополнительные данные, в том числе и молекулярно-генетического анализа.

Наблюдаемые различия между выборками микижи из рек Средняя и Оленья обусловлены, скорее всего, разными условиями обитания. Низкий темп роста микижи в этих реках является следствием обитания при очень низких температурах. Особенно это характерно для р. Средняя, которая, в отличие от р. Оленья, зимой промерзает на перекатах, а ее русло распадается на разобщенные плесы. Причиной различий по пластическим признакам может быть разница в темпе роста, который у микижи из р. Средняя значительно ниже. Низкое тело, невысокий хвостовой стебель и короткие плавники у микижи из р. Средняя отражают условия обитания на мелководных участках, особенно в летнюю и зимнюю межень. Различия по меристическим признакам, очевидно, связаны с разным термическим (или гидрологическим) режимом на нерестилищах. Можно предположить, что весенний прогрев воды в двух реках происходит в разное время, и в результате между микижей из соседних рек существует темпоральная репродуктивная изоляция. Слабая вариабельность генетической структуры может быть результатом жесткого отбора, направленного на адаптацию к жизни в суровых условиях.

Выявленные особенности шантарской микижи тесно связаны с проблемами ее происхождения, взаимоотношений с камчатскими популяциями и таксономическим статусом.

Гомогенность шантарской микижи по гену *cytb* и ее близкое сходство с камчатскими популяциями дают

основания полагать, что она произошла от ограниченного числа проходных особей камчатской микижи (эффект "предка основателя") и поэтому может рассматриваться как дериват камчатской группы. Однако данные краниологического анализа противоречат этой гипотезе. Так, базибранхиальные зубы у вида "микижа" считаются апоморфным признаком, свойственным древним пресноводным реликтовым группировкам североамериканской микижи и не отмеченным у ее проходной формы – стальноголового лосося (Behnke, 1992, 2002). *Supraethmoideum* некоторых особей микижи из р. Оленья имеет черты сходства с таковым пресноводного подвида лосося Кларка *Parasalmo (O.) clarkii lewisii* – "форели западного склона" и с пресноводной формой микижи – краснополосой форелью *Parasalmo (O.) mykiss gairdneri* из р. Фрейзер (собственные данные). Поэтому существует альтернативная гипотеза филогенеза шантарской микижи. Особенности ихтиофауны Шантарских островов свидетельствуют о том, что в прошлом, в период расселения пресноводных рыб, климат этого архипелага был более теплым, сравнимым с таковым современного Приморья. В связи с этим вслед за Алексеевым с соавторами (2004) мы полагаем, что шантарская микижа является древним реликтом, сохранившимся в пределах более широкого плейстоценового ареала, включавшего Приморье и низовья Амура. Представляется вероятным, что в фазу одной из последних регрессий реки Шантарских островов соединились с Тугуром (бассейн Палео-Амура), откуда и произошло вселение тупорылового ленка, плоскоголовой широколобки, проходных краснопёрок, южного подвида мальмы и двух видов девятиглазых колюшек (Алексеев и др., 2004; Пичугин, Скопец, 2005; Пичугин, 2012).

Таксономический статус микижи Шантарских островов остается дискуссионным. Пространственная разобщенность шантарских и камчатских популяций вида и наличие между ними репродуктивной изоляции дает формальные основания для выделения подвида "шантарская микижа". В то же время нет ни одного внешнеморфологического, краниологического или генетического признака, который бы мог быть маркером микижи из рек Шантарских островов. При этом трудно провести прямые аналогии с североамериканской микижей.

В водоемах Северной Америки выделяют до шести филетических линий в пределах вида "микижа" (Behnke, 2002). В четырех из них содержится по одному подвиду, две линии представляют собой сборные группы по 5–7 трудноразличимых узкоареальных подвигов (Behnke, 1992, 2002). Высокое разнообразие географических форм североамериканских форелей отражает бурную геологическую историю запада Северной Америки в плейстоцене и плиоцене, когда происходили масштабные перестройки крупных водных бассейнов. Это приводило сначала к изоляции группировок тихоокеанских форелей, а в дальнейшем к их самостоятельному филогенезу

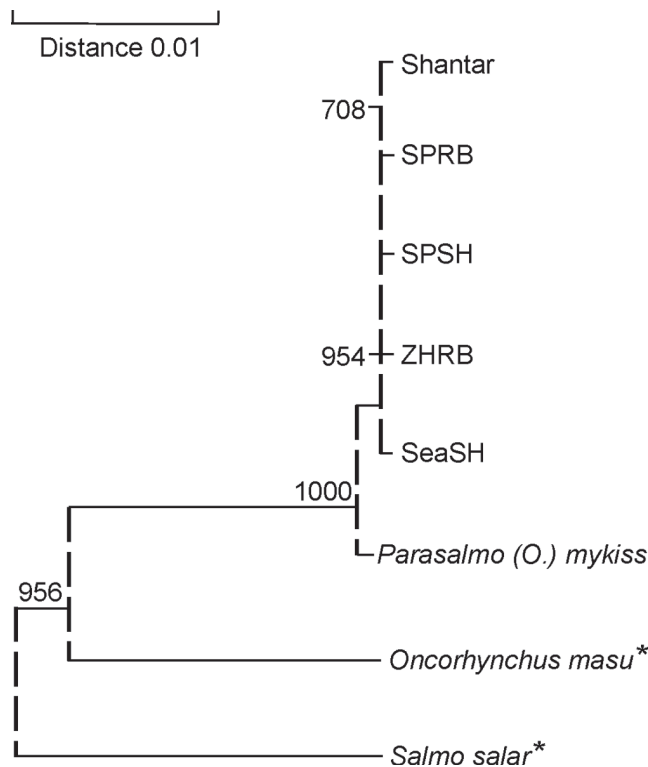


Рис. 5. Кластерный анализ выборок микижи, оцененных по: Tajima-Nei (1984) на основе последовательности гена *cytb*. Кластеризация по методу NJ с элементами бутстреп-анализа (1000 повторов). Звездочкой отмечены последовательности аутгруппы, взятые из Genebank [*Parasalmo (O.) mykiss* – L29771; *Oncorhynchus masu* – U121143; *Salmo salar* – D58403]. При формировании матрицы для всех выборок использованы усредненные последовательности. Обозначения выборок: Shantar – р. Оленья, Шантарские о-ва; SeaSH – типично проходная микижа из дрейфтерных уловов, Охотское море; SPSH – проходная микижа, р. Сопочная, западная Камчатка; SPRB – резидентная микижа, р. Сопочная, западная Камчатка; ZHRB – резидентная микижа, р. Жуланова, восточная Камчатка.

(Behnke, 1992, 2002). Как правило, время изоляции разных подвигов микижи Северной Америки на основании геологических данных варьирует от 18 до 500 тыс. лет (Behnke, 1992, 2002). При чем существенных морфологических различий между североамериканскими подвидами не выявлено; отсутствуют также признаки, которые могли бы рассматриваться как надежный подвидовой радикал. Поэтому при выделении подвигов главенствующую роль играет фактор физической изоляции водных бассейнов, а в ряде случаев имеют значение данные молекулярно-генетического анализа (Behnke, 1992, 2002). В результате, по мнению Бенке (Behnke, 2002, с. 18), существующие системы подвидового деления микижи являются спорными.

Имеющийся в нашем распоряжении материал не дает достаточных оснований для выделения подвида, так как не установлено время изоляции шантарской микижи от камчатской и не удалось выявить морфологические черты, свойственные именно шантарской

микиже. По нашему мнению, в настоящее время микижа Шантарских островов может рассматриваться как географически удаленная группировка, являющаяся составной частью единой системы азиатских популяций вида "микижа". Для уточнения филогенетических отношений шантарской и камчатской микижи требуется проведение дополнительных исследований, включая подробное изучение биологии микижи в реках Средняя и Оленья (размножение, миграции, зимовка, смертность), а также привлечение дополнительного морфологического и генетического материала, полученного с использованием новых методов молекулярно-генетического анализа.

Авторы приносят глубокую благодарность С.С. Алексею за предоставленный первичный материал по морфометрии и краниологии микижи р. Средняя, М.Б. Скопцу за проведение совместных полевых работ на о-ве Большой Шантар в 2001 и 2003 гг. и Е.А. Салтыковой за помощь при обработке краниологического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Груздева М.А., Скопец М.Ю. Ихтиофауна Шантарских островов // *Вопр. ихтиологии*. 2004. Т. 44, № 1. С. 42–58.
- Алексеев С.С., Свириденко М.А. Микижа *Salmo mykiss* Walbaum (Salmonidae) Шантарских островов // *Вопр. ихтиологии*. 1985. Т. 25, вып. 1. С. 68–73.
- Васильева Е.Д. Изменчивость черепа костных рыб: эволюционные и таксономические аспекты: Дис.... докт. биол. наук. М.: МГУ. 1999. 425 с.
- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // *Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 5–56.
- Гребницкий Н.А. Список рыб, водящихся у островов Командорских и полуострова Камчатки // *Вестн. рыбопромышленности*. 1897. № 6–7. С. 323–339.
- Золотухин С.Ф. Современные угрозы биоразнообразию лососей в реках Хабаровского края и в бассейне р. Амур // *Тез. докл. Первой междунар. науч. конф. "Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий"*. Хабаровск. 2002. С. 63–64.
- Кагановский А.Г. О нахождении семги (*Salmo penshinensis* Pallas) в Амурском лимане // *Тр. ТИНРО*. 1949. Т. 31. С. 200–201.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Д.С. Особенности пространственного распределения молоди микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (западная Камчатка) // *XIV Международ. науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей"*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2013. С. 354–358.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) Камчатки и факторы среды, определяющие его особенности // *Вопр. ихтиологии*. 2008. Т. 48, № 1. С. 45–56.
- Кузицин К.В., Савваитова К.А. Остеологические особенности тихоокеанских форелей (род *Salmo*) Камчатки в связи с определением их таксономического статуса // *Вопр. ихтиологии*. 1996. Т. 36, № 3. С. 308–327.
- Кузицин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // *Вопр. ихтиологии*. 1999. Т. 39, № 6. С. 809–818.
- Лакин И.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 252 с.
- Линдберг Г.У., Дулькейт Г.Д. Материалы по рыбам Шантарского моря // *Изв. Тихоокеан. науч.-промысл. ст.* 1929. Т. 3, вып. 1. С. 1–138.
- Максимов В.А. Некоторые данные по экологии камчатской микижи *Salmo mykiss* Walbaum р. Утхолок // *Вопр. ихтиологии*. 1972. Т. 12, вып. 5. С. 827–834.
- Максимов В.А. Экология внутривидовых форм камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и перспективы ее хозяйственного использования: Дис.... канд. биол. наук. М.: МГУ. 1974. 164 с.
- Максимов В.А., Савваитова К.А. Некоторые особенности строения черепа и хвостового отдела скелета камчатской семги (*Salmo penshinensis* Pallas) и микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) // *Биол. науки*. 1967. № 5. С. 27–40.
- Мельникова М.Н., Павлов С.Д., Колесников А.А., Петров Н.Б. Поиск и конструирование популяционно-генетических SCAR-маркёров для камчатской микижи *Parasalmo (O.) mykiss* // *Генетика*. 2010. Т. 46, № 5. С. 792–797.
- Павлов С.Д., Колесников А.А., Мельникова М.Н., Ушакова М.В. Генетическая дивергенция камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) на ареале по результатам рестрикционного анализа и секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // *Генетика*. 2004. Т. 40, № 12. С. 1695–1701.
- Павлов С.Д., Кузицин К.В. Морфобиологические и генетические особенности микижи *Parasalmo mykiss* из реки Воямпольки (западная Камчатка) // *Вопр. ихтиологии*. 1999. Т. 39, № 6. С. 748–760.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир. 2001. 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососевых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*. 2008. Т. 48, № 1. С. 42–49.
- Пичугин М.Ю. О девятииглых колюшках рода *Pungitius* (Gasterosteiformes) озера Большое (о. Большой Шантар, Шантарские о-ва) // *Вопр. ихтиологии*. 2012. Т. 52, № 3. С. 346–351.
- Пичугин М.Ю., Скопец М.Б. Малоротые корюшки рода *Hypomesus* оз. Большое, о. Большой Шантар (Шантарские о-ва) // *Вопр. ихтиологии*. 2005. Т. 45, № 1. С. 33–40.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 1966. 270 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. Камчатские благородные лососи (систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации). Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та. 1973. 120 с.
- Салманов А.В. Остеологические особенности стальноголового лосося *Salmo gairdneri* Richardson и микижи *S. mykiss* Walbaum // *Тр. ЗИН АН СССР*. 1984. Т. 127. С. 82–90.
- Суворов Е.К. Командорские острова и пушной промысел на них. СПб. 1912. 324 с.

- Behnke R.J.* Native trout of western North America // Amer. Fish. Soc. Monogr. 1992. Vol. 6. 275 p.
- Behnke R.J.* Trout and salmon of North America. New York: The Free Press. 2002. 359 p.
- James F.C., McCullach C.E.* Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or pandora's box? // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1990. Vol. 21. P. 129–166.
- Megan R.M., Parkinson E., Taylor E.B.* Mitochondrial DNA variation in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) across its native range: testing biogeographical hypotheses and their relevance to conservation // J. Mol. Ecol. 2000. Vol. 9. P. 2089–2108.
- Skopetz M.B.* New data on the fish-fauna of the Olen'ya river and Bolshoe lake (Bolshoi Shantar Island, Sea of Okhotsk // First Int. Symp. on Fish Biodiversity in the Amur River Fresh Waters and Adjacent Rivers. 29 Oct.–1 Nov. 2002. Khabarovsk, Russia: Abstracts. 2002. P. 46–47.
- Tajima F., Nei M.* Estimation of evolutionary distance between nucleotide sequences // Mol. Biol. Evol. 1984. Vol. 1. P. 269–285.
- Welsh I., McClelland M.* Genomic fingerprinting using arbitrarily primed PCR and a matrix of pairwise combinations of primers // Nucl. Acid Res. 1991. Vol. 19. P. 5275–5279.