

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* (WALBAUM) РЕКИ КОЛЬ  
(ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

***К. В. Кузищин\**,\*\**, М. А. Груздева\**, *С. Д. Павлов\**, *А. В. Семёнова\**,  
*Д. С. Павлов\**,\*\***

*\*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова (МГУ)*

*\*\*Институт проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ)*

*РАН им. А. Н. Северцова, Москва*

**SPATIAL AND GENETIC STRUCTURE IN LOCAL  
POPULATION OF MYKIZHA, *PARASALMO MYKISS*  
(WALBAUM) FROM THE KOL RIVER BASIN  
(WESTERN KAMCHATKA)**

***К. V. Kuzishchin\**,\*\**, M. A. Gruzdeva\**, *S. D. Pavlov\**, *A. V. Semenova\**,  
*D. S. Pavlov\**,\*\***

*\*Moscow State University by M. V. Lomonosov (MSU)*

*\*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution (IPEE), Moscow*

Изучению пространственной структуры стад лососёвых рыб в пределах речного бассейна уделяется большое внимание, так как для ряда видов выявлено существование внутриречной структурированности стада, отражающей способность рыб к выработке локальных адаптаций в мозаичных условиях сложной речной системы (Sultan, Spencer, 2002). В Северной Америке микижа из крупного речного бассейна рассматривается как популяционная система или метапопуляция, а группировки из отдельных притоков – как субпопуляции (Narum et al., 2006; Budy et al., 2014). Пространственная структура стада микижи на Камчатке изучена недостаточно. В то же время известно, что размножение микижи в водоёмах полуострова приурочено к тундровым участкам рек, и в реках предгорного типа нерест её разорван в пространстве (Кузищин и др., 2008). В таких случаях возникают условия для фрагментации популяции. В связи с этим, целью исследования стало изучение условий размножения, внутриречных миграций, пространственной и генетической структуры микижи в бассейне р. Коль – геоморфологически сложной речной системы.

Материал собран в 2002–2008 гг. Река Коль имеет длину около 130 км, горный и предгорный характер на всём протяжении. В реку впадает множество притоков горного и тундрового типов, нерест микижи происходит в 6 тундровых притоках среднего и нижнего течения реки. Каждый

нерестовый приток характеризуется своеобразным сочетанием размеров, водности, гидрологического и термического режимов (Кузищин и др., 2008). Производители микижи заходят в притоки из основного русла весной на 3–5 дней для нереста, а сразу после него уходят обратно в русло. В течение всего года в нерестовых притоках обитает только молодь и карликовые самцы. В исследовании использована молодь и взрослые особи, для которых выполнен биологический и морфометрический анализы, изучена изменчивость 18 ферментативных систем, кодируемых 43 аллозимными локусами. Проанализированы миграции микижи с помощью мечения рыб индивидуальными номерными метками и регистрацией повторных поимок.

В разных тундровых притоках фенотипический состав производителей микижи различен. В крупных тундровых притоках Нилкинка и Красная размножаются типично проходные (8–12 %), эстуарные (2–6 %), речные эстуарные (8–11 %) и речные особи (65–84 %), в руч. Глинистом и Сквичике – только речные особи. В разных притоках наблюдаются существенные различия по возрастному составу производителей микижи. В рр. Нилкинке и Красной они имеют возраст 5–11 (большинство 7–8, 60 %) лет, преобладают повторно нерестующие особи (их более 80 %), в руч. Глинистом и Сквичике размножаются рыбы 5–6 лет и среди них резко (более 90 %) преобладают впервые нерестующие особи.

Условия обитания молоди микижи в разных притоках неодинаковы. Наибольшее пространство молодь осваивает в р. Красной, где при длине притока в 31 км встречается от устья и вверх по течению на 20–21 км, в р. Нилкинке, при длине притока в 28 км – на 11 км, в руч. Глинистом и Сквичике при их длине около 18 км – на 10–11 км. Несмотря на различия в размерах притоков и зоны обитания в них молоди, возрастной состав микижи сходен – в составе ассамблей преобладают сеголетки, и возраст особей не превышает 3+. Кроме того, сравнительный морфометрический анализ показал, что одновозрастная молодь микижи из разных нерестовых притоков по 11 меристическим и 27 пластическим признакам друг от друга не отличается.

Анализ миграций проведён с 2002 по 2006 г., всего помечено 1 022 экз. разновозрастной молоди (1+...3+), длиной тела от 100 до 220 мм и 454 экз. половозрелой речной микижи в возрасте от 4+ до 10+, длиной тела от 360 до 600 мм (225 экз. – в притоках на нерестилищах и 229 экз. – в разных участках основного русла). Общий возврат меток составил от 69 экз. молоди (6,7 %) и от 21 экз. половозрелых рыб (4,6 %).

Обнаружено, что резидентная микижа, составляющая основу воспроизводства локальной популяции, активно двигается вверх и вниз по течению, широко распределяясь по всему бассейну р. Коль. Речные и речные-эстуарные производители, помеченные в нерестовых притоках, на следующий год могут заходить на нерест в другие притоки: из 44 производителей,

помеченных в р. Нилкинке, 3 особи пойманы вновь в р. Красной; из 42 производителей, помеченных в руч. Сквичике, 2 особи пойманы вновь в р. Красной. Кроме того, производители из разных притоков повторно выловлены через 1-2 года зимой в крупных русловых ямах среднего и нижнего течения реки. Из 867 экз. молоди, помеченных в разных притоках, через 2-3 года после мечения были пойманы в основном русле реки на расстоянии от 0,5 до 27 км от устья притоков. Молодь и взрослых рыб повторно ловили как выше, так и ниже по течению от мест их первоначального мечения.

В 18 ферментативных системах, кодируемых 43 генами локусами, были обнаружены альтернативные аллели (табл.). Степень генетической дифференциации микижи была достоверно незначимой  $\theta = 0,023$  с 95 %-ным доверительным бутстреп-интервалом CI (-0,007; 0,054). Все попарные оценки генетической дифференциации, полученные по данным анализа полиморфных локусов, были статистически недостоверны, значения попарной  $F_{ST}$  варьировали от -0,0047 до 0,0393. Тем самым выборки из разных притоков достоверно не различаются, и микижу из р. Коль можно рассматривать как единую популяцию, представленную общим генофондом.

*Частоты полиморфных локусов и основные оценки генетического разнообразия локусов в выборках микижи из притоков р. Коль*

Приток	Локус	Аллель	Частота основного аллеля	$\chi^2$	Ho	He	ne
Нилкинка $N = 30$	<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0,467	0,089	0,53	0,49	1,99
	<i>EST-1*</i>	100, 90	0,583	0,474	0,43	0,48	1,94
	<i>EST-3*</i>	100, 92	0,983	-	0,03	0,03	1,03
	<i>EST-4*</i>	100, 88	0,867	0,751	0,20	0,23	1,30
	<i>EST-5*</i>	100, 95	0,933	0,113	0,13	0,12	1,14
Красная $N = 30$	<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0,483	0,669	0,43	0,50	1,99
	<i>EST-1*</i>	100, 90	0,483	0,669	0,43	0,49	1,99
	<i>EST-3*</i>	100, 92	1,000	-	-	-	-
	<i>EST-4*</i>	100, 88	0,983	-	0,03	0,03	1,03
	<i>EST-5*</i>	100, 95	0,850	0,334	0,23	0,25	1,34
Сквичик $N = 30$	<i>sSOD-1*</i>	100, 73	0,533	3,621	0,33	0,50	1,99
	<i>EST-1*</i>	100, 90	0,367	2,702	0,33	0,46	1,86
	<i>EST-3*</i>	100, 92	0,933	<b>8,816</b>	0,07	0,12	1,14
	<i>EST-4*</i>	100, 88	0,900	2,616	0,13	0,18	1,22
	<i>EST-5*</i>	100, 95	0,917	<b>4,689</b>	0,10	0,15	1,18

*Примечание.* N – объём выборки, HE – ожидаемая гетерозиготность, HO – наблюдаемая гетерозиготность, ne – эффективное число аллелей. Жирным шрифтом выделены достоверно значимые отклонения от равновесия Харди-Вайнберга.

В бассейне р. Коль каждый из нерестовых притоков характеризуется своеобразным сочетанием размеров, водности, гидрологического и термического режимов, в результате которых особенности размножения микижи, распределение и биологические характеристики молоди оказываются неодинаковыми, а разобщённость нерестовых притоков и разнообразие в них абиотических условий дают предпосылки для фрагментации микижи на группировки. Однако данные по мечению, результаты морфометрического и популяционно-генетического анализов говорят об обратном – подразделённости микижи внутри речного бассейна р. Коль не наблюдается.

Причины высокой степени интегрированности популяции микижи в бассейне р. Коль заключаются в особенностях строения речного бассейна и климата Камчатки. Нерестовые притоки в бассейне р. Коль весьма невелики по размеру, и срок пребывания взрослых рыб в них строго ограничен временем нереста. После нереста речная микижа широко расселяется по руслу реки, от устья до горных истоков, а в зимнее время перемещается в глубокие русловые ямы, подавляющее большинство которых расположены в участках нижнего и среднего течения, от устья реки вверх по течению на 36 км. Тем самым зимой происходит концентрация взрослых рыб, нерестящихся в разных притоках, на ограниченном пространстве реки. После зимовки выбор производителями нерестового притока для размножения в конкретном году определяется весенним ходом температуры и паводковой ситуацией.

Таким образом, в сложной по геоморфологии речной системе Коль механизмом поддержания популяционного единства служат внутриречные миграции микижи, охватывающие весь бассейн речной системы, за счёт которых происходит ежегодное перераспределение производителей по разным нерестовым притокам реки. Вероятно, что наблюдаемая интегрированность популяции является следствием их малых размеров, которые могут обеспечить воспроизводство очень небольшому числу производителей, постоянное перераспределение которых по разным нерестовым притокам реки действует против эффекта основателя и дрейфа генов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 «Депозитарий МГУ».

## ЛИТЕРАТУРА

- Кузицин К. В., Мальцев А. Ю., Груздева М. А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) Камчатки и факторы среды, определяющие его особенности // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 1. С. 45–56.
- Budy P., Thiede G. P., McKell M. D. et al. 2014. Weber River metapopulation and

source-sink dynamics of native trout and nongame fishes. 2013 Performance Report to Utah Division of Wildlife Resources. Sport Fish Restoration, Grant number: F-135-R, Segment 2. UTCFWRU 2014. F 4. P. 1–54.

*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. // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 135. P. 979–986.

*Sultan S. E., Spencer H. G.* 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation // Amer. Nat. Vol. 160. P. 271–283.