

УДК 575.21:575.857:597.552.5

ЯРОВОЙ ЭКОТИП ПРОХОДНОЙ МИКИЖИ *PARASALMO* (*ONCORHYNCHUS*) *MYKISS* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE, SALMONIFORMES) НА КАМЧАТКЕ

© 2020 г. К. В. Кузищин^{1,2, *}, М. А. Груздева¹, А. В. Семенова¹, Д. С. Павлов^{1,2}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

*e-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.2019 г.

После доработки 16.12.2019 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Впервые на Камчатке установлено существование ярового сезонного экотипа проходной микижи. Рыбы этого экотипа заходят в реки в мае, нерестятся с рыбами озимого экотипа в те же сроки и на тех же нерестилищах. Установлено, что яровой и озимый экотипы представляют единую популяцию, так как в результате анализа изменчивости микросателлитных локусов двух экотипов не обнаружено различий между ними. Яровой и озимый экотипы проходной микижи Камчатки не являются аналогами зимнего и летнего стальноголового лосося Северной Америки. Проходную микижу ярового экотипа из рек Камчатки можно рассматривать как временную адаптивную форму, свойственную теплым периодам крупномасштабных климатических и океанических флуктуаций в Северной Пацифике.

Ключевые слова: микижа, симпатричные сезонные экотипы, озимый, яровой, западная Камчатка, адаптации

DOI: 10.31857/S013434752006008X

Микижа *Parasalmo mykiss* (Walbaum) — полиморфный вид лососевых рыб. В его состав входят разные экологические группы: жилые, полупроходные и проходные; у проходной микижи известны сезонные экотипы (расы), которые рассматривают как важные элементы структуры вида. До недавнего времени считали, что озимый и яровой сезонные экотипы (расы) существуют в Северной Америке, а в Азии представлен лишь озимый экотип (Whitler, 1966; Light et al., 1989; Павлов и др., 2001; Behnke, 2002). Однако в начале XXI века появились, а к настоящему времени пополнились сведения о существовании яровой микижи на Камчатке (Кузищин и др., 2007).

Цели данного исследования — изучить биологические и морфологические особенности яровой микижи на Камчатке, определить уровень генетической дифференциации ярового и озимого экотипов, а также оценить разнообразие сезонных экотипов микижи в Азии и Северной Америке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в мае–октябре в 2003–2008 гг. в реках Коль, Кехта и Утхолок. Река Коль горного и предгорного типа длиной около 130 км и шириной в устье около 70 м, расход воды в межень 55–57 м³/с, площадь водосборного бассейна

1580 км²; размножение микижи приурочено к тундровым притокам. Река Кехта тундровая, ее длина 62 км, площадь водосборного бассейна 657 км², расход воды в межень в устье 2.2 м³/с; микижа размножается в основном русле среднего течения. Река Утхолок горно-тундровая, ее длина около 140 км, площадь водосборного бассейна 1350 км², расход воды в межень 12.3 м³/с; микижа нерестится в основном русле и в тундровых притоках среднего течения (собственные данные).

У пойманных рыб измеряли длину и обхват тела, брали пробы чешуи и ткани для генетического анализа; затем рыб метили индивидуальными номерными метками. Большую часть рыб после измерений отпускали; несколько особей использовали для полного биологического и морфометрического анализа в соответствии с разрешениями Министерства природных ресурсов и экологии РФ (Павлов и др., 2001). Нерестилища микижи определяли по результатам обловов участков рек с последующим нелетальным сбором материала; проводили визуальные подводные наблюдения для изучения нереста. Соотношение яровых и озимых рыб определяли методом облова нерестилищ и визуально в ходе подводных наблюдений (продолжительность наблюдений 54 ч); принадлежность конкретной особи к сезонному экотипу устанавливали по окраске и строению чешуи.

Таблица 1. Особенности анадромной миграции микижи ярового экотипа в реках западной Камчатки

Река	Сроки хода	Температура, °C		Соленость воды в прибрежной зоне моря, ‰
		в реке	в прибрежной зоне моря	
Коль	15–18.05	2.2–2.8	3.1–3.6	20–24
Кехта	15–16.05	3.2–3.8	3.1–3.6	20–24
Утхолок	28.05–05.06	3.0–3.5	3.0–3.5	18–22

Микросателлитный анализ. Методики выделения и амплификации ДНК опубликованы ранее (Павлов и др., 2011). Проанализированы 6 микросателлитных локусов, разработанных для исследований лососевых рыб: *Ssa197*, *Ssa20.19*, *One103*, *One112*, *Oki10* и *Ots3* (Sánchez et al., 1996; Small et al., 1998; Smith et al., 1998; Olsen et al., 2000). Эффективность и высокая разрешающая способность данной панели локусов для популяционно-генетического анализа микижи азиатской части ареала подтверждена нами ранее (Семенова и др., 2010; Павлов и др., 2011, 2019).

Статистическую обработку результатов микросателлитного анализа проводили с использованием программ GDA 1.0; Micro-Checker 2.2.3, GENEPOP 4.2, FSTAT 2.9.3 (Van Oosterhout et al., 2004; Rousset, 2008). Достоверность различий показателей генетической дифференциации между выборками оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в программе Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анадромная миграция производителей. *Нерест.* В 2005–2006 гг. впервые были получены неопровержимые доказательства весеннего захода проходной микижи в р. Кехта, куда она заходит только после прорыва устья реки в середине мая, так как с декабря до этого времени через заблокированное устье невозможна анадромная или катадромная миграция любых рыб (Кузищин и др., 2007). Доказательства весеннего захода яровой микижи в реки Коль и Утхолок получены в результате обловов устьевой зоны.

Анадромная миграция микижи ярового экотипа происходит в разные сроки, но при сходных значениях температуры воды в реках и в прибрежной части моря (табл. 1). Река Утхолок расположена приблизительно на 450 км севернее двух других рек; этим обусловлен более поздний заход в нее яровой микижи. В южных реках Коль и Кехта период захода яровой микижи составляет 2–3 дня, в северной р. Утхолок – около недели (табл. 1).

По данным повторных поимок меченых рыб ($n = 11$) яровая микижа после захода из моря в реки Коль и Кехта за 4–5 дней достигает нерестилищ в среднем течении реки, преодолевая по 9–15 км (в среднем 13.4) в день. Визуальные наблюдения показали, что яровая микижа размножается совместно

с озимой на одних и тех же нерестилищах. В р. Утхолок яровая микижа за 7–10 дней достигает нерестилищ, которые удалены от устья на 30–50 км. Здесь, как и в реках Кехта и Коль, особи разных экотипов нерестятся в одних и тех же местах и образуют совместные пары производителей.

Описание производителей ярового экотипа. При заходе из моря яровая микижа имеет типичную пелагическую окраску: верх головы и спина темно-серые с резким переходом на серебристые бока головы и тела, а низ головы, жаберные лучи и брюхо белые; розовая окраска на боках тела и голове отсутствует. Хвост темно-серый; нижние неветвистые лучи хвоста светлые, средние лучи серебристые с перламутровым отливом; парные плавники белые или светлые.

На нерестилищах проходная микижа ярового экотипа приобретает брачный наряд, который выражен слабее, чем у рыб озимого экотипа. Яровые рыбы зеленовато-оливковые; бока тела и жаберная крышка светло-розовые, однако серебристый оттенок боков тела не исчезает; брюхо светло-серое; серебристый цвет средних лучей хвостового плавника становится более блеклым, но не исчезает; чешуя не вырастает в кожу. Достигшая нерестилищ озимая микижа бурого цвета, брюхо темное, на боках яркая красная полоса, все плавники почти черные, чешуя глубоко вырастает в кожу. На нерестилищах яровая микижа хорошо отличается от озимой, особенно самки.

Строение чешуи. Особи яровой и озимой микижи хорошо различаются между собой по строению чешуи. У яровой микижи при заходе из моря (весна) наружный край сформирован 5–7 (в среднем 6.1) широкими склеритами после годовой морской зоны (рис. 1а). У озимой микижи при заходе из моря (осень) на наружном крае чешуи 3–5 узких (“зимних”) склеритов (рис. 1б). Весной на чешуе озимых рыб начинает формироваться нерестовая метка, которая у некоторых особей может появляться еще до нереста (рис. 1б).

Соотношение экотипов. Во всех трех реках резко преобладала озимая микижа, яровая микижа составляла менее 5% локальной популяции (табл. 2).

Размерный, весовой и половой состав. Длина и масса тела яровой и озимой микижи из отдельных рек сходны, хотя пределы варьирования показателей всегда были больше у озимых рыб (табл. 3). Среди ярового экотипа в разные годы и в разных реках самки составляли 50–60%; среди озимого

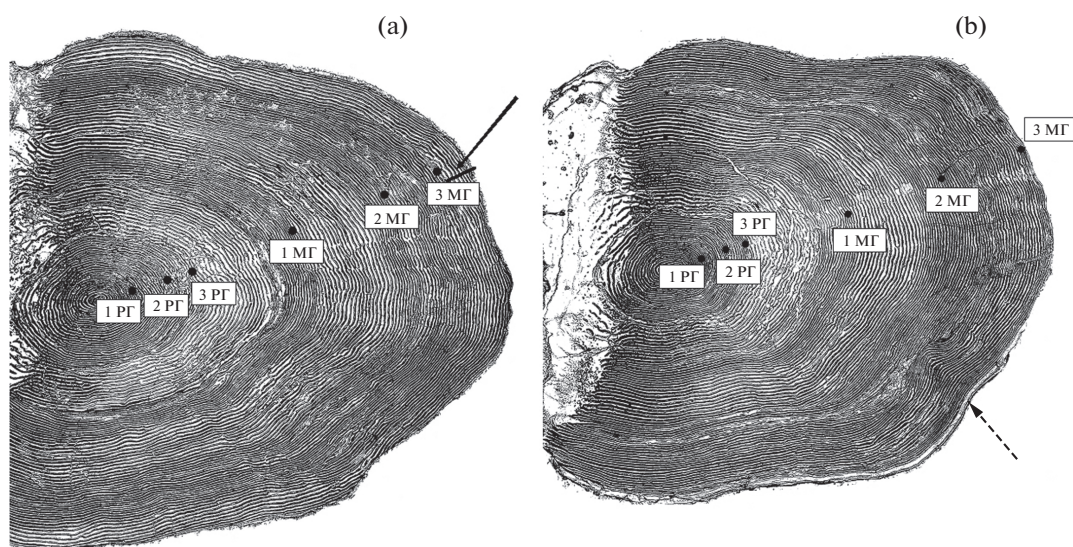


Рис. 1. Чешуя яровой и озимого экотипов проходной микижи на примере р. Кехта. а — яровая самка, возраст 3.3+, $FL = 813$ мм, 17.05.2006 г.; сплошной стрелкой указан наружный край, образованный семью широкими “весенними” склеритами после морского зимнего годового кольца. б — озимая самка, возраст 3.3, $FL = 854$ мм, 21.05.2006 г.; наружный край образован четырьмя узкими “зимними” склеритами; пунктирной стрелкой указана формирующаяся нерестовая метка. Черными точками обозначены границы годовых зон. Обозначения: 1 РГ–3 РГ — первый–третий речные годы; 1 МГ–3 МГ — первый–третий морские годы.

экотипа доля самок достигала 63–74%. Плодовитость самок и диаметр икры у яровой и озимой микижи были сходны (табл. 4).

Возрастной состав микижи яровой и озимого экотипов был сходен. У озимого экотипа биографических групп было больше, чем у яровой, но модальная не различалась и составляла 3.3+ (табл. 5).

Морфологические особенности. У микижи яровой и озимого экотипов из одной реки не выявлено достоверных различий в значениях меристических признаков (табл. 6).

Изменчивость микросателлитных локусов. Программа Micro-Checker не обнаружила возможных ошибок генотипирования или присутствия нуль-аллелей в выборках ни в одном из изученных локусов. Достоверных отклонений в распределении генотипов от теоретического равновесия Харди–Вайнберга не выявлено (табл. 7). Генотипические распределения при объединении в одну выборку яровой и озимой микижи из одной реки были также равновесны.

У микижи обоих экотипов из р. Утхолок значения генетического разнообразия были меньше, чем у яровой и озимой микижи из рек Коль и Кехта (табл. 7), однако достоверных различий между всеми выборками ни по оценкам средней ожидаемой гетерозиготности, ни по аллельному разнообразию не обнаружено (ANOVA, H_E : $p = 0.83$; A_R : $p = 0.87$). Ни в одной из изученных рек не выявлено достоверных различий по оценкам генетического разнообразия между яровой и озимой микижей в пределах одной реки ($p > 0.05$).

Общая оценка генетической дифференциации микижи из разных рек достоверна: $\theta = 0.039$ с 95% доверительным бутстреп-интервалом CI [0.007; 0.092]. В пределах каждой реки между микижей с разными экотипами отсутствовали достоверные генетические различия: р. Утхолок $\theta = -0.017$, 95% CI [–0.0027; –0.004]; р. Коль $\theta = -0.017$, 95% CI [–0.0027; –0.004]; р. Кехта $\theta = 0.012$, 95% CI [–0.013; 0.034]. Все точные тесты общей дифференциации для каждого локуса отдельно, рассчитанные на

Таблица 2. Оценки соотношения проходной микижи яровой и озимого экотипов в реках западной Камчатки

Река, год	Доля обследованных нерестилищ, %	Метод оценки	Количество учтенных рыб, экз.		Доля яровых рыб, %
			озимые	яровые	
Коль, 2004	100	Контрольный облов	94	5	4.7
Коль, 2006	100	»	82	4	4.8
Кехта, 2004	~70	Подводные наблюдения	4750	200	4.2
Кехта, 2006	~65	»	4380	180	4.1
Утхолок, 2004	~10	Контрольный облов	224	11	4.9

Таблица 3. Длина и масса тела у разных экотипов проходной микижи из рек западной Камчатки

Река	Яровой экотип	Озимый экотип
Коль	$\frac{743.3 (720-792)[15]}{4758 (4153-6012)}$	$\frac{739.3 (594-854)[67]}{4476 (2541-6852)}$
Кехта	$\frac{712.6 (703-813)[29]}{3822 (3270-5850)}$	$\frac{745.2 (688-850)[175]}{4132 (3018-6675)}$
Утхолок	$\frac{789.2 (725-835)[34]}{5126 (4004-5876)}$	$\frac{775.9 (553-873)[279]}{4953 (1737-7883)}$

Примечание. Над чертой — длина тела по Смитту, мм; под чертой — масса тела, г. В круглых скобках — пределы варьирования; в квадратных скобках — число рыб, экз.

Таблица 4. Плодовитость и диаметр икры у самок ярового и озимого экотипов проходной микижи из рек западной Камчатки

Река	Яровой экотип		Озимый экотип	
	плодовитость, экз.	диаметр икры, мм	плодовитость, экз.	диаметр икры, мм
Коль	7916 (6975–8753) [10]	5.35 (5.0–5.7)	7797 (6043–9964) [18]	5.34 (5.0–5.7)
Кехта	7477 (6885–8896) [16]	5.34 (5.1–5.6)	7803 (5979–10302) [23]	5.31 (5.0–5.6)
Утхолок	8071 (6696–9344) [12]	5.37 (5.1–5.6)	8005 (5270–11766) [34]	5.27 (5.1–5.5)

Примечание. Данные для весеннего периода года, все самки на 5-й стадии зрелости; у каждой самки брали 20 икринок и получали средний диаметр икринки у одной самки, затем данные по всем самкам усредняли. В круглых скобках — пределы варьирования, в квадратных скобках — число рыб, экз.

основании частот аллелей и генотипов, также недостоверны.

Попарные сравнения по F_{ST} -показателям недостоверны для яровой и озимой микижи из одной реки, а также для микижи из рек Коль и Кехта. Яровая и озимая микижа из р. Утхолок в большинстве попарных сравнений достоверно отличалась от микижи из рек Коль и Кехта (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный материал убедительно доказывает существование на Камчатке ярового экотипа проходной микижи, важнейшей особенностью которого является отсутствие изоляции от микижи озимого экотипа. В пределах одной реки яровая и озимая микижа характеризуются близкими значениями показателей генетической изменчивости и отсутствием генетической дифференциации по исследованным локусам, что предполагает отсутствие репродуктивной изоляции между ними. Значительная пространственная генетическая дифференциация камчатских популяций вида, выяв-

ленная с помощью сходной панели микросателлитных локусов (Павлов и др., 2011, 2019), позволяет считать выводы об отсутствии генетической дифференциации между микижей разных экотипов обоснованными и не связанными с недостаточной разрешающей способностью выбранных генетических маркеров. Отличие микижи р. Утхолок от остальных азиатских популяций вида было показано и ранее (Павлов и др., 2011, 2019); оно обусловлено значительной географической удаленностью. Генетическое сходство микижи рек Коль и Кехта можно объяснить близостью этих рек и возможным обменом мигрантами между ними. Таким образом, данные микросателлитного анализа позволяют заключить, что яровой и озимый экотипы микижи внутри одной речной системы представляют собой репродуктивно единую популяцию.

Обнаружение яровой расы микижи стало возможным благодаря мониторингу, проводимому с 1965 г. по настоящее время. Полученный материал указывает на более сложную, чем считали ранее, структуру этого вида в азиатской части ареала. Не-

Таблица 5. Биографические группы ярового и озимого экотипов проходной микижи из рек западной Камчатки

Река	Яровой экотип	Озимый экотип
Коль	3.2+, 3.3+ , 4.2+, 4.3+	2.2+, 3.1+, 3.2+, 3.3+ , 3.4+, 4.2+, 4.3+
Кехта	2.3+, 3.2+, 3.3+ , 4.3+	2.2+, 3.1+, 3.2+ , 3.3+ , 3.4+, 3.5+, 4.2+, 4.3+, 4.4+
Утхолок	2.3+, 3.2+, 3.3+ , 4.3+	2.3+, 2.4+, 3.1+, 3.2+, 3.3+ , 3.4+, 3.5+, 3.6+, 4.1+, 4.2+, 4.3+, 4.4+

Примечание. Жирным шрифтом выделены модальные биографические группы.

Таблица 6. Морфометрическая характеристика микижи ярового и озимого экотипов из рек западной Камчатки

Признак	р. Коль		р. Кехта		р. Утхолок	
	яровой, $n = 8$	озимый, $n = 18$	яровой, $n = 11$	озимый, $n = 25$	яровой, $n = 15$	озимый, $n = 50$
<i>П</i>	127.1 ± 1.1 (121–133)	127.6 ± 0.7 (119–134)	125.4 ± 1.1 (122–130)	126.1 ± 1.1 (123–130)	125.5 ± 1.0 (122–129)	126.4 ± 0.8 (124–130)
<i>D</i>	9.71 ± 0.12 (9–10)	9.83 ± 0.13 (9–11)	9.63 ± 0.16 (9–11)	9.85 ± 0.11 (9–11)	9.22 ± 0.19 (8–10)	9.00 ± 0.17 (8–10)
<i>A</i>	9.78 ± 0.13 (9–10)	9.50 ± 0.11 (9–10)	9.80 ± 0.15 (9–11)	9.76 ± 0.11 (9–10)	9.00 ± 0.24 (8–10)	8.88 ± 0.14 (8–10)
<i>P</i>	13.07 ± 0.16 (12–14)	13.21 ± 0.18 (11–14)	13.02 ± 0.17 (12–14)	12.84 ± 0.12 (12–14)	13.00 ± 0.20 (12–14)	12.68 ± 0.17 (12–15)
<i>V</i>	8.28 ± 0.10 (8–9)	8.45 ± 0.12 (8–10)	8.85 ± 0.18 (8–9)	8.61 ± 0.11 (8–9)	8.89 ± 0.11 (8–9)	8.78 ± 0.15 (8–9)
<i>rb1</i>	12.01 ± 0.19 (11–13)	11.73 ± 0.13 (10–12)	11.55 ± 0.19 (11–13)	11.84 ± 0.13 (11–13)	11.48 ± 0.31 (10–13)	12.00 ± 0.24 (11–13)
<i>rb2</i>	11.28 ± 0.12 (11–12)	11.08 ± 0.14 (10–12)	11.28 ± 0.21 (11–13)	11.38 ± 0.12 (11–13)	11.11 ± 0.21 (10–12)	11.44 ± 0.18 (11–13)
<i>sp.br</i>	19.00 ± 0.39 (17–21)	19.46 ± 0.18 (18–22)	19.27 ± 0.42 (18–21)	19.00 ± 0.25 (18–21)	19.56 ± 0.24 (19–21)	19.78 ± 0.22 (19–23)
<i>pc</i>	46.07 ± 1.55 (41–61)	49.12 ± 1.22 (38–63)	42.77 ± 1.78 (49–51)	49.23 ± 1.33 (44–56)	40.67 ± 1.04 (39–42)	41.40 ± 0.87 (38–44)
<i>vert</i>	63.85 ± 0.29 (62–65)	63.50 ± 0.20 (62–66)	62.22 ± 0.73 (61–64)	62.38 ± 0.56 (61–64)	62.00 ± 0.37 (60–63)	62.22 ± 0.40 (60–63)

Примечание. *П* — число прободенных чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P*, *V* — число ветвистых лучей соответственно в спинном, анальном, грудных и брюшных плавниках; *rb1* и *rb2* — число жаберных лучей слева и справа; *sp.br* — число жаберных тычинок; *pc* — число пилорических придатков; *vert* — число позвонков.

обходимо отметить, что яровой и озимый экотипы проходной микижи Камчатки отличаются от сезонных экотипов проходной микижи из рек Северной Америки.

В Северной Америке описаны два сезонных экотипа проходной микижи: стальноголовый лосось зимнего хода (winter run steelhead — *WRS*), который заходит из моря в реки в декабре—марте со зрелыми половыми продуктами и размножается через несколько недель после захода, а также стальноголовый лосось летнего хода (summer run steelhead — *SRS*), заходящий на нерест из моря в реки в августе—ноябре с незрелыми половыми продуктами и нерестящийся через 6–8 мес. весной следующего года. Данные экотипы имеют мозаичное распространение: *WRS* населяет относительно короткие реки к западу от Скалистых гор; *SRS* приурочен к крупным речным системам и выделен в особую филогенетическую группировку в ранге подвида (Withler, 1966; Busby et al., 1996; Behnke, 2002; Brannon et al., 2004). При симпатрии в крупном речном бассейне экотип *WRS* для размножения использует притоки нижнего течения, а экотип *SRS* нерестится далеко вверх по течению (Leider et al., 1984; Busby et al., 1996; Brannon et al., 2004). В коротких реках побережья экотипы *SRS* и *WRS* также встречаются совместно, однако и в этом случае наблюдаются пространственное разобщение нерестилищ и репродуктивная изоляция между ними (Leider et al., 1984; Van Hulle, 1989; Matala et al., 2009) и, как следствие, генетические различия между экотипами (Busby et al., 1996; Nielsen, Fountain, 1999; Brannon et al., 2004).

В реках Северной Америки сезонные экотипы проходной микижи представляют собой обособленные самостоятельные дивергировавшие группировки, тогда как экотипы проходной микижи на Камчатке — это неразделимые компоненты одной нерестовой совокупности, элементы изменчивости на внутрипопуляционном уровне орга-

низации. Таким образом, яровой и озимый экотипы проходной микижи на Камчатке, несмотря на некоторые черты сходства, не тождественны экотипам *WRS* и *SRS* Северной Америки, поэтому их следует рассматривать как особые единицы природного разнообразия вида.

В 1970-е гг., когда были начаты исследования биологии вида на Камчатке, яровой экотип проходной микижи не был обнаружен (Савваитова и др., 1973), хотя его поиск был одной из задач экспедиций 1965–1973 гг. (персональное сообщение К.А. Савваитовой, 2006 г.). Предположение о существовании яровой микижи в р. Большая высказывал В.А. Максимов (1976), однако ему не удалось найти достоверных доказательств. Поэтому есть основания полагать, что в 1960–1970-х гг. яровой экотип проходной микижи в реках Камчатки отсутствовал. Обнаружение в начале XXI века на Камчатке яровой проходной микижи может быть следствием масштабных климатических изменений, происходящих в Северной Пацифике. В морских водах северной части Тихого океана с начала XX века до конца 1970-х гг. наблюдалась “холодная эпоха”, а с конца 1990-х гг. здесь отмечено повышение температуры воды (Mantua, Hare, 2002; Overland et al., 2008). Это обусловило смещение в северном направлении нагульной части ареала лососей, особенно в западной части Тихого океана (Welch et al., 2000; Abdul-Aziz et al., 2011; Myers et al., 2016).

Проходная микижа в период морской фазы жизненного цикла чувствительна к температуре поверхностных вод. Низкая температура воды особенно в зимнее время стала причиной ее отсутствия в бассейне Берингова моря (Light et al., 1989; Burgner et al., 1992). В связи с этим представляется вероятным, что на фоне устойчивого увеличения температуры поверхностных морских вод зона нагула проходной микижи Камчатки также изменилась. Известно, что часть проходной микижи Камчатки нагуливается и зимует в

Таблица 7. Генетическая изменчивость микижи ярового и озимого экотипов из рек Коль, Кехта и Утхолок западной Камчатки по микросателлитным локусам

Локус	Показатель	Экотип					
		р. Коль		р. Кехта		р. Утхолок	
		яровой	озимый	яровой	озимый	яровой	озимый
<i>Ssa197</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	27
	<i>A/A_R</i>	2/2	2/1.99	2/2	2/1.99	2/1.5	1/1
	<i>H_E</i>	0.303	0.394	0.362	0.470	0.083	0.000
	<i>H_O</i>	0.333	0.500	0.428	0.428	0.083	0.000
	<i>p</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	—
<i>Ssa20.19</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	26
	<i>A/A_R</i>	3/3	3/3	3/2.9	3/2.8	3/2.7	3/2.8
	<i>H_E</i>	0.621	0.568	0.604	0.605	0.583	0.601
	<i>H_O</i>	0.666	0.400	0.571	0.523	0.666	0.692
	<i>p</i>	1.000	0.266	1.000	0.460	1.000	4.434
<i>One103</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	27
	<i>A/A_R</i>	2/2	2/1.95	2/2	2/1.95	2/1.98	2/1.97
	<i>H_E</i>	0.409	0.268	0.494	0.315	0.344	0.372
	<i>H_O</i>	0.500	0.100	0.428	0.285	0.250	0.333
	<i>p</i>	1.000	0.159	1.000	1.000	0.402	0.616
<i>One112</i>	<i>n</i>	6	9	7	21	12	26
	<i>A/A_R</i>	7/7	6/4.9	7/6.5	9/5.5	8/5.7	10/5.2
	<i>H_E</i>	0.893	0.778	0.879	0.797	0.807	0.729
	<i>H_O</i>	0.833	0.889	0.857	0.809	0.750	0.653
	<i>p</i>	0.734	0.528	0.404	0.340	0.445	0.054
<i>Oki10</i>	<i>n</i>	6	9	6	20	12	27
	<i>A/A_R</i>	7/7	7/5.8	5/5	10/5.7	4/3.9	6/4.1
	<i>H_E</i>	0.878	0.810	0.575	0.805	0.764	0.765
	<i>H_O</i>	0.833	0.778	0.666	0.800	0.916	0.851
	<i>p</i>	0.763	0.763	1.000	0.139	0.969	0.065
<i>Ots3</i>	<i>n</i>	6	10	7	21	12	27
	<i>A/A_R</i>	3/3	3/2.6	3/2.7	3/2.7	2/1.5	2/1.2
	<i>H_E</i>	0.439	0.352	0.274	0.430	0.083	0.037
	<i>H_O</i>	0.500	0.300	0.285	0.523	0.083	0.037
	<i>p</i>	1.000	0.310	1.000	0.767	1.000	1.000
Среднее	<i>n</i>	6	9.6	6.8	20.8	12	26.6
	<i>A/A_R</i>	4/4	3.8/3.4	3.7/3.5	4.8/3.4	3.5/2.9	4/2.7
	<i>H_E</i>	0.590	0.528	0.531	0.570	0.444	0.417
	<i>H_O</i>	0.611	0.494	0.539	0.561	0.458	0.428
	<i>p</i>	1.000	0.574	0.999	0.771	0.898	0.083
Среднее в выборках разных рек	<i>n</i>	15.6		27.6		38.6	
	<i>A/A_R</i>	4.5/4.5		5/4.4		4.3/3.5	
	<i>H_E</i>	0.545		0.564		0.422	
	<i>H_O</i>	0.538		0.556		0.437	
	<i>p</i>	0.727		0.697		0.233	

Примечание. *A* — число аллелей; *A_R* — аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки; *H_E* — ожидаемая гетерозиготность; *H_O* — наблюдаемая гетерозиготность, *p* — значение вероятности отклонения распределения генотипов от теоретического распределения Харди–Вайнберга.

Таблица 8. Оценки попарной генетической дифференциации F_{ST} яровой (Я) и озимой (О) микижи из рек западной Камчатки

	Коль-Я	Коль-О	Кехта-Я	Кехта-О	Утхолок-Я	Утхолок-О
Коль-Я	///	—	—	—	—	—
Коль-О	−0.026	///	—	—	—	—
Кехта-Я	−0.006	0.027	///	—	—	—
Кехта-О	−0.007	−0.018	0.010	///	—	—
Утхолок-Я	0.013	0.038	0.031	0.043	///	—
Утхолок-О	0.049	0.057	0.048	0.061	−0.017	///

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически достоверные значения ($p < 0.05$).

районе южных Курильских островов (Коваленко и др., 2005). Следовательно, повышение температуры поверхностных вод в западной Пацифике в первое десятилетие XXI века могло привести к смещению на север мест зимнего морского обитания микижи, а более ранний прогрев морских и прибрежных вод обеспечил возможность ее миграции к рекам для размножения весной в мае. Известно, что проходная микижа может совершать морские миграции при температуре 2.8–3.0°C в прибрежной зоне с пониженной соленостью (Burgner et al., 1992; Welch et al., 2000; Myers et al., 2016).

Так как к середине мая температура воды в прибрежной морской зоне вблизи устьев рек Коль и Кехта составляет почти 3°C, а соленость существенно ниже океанической, становится возможным подход яровых проходных рыб к устьям рек в середине мая до начала нереста. Скорее всего, яровые особи проходной микижи Камчатки — это часть локальных популяций, которые по каким-то причинам (возможно, из-за более низкого темпа роста, чем у озимых) за лето–осень предыдущего года не достигли физиологического состояния, необходимого для захода в реки, но были готовы к размножению уже следующей весной.

Разные авторы указывают на то, что изменение температурного режима морских вод может приводить к изменениям в структуре популяций лососей. Так, в некоторых реках Калифорнии в локальных стадах стальноголового лосося из-за прогрева морских вод появились так называемые полуфунтовики — особи с 3–4 месяцами морского нагула, которые возвращаются в реки неполовозрелыми. Ранее их здесь не отмечали (Hayes et al., 2016).

В связи с этим появление на Камчатке среди локальных популяций ярового экотипа микижи представляется вполне вероятным адаптивным ответом на масштабные изменения в морской среде обитания. Данная гипотеза объясняет то, что, несмотря на значительные усилия, в 1965–1971 гг. яровая микижа на Камчатке не была обнаружена. В эти годы в морских водах Северной Пацифики наблюдался период низких температур.

Таким образом, яровой экотип проходной микижи Камчатки может рассматриваться как временная адаптивная форма, свойственная теплым периодам крупномасштабных климатических и океанических флуктуаций в Северной Пацифике. Численность и соотношение данного экотипа с озимым экотипом характеризуются изменчивостью и, скорее всего, определяются сложной системой обратных связей в морских экосистемах.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка генетического материала); анализ многолетних данных, подготовка сводных таблиц и рукописи выполнены при поддержке гранта РНФ 19-14-00015.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам экспедиции МГУ–WSC (“Wild Salmon Center”, Портленд, США) 1994–2008 гг. за помощь в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коваленко С.А., Шубин А.О., Немчинова И.А. Распределение и биологическая характеристика микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) в прикурильских водах Тихого океана и в Охотском море // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 1. С. 70–80.
- Кузищин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. Симпатричные сезонные расы микижи *Parasalmo mykiss* (Walb.) на Камчатке // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VIII междунаро. науч. конф., посвященной 250-летию с начала Второй Камчатской экспедиции (1732–1733 гг.). (Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г.). Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. 2007. С. 56–59.
- Максимов В.А. Экология популяций камчатской микижи *Salmo mykiss* (Walbaum) р. Большой (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 1 (96). С. 16–20.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В. и др. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир. 2001. 200 с.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) // Генетика. 2011. Т. 47. № 10. С. 1346–1356.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Мельникова М.Н. Дифференциация камчатских популяций микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* по локусам микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. Т. 46. № 2. С. 144–153.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Воронежский ГУ. 1973. 120 с.
- Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Павлов С.Д. Анализ микросателлитной ДНК у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*). Подбор локусов и оптимизация методики // Генетика. 2010. Т. 46. № 7. С. 1004–1008.
- Abdul-Aziz O.I., Mantua N.J., Myers K.W. Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and

- adjacent seas // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2011. V. 68. P. 1660–1680.
- Behnke R.J. Trout and Salmon of North America. New York, London, Toronto, Sydney, Singapore: The Free Press. 2002. 359 p.
- Brannon E.L., Powell M.S., Quinn T.P., Talbot A. Population structure of Columbia River basin Chinook salmon and steelhead trout // Rev. Fish. Sci. 2004. V. 12. P. 99–232.
- Burgner R.L., Light J.T., Margolis L. et al. Distribution and origins of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in off-shore waters of the North Pacific Ocean // Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. 1992. № 51. 92 p.
- Busby P.J., Wainwright T.C., Bryant G.J. et al. Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon, and California // NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-27. Springfield, VA: U.S. Department of Commerce. 1996. 223 p.
- Hayes S.A., Ammann A.J., Harding J.A. et al. Observations of steelhead in the California Current lead to a marine-based hypothesis for the “half-pounder” life history, with climate change implications for anadromy // North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull. 2016. № 6. P. 97–105.
- Leider S.A., Chilcote M.W., Loch J.J. Spawning characteristics of sympatric populations of steelhead trout (*Salmo gairdneri*): evidence for partial reproductive isolation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. P. 1454–1462.
- Light J.T., Harris C.K., Burgner R.L. Ocean distribution and migration of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*, formerly *Salmo gairdneri*) // International North Pacific Fisheries Commission, no. FRI-UW-8912, Seattle: Fisheries Research Institute, University of Washington 1989. 50 p.
- Mantua N.J., Hare S.R. The Pacific decadal oscillation // J. Oceanogr. 2002. V. 58. P. 35–44.
- Matala A.P., French R., Olsen E., Ardren W.R. Ecotype distinctions among steelhead in Hood River, Oregon, allow real-time genetic assignment of conservation broodstocks // Trans. Am. Fish. Soc. 2009. V. 138. № 6. P. 1490–1509.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al. Pacific salmon and steelhead: life in a changing winter ocean // North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull. 2016. № 6. P. 113–138.
- Nielsen J.L., Fountain M.C. Microsatellite diversity in sympatric reproductive ecotypes of Pacific steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) from the Middle Fork Eel River, California // Ecol. Freshwater Fish. 1999. V. 8. P. 159–168.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J. et al. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. 2000. V. 9. № 12. P. 2185–2187.
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // Prog. Oceanogr. 2008. V. 77. P. 92–102.
- Rousset F. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Res. 2008. V. 8. P. 103–106.
- Sánchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // Heredity. 1996. V. 77. P. 423–432.
- Small M.P., Beachem T.D., Withler R.E., Nelson R.J. Discriminating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations within the Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers // Mol. Ecol. 1998. V. 7. № 2. P. 141–155.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // Mol. Ecol. 1998. V. 7. № 11. P. 1614–1616.
- Van Hulle F.D. Steelhead trout. Wildlife Notebook Series, Alaska Dep. of Fish and Game. Tech. rep. 4. 112 p.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. 2004. V. 4. P. 535–538.
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Everson J.P. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // Fish. Oceanogr. 2000. V. 9. P. 17–32.
- Withler I.L. Variability in life history characteristics of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) along the Pacific coast of North America // J. Fish. Res. Board Can. 1966. V. 23. P. 365–393.

The Spring-Run Ecotype of the Steelhead Trout *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792) (Salmonidae, Salmoniformes) in the Kamchatka Peninsula

K. V. Kuzishchin^{a, b}, M. A. Gruzdeva^a, A. V. Semenova^a, and D. S. Pavlov^{a, b}

^aM.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia

^bA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

The seasonal spring-run (vernal) ecotype of the Steelhead Trout *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* (Walbaum, 1792) has been found in western Kamchatka for the first time. Spring-run steelhead makes anadromous migration in May, but the timing and grounds of spawning of the spring- and fall-run (hiemal) ecotypes in Kamchatka completely overlap. An analysis of microsatellite loci of both ecotypes has shown no differences between them and, therefore, they are suggested to represent a single population. The spring- and fall-run steelhead of Kamchatka are not analogous to the winter- and summer-run steelhead of North America. The anadromous spring-run ecotype of steelhead from Kamchatka rivers can be considered a temporal, adaptive form that appeared during the warm periods of the large-scale climate and ocean fluctuations in the North Pacific.

Keywords: steelhead trout, sympatric ecotypes, fall-run, spring-run, western Kamchatka, adaptations