

УДК 597.553.2.574.32.591.5

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* В РЕКЕ КОЛЬ, ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА. К ВОПРОСУ ОБ ИНТЕГРИРОВАННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ В БАСЕЙНЕ СЛОЖНОЙ РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ

© 2018 г. К. В. Кузищин^{1, 2, *}, М. А. Груздева¹, С. Д. Павлов¹, А. В. Семёнова¹, Д. С. Павлов^{1, 2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2018 г.

Изучены особенности внутриречных миграций, биологические и морфологические особенности и аллозимная изменчивость микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне р. Коль (Западная Камчатка). В сложной по геоморфологии речной системе микижа нерестится в тундровых притоках, каждый из которых характеризуется своеобразным сочетанием размеров, водности, гидрологического и термического режимов; в результате особенности размножения микижи, распределение и биологические характеристики молоди оказываются неодинаковыми. На основании мечения и повторных поимок установлено, что микижа совершает значительные перемещения внутри речного бассейна и не привязана к какому-то определённому его участку, производители в разные годы могут заходить в разные притоки. Анализ изменчивости морфометрических признаков не выявил различий между молодью из разных притоков. По результатам анализа аллозимной изменчивости установлено, что микижу из р. Коль, несмотря на высокую степень мозаичности среды обитания, можно рассматривать как единую популяцию с общим генофондом. На основании полученных результатов делается заключение о том, что, несмотря на предпосылки, способствующие фрагментации, микижа в р. Коль представлена единой, высоко интегрированной популяцией. Механизмом поддержания популяционного единства служат внутриречные миграции микижи, за счёт которых происходит ежегодное перераспределение производителей по разным притокам реки, действующее против эффекта основателя и дрейфа генов.

Ключевые слова: микижа *Parasalmo mykiss*, структура популяции, мозаичность среды обитания, нерестовые притоки, речная система, аллозимная изменчивость.

DOI: 10.1134/S0042875218050168

Изучение структуры и изменчивости вида в пространстве и во времени остаётся одной из важнейших фундаментальных проблем микроэволюции и популяционной биологии рыб (Никольский, 1980; Мина, 1986; Савваитова, 1989; Waples, 1991; Bernatchez, 1995). Внимание исследователей сосредоточено на лососёвых рыбах (Salmonidae), анализу разнообразия которых на видовом и внутривидовом уровнях посвящено множество работ. В настоящее время накоплен значительный массив данных, показывающий, что изменчивость у рыб имеет мозаичный характер и проявляется как в географической структурированности, которая обусловлена крупномасштабными историческими событиями, так и на уровне отдельных водных систем за счёт симпатричных внутривидовых форм и группировок (Nielsen, Sage, 2001, 2002; Taylor et al., 2001; Cas-

tric, Bernatchez, 2003; Klemetsen et al., 2003; Hendry, Stearns, 2004).

В последнее время всё большее внимание уделяется проблеме изменчивости у лососёвых рыб в пределах одного речного бассейна, когда возможно возникновение условий, способствующих появлению локальных изолятов и внутриречной структурированности стада. Конечным итогом становится формирование так называемой метапопуляции, которая характеризуется высокой степенью выраженности локальных адаптаций, адекватных мозаичности среды обитания (Cooper, Mangel, 1999; Dunham, Rieman, 1999; Hanski, 1999; Young, 1999; Rieman, Dunham, 2000; Sultan, Spencer, 2002; Neville et al., 2006). Ряд исследований показывают, что элементы строения водосборного бассейна, такие как разветвлённость русла или разница в положении отдельных участков над уровнем моря, могут снижать поток генов

между отдельными нерестовыми группировками (Angers et al., 1999; Hebert et al., 2000; Castric et al., 2001; Costello et al., 2003). Чаще всего факторами фрагментации единой популяции выступают непреодолимые для миграции рыб водопады и пороги, которые играют роль фильтров или барьеров для проникновения рыб из нижних участков реки в верхние (Currrens et al., 1990; Griswold et al., 1997; Carlsson et al., 1999; Carlsson, Nilsson, 2001). Однако для ряда видов лососёвых рыб показано, что метапопуляция формируется и в отсутствие физических преград за счёт различий в геоморфологии участков реки и нерестилищ, приуроченных к притокам разного типа (Hebert et al., 2000; Costello et al., 2003; Taylor et al., 2003; Guy, 2005; Massa-Gallucci et al., 2010; Pracheil et al., 2013). Тем не менее у разных видов лососёвых рыб в разных речных бассейнах степень фрагментации может сильно варьировать (Young, 1999; Costello et al., 2003; Meka et al., 2003; Nielsen et al., 2003; DeHaan et al., 2011; Walsh et al., 2013). Несмотря на значительное число публикаций по структурированности локальных стад рыб в пределах речного бассейна, влияние его строения на внутривидовое разнообразие тщательно не изучено (Angers et al., 1999; Hebert et al., 2000; Castric et al., 2001; Torgersen et al., 2006; Budy et al., 2014).

Камчатская микижа *Parasalmo mykiss* является подходящим модельным видом для исследования подобных вопросов. Этот вид демонстрирует высокий уровень изменчивости, в составе его популяций выявлены особи с разными типами жизненной стратегии, различающиеся степенью выраженности анадромии и резидентности (Павлов и др., 1999, 2001a, 2009, 2016). Ранее было установлено, что на Камчатке соотношение особей с разными типами жизненной стратегии неодинаково в реках разного типа и протяжённости, определяется оно геоморфологией речного бассейна: в коротких тундровых реках канального типа преобладает проходная микижа, а в разветвлённых предгорных — речная (Павлов и др., 2001b, 2008; Кузищин, 2010; Kendall et al., 2015). При этом в ряде рек генетическая обособленность рыб с разными типами жизненной стратегии не выявлена, размножение проходной и речной микижи происходит совместно (Кузищин и др., 2007; McPhee et al., 2007, 2014).

Известно, что размножение микижи на Камчатке строго приурочено к рекам или участкам рек тундрового типа, поскольку именно в таких водотоках в весенне-летнее время складывается благоприятный температурный режим, обеспечивающий успешность воспроизводства вида в условиях сурового климата полуострова (Кузищин и др., 2002, 2008). Это приводит к тому, что в ряде рек предгорного типа нерест микижи разорван в пространстве, поскольку происходит исключительно в тундровых притоках. Таким обра-

зом в ряде речных бассейнов возникает ситуация, которая приводит к разобщённости нерестилищ микижи и возникновению условий, способствующих фрагментации популяций (Кузищин и др., 2008; Kendall et al., 2015). Одной из таких сложных речных систем предгорного типа является р. Коль на западе Камчатки. Нерест микижи в ней локализован в шести тундровых притоках, разбросанных по всему речному бассейну (Кузищин и др., 2008; Павлов и др., 2009). В то же время детальная структура этого локального стада микижи — биологическая и морфологическая характеристики молоди, её распределение в речной системе, миграции молоди и речных производителей и их генетическая характеристика — остаётся неизученной.

В связи с этим целью исследования стало изучение условий размножения, внутривидовых миграций, пространственной и генетической структуры микижи в бассейне р. Коль.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2002–2006 гг. в бассейне р. Коль (Западная Камчатка). Река берёт начало в отрогах Срединного Камчатского хребта, впадает в Охотское море, имеет длину около 130 км, ширину в устье около 70 м, расход воды в устье 111 м³/с в паводок и 56 м³/с — в межень, общая площадь водосборного бассейна 1580 км². Имеет горный и предгорный характер на всём протяжении от истоков до устья, протекает несколькими параллельными руслами (протоками), уклон ложа составляет более 5 м/км. В реку впадает множество притоков разного типа, длины и водности (рис. 1). Притоки горного типа приурочены в основном к верхнему течению реки, тундровые — к среднему и нижнему (Павлов и др., 2009). Анализ строения притоков, измерения скорости течения и расхода воды, температуры и гидрохимических параметров, определение фракционного состава грунтов проводили в соответствии с методиками, используемыми при проведении комплексной оценки среды обитания лососей. Подробное описание конкретных методов приводится в наших работах (Кузищин и др., 2008, 2009, 2010; Павлов и др., 2009, 2016).

Сбор производителей проводили в весеннее время на нерестилищах, их число оценивали визуально с берега и методом подводных наблюдений. Площади нерестилищ измеряли с помощью рулетки и картировали. Рыб отлавливали удочными снастями по принципу поймал—отпусти; пол определяли по внешним признакам. Для определения типа жизненной стратегии и возраста рыб использовали чешую, взятую из 1–4-го ряда выше боковой линии на участке между задним краем спинного и передним краем жирового плавников (Павлов и др., 2001a). Отлов молоди, её рас-

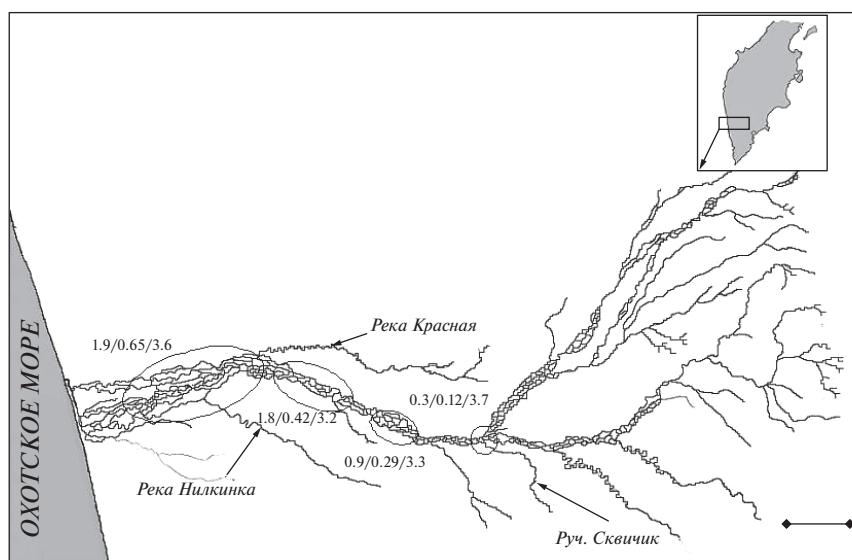


Рис. 1. Бассейн р. Коль и расположение нерестовых притоков микижи *Parasalmo mykiss*, выборки из которых использованы в данном исследовании. Овалами выделены участки реки, где расположены крупнейшие зимовальные ямы микижи. Цифрами обозначены: среднее число ям на 1 км основного русла реки/средняя площадь ямы, га/средняя глубина ямы, м. Масштаб: 5 км.

пределение в пределах нерестовых притоков, плотность и биомассу рыб на отдельных участках оценивали в период летней межени (август) с помощью электролова (Smith-Root Inc., model 15-A, модификация 20316): переменный импульсный ток напряжением 350–400 В, частотой 40–60 Гц, длительностью импульса 2 мс; применяли метод 3-кратного облова участка (Zippin, 1956). Всего на всех притоках выполнено 576 обловов участков площадью не менее 150 м² от устья до истоков. Для морфометрического и генетического анализов использовали выборки молоди возрастного класса 2+ из каждого притока. Морфометрия выполнена на свежельвовленных рыбах одним оператором по модифицированной схеме Правдина (Павлов и др., 2001а).

Для изучения миграций рыб метили индивидуальными номерными метками и регистрировали повторные поимки. Рыб отлавливали как в нерестовых притоках, так и в основном русле реки от устья до 93 км вверх по течению. Для мечения рыб длиной по Смитту (*FL*) более 300 мм использовали наружные гидростатические метки (*floy tag*), для молоди *FL* 100–300 мм — метки с микрочипом (*PIT tag*) (Prentice et al., 1990; Castro-Santos et al., 1996; Pine et al., 2010). В момент мечения регистрировали место поимки с помощью навигаторов системы глобального позиционирования GPS. В период открытой воды отлов рыб происходил силами экспедиционных групп, в зимнее время привлекали подготовленных местных рыболовов, которые отлавливали рыб в строгом соответствии с методиками, применяемыми в период открытой воды.

Соотношение потомков проходных и речных самок оценивали методом микрохимического анализа отолитов (количественный анализ содержания ионов двухвалентных металлов — кальция и стронция), позволяющим достаточно точно определить не только наличие морского или пресноводного периодов в онтогенезе особи, но и тип жизненной стратегии материнской особи. В случае, когда в нуклеарной зоне отолита рыбы (примордиуме) содержание стронция высокое (в 1.5–2.0 раза выше, чем в прилегающих слоях), считается, что данная особь происходит от проходной самки; в случае, когда содержание стронция в примордиуме отолита сравнимо с соседними слоями, данная особь является потомком речной самки (Radtke, 1989; Kalish, 1990; Secor et al., 1995; Radtke et al., 1997, 1998; Volk et al., 2000; Doubleday et al., 2014). Содержание микроэлементов в отолите определяли методом рентгенофлуоресцентного (РФА) микроанализа с помощью спектрометра Tornado M4 («Bruker AXS», Германия) (Павлов и др., 2013). В анализ включена молодь микижи в возрасте 2+, использованная для морфометрического и генетического анализов.

Для исследования аллозимного и генетического разнообразия, а также гетерогенности локальных нерестовых группировок использованы выборки молоди рыб, собранные на нерестилищах в разных притоках р. Коль: Нилкинка, Красная и Сквичик (рис. 1). С использованием стандартных методик электрофоретического анализа (Davis, 1964; Peacock et al., 1965) была изучена изменчивость в 18 ферментативных системах, кодируемых

Таблица 1. Характеристика трёх тундровых нерестовых притоков микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне р. Коль

Параметр	Р. Нилкинка	Р. Красная	Руч. Сквичик
Удаление устья притока от устья р. Коль, км	6.4	21.5	45.6
Длина, км	28.3	31.6	18.2
Ширина в устье, м	15.4	14.2	12.2
Глубина в устье, м	1.1	0.7	0.5
Расход воды в устье, м ³ /с	0.5109	0.7449	0.1372
Электропроводность, мСм	66.3	59.3	56.3
Содержание кислорода, мг/л	11.14	10.82	10.32
pH	6.95	7.03	6.97
Скорость течения в межень, см/с	$\frac{36.3 \pm 2.2}{17.5-63.2}$	$\frac{20.2 \pm 1.9}{16.0-24.2}$	$\frac{24.6 \pm 2.9}{13.8-63.2}$
Средневзвешенный размер частиц грунта, см*	$\frac{7.33 \pm 0.101}{3.30-10.21}$	$\frac{4.54 \pm 0.088}{1.30-8.76}$	$\frac{7.65 \pm 0.230}{2.30-34.76}$
Удаление нерестилищ от устья притока, м	1240	840	925
Площадь нерестилищ микижи, м ²	380	448	238
Число производителей, экз/год (2003–2006)	$\frac{75 \pm 4}{55-95}$	$\frac{94 \pm 3}{81-112}$	$\frac{42 \pm 4}{32-60}$

Примечание. Над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы варьирования показателя; *сумма средних размеров частиц каждой фракции, приведенная к весовой доли фракции.

43 аллозимными локусами (Павлов, 2000; Павлов и др., 2001a).

Объём материала по разным видам анализа представлен в соответствующих таблицах и на рисунках. Материал обработан вариационно-статистическими методами. Достоверность различий оценивали параметрическим (Стьюдента, t_{st}) и непараметрическим (Манна–Уитни, $M-U$) критериями. Для расчётов, построения графиков и диаграмм использовали программу Statistica 8.0. В программе GDA 1.0 (Lewis, Zaykin, 2001) проводили оценки частот аллелей, аллельного разнообразия (A), ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (H_E , H_O), степени дифференциации популяций (θ). Статистический пакет GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995) был использован для оценки попарной дифференциации выборок F_{ST} .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биологическая характеристика группировок микижи из разных притоков

В бассейне р. Коль насчитывается 11 притоков тундрового типа, микижа нерестится в шести. Каждый нерестовый приток характеризуется своеобразным сочетанием размеров, водности, гидрологического и термического режимов (Кузищин и др., 2008; Павлов и др., 2009). Исследованы выборки микижи из трёх нерестовых притоков — Нилкинка, Красная и Сквичик (табл. 1, рис. 1). Их выбор обусловлен различиями в стро-

ении водотоков и размножении в них микижи. Р. Красная — самый крупный нерестовый приток во всей водной системе р. Коль, в котором размножается больше всего производителей микижи. Руч. Сквичик — наименьший как по размерам, так и по численности производителей приток. Р. Нилкинка, как и р. Красная, крупный приток, однако из-за воздействия холодных глубинных (фреатических) грунтовых вод характеризуется наиболее низким температурным режимом. Как следствие, в р. Нилкинка микижа нерестится не ежегодно: в годы с тёплыми вёснами (2004 и 2006 гг.) нерест происходил, а в холодную весну 2005 г. нереста не было (Кузищин и др., 2008; Кузищин, 2010).

Весной в нерестовые притоки производители микижи заходят из основного русла за 3–5 дней до нереста, а после нереста сразу возвращаются обратно в русло реки. В течение всего года в нерестовых притоках обитают только молодь и карликовые самцы. Таким образом, для микижи тундровые притоки в бассейне р. Коль являются типичными нерестово-выростными участками водной системы. В разных тундровых притоках фенотипический состав производителей микижи различен. В реках Нилкинка и Красная размножаются типично проходные, эстуарные, речные эстуарные и речные особи, в руч. Сквичик — только речные (табл. 2).

В р. Нилкинка длина типично проходной микижи ($n = 16$) составляет 602–813 (в среднем 737)

Таблица 2. Фенетическое разнообразие производителей микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне р. Коль, %

Приток	Число рыб, экз.	Фенотип			
		типично проходной	эстуарный	речной эстуарный	речной
Р. Нилкинка	68	10.3 (7.7–11.1)	4.4 (3.2–7.1)	8.8 (6.9–12.1)	76.5 (65.6–84.1)
Р. Красная	122	10.6 (9.4–12.7)	3.3 (1.2–6.4)	7.4 (6.5–9.3)	78.7 (70.2–82.1)
Руч. Сквичик	75	—	—	5.3 (3.4–6.8)	94.6 (93.2–96.6)

Примечание. За скобками — среднее значение, в скобках — пределы варьирования показателя.

мм, масса 2.6–6.1 (5.2) кг, резидентной ($n = 44$) — соответственно 412–533 (502) мм и 0.73–2.1 (1.33) кг. В р. Красная типично проходные особи ($n = 21$) имеют FL 594–854 (735) мм, массу 2.5–6.8 (5.3) кг, резидентные ($n = 96$) — 403–605 (501) см и 0.72–2.51 (1.41) кг. Длина и масса тела эстуарных и речных эстуарных особей сходна с таковыми резидентных рыб. В руч. Сквичик длина резидентной микижи ($n = 18$) составляет 376–501 (392) мм, масса — 0.76–1.74 (0.78) кг.

В разных притоках наблюдаются существенные различия по возрастному составу производителей с речным типом жизненной стратегии. В реках Нилкинка и Красная большая часть производителей микижи в возрасте 7–8 лет (табл. 3), преобладают повторно нерестующие особи (табл. 4), в руч. Сквичик размножаются рыбы младшего возраста (5–6 лет), среди них преобладают впервые нерестующие особи.

В притоках Нилкинка и Красная доля производителей с типично проходным типом жизненной стратегии в среднем составляет около 10% (табл. 2), однако заметная часть молоди происходит именно от проходных самок. Так, на основании анализа соотношения ионов Sr^{2+}/Ca^{2+} в нуклеарной зоне отолитов установлено, что в р. Нилкинка около 25% молоди в возрасте 1+ являются потомками проходных самок, в р. Красная доля ещё больше — ~ 30% (рис. 2а, 2б). Высокая доля молоди, происходящая от проходных самок, обусловлена их высокой плодовитостью по сравнению с речными резидентными. Абсолютная плодовитость проходных самок варьирует от 8780 до 12730 (в среднем 9120) икринок, резидентных самок — от 1020 до 4850 (3660) икринок. При этом среди типично проходных рыб резко преобладают самки (соотношение 10 : 1), а среди речных резидентных рыб соотношение самцов и самок примерно равное. В руч. Сквичик среди молоди обнаружены потомки только речных резидентных самок (рис. 2в).

Условия обитания молоди микижи в разных притоках неодинаковы. Наибольшее пространство молодь осваивает в р. Красная, где она встречается от устья и до 20–21 км вверх по течению (при длине притока 31 км), образуя значительную

плотность и биомассу на всём протяжении зоны обитания (табл. 5). В р. Нилкинка, сравнимой по длине и водности с р. Красная, зона обитания молоди существенно меньше: при длине притока 28 км она составляет менее 11 км. В р. Нилкинка молодь микижи встречается только в нижнем течении, а её плотность и биомасса на разных участках существенно ниже, чем в р. Красная. В руч. Сквичик, несмотря на его небольшие размеры, молодь микижи осваивает значительную его часть, формируя высокую плотность и биомассу в среднем и нижнем течении.

В бассейне р. Коль распределение молоди микижи определяется температурным режимом участков реки и наличием подходящих биотопов. По данным контрольных обловов, микижа не была обнаружена в тех участках притоков, где средняя суточная температура воды в августе не превышала 8.5°C, а сумма градусо-дней в период с 15 мая по 15 сентября была меньше 950.

Все рассматриваемые притоки берут начало на выходах холодных глубинных (фреатических) грунтовых вод, поэтому в их верхнем течении температура воды летом и осенью остаётся низкой — 4–5°C, а её прогрев до 8.5°C и выше происходит ниже по течению. В р. Красная вследствие выровненного профиля ложа, невысокой скорости течения и протекания по открытой местности прогрев воды начинается недалеко от истоков. Нилкинка, в отличие от р. Красная, протекает у края речной долины и почти на всём своём протяжении принимает холодные глубинные воды (температура родников на выходе составляет 2.5–3.0°C). Прогрев воды происходит только в нижнем течении притока, поэтому зона обитания

Таблица 3. Возрастной состав производителей речной микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне р. Коль, %

Приток	Число рыб, экз.	Возраст, лет						
		5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
Р. Нилкинка	65	3.1	20.0	27.7	26.1	10.8	9.2	3.1
Р. Красная	105	4.8	14.3	20.9	25.7	18.1	13.3	2.8
Руч. Сквичик	71	36.6	31.0	22.6	9.8	—	—	—

Таблица 4. Повторность нереста речной микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне р. Коль, %

Приток	Число рыб, экз.	Число нерестов				
		1	2	3	4	5
Р. Нилкинка	65	19.3	23.5	27.4	25.5	4.3
Р. Красная	105	20.8	25.0	25.0	25.0	4.2
Руч. Сквичик	71	90.1	9.9	—	—	—

молоди микижи в р. Нилкинка существенно меньше, чем в р. Красная. Небольшая зона, осваиваемая молодью микижи в руч. Сквичик, определяется размерами этого притока (табл. 1, 5).

Меньшие плотности молоди микижи в р. Нилкинка, по сравнению с таковыми в р. Красная и руч. Сквичик, обусловлены меньшим количеством пригодных для обитания молоди биотопов. Молодь микижи предпочитает держаться в местах скопления древесного материала и дерновых кочек в русле, в местах с вихревыми течениями, часто под “крышей”, образованной ветвями и стволами деревьев. Такого рода мест много в р. Красная и руч. Сквичик, тогда как в р. Нилкинка количество древесного материала существенно меньше. На берегах р. Нилкинка растут невысокие кустарниковидные ивы (р. *Salix*), тогда как на берегах р. Красная и руч. Сквичик — спелый лес, состоящий из ольхи (р. *Alnus*), высокоствольной ивы и чозении (р. *Chosenia*). Поэтому количество древесного материала в русле р. Нилкинка существенно меньше, чем в других притоках.

Несмотря на различия в размерах притоков и зоны обитания в них молоди, возрастной состав сходен: преобладают сеголетки, и возраст особей не превышает 3+ (табл. 6). Рост молоди микижи наибольший в р. Красная, наименьший — в р. Нилкинка (табл. 7).

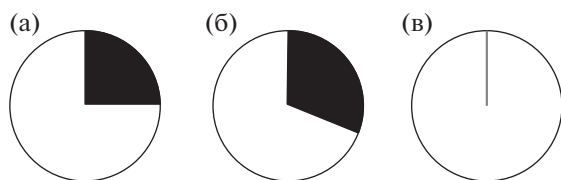


Рис. 2. Соотношение потомков от проходных (■) и речных (□) самок микижи *Parasalmo mykiss* в разных нерестовых притоках бассейна р. Коль среди молоди возрастного класса 1+ по результатам микрохимического анализа отолитов (соотношение Sr^{2+}/Ca^{2+} в примордиумах отолитов): а — р. Нилкинка, $n = 30$; б — р. Красная, $n = 40$; в — руч. Сквичик, $n = 20$.

Морфометрическая характеристика молоди микижи из разных притоков

Одновозрастная молодь микижи из разных нерестовых притоков в бассейне р. Коль по меристическим признакам не различается, и только молодь из р. Нилкинка достоверно отличается от молоди из двух других притоков по некоторым пластическим признакам (табл. 8).

Трёхлетки из р. Нилкинка характеризуются несколько большими диаметром глаза, заглазничным и межглазничным расстояниями, более высокой головой и более длинными грудными плавниками, а также несколько смещённым к голове спинным плавником по сравнению с молодью из р. Красная и руч. Сквичик. В то же время из-за менее благоприятных по сравнению с другими нерестовыми притоками условий существования диспергированность (значения среднего квадратического отклонения и ошибки среднего) пластических и меристических признаков у молоди из р. Нилкинка выше, чем у молоди из других притоков.

Анализ миграций микижи в бассейне р. Коль по данным мечения

Всего в 2002–2006 гг. были помечены 1022 экз. разновозрастной молоди (1+–3+) *FL* 100–220 мм (в том числе 867 экз. в притоках и 155 экз. в основном русле) и 454 особи половозрелой речной микижи в возрасте 4+–10+ *FL* 360–600 мм (225 экз. в притоках на нерестилищах и 229 экз. в разных участках основного русла). Общий возврат меток составил 69 экз. молоди (6.7%) и 21 экз. половозрелых рыб (4.6%).

Миграции речных половозрелых рыб. В р. Нилкинка из 44 производителей, помеченных на нерестилищах, повторно выловлены три. Одна особь была поймана в мае следующего года в устье р. Красная, в 15 км выше по течению; две другие — в августе в год мечения, выше по течению от устья р. Нилкинка на участке от 9 до 15 км основного русла реки. В р. Красная из 113 производителей, помеченных на нерестилищах, повторно выловлены шесть, из которых четыре пойманы в основном русле выше по течению от устья нерестового притока на участке от 22 до 47 км (две особи зимой в год мечения и две особи через два года после мечения); две особи — в основном русле ниже устья нерестового притока на участке от 5 до 13 км (одна через год после мечения, вторая во вторую зиму после мечения). В руч. Сквичик из 42 производителей, помеченных на нерестилищах, повторно выловлены четыре. Одна особь поймана в р. Красная, на нерестилище в мае в 24 км от места мечения, ровно через год после мечения, остальные три — в основном русле реки ниже по течению от его устья, на участке от 11 до

Таблица 5. Зона обитания, плотность и биомасса молоди микижи *Parasalmo mykiss* (все возрастные классы) в трёх притоках р. Коль

Приток	Размеры зоны обитания		Плотность, экз/10 м ² /биомасса, г/10 м ² молоди в разных участках притока, км от устья			
	длина, м	площадь, м ²	1	5	10*	15
Р. Нилкинка	10760	144180	5.75/24.23	5.22/21.55	1.35/3.42	—
Р. Красная	2080	248640	10.33/56.76	9.36/50.24	6.39/32.21	5.74/23.41
Руч. Сквичик	9120	93024	7.54/35.11	7.07/32.76	2.66/11.54	—

Примечание. *Для руч. Сквичик — 9 км.

42 км летом в год мечения. Ещё 26 особей речной половозрелой микижи помечены в четвёртом нерестовом притоке — в руч. Глинистый, из них повторно зимой в год мечения в основном русле была поймана одна особь в 9 км ниже по течению от устья притока.

Из 229 особей половозрелой микижи, выловленных и помеченных из основного русла реки, повторно пойманы восемь. Две особи (одна была помечена в июле на участке основного русла в 35 км от устья, другая — в сентябре в 27 км от устья) в марте следующего года были пойманы в устье р. Нилкинка; за 5–9 мес. перемещение рыб вниз по течению составило 20–27 км. Три производителя были повторно выловлены в основном русле в год мечения через 1–2 мес., практически в местах мечения. Ещё 3 экз., помеченные в июле–сентябре, были повторно выловлены в феврале в основном русле на удалении 3–9 км от места первой поимки.

Миграции молоди. Из 867 экз. молоди, помеченных в разных притоках, 58 в них же были повторно выловлены в год мечения или на следующий год. В подавляющем большинстве случаев молодь оставалась на тех же участках — удаление от мест мечения составляло 100–500 м. Были повторно выловлены 9 экз. спустя 2–3 года после мечения в основном русле реки на расстоянии от 0.5 до 27 км от устья притока. При этом рыбы, помеченные в нижних нерестовых притоках, ловились в верхних участках русла реки от мест их первоначального мечения, но были рыбы и из верхних притоков (руч. Сквичик), расселяющиеся вниз по течению.

Из 155 экз. молоди, помеченных в основном русле реки, повторно пойманы две особи: обе — через год, ниже места мечения, одна на удалении 3 км, другая на удалении 10 км.

Таким образом, резидентная микижа, составляющая основу воспроизводства локальной популяции, по результатам мечения активно мигрирует по речной системе, двигаясь вверх и вниз по течению, широко распределяясь по всему бассейну реки р. Коль.

Аллозимная изменчивость группировок микижи из разных притоков

В 18 ферментативных системах, кодируемых 43 геными локусами, обнаружены семь альтернативных аллелей (*est-1*90*, *est-3*92*, *est-4*88*, *est-5*95*, *ssod-1*73*, *smdh-A1*, *2*88*, *smep-1*135*), два из которых (*est-3*92*, *smep-1*135*) являются уникальными. Два локуса, *sSOD-1** и *EST-1**, оказались высокополиморфными, в локусах *smep-1** и *MDH-1*, 2* было выявлено по единичной гетерозиготе для всего материала, поэтому из дальнейшего статистического анализа эти данные были исключены. В остальных полиморфных локусах отмечена низкая частота встречаемости альтернативных аллелей. Поскольку все исследуемые ферментативные системы имеют у лососёвых рыб кодоминантное наследование (Алтухов, 2003), возможно их использование для популяционного анализа.

Частоты аллелей, распределение генотипов в полиморфных локусах и основные оценки разнообразия по каждому из полиморфных локусов в трёх выборках даны в табл. 9. Выборка из руч. Сквичик имеет неравновесное или близкое к неравновесному распределение генотипов по большинству полиморфных локусов в связи с недостатком гетерозигот (оценки H_0 по отношению к H_E). Этим же объясняется и низкое для ряда локусов эффективное число аллелей (n_e). Достоверные различия по F -критерию Фишера по частотам аллелей полиморфных локусов между выборками из трёх исследованных притоков не обнаружены, что позволяет объединить их в одну выборку

Таблица 6. Возрастной состав молоди микижи *Parasalmo mykiss* в трёх притоках р. Коль, %

Приток	Число рыб, экз.	Возраст, лет			
		0+	1+	2+	3+
Р. Нилкинка	933	68.2	19.2	9.5	3.1
Р. Красная	2234	59.4	21.3	12.5	6.8
Руч. Сквичик	1002	76.2	15.3	7.3	1.2

Таблица 7. Длина (*FL*) и масса молоди микижи *Parasalmo mykiss* в трёх притоках р. Коль, август 2002–2006 гг.

Возраст, лет	Р. Нилкинка			Р. Красная			Руч. Сквичик		
	<i>FL</i> , мм	Масса, г	<i>n</i>	<i>FL</i> , мм	Масса, г	<i>n</i>	<i>FL</i> , мм	Масса, г	<i>n</i>
0+	30–43 35.9	0.2–1.0 0.5	388	32–45 38.9	0.3–1.2 0.8	502	32–42 37.2	0.3–0.9 0.6	319
1+	72–94 82.1	6.0–9.5 8.0	113	81–105 92.5	6.8–16.4 9.9	305	74–104 87.5	6.3–10.2 8.7	158
2+	98–132 114.5	14.5–26.7 20.1	68	101–160 127.8	34.2–55.8 32.9	195	110–148 119.7	15.8–29.8 24.6	88
3+	102–180 150.3	23.1–89.2 42.2	18	136–201 186.7	57.1–104.4 89.8	97	118–192 159.2	26.9–100.2 50.2	27

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; *n* – число исследованных рыб, экз.

р. Коль. Кроме того, распределения генотипов по всем полиморфным локусам в такой объединённой выборке становятся равновесными (табл. 10).

При проведении тестов на гетерогенность с использованием *G*-статистики (Nei et al., 1975) была ещё раз проверена нормальность распределения в каждом из анализируемых локусов. В объединённой выборке во всех полиморфных локусах расхождения ожидаемых и наблюдаемых оценок гетерозиготности и полиморфности (H_S и J_S против H_O и J_O) недостоверны, оценки гетерогенности (D_{ST} , CD_{ST} , G_{ST} , CG_{ST}) оказались низкими, недостоверными (табл. 11).

Кроме того, мы использовали обобщённые оценки по всем полиморфным локусам при проведении теста на гетерогенность как внутри каждой из анализируемых выборок, так и между ними. Из приведённых в табл. 12 данных видно, что все выборки имеют нулевые значения гетерогенности, а объединённая выборка, включающая все три локальности, имеет низкие, недостоверные значения теста.

Степень генетической дифференциации микижи в величинах θ незначима: $\theta = 0.023$ с 95%-ным доверительным бутстреп-интервалом, CI (–0.007, 0.054). Все попарные оценки генетической дифференциации, полученные по данным анализа всех полиморфных локусов, статистически недостоверны, значения попарной F_{ST} варьируют от –0.0047 до 0.0393 (табл. 13).

Таким образом, можно утверждать, что по результатам анализа аллозимной изменчивости выборки из притоков Нилкинка, Красная и Сквичик достоверно не различаются и микижу из р. Коль можно рассматривать как единую популяцию, представленную общим генофондом.

ОБСУЖДЕНИЕ

В сложном разветвлённом бассейне р. Коль локальная группировка микижи существует и воспроизводится в основном за счёт рыб с речным типом жизненной стратегии, вклад проходных рыб существенно меньше и проявляется лишь в некоторых нерестовых притоках (Кузищин и др., 2008; Павлов и др., 2008). Большую часть года крупные половозрелые рыбы обитают в основном русле реки, а тундровые притоки используют как нерестово-выростные участки водной системы. Именно такие особенности распределения свойственны микиже в разнообразных речных системах Северной Америки от Аляски до Калифорнии (Northcote, 1992, 1997; Dunaway, 1993; Palmer, 1998; Adams, 1999; Heath et al., 2001; Мекка et al., 2003; Falke et al., 2013). При этом в речных системах Северной Америки перемещения микижи из основного русла в приток и обратно наблюдаются даже в тех случаях, когда притоки достаточно крупные и сопоставимы по размерам и водности с рассматриваемым нами бассейном р. Коль на Камчатке (Wenger et al., 1985; Brown, 1994; Swanberg, 1997; Nelle, Lisac, 2001; Schmetterling, 2001; Мекка et al., 2003; White, Rahel, 2008; Falke et al., 2013).

По мнению ряда исследователей, приуроченность нереста микижи к притокам крупной реки предполагает возникновение частных адаптаций и формирование внутри речной системы локальных специализированных группировок популяционного уровня (Stacey et al., 1997; Kingsolver, Huey, 1998; Sultan, Spencer, 2002; Nielsen, 2003). В пользу данной точки зрения говорит ряд исследований пространственной организации микижи в сложных речных системах, выполненных с привлечением молекулярно-генетических методов. Установлено, что в разных по площади разветвлённых речных системах Аляски, Британской Колумбии и Калифорнии наблюдается хорошо выраженная фрагментарность – к каждому при-

Таблица 8. Морфометрическая характеристика молоди микижи *Parasalmo mykiss* в возрасте 2+ из трёх притоков р. Колы

Признак	Р. Нилкинка ($n = 52$)			Р. Красная ($n = 67$)			Руч. Сквичик ($n = 50$)			Оценки различий, $t_{st}/M-U$		
	lim	$M \pm m$	σ	lim	$M \pm m$	σ	lim	$M \pm m$	σ	Ни : Кр	Ни : Ск	Кр : Ск
<i>FL</i> , мм	102–128	116.1 ± 2.9		101–130	122.3 ± 2.1		101–131	118.1 ± 2.8		1.73/0.101	0.49/0.657	1.20/0.422
	В % <i>FL</i>											
<i>c</i>	21.8–25.1	22.93 ± 0.15	1.11	21.3–24.5	22.76 ± 0.09	0.72	21.0–24.8	22.83 ± 0.11	0.79	0.97/0.757	0.54/0.758	0.49/0.842
<i>ao</i>	3.2–6.0	4.60 ± 0.12	0.88	3.3–5.9	4.69 ± 0.07	0.57	3.2–6.0	4.68 ± 0.09	0.61	0.64/0.447	0.53/0.839	0.09/0.965
<i>o</i>	5.0–7.5	6.19 ± 0.10	0.73	4.8–7.3	5.92 ± 0.06	0.49	4.9–7.4	6.05 ± 0.07	0.53	2.31/0.004	1.14/0.606	1.41/0.277
<i>po</i>	11.2–13.8	12.58 ± 0.13	0.97	10.6–13.0	12.03 ± 0.06	0.49	10.9–12.8	12.22 ± 0.08	0.55	3.84/0.003	2.35/0.005	1.90/0.142
<i>io</i>	4.9–7.9	6.56 ± 0.11	0.79	4.1–7.1	6.24 ± 0.05	0.44	4.3–7.2	6.39 ± 0.08	0.56	2.64/0.005	1.25/0.013	1.59/0.322
<i>cH</i>	14.4–21.0	15.88 ± 0.19	1.37	14.0–20.4	15.49 ± 0.12	1.07	13.8–20.8	15.52 ± 0.14	0.98	1.73/0.007	1.52/0.007	0.16/0.901
<i>lmx</i>	10.0–12.8	11.22 ± 0.12	0.83	9.8–12.3	11.02 ± 0.07	0.57	9.9–12.1	11.20 ± 0.10	0.69	1.44/0.376	0.12/0.885	1.47/0.118
<i>mx</i>	8.8–11.1	9.14 ± 0.08	0.58	8.2–10.5	9.07 ± 0.05	0.42	8.4–10.3	9.13 ± 0.08	0.56	0.74/0.658	0.09/0.971	0.63/0.864
<i>hmx</i>	2.0–3.2	2.38 ± 0.03	0.23	2.1–3.1	2.41 ± 0.02	0.19	2.0–3.0	2.44 ± 0.03	0.20	0.83/0.642	1.41/0.415	0.83/0.855
<i>lmd</i>	11.6–17.2	13.79 ± 0.14	1.06	11.7–16.7	13.53 ± 0.10	0.86	12.0–16.2	13.62 ± 0.13	0.92	1.51/0.112	0.89/0.845	0.55/0.913
<i>H</i>	17.6–24.0	20.11 ± 0.23	1.69	17.5–25.5	20.26 ± 0.16	1.31	17.9–24.1	20.20 ± 0.21	1.48	0.53/0.765	0.29/0.917	0.23/0.975
<i>h</i>	7.1–9.2	8.13 ± 0.09	0.68	7.2–9.5	8.29 ± 0.05	0.45	7.3–9.2	8.21 ± 0.08	0.59	1.55/0.212	0.66/0.905	0.85/0.905
<i>lpc</i>	15.0–23.5	17.73 ± 0.24	1.75	14.9–22.6	17.28 ± 0.13	1.05	14.7–20.3	17.42 ± 0.16	1.17	1.65/0.351	1.07/0.548	0.67/0.899
<i>ID</i>	10.2–13.2	12.01 ± 0.13	0.92	10.3–13.8	12.06 ± 0.08	0.64	10.8–13.9	12.08 ± 0.11	0.81	0.32/0.784	0.41/0.879	0.14/0.992
<i>hD</i>	12.6–17.1	14.79 ± 0.18	1.33	11.8–17.4	14.53 ± 0.13	1.08	12.2–16.7	14.66 ± 0.18	1.29	1.17/0.100	0.51/0.893	0.58/0.939
<i>IA</i>	7.6–12.6	9.08 ± 0.24	1.76	7.7–12.4	9.12 ± 0.15	1.27	7.9–11.2	9.10 ± 0.20	1.42	0.14/0.883	0.06/0.997	0.08/0.997
<i>hA</i>	10.4–14.5	12.49 ± 0.18	1.32	10.6–14.1	12.26 ± 0.10	0.81	11.1–14.0	12.37 ± 0.14	0.97	1.11/0.144	0.52/0.917	0.64/0.887
<i>IP</i>	13.1–16.7	15.10 ± 0.27	1.92	12.8–16.8	14.44 ± 0.10	0.84	13.2–16.5	14.59 ± 0.12	0.89	2.29/0.005	1.72/0.648	0.96/0.105
<i>IV</i>	10.2–13.9	11.84 ± 0.18	1.33	10.0–13.8	11.69 ± 0.09	0.72	9.8–13.6	11.72 ± 0.12	0.83	0.74/0.759	0.48/0.897	0.15/0.992

Таблица 8. Окончание

Признак	Р. Нилкинка ($n = 52$)			Р. Красная ($n = 67$)			Руч. Сквичик ($n = 50$)			Оценки различий, $t_{34}/M-U$		
	lim	$M \pm m$	σ	lim	$M \pm m$	σ	lim	$M \pm m$	σ	Ни : Кр	Ни : Ск	Кр : Ск
aD	43.0–46.2	45.15 $\pm$ 0.25	1.82	43.1–47.8	45.69 $\pm$ 0.13	1.07	43.9–46.4	45.82 $\pm$ 0.17	1.22	1.92/0.007	2.21/0.007	0.61/0.864
pD	34.2–39.0	37.01 $\pm$ 0.25	1.79	32.1–38.8	36.63 $\pm$ 0.15	1.22	32.7–38.8	36.73 $\pm$ 0.19	1.36	1.30/0.206	0.89/0.818	0.41/0.922
aV	45.4–52.1	50.47 $\pm$ 0.28	2.01	45.2–53.8	50.81 $\pm$ 0.17	1.37	44.6–54.3	50.57 $\pm$ 0.24	1.68	1.04/0.428	0.27/0.938	0.82/0.915
aA	66.1–73.5	67.72 $\pm$ 0.32	2.28	66.4–73.0	67.87 $\pm$ 0.21	1.78	65.6–73.4	67.79 $\pm$ 0.27	1.93	0.39/0.769	0.17/0.977	0.23/0.986
$P-V$	24.8–31.5	28.75 $\pm$ 0.26	1.86	24.1–30.7	28.46 $\pm$ 0.17	1.39	23.7–31.2	28.42 $\pm$ 0.20	1.42	0.93/0.774	1.00/0.773	0.15/0.999
$V-A$	16.1–22.3	18.43 $\pm$ 0.22	1.59	15.7–20.8	18.13 $\pm$ 0.13	1.08	16.2–21.1	18.38 $\pm$ 0.16	1.13	1.17/0.122	0.18/0.854	1.21/0.105
Меристические признаки												
ll	120–133	128.2 $\pm$ 0.54	3.96	119–134	127.3 $\pm$ 0.45	3.32	120–134	127.4 $\pm$ 0.54	3.88	1.28/0.354	1.05/0.103	0.14/0.920
D	9–11	9.91 $\pm$ 0.07	0.55	9–11	9.84 $\pm$ 0.07	0.49	9–11	9.85 $\pm$ 0.08	0.58	0.70/0.583	0.56/0.701	0.09/0.989
A	9–11	9.55 $\pm$ 0.07	0.52	9–11	9.58 $\pm$ 0.07	0.53	9–11	9.52 $\pm$ 0.08	0.57	0.30/0.718	0.28/0.826	0.56/0.764
P	12–15	13.37 $\pm$ 0.13	0.94	12–15	13.28 $\pm$ 0.10	0.72	12–15	13.31 $\pm$ 0.14	1.02	0.55/0.695	0.31/0.811	0.17/0.876
V	7–9	8.24 $\pm$ 0.08	0.62	7–9	8.30 $\pm$ 0.07	0.54	7–9	8.27 $\pm$ 0.08	0.59	0.56/0.707	0.26/0.773	0.28/0.808
$r.rb.1$	11–14	12.12 $\pm$ 0.12	0.89	10–14	11.96 $\pm$ 0.10	0.76	11–14	12.10 $\pm$ 0.12	0.83	1.02/0.112	0.11/0.867	0.89/0.593
$r.rb.2$	10–13	11.58 $\pm$ 0.11	0.82	10–13	11.47 $\pm$ 0.09	0.67	10–13	11.42 $\pm$ 0.12	0.87	0.77/0.688	0.98/0.554	0.33/0.725
$sp.br.$	17–22	19.29 $\pm$ 0.17	1.23	17–22	19.28 $\pm$ 0.16	1.18	17–22	19.28 $\pm$ 0.18	1.29	0.04/0.964	0.04/0.970	–
pc	38–60	45.72 $\pm$ 1.09	7.88	36–63	47.69 $\pm$ 0.84	6.15	37–61	48.33 $\pm$ 1.02	7.23	1.43/0.189	1.74/0.105	0.48/0.802
$vert.$	61–66	63.67 $\pm$ 0.18	1.34	61–66	63.47 $\pm$ 0.16	1.18	61–65	63.54 $\pm$ 0.18	1.25	0.83/0.694	0.51/0.723	0.29/0.799

Примечание: *FL* — длина по Смитту, *c* — длина головы, *ao* — длина рыла, *o* — горизонтальный диаметр глаза, *po* — заглазное расстояние, *to* — межглазничное расстояние, *eH* — высота головы на уровне затылка, *lmx* — длина верхней челюсти, *mx* — ширина верхней челюсти, *lmd* — длина нижней челюсти, *H* — наибольшая высота тела, *h* — высота хвостового стебля, *lpc* — длина основания спинного плавника, *hd* — высота спинного плавника, *la* — длина основания анального плавника, *ha* — высота анального плавника, *lp* и *lv* — длина грудного и брюшного плавников; расстояния: *aD* — антедорсальное, *pD* — постдорсальное, *aV* — антевентральное, *pV* — поствентральное, *V-A* — вентроанальное; *ll* — число чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P* и *V* — число ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *r.tb.1* и *r.tb.2* — число жаберных лучей на 1-й жаберной дуге слева и справа, *sp.br.* — число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге, *pc* — число пилометрических придатков, *vert.* — число позвонков; Ни, Кр — реки Нилкинка и Красная, Ск — руч. Сквичик; *lim* — пределы варьирования признака, $M \pm m$ — среднее значение и его ошибка, σ — среднее квадратическое отклонение; *t_{st}* — критерий Стьюдента, *M-U* — критерий Ман-Уитни; полужирным шрифтом выделены значения критериев в тех случаях, когда различия достоверны при $p < 0.05$.

Таблица 9. Частоты полиморфных локусов, распределение генотипов и основные оценки генетического разнообразия локусов в выборках микижи *Parasalmo mykiss* из притоков р. Коль

Приток (объём выборки, экз.)	Локус	Аллели	Частота основного аллеля	Генотипы: наблюдаемые/ожидаемые			χ^2	P	H_O	H_E	n_e
				SS	SF	FF					
Р. Нилкинка (30)	<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0.467	8/8.4	16/15.2	6/6.4	0.089	>0.05	0.53	0.49	1.99
	<i>EST-1*</i>	100, 90	0.583	6/5.1	13/14.8	11/10.1	0.474	>0.05	0.43	0.48	1.94
	<i>EST-3*</i>	100, 92	0.983	0/0	1/1	29/29	—	>0.05	0.03	0.03	1.03
	<i>EST-4*</i>	100, 88	0.867	23/22.5	6/7.1	1/0.5	0.751	>0.05	0.20	0.23	1.30
	<i>EST-5*</i>	100, 95	0.933	0/0.1	4/3.8	26/26.1	0.113	>0.05	0.13	0.12	1.14
Р. Красная (30)	<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0.483	9/7.9	13/15.2	8/6.9	0.669	>0.05	0.43	0.50	1.99
	<i>EST-1*</i>	100, 90	0.483	9/7.9	13/15.2	8/6.9	0.669	>0.05	0.43	0.49	1.99
	<i>EST-3*</i>	100, 92	1.000	0/0	0/0	30/30	—	—	—	—	—
	<i>EST-4*</i>	100, 88	0.983	29/29	1/1	0/0	—	>0.05	0.03	0.03	1.03
	<i>EST-5*</i>	100, 95	0.850	1/0.6	7/7.8	22/21.6	0.334	>0.05	0.23	0.25	1.34
Руч. Сквичик (30)	<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0.533	9/6.4	10/15.2	11/8.4	3.621	>0.05	0.33	0.50	1.99
	<i>EST-1*</i>	100, 90	0.367	14/11.9	10/14.2	6/3.9	2.702	>0.05	0.33	0.46	1.86
	<i>EST-3*</i>	100, 92	0.933	1/0.1	2/3.8	27/26.1	8.816	<0.05	0.07	0.12	1.14
	<i>EST-4*</i>	100, 88	0.900	25/24.3	4/5.5	1/0.3	2.616	>0.05	0.13	0.18	1.22
	<i>EST-5*</i>	100, 95	0.917	1/0.2	3/4.7	26/25.2	4.689	<0.05	0.10	0.15	1.18

Примечание. Здесь и в табл. 10: SS — гомозиготы по медленному аллелю, SF — гетерозиготы, FF — гомозиготы по быстрому аллелю, P — вероятность соответствия распределения генотипов теоретическому распределению Харди–Вайнберга, H_E — ожидаемая гетерозиготность, H_O — наблюдаемая гетерозиготность, n_e — эффективное число аллелей; полужирным шрифтом выделены достоверно значимые отклонения от равновесия Харди–Вайнберга при $p < 0.05$.

Таблица 10. Частоты в полиморфных локусах, распределение генотипов и основные оценки генетического разнообразия для этих локусов в объединённой выборке (90 экз.) микижи *Parasalmo mykiss* из трёх притоков р. Коль

Локус	Аллели	Частота основного аллеля	Генотипы: наблюдаемые/ожидаемые			χ^2	P	H_O	H_E	n_e
			SS	SF	FF					
<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0.494	26/23.2	39/45.6	25/21.2	1.73	>0.05	0.43	0.49	1.99
<i>EST-1*</i>	100, 90	0.478	29/24.9	36/44.2	25/20.9	3.74	>0.05	0.40	0.50	1.99
<i>EST-3*</i>	100, 92	0.978	1/0.1	2/3.9	87/86	3.27	>0.05	0.02	0.04	1.04
<i>EST-4*</i>	100, 88	0.917	77/75.8	11/12.8	2/1.4	2.59	>0.05	0.12	0.15	1.18
<i>EST-5*</i>	100, 95	0.900	2/0.9	14/16.2	74/72.9	1.87	>0.05	0.15	0.18	1.22

току приурочена малая популяция микижи, проходящая через “бутылочное горлышко” (Gall et al., 1990; Nielsen, 1998, 2003; Heath et al., 2001; Nielsen et al., 2003). В связи с такой структурой исследователи рассматривают микижу крупного речного бассейна как популяционную систему или метапопуляцию, а группировки из отдельных притоков — как субпопуляции (Narum et al., 2006, 2008; Neville et al., 2006; Fraser et al., 2011; Walsh et al., 2013; Budy et al., 2014; Winans et al., 2014).

Полученные данные по камчатской микиже из бассейна р. Коль не подтверждают таковые по североамериканской микиже. С одной стороны, в

бассейне р. Коль каждый из изученных нерестовых притоков характеризуется своеобразным сочетанием размеров, водности, гидрологического и термического режимов. В результате этого особенности размножения микижи, распределение и биологические характеристики молоди оказываются неодинаковыми, а разобщённость нерестовых притоков и разнообразие в них абиотических условий создают предпосылки для фрагментации микижи на группировки. Однако данные морфометрического и популяционно-генетического анализов свидетельствуют об обратном — подразделённость микижи внутри бассейна р. Коль не наблюдается. Некоторая неравновесность частот

Таблица 11. Тест на гетерогенность для объединённой выборки микижи *Parasalmo mykiss* по полиморфным локусам

Локус	H_S	J_S	H_T	J_T	D_{ST}	G_{ST}
<i>sSOD-1*</i>	0.5068	0.4932	0.5008	0.4992	0.0000	0.0000
<i>EST-1*</i>	0.4916	0.5084	0.5067	0.4933	0.0151	0.0299
<i>EST-3*</i>	0.0552	0.9448	0.0557	0.9443	0.0005	0.0081
<i>EST-4*</i>	0.1505	0.8495	0.1552	0.8448	0.0047	0.0300
<i>EST-5*</i>	0.1804	0.8196	0.1813	0.8187	0.0009	0.0050

Примечание. Здесь и в табл. 12: H_S – генное разнообразие внутри популяций, J_S – генная идентичность внутри популяций, H_T – общее генное разнообразие, J_T – общая генная идентичность, D_{ST} – межпопуляционное генное разнообразие, G_{ST} – генная дифференциация (Nei, 1972).

аллелей в выборке микижи из руч. Сквичик может быть обусловлена низким числом заходящих в него впервые нерестующих производителей (табл. 1, 4). Известно, что в популяциях микижи, где преобладают впервые нерестующие рыбы, генетическое разнообразие ниже, чем там, где воспроизводство происходит за счёт повторно нерестующих (Narum et al., 2008).

Данные по мечению рыб также говорят в пользу внутреннего единства микижи: половозрелые особи не приурочены к какому-то определённом притоку, они могут зайти в любой в зависимости от складывающихся условий. Нерест одной и той же особи в разных притоках обеспечивает устойчивый поток генов между группировками и таким образом поддерживает панмиксию популяции внутри речного бассейна. Примечательно, что присутствие проходных производителей в группировках рек Нилкинка и Красная не приводит к гетерогенности их генетической структуры – выборки молоди, представленные потомками проходных и речных самок, равновесны по частотам аллелей. Таким образом, на основании полученных данных можно констатировать, что в настоящее время микижа в бассейне р. Коль, несмотря на высокую степень мозаичности среды обитания, представляет единую популяцию.

В чём же причины высокой степени интегрированности популяции микижи в бассейне р. Коль, несмотря на действие факторов внешней среды, которые, казалось бы, способствуют про-

странственной дивергенции? На наш взгляд, это обусловлено особенностями строения речного бассейна и климатом Камчатки.

Нерестовые притоки в бассейне р. Коль весьма невелики по размеру и в них нет биотопов, подходящих для обитания половозрелых особей микижи, поэтому срок пребывания взрослых рыб в притоках строго ограничен временем нереста. По сути, взрослые рыбы бывают в притоке не более одной недели в году – во второй половине мая, иногда особи заходят в приток на один–два дня (Кузищин и др., 2008). После нереста речная микижа широко расселяется по руслу реки, выбирая специфические биотопы, разбросанные от устья до горных истоков (Кузищин, 2010; Кузищин и др., 2013). По нашим наблюдениям, расселение речной микижи происходит до окончания весеннего паводка – во второй половине июня она уже занимает летние биотопы и ведёт более или менее осёдлый образ жизни до поздней осени. Сходные особенности посленерестового поведения и расселения микижи описаны для водоёмов Северной Америки – после нереста рыбы мигрируют до тех пор, пока не найдут подходящий биотоп (Heggenes et al., 1991; Dingle 1996; Meka et al., 2003), однако в летнее время их подвижность ограничена, а локальные перемещения не превышают 50 м (Soloman, Templeton, 1976; Young, 1994, 1996; Swanberg, 1997; Hilderbrand, Kershner, 2000; Schmetterling, 2001). В бассейне р. Коль микижа расселяется как вверх, так и вниз по течению, в то время как в Северной Америке микижа и близкий вид – лосось Кларка *Oncorhynchus clarkii* – после нереста перераспределяются преимущественно вниз по течению (Varley, Gresswell, 1988; Hughes, 2000; Meka et al., 2003; Schrank, Rahel, 2004; Mellina et al., 2005; White, Rahel, 2008).

В зимнее время распределение микижи кардинально отличается от такового в период открытой воды. В Северной Америке с наступлением холодов и началом льдообразования микижа перемещается из мелководных участков реки, даже если лёд там ещё не образовался (Chapman, Bjornn, 1969; Fausch, 1984; Brown, Mackay, 1995). В зимнее время она почти повсюду уходит в глубокие участки основного русла реки и стремится выбрать такие из них, где быстрее всего устанавливается ледовый покров (Lewis, 1969; Baltz et al., 1991; Brown, Mackay, 1995; Meka et al., 2003).

Таблица 12. Тест на гетерогенность для выборок микижи *Parasalmo mykiss* по всем полиморфным локусам

Выборка	H_S	J_S	H_T	J_T	D_{ST}	G_{ST}
Р. Нилкинка	0.2897	0.7103	0.2897	0.7103	0.0000	0.0000
Р. Красная	0.2618	0.7382	0.2618	0.7382	0.0000	0.0000
Руч. Сквичик	0.2793	0.7207	0.2783	0.7207	0.0000	0.0000
Объединённая	0.2769	0.7231	0.2799	0.7201	0.0030	0.0109

В связи с такой особенностью речная североамериканская микижа может совершать протяжённые миграции по реке в сторону зимовальных ям, чаще всего это вниз по течению на расстояние от 2–3 до 100 км и более (Bjornn, Mallet, 1964; Bjornn, 1971; Cunjak, Power, 1986; Clapp et al., 1990; Meyers et al., 1992; Brown, Mackay, 1995; Meka et al., 2003).

В полной мере факт перемещения микижи в глубокие русловые ямы в холодное время года наблюдается и в бассейне р. Коль на Камчатке. Ледовый покров на глубоких плёсах и русловых ямах устанавливается в середине декабря, тогда как мелководья остаются открытыми иногда до середины января. И уже в декабре на глубоких плёсах наблюдается высокая концентрация половозрелых особей, которые остаются там до середины апреля. В то же время на мелководных плёсах (глубина менее 1.5 м) по всей реке от нижнего до верхнего течения (удаление от устья 90 км) случаи поимки микижи после ледостава, с середины января до конца марта, не отмечены. Подавляющее большинство глубоких русловых ям в бассейне р. Коль расположены в участках нижнего и среднего течения, от устья реки вверх по течению до 36 км (рис. 1). Поэтому в зимнее время миграция речной микижи происходит в сторону зимовальных ям из всего речного бассейна, так же, как и на американском континенте, вниз по течению. Таким образом, во время зимовки происходит концентрация взрослых рыб, нерестящихся в разных притоках, на ограниченном участке реки. После зимовки выбор производителей нерестового притока для размножения в конкретном году определяется весенним ходом температуры и паводковой ситуацией. Так, установлено, что холодная затяжная весна 2004 г. привела к тому, что в р. Нилкинка захода производителей и нереста не было — производители перераспределились по другим нерестовым притокам. Весной в поисках подходящего места для размножения микижа может быстро преодолевать расстояния до 80 км при любых условиях, в том числе двигаясь против сильного течения во время паводка (Varley, Gresswell, 1988; Meka et al., 2003; Fraley et al., 2016). Таким образом, микижа в бассейне р. Коль по характеру своих миграций в течение года принадлежит к реодромной группировке в понимании Павлова и Скоробогатова (2014), т.е. совершает широкие перемещения внутри речного бассейна и не привязана к какому-то определённом его участку. Это обеспечивает особым микижи широкий выбор биотопов в летнее время и в нерестовых притоках в период размножения.

Представляется, что в сложной по геоморфологии речной системе Коль популяция микижи выработала адаптации, направленные на освоение нерестового потенциала притоков, различающихся по своему строению, гидрологическому

Таблица 13. Значения попарной F_{ST} (под диагональю) и p -оценки точного теста, вычисленного на основании всех полиморфных локусов *Parasalmo mykiss* (над диагональю)

Выборка	Руч. Сквичик	Р. Нилкинка	Р. Красная
Руч. Сквичик	—	0.131	0.221
Р. Нилкинка	0.0393	—	0.840
Р. Красная	0.0161	–0.0047	—

и термическому режимам. При этом микижа в бассейне р. Коль представляет собой единую высокоинтегрированную популяцию. Механизмом поддержания популяционного единства служат достаточно протяжённые внутриречные миграции микижи, охватывающие весь бассейн речной системы, за счёт которых происходит ежегодное перераспределение производителей по разным притокам реки. Весьма вероятно, что наблюдаемая интегрированность популяции является следствием малых размеров нерестовых притоков, которые могут обеспечить воспроизводство очень небольшого числа производителей. Поэтому их перераспределение по разным притокам действует против эффекта основателя и дрейфа генов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Центру дикого лосося (Wild Salmon Center — WSC, г. Портленд, Орегон, США) за организацию полевых исследований; А.М. Мальцеву, А.М. Малиотиной, В.М. Пашину (МГУ), И.Н. Савченко, Н.С. Дудкалову, К.М. Мальцеву (“Дикие рыбы и биоразнообразие Камчатки”) — за активную помощь в сборе полевого материала; Э.В. Гольже (ЗАО “Ургуй”), Я.К. Иванову и К.К. Иванову (Соболевский район Камчатского края) — за содействие в отлове рыб и выполнении зимних наблюдений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант № 14-50-00029 “Депозитарий МГУ”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 431 с.
- Кузищин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузищин К.В., Павлов С.Д., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2002. Особенности нерестовой популяции и экология размножения пресноводной микижи *Parasalmo mykiss* в бассейне реки Жупановой (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 42. № 5. С. 626–638.
- Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2007. О совместном нересте анадромной и резидентной мики-

- жи (*Parasalmo mykiss*) в реках западной Камчатки // Там же. Т. 47. № 3. С. 342–346.
- Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) Камчатки и факторы среды, определяющие его особенности // Там же. Т. 48. № 1. С. 45–56.
- Кузищин К.В., Павлов Д.С., Груздева М.А., Савваитова К.А. 2009. Типовые методики сбора материала для изучения мониторинга разнообразия и среды обитания лососёвых рыб в речных экосистемах. М.: Изд-во МГУ, 135 с.
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 202–215.
- Кузищин К.В., Груздева М.А., Малютин А.М., Павлов Д.С. 2013. Особенности пространственного распределения молоди микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (западная Камчатка) // Матер. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 354–358.
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 207 с.
- Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости у рыб. М.: Пищ. пром-сть, 182 с.
- Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. 2014. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Т-во науч. изд. КМК, 413 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 1999. К проблеме формирования эпигенетических вариаций жизненной стратегии у вида Красной книги — камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae, Salmoniformes) // ДАН. Т. 367. № 5. С. 709–713.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2001а. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. 2001б. Теоретические аспекты проблемы распространения и формирования жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) // ДАН. Т. 379. № 1. С. 139–141.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) в экосистемах малых лососёвых рек разного типа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососёвых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Кузищин К.В., Груздева М.А. и др. 2013. Разнообразие жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки: онтогенетические реконструкции по данным рентгенофлуоресцентного анализа микроэлементного состава регистрирующих структур // ДАН. Т. 450. № 2. С. 240–244.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние биоразнообразия лососёвых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утлоок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Павлов С.Д. 2000. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) западной Камчатки // Генетика животных. Т. 36. № 9. С. 1251–1261.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Adams F.J. 1999. Status of rainbow trout in tributaries of the upper King Salmon River, Becharof National Wildlife Refuge, Alaska, 1990–1992 // US Fish and Wildlife Service. Alaska Fish. Tech. Rept. № 53. 52 p.
- Angers B., Magnan P., Plante M., Bernatchez L. 1999. Canonical correspondence analysis for estimating spatial and environmental effects on microsatellite gene diversity in brook char (*Salvelinus fontinalis*) // Mol. Ecology. V. 8. P. 1043–1053.
- Baltz D.M., Vondracek R., Brown L.R., Moyle P.B. 1991. Seasonal changes in microhabitat selection by rainbow trout in a small stream // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 120. P. 166–176.
- Bernatchez L. 1995. A role for molecular systematics in defining evolutionary significant units in fishes // Evaluation and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation / Ed. Nielsen J.L. Amer. Fish. Soc. Symposium № 17. P. 114–132.
- Bjornn T.C. 1971. Trout and salmon movements in two Idaho streams as related to temperature, food, stream flow, cover, and population density // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 100. P. 423–438.
- Bjornn T.C., Mallet J. 1964. Movements of planted and wild trout in an Idaho river system // Ibid. V. 93. P. 70–76.
- Brown R.S. 1994. Spawning and overwintering movements and habitat use by cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in the Ram River, Alberta. M.S. Thesis. Edmonton: Univ. Alberta, 55 p.
- Brown R.S., Mackay W.C. 1995. Fall and winter movements of and habitat use by cutthroat trout in the Ram River, Alberta // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 124. P. 873–885.
- Budy P., Thiede G.P., McKell M.D., Thompson P. 2014. Weber River metapopulation and source-sink dynamics of native trout and nongame fishes // Rept. Utah Div. Wildlife Resources. Sport Fish Restoration. Grant № F-135-R. 54 p.
- Carlsson J., Nilsson J. 2001. Effects of geomorphological structures on genetic differentiation among brown trout populations in a northern boreal river drainage // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 130. P. 36–45.
- Carlsson J., Olsen K.H., Nilsson J. et al. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout // J. Fish Biol. V. 55. P. 1290–1303.
- Castric V., Bernatchez L. 2003. The rise and fall of isolation by distance in the anadromous brook charr (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) // Genetics. V. 163. P. 983–996.
- Castric V., Bonney F., Bernatchez L. 2001. Landscape structure and hierarchical genetic diversity in the brook char, *Salvelinus fontinalis* // Evolution. V. 55. P. 1016–1028.
- Castro-Santos T., Haro A., Walk S. 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways // Fish. Res. V. 28. P. 253–261.
- Chapman D.W., Bjornn T.C. 1969. Distribution of salmonids in streams with special reference to food and feeding // Symposium on salmon and trout in streams. H.R. MacMillan lectures in fisheries / Ed. Northcott T.G. Vancouver: Univ. Brit. Columbia. P. 153–176.

- Clapp D.F., Clark R.D., Diana J.S. 1990. Range, activity, and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan stream // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 119. P. 1022–1034.
- Cooper A.B., Mangel M. 1999. The dangers of ignoring metapopulation structure for the conservation of salmonids // Fish. Bull. V. 97. P. 213–226.
- Costello A.B., Down T.E., Pollard S.M. et al. 2003. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae) // Evolution. V. 57. № 2. P. 328–344.
- Cunjak R.A., Power G. 1986. Winter habitat utilization by stream resident rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 43. P. 1970–1981.
- Currens K.P., Schreck C.B., Li H.W. 1990. Allozyme and morphological divergence of rainbow-trout (*Oncorhynchus mykiss*) above and below waterfalls in the Deschutes River, Oregon // Copeia. V. 34. P. 730–746.
- Davis B.J. 1964. Disc electrophoresis—II method and application to human serum proteins // Ann. NY Acad. Sci. № 121. P. 405–427.
- DeHaan P.W., Bernall S.R., DosSantos J.M. et al. 2011. Use of genetic markers to aid in re-establishing migratory connectivity in a fragmented metapopulation of bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 68. P. 1952–1969.
- Dingle H. 1996. Migration: the biology of life on the move. Oxford: Oxford Univ. Press, 288 p.
- Doubleday Z.A., Harris H.H., Izzo C., Gillanders B.M. 2014. Strontium randomly substituting for calcium in fish otolith aragonite // Anal. Chem. V. 86. P. 865–869.
- Dunaway D.O. 1993. Status of rainbow trout stocks in the Agulowak and Agulupak rivers of Alaska during 1992 // Fish. Data Ser. № 93-41. Anchorage: Alaska Dept. Fish and Game, 46 p.
- Dunham J.B., Rieman B.E. 1999. Metapopulation structure of bull trout: influences of physical, biotic, and geometrical landscape characteristics // Ecol. Appl. V. 9. P. 642–655.
- Falke J.A., Dunham J.B., Jordan C.E. et al. 2013. Spatial ecological processes and local factors predict the distribution and abundance of spawning by steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) across a complex riverscape // PLoS One. V. 8. № 11. P. e79232. doi 10.1371/journal.pone.0079232.
- Fausch K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain // Can. J. Zool. V. 62. P. 441–451.
- Fraley K.M., Falke J.A., Yanusz R., Ivey S. 2016. Seasonal movements and habitat use of potamodromous rainbow trout across a complex Alaska riverscape // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 145. P. 1077–1092.
- Fraser D.J., Weir L.K., Bernatchez L. et al. 2011. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis // Heredity. V. 106. P. 404–420.
- Gall G.A.E., Bentley B., Nuzum R.C. 1990. Genetic isolation of steelhead rainbow trout in Kaiser and Redwood Creeks, California // Calif. Fish Game V. 76. P. 216–223.
- Griswold K.E., Currens K.P., Reeves G.H. 1997. Genetic and meristic divergence of coastal cutthroat trout residing above and below barriers in two coastal basins // Sea-run cutthroat trout: biology, management, and future conservation / Eds. Hall J.D. et al. Corvallis, Oregon: Amer. Fish. Soc. P. 167–169.
- Guy T.J. 2005. Landscape-scale evaluation of genetic structure among barrier-isolated populations of coastal cutthroat trout, *Oncorhynchus clarki clarki*: M.S. Thesis. Corvallis: Oregon State Univ., 52 p.
- Hanski I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford Univ. Press, 382 p.
- Heath D.D., Pollard S., Herbinger C. 2001. Genetic structure and relationships among steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations in British Columbia // Heredity. V. 86. P. 618–627.
- Hebert C., Danzman R.G., Jones M.W., Bernatchez L. 2000. Hydrography and population genetic structure in brook charr (*Salvelinus fontinalis*, Mitchell) from eastern Canada // Mol. Ecol. V. 9. P. 971–982.
- Heggenes J., Northcote T.G., Peter A. 1991. Spatial stability of cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in a small, coastal stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. P. 757–762.
- Hendry A.P., Stearns S.C. 2004. Evolution illuminated. Salmon and their relatives. Oxford: Oxford Univ. Press, 510 p.
- Hilderbrand R.H., Kershner J.L. 2000. Movement patterns of stream-resident cutthroat trout in Beaver Creek, Idaho—Utah // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 129. P. 1160–1170.
- Hughes N.F. 2000. Testing the ability of habitat selection theory to predict interannual movement patterns of a drift-feeding salmonid // Ecol. Freshw. Fish. V. 9. P. 4–8.
- Kalish J.M. 1990. Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and nonanadromous salmonids // Fish. Bull. US. V. 88. № 4. P. 657–666.
- Kendall N.W., McMillan J.R., Sloat M.R. et al. 2015. Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: a review of the processes and patterns // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 72. № 3. P. 319–342.
- Kingsolver J.G., Huey R.B. 1998. Evolutionary analysis of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments // Acta Zool. V. 38. P. 545–560.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B. et al. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L., and Arctic char *Salvelinus alpinus* (L.): a review aspects of their life histories // Ecol. Freshw. Fish. V. 12. P. 1–59.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data // <http://lewis.ceb.unconn.edu/lewishome/software.html>. Version 1.0 (d 16c).
- Lewis S.L. 1969. Physical factors influencing fish populations in pools of a trout stream // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 98. P. 14–19.
- Massa-Gallucci A., Coscia I., O'Grady M. et al. 2010. Patterns of genetic structuring in a brown trout (*Salmo trutta* L.) metapopulation // Conserv. Gen. V. 11. P. 1689–1699.
- McPhee M.V., Utter F., Stanford J.A. et al. 2007. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation around the Pacific Rim // Ecol. Freshw. Fish. V. 16. № 4. P. 539–547.
- McPhee M.V., Whited D.C., Kuzishchin K.V., Stanford J.A. 2014. The effects of riverine physical complexity on anadromy and genetic diversity in steelhead or rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* around the Pacific Rim // J. Fish Biol. V. 85. № 1. P. 132–150.

- Meka J.M., Knudsen E.E., Douglas D.C., Benter R.B. 2003. Variable migratory patterns of different adult rainbow trout life history types in a southwest Alaska watershed // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 132. P. 717–732.
- Mellina E., Hinch S.G., Mackenzie K.D., Pearson G. 2005. Seasonal movement patterns of stream-dwelling rainbow trout in North-Central British Columbia, Canada // Ibid. V. 134. P. 1021–1037.
- Meyers L.S., Thuemler T.F., Kornely G.W. 1992. Seasonal movements of rainbow trout in northeast Wisconsin // N. Amer. J. Fish. Managem. V. 12. P. 433–441.
- Narum S.R., Boe S., Moran P., Powell M. 2006. Small scale genetic structure and variation in steelhead trout of the Grande Ronde River, Oregon, U.S.A. // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. P. 979–986.
- Narum S.R., Hatch D., Talbot A.J. et al. 2008. Iteroparity in complex mating systems of steelhead *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) // J. Fish Biol. V. 72. P. 45–60.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. V. 106. P. 283–292.
- Nei M., Maruyama T., Chakraborty R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations // Evolution. V. 29. P. 1–10.
- Nelle R.D., Lisac M. 2001. Seasonal movement and distribution of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Togiak River watershed, Togiak National Wildlife Refuge. Final Rept. Dillingham, Alaska: Togiak National Wildlife Refuge, 49 p.
- Neville H.M., Dunham J.B., Peacock M.M. 2006. Landscape attributes and life history variability shape genetic structure of trout populations in a stream network // Landscape Ecol. V. 21. P. 901–916.
- Nielsen J.L. 1998. Molecular genetic population structure in steelhead/rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) from the Santa Ynez River, 1994–1997. Final Tech. Rept. ENTRIX, Walnut Creek, CA. 32 p.
- Nielsen J.L. 2003. Population genetic structure of Alameda Creek rainbow/steelhead trout – 2002. Final Rept. Hagar Environ. Sci. Alaska Sci. Center. 17 p.
- Nielsen J.L., Sage G.K. 2001. Microsatellite analyses of the trout of northwest Mexico // Genetica. V. 111. P. 269–278.
- Nielsen J.L., Sage G.K. 2002. Microsatellite and mtDNA analyses of San Mateo Creek trout, 2001. Final Tech. Rept. U.S. Marines, DOD, Camp Pendleton, CA. 16 p.
- Nielsen J.L., Zimmerman C.E., Olsen J.B. et al. 2003. Population genetic structure of Santa Ynez rainbow trout – 2001 based on microsatellite and mtDNA analyses. Final Revised Rept. USFWS, California/Nevada Operations Office. 29 p.
- Northcote T.G. 1992. Migration and residency in stream salmonids – some ecological considerations and evolutionary consequences // Nordic J. Freshw. Res. V. 67. P. 5–17.
- Northcote T.G. 1997. Potamodromy in Salmonidae – living and moving in the fast lane // N. Amer. J. Fish. Managem. V. 17. P. 1029–1045.
- Palmer D.E. 1998. Migratory behavior and seasonal distribution of radio-tagged rainbow trout in the Kenai River, Alaska. U.S. // Fish. Tech. Rept. № 46. Fish and Wildlife Serv., Alaska. 48 p.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G. 1965. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subjects // Science. V. 147. №. 3664. C. 1451–1453.
- Pine W.E., Pollock K.H., Hightower J.E. et al. 2010. A review of tagging methods for estimating fish population size and components of mortality // Fisheries. V. 28. № 10. P. 10–23.
- Pracheil B.M., McIntyre P.B., Lyons J.D. 2013. Enhancing conservation of large-river biodiversity by accounting for tributaries // Front. Ecol. Environ. V. 11. P. 124–128.
- Prentice E.P., Flagg T.A., McCutcheon C.S. 1990. Feasibility of using implantable passive integrated (PIT) tags in salmonids // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 7. P. 317–322.
- Radtko R.L. 1989. Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators // Comp. Biochem. Physiol. V. 92A. P. 189–193.
- Radtko R.L., Dempson J.B., Ruzicka J. 1997. Microprobe analyses of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, otoliths to infer life history migration events // Polar Biol. V. 19. № 1. P. 1–8.
- Radtko R.L., Kinzie R.A., Folsom S.D. 1988. Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies // Environ. Biol. Fish. V. 23. P. 205–213.
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP: population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity. V. 86. № 3. P. 248–249.
- Rieman B.E., Dunham J.B. 2000. Metapopulations and salmonids: a synthesis of life history patterns and empirical observations // Ecol. Freshw. Fish. V. 9. P. 515–564.
- Schmetterling D.A. 2001. Seasonal movements of fluvial westslope cutthroat trout in the Blackfoot River drainage, Montana // N. Amer. J. Fish. Managem. V. 21. P. 507–520.
- Schrank A.J., Rahel F.J. 2004. Movement patterns in inland cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki utah*): management and conservation implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. P. 1528–1537.
- Secor D.H., Henderson-Arzapalo A., Piccoli P.M. 1995. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 192. P. 15–33.
- Soloman D.J., Templeton R.G. 1976. Movements of brown trout *Salmo trutta* L. in a chalk stream // J. Fish Biol. V. 9. P. 411–423.
- Stacey P.B., Johnson V.A., Taper M.L. 1997. Migration within metapopulations: the impact upon local population dynamics // Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution / Eds. Hanski I., Gilpin M.E. N.Y.: Acad. Press. P. 267–291.
- Sultan S.E., Spencer H.G. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation // Amer. Naturalist. V. 160. P. 271–283.
- Swanberg T.R. 1997. Movements of and habitat use by fluvial bull trout in the Blackfoot River, Montana // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 126. P. 735–746.
- Taylor E.B., Redenbach Z., Costello A.B. et al. 2001. Nested analysis of genetic diversity in northwestern North American char, Dolly varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. P. 406–420.
- Taylor E.B., Stamford M.D., Baxter J.S. 2003. Population subdivision in westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus*

- clarki lewisi*) at the northern periphery of its range: evolutionary inferences and conservation implications // *Mol. Ecol.* V. 12. P. 2609–2622.
- Torgersen C.E., Baxter C.V., Li Y.W., McIntosh B.A.* 2006. Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: spatially continuous analysis of fish habitat relationships // *Amer. Fish. Soc. Symp.* V. 48. P. 473–492.
- Varley J.D., Gresswell R.E.* 1988. Effects of a century of human influence on the cutthroat trout of Yellowstone Lake // *Ibid.* V. 4. P. 13–24.
- Volk E.C., Blakley A., Schroder S.L., Kuehner S.M.* 2000. Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters // *Fish. Res.* V. 46. P. 251–266.
- Walsh P., Olsen J., Wenburg J. et al.* 2013. Genetic relationships of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* on Togiak National Wildlife Refuge, Alaska // *Progress Rept. US Fish and Wildlife Service, Togiak National Wildlife Refuge, Dillingham, Alaska.* 24 p.
- Waples R.S.* 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and definition of “species” under the endangered species act // *Mar. Fish. Rev.* V. 53. № 3. P. 11–22.
- Wenger M.N., Lichorat R.M., Winter J.D.* 1985. Fall movements and behavior of radio-tagged brown trout and rainbow trout in eastern Lake Erie in 1979 and 1980 // *N.Y. Fish Game J.* V. 32. P. 176–188.
- White S.M., Rahel F.J.* 2008. Complementation of habitats for Bonneville cutthroat trout in watersheds influenced by beavers, livestock, and drought // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 137. P. 881–894.
- Winans G.A., Gayeski N., Timmins-Schiffman E.* 2014. All dam-affected trout populations are not alike: fine scale geographic variability in resident rainbow trout in Icicle Creek, WA, USA // *Conserv. Gen.* V. 16. № 2. P. 301–315. doi 10.1007/s10592-014-0659-z
- Young K.A.* 1999. Managing the decline of Pacific salmon: metapopulation theory and artificial recolonization as ecological mitigation // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 56. P. 1700–1706.
- Young M.K.* 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams // *Can. J. Zool.* V. 72. P. 2078–2083.
- Young M.K.* 1996. Summer movements and habitat use by Colorado River cutthroat trout, (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) in small, montane streams // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 53. P. 1403–1408.
- Zippin C.* 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal population // *Biometrics.* V. 12. № 2. P. 163–189.