

**РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ  
И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИКИЖИ  
*PARASALMO MYKISS* (WALBAUM) РЕКИ УТХОЛОК  
(СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

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

*\*Московский государственный университет*

*им. М. В. Ломоносова (МГУ)*

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

*им. А. Н. Северцова, Москва*

**LIFE HISTORY STRATEGY AND GENETIC DIVERSITY  
IN MIKIZHA, *PARASALMO MYKISS* (WALBAUM)  
FROM THE UTKHOLOK RIVER  
(NORTH-WESTERN KAMCHATKA)**

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

*\*Moscow state university by M. V. Lomonosov (MSU)*

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

В популяциях микижи на Камчатке сосуществуют особи с мигрантным и резидентным типами жизненной стратегии (ЖС). Рыбы с мигрантной ЖС варьируют по протяжённости путей миграций и времени пребывания в море или солоноватоводных участках побережья. Соотношение рыб с разными типами ЖС в локальных популяциях определяется геоморфологией речной системы. Кроме того, даже в пределах одной речной системы соотношение рыб с разными ЖС меняется год от года, и в ряде рек проходные особи могут давать речных потомков и наоборот (Павлов и др., 2001). Предварительные исследования популяционно-генетической структуры локальных стад микижи дают основания полагать, что рыбы с разными типами ЖС принадлежат к одному генному пулу (McPhee et al., 2014). Тем не менее, вопрос о генетических особенностях рыб с разным типом ЖС разработан недостаточно, имеющиеся на настоящий момент данные требуют уточнения для популяций микижи из рек разного типа. В связи с этим целью исследования было изучение генетических характеристик рыб с разными типами ЖС по данным изменчивости микросателлитных локусов из р. Утхолок – реки горно-тундрового типа.

Материалом для работы послужили выборки микижи, собранные в 2016–2017 гг. в р. Утхолок на северо-западе Камчатки. Река берёт начало в отрогах Медвежьего хребта, имеет длину около 140 км. Нерестилища микижи расположены в основном русле реки и крупнейших притоках от предгорных

участков до приморской равнины. В р. Утхолок отмечены особи с разными типами ЖС, преобладают мигрантные рыбы. Тип ЖС рыб определяли по чешуе в соответствии с оригинальными методиками (Павлов и др., 2001).

Для исследования использовали 11 микросателлитных локусов, разработанных для анализа генетической изменчивости лососёвых рыб: *Ssa197*, *Ssa20.19*, *One103*, *One104*, *One108*, *One111*, *One112*, *Ots3*, *Oki10*, *Omy1011*, *Omm1070*. Лабораторная обработка материала выполнена по общепринятым методикам, используемым для анализа изменчивости микросателлитов лососёвых рыб. Статистический анализ включал обработку по программам Micro-Checker 2.2.3, GENEPOP 4.2, FSTAT 2.9.3, GENEPOP и GDA 1.0, данные по всем локусам были исследованы на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей. Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса в программе STRUCTURE 2.3.4.

Анализ изменчивости показал, что все локусы, за исключением *One104*, были полиморфными. Среднее число аллелей в полиморфных локусах варьировало от 1,7 (*Ssa197*) до 13 (*One112*) (табл.). Максимальные значения  $H_E$ , как и наибольшее число аллелей, выявлено в локусах *One112* и *One108*. Средние оценки гетерозиготности и аллельного разнообразия ( $H_E$  и  $A_R$ ) по всем полиморфным локусам составили в выборках речных, речных-эстуарных и анадромных рыб  $H_E = 0,526, 0,541$  и  $0,527$ ; и  $A_R = 4,89, 4,30$  и  $4,74$ , соответственно. Достоверных различий по показателям генетического разнообразия между экологическими группировками микижи не обнаружено ( $H_E: P = 0,99$ ;  $A_R: P = 0,89$ ). Оценки показателей гетерозиготности и аллельного разнообразия на основании только тех локусов, в которых нуль-аллели не обнаружены, также достоверно не различаются в трёх сравниваемых группах микижи ( $H_E: P = 0,98$ ;  $A_R: P = 0,94$ ).

Общая оценка дифференциации совокупности выборок невелика, однако достоверна  $\theta = 0,007$ , с 95 % бутстреп-интервалом (0,0005; 0,015). Наибольший вклад в дифференциацию вносит локус *Ots3* ( $\theta = 0,126$ ). При исключении локусов *One111*, *Omy1011*, *Omm1070* оценка дифференциации изменяется незначительно, однако становится недостоверной  $\theta = 0,0069$  (-0,002; 0,019). При попарном сравнении экологических форм микижи на основании  $F_{ST}$  показаны достоверные различия между речной-эстуарной и анадромной формами микижи. В остальных парах сравнений различия недостоверны. Значения попарных  $F_{ST}$  изменяются от 0,002 до 0,013. Обнаруживаемая генетическая дифференциация связана, прежде всего, с изменчивостью в локусе *Ots3*. Анадромная группировка микижи мономорфна по аллелю, размером 82 пар нуклеотидов (п.н.), в то время как у речной-эстуарной микижи помимо основного аллеля 82 п.н. отмечен аллель 86 п.н. с довольно высокой частотой ( $p = 0,156$ ), а у речной формы микижи обнаружены 3 аллеля: 82 п.н., 86 п.н. и 90 п.н. с частотами 0,966,

*Генетическая характеристика выборок микижи с разными типами  
жизненной стратегии из р. Утхолок по 11 микросателлитным локусам*

| Локусы   | Тип жизненной стратегии      |       |       |                             |         |       |                |             |         |       |       |             |
|----------|------------------------------|-------|-------|-----------------------------|---------|-------|----------------|-------------|---------|-------|-------|-------------|
|          | Типично проходной,<br>n = 51 |       |       | Речной эстуарный,<br>n = 16 |         |       | Речной, n = 29 |             |         |       |       |             |
|          | $A/A_R$                      | $H_E$ | $H_O$ | $F_{IS}$                    | $A/A_R$ | $H_E$ | $H_O$          | $F_{IS}$    | $A/A_R$ | $H_E$ | $H_O$ | $F_{IS}$    |
| Ssa197   | 2/1,7                        | 0,07  | 0,08  | -0,03                       | 2/1,9   | 0,06  | 0,06           | 0,0         | 1/1     | 0,00  | 0,00  | 0,00        |
| Ssa20.19 | 3/2,9                        | 0,57  | 0,59  | -0,02                       | 3/2,9   | 0,57  | 0,63           | -0,12       | 3/2,9   | 0,58  | 0,66  | -0,12       |
| One103   | 2/2:                         | 0,47  | 0,41  | 0,12                        | 2/2     | 0,51  | 0,75           | -0,50       | 2/2     | 0,45  | 0,31  | 0,31        |
| One108   | 12/9,1                       | 0,81  | 0,84  | -0,04                       | 8/7,6   | 0,83  | 0,87           | -0,05       | 12/9,6  | 0,86  | 0,93  | -0,09       |
| One111   | 6/4,8                        | 0,54  | 0,41  | 0,23                        | 4/3,9   | 0,53  | 0,19           | <b>0,65</b> | 4/3,8   | 0,45  | 0,21  | <b>0,52</b> |
| One112   | 13/9,4                       | 0,82  | 0,88  | -0,08                       | 10/9,7  | 0,85  | 0,94           | -0,11       | 13/10   | 0,85  | 0,76  | 0,10        |
| Oki10    | 8/5,2                        | 0,72  | 0,76  | -0,06                       | 3/2,9   | 0,57  | 0,44           | 0,24        | 8/5,9   | 0,67  | 0,59  | 0,13        |
| Omy1011  | 5/3,9                        | 0,48  | 0,34  | 0,30                        | 4/3,9   | 0,51  | 0,19           | <b>0,64</b> | 5/4,9   | 0,64  | 0,38  | 0,40        |
| Omm1070  | 9/7,5                        | 0,78  | 0,53  | <b>0,33</b>                 | 6/6,0   | 0,71  | 0,43           | <b>0,40</b> | 8/6,7   | 0,70  | 0,48  | 0,31        |
| Ots3     | 1/1,0                        | 0,0   | 0,0   | 0,0                         | 2/2,0   | 0,27  | 0,31           | -0,15       | 3/1,9   | 0,07  | 0,07  | -0,01       |

*Примечания.* A – число аллелей; AR – аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки; HE – ожидаемая гетерозиготность; HO – наблюдаемая гетерозиготность; жирным выделены статистически значимые после коррекции Бонферрони отклонения от равновесия Харди-Вайнберга; \* – для расчёта показателей исключены локусы, в которых обнаружены нуль-аллели: One111, Omy1011, Omm1070

0,017, 0,017, соответственно. Результаты кластеризации в программе STRUCTURE показывают максимальную величину вероятности, соответствующую минимальной оценке лог-правдоподобия  $\ln Pr(X/K)$ , для  $K = 1$ . Таким образом, наиболее вероятно принадлежность всех изученных выборок микижи к одному кластеру, и, соответственно, к одному генному пулу.

Полученные результаты оказались неоднозначными. С одной стороны, выявленная изменчивость по совокупности микросателлитных локусов не позволяет сделать вывод о существовании репродуктивной изоляции и ограничении потока генов между микижей с разными типами ЖС в р. Утхолок. Выборки речной, речной эстуарной и типично проходной микижи характеризуются сходными оценками гетерозиготности и аллельного разнообразия (таблица). Показатели генетической дифференциации  $\theta$  по 9 из 10 полиморфным локусам свидетельствуют о панмиксии и свободном обмене генами между формами. Результаты кластеризации методом Байеса

также указывают на существование единой популяции микижи в этой реке.

В то же время выявлено, что микижа с речным-эстуарным типом ЖС характеризуется особенной изменчивостью по локусу *Ots3*. В большинстве популяционно-генетических исследований такого рода данные позволяют делать вывод о действии отбора в одной из внутривидовых группировок и, возможно, намечающейся дивергенции (Bond et al., 2014). Однако в данном случае возможно и иное объяснение.

Для речной эстуарной микижи Камчатки характерно чередование периодов пребывания в пресных водах и в зоне солоноватых вод – в жизни одной особи может быть от 1 до 3 выходов в прибрежную зону моря. Однако во всех случаях реку покидают не смолты, а крупные особи длиной 320–400 мм, их выход носит кратковременный характер и после 1-2 месяцев нагула рыбы возвращаются обратно в реку, причём зимовка всегда проходит в реке. Выход крупной речной микижи в эстуарий наблюдается в период покатной миграции молоди тихоокеанских лососей: весной часть речной микижи, преследуя стаи покатников, выходит за ними в эстуарий, где продолжает питаться молодь горбуши, кеты и других. Можно предположить, что особи речной микижи, имеющие полиморфизм по локусу *Ots3*, могут лучше переносить перепады солёности, столь свойственные эстуарной зоне, и эффективно откармливаться в течение летних месяцев в солоноватой воде. По данным многолетних наблюдений, доля речных эстуарных рыб выше в те годы, когда происходит массовый скат молоди горбуши и кеты урожайных поколений этих видов.

В то же время, в популяции микижи из р. Утхолок действует ряд факторов, направленных против обособления какой-либо группировки. Так, единство популяционной структуры микижи в р. Утхолок поддерживается совместным нерестом особей с разными типами ЖС. Кроме того, локализация нерестилищ микижи в бассейне реки не создаёт предпосылок для пространственной фрагментации локальной популяции вида (Павлов и др., 2016).

Результаты исследования свидетельствуют в пользу эпигенетической природы механизма формирования разнообразия ЖС в популяции микижи из р. Утхолок. Таким образом, есть все основания рассматривать микижу из р. Утхолок как интегрированную популяцию во всём своём разнообразии особей с разными типами ЖС и самостоятельную единицу сохранения биоразнообразия. Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 14-50-00029 «Депозитарий МГУ».

## ЛИТЕРАТУРА

Павлов Д. С., Кириллова Е. А., Кириллов П. И. и др. 2016. Состояние биоразнообразия лососёвых рыб и рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. М. : Товарищество науч. изданий КМК. 197 с.

Павлов Д. С., Савваитова К. А., Кузицин К. В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М. : Научный мир. 200 с.

Bond M. H., Crane P. A., Larson W. A., Quinn T.P. . 2014. Is isolation by adaptation driving genetic divergence among proximate Dolly Varden char populations? // Ecology and Evolution. Vol. 4. № 12. P. 2515–2532.

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 // Journal of Fish Biology. Vol. 85. N 1. P. 132–150.