

УДК 597.553.2.574.32.575.17

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАМЧАТСКОЙ МИКИЖИ *PARASALMO MYKISS* В ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2020 г. К. В. Кузищин^{1,2,*}, А. В. Семёнова¹, М. А. Груздева¹, Д. С. Павлов^{1,2}

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

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

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 10.01.2020 г.

Принята к публикации 11.01.2020 г.

Исучено разнообразие жизненной стратегии, структура популяции, размерный, возрастной и половой состав, рост и изменчивость 11 микросателлитных локусов у микижи *Parasalmo mykiss* р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка). Популяция микижи представляет собой систему группировок с разными типами жизненной стратегии: в популяции преобладают проходные, реже встречаются речные и полупроходные (эстуарные и речные-эстуарные) рыбы. Каждая из группировок характеризуется специфическим размерным, возрастным и половым составом, соотношением впервые и повторно созревающих рыб, при этом особи с разными типами жизненной стратегии размножаются совместно на одних нерестилищах, изоляции между ними нет. Анализ изменчивости микросателлитных локусов показал, что ни по одному локусу не обнаружено достоверных различий между наблюдаемыми генотипическими распределениями и теоретическими распределениями Харди–Вайнберга. Генетическая дифференциация микижи в р. Утхолок связана с различиями между рыбами с речной-эстуарной жизненной стратегией и остальными по трём локусам (*Ots3*, *One108* и *One112*). Результаты кластеризации показывают максимальную величину вероятности принадлежности всех особей микижи с различной жизненной стратегией к одному кластеру, а достоверные различия по некоторым локусам не являются свидетельством их репродуктивной изоляции. Установлено, что популяция микижи р. Утхолок является интегрированной динамичной системой группировок с разными типами жизненной стратегии, которые формируются в каждом поколении в результате кумулятивного воздействия факторов внешней среды и наследственности.

Ключевые слова: микижа *Parasalmo mykiss*, жизненная стратегия, мигрантный, резидентный, микросателлиты, Северо-Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S004287522006003X

Микижа *Parasalmo mykiss* – один из немногих видов лососёвых рыб, для которого характерна чрезвычайно сложная внутривидовая организация, связанная с образом жизни, когда часть индивидов реализует свой жизненный цикл в пресных водах (жилые, или резидентные), другая часть осуществляет переход из пресных вод в солоноватые и морские (мигрантные, проходные, или анадромные), совершая миграции разной протяжённости (Behnke, 1992, 2002; Jonsson, Jonsson, 1993; Quinn, Myers, 2004; Павлов и др., 1999, 2001; Павлов, Савваитова, 2008; Кузищин, 2010). Взаимоотношения между жилыми и проходными рыбами существенно разнятся на ареале вида, так как микижа населяет водоёмы разного типа, расположенные в разных природных зонах (Behnke, 1992, 2002; Waples et al., 2008). В водоёмах Северной Америки в случае симпатрии проходных и

жилых группировок существует как обширный обмен генами между ними (Seamons et al., 2004; Olsen et al., 2006; Pearsons et al., 2008), так и генетическая изоляция (Narum et al., 2004). В тех случаях, когда между жилыми и проходными группировками отсутствует репродуктивная изоляция, потомство от совместного нереста может быть представлено как анадромными, так и резидентными особями (McMillan et al., 2007; Christie et al., 2011; Courter et al., 2013; Sloat, Reeves, 2014).

В то же время вопрос о взаимоотношениях жилых и проходных особей или группировок и путях их формирования изучен недостаточно (Waples et al., 2008; McMillan et al., 2012; Sloat et al., 2014; Kendall et al., 2015). Анализ такого рода рассматривается как важная задача для оценки приспособленности и устойчивости проходных и резидентных рыб к последствиям антропогенной

трансформации среды и глобальных климатических изменений (Lehman, Tilman, 2000; Koellner, Schmitz, 2006; Satterthwaite et al., 2010; Schindler et al., 2010; Benjamin et al., 2013).

В популяциях микижи на Камчатке повсеместно сосуществуют особи с мигрантным и резидентным типами жизненной стратегии (ЖС), причём рыбы с мигрантной ЖС неоднородны и различаются по протяжённости путей миграций и времени пребывания в море или в солоноватоводных участках побережья (Павлов и др., 1999, 2001; Павлов, Савваитова, 2008). Соотношение рыб с разными типами ЖС в локальных популяциях определяется геоморфологией речной системы (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; Кузищин, 2010). Кроме того, даже в пределах одной речной системы соотношение рыб с разными типами ЖС меняется год от года, и в ряде рек проходные особи могут давать речных потомков и наоборот (Павлов и др., 2001; Зиммерман и др., 2003). Предполагается, что разделение поколения на мигрантных и резидентных особей определяется эпигенетически, т. е. является результатом сложного, нелинейного взаимодействия факторов внешней среды и индивидуальных особенностей протекания раннего периода жизни конкретной особи (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; Павлов, Савваитова, 2008; Кузищин, 2010; Sloat et al., 2014). Исследования популяционно-генетической структуры камчатской микижи в целом подтверждают это положение, так как в ряде изученных рек рыбы с разными типами ЖС принадлежат к одному генофонду (Павлов, 2000; Павлов С.Д. и др., 2004, 2011, 2019; McPhee et al., 2007, 2014).

Тем не менее вопрос о генетических особенностях рыб с разным типом ЖС разработан недостаточно, остаётся неясно, как генотип отдельной особи, взаимодействуя с факторами внешней среды, влияет на формирование мигрантного или резидентного образа жизни в смешанных популяциях (Simpson, 1992; Hendry et al., 2004; Nichols et al., 2008; McMillan et al., 2012; Kendall et al., 2015). Имеющиеся на настоящий момент данные по камчатской микиже требуют уточнения, особенно для тех рек, в которых наблюдается сложный состав рыб с разными типами ЖС. Одной из таких рек является р. Утхолок на северо-западе Камчатки. Мониторинг популяции микижи ведётся с 1970 г., в реке выявлены все известные для Камчатки типы ЖС – типично-проходной, проходной-Б, эстуарный, речной-эстуарный, речной (названия типов по: Павлов и др., 2001) соотношение между которыми меняется в разные годы (Савваитова и др., 1997, 2003; Павлов и др., 2001, 2016). Для нереста микижа широко использует основное русло и разные притоки реки, повсюду на нерестилищах наблюдается совместный нерест мигрантных и резидентных рыб. Таким образом, популяция микижи в р. Утхолок представляет собой удобный

объект для изучения процессов формирования разнообразия ЖС.

В связи с этим целью исследования было изучить структуру популяции и генетическую изменчивость микижи р. Утхолок, выявить особенности формирования разнообразия ЖС и оценить значение генетических факторов в этом процессе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 1995–2018 гг. в бассейне р. Утхолок от устьевой эстуарной зоны до верховьев и в притоках. Река расположена в отдалённой от жилья местности и не подвергается антропогенной трансформации, здесь отсутствует хозяйственная деятельность и никогда не проводились акклиматизационные или рыборазводные мероприятия. Река Утхолок имеет горно-тундровый характер, берёт начало в отрогах Медвежьего хребта, протекает единым руслом, от верховьев до устья в реку впадают множество притоков разного типа (горные и тундровые), разной длины и водности. Вода имеет коричневый цвет. Длина по основному руслу ~140 км, площадь водосборного бассейна 1350 км², расход воды в устье в межень 12.3 м³/с. Нерестилища микижи расположены в основном русле реки от предгорных участков до приморской равнины и в ряде притоков тундрового типа, приуроченных преимущественно к среднему течению реки (Павлов и др., 2016).

Рыб отлавливали удебными снастями по принципу “поймал–отпусти”, из года в год на одних и тех же ямах и перекатах в течение всего светового дня. Таким образом, полученный материал в максимально возможной степени стандартизован по времени, месту и способу сбора. Перемещение рыб в речной системе и в эстуарии изучали методом мечения индивидуальными номерными метками (FloyTag или PIT-tag) и регистрацией повторных поимок (Pine et al., 2003), в разные годы было помечено 1288 экз., повторно выловлено 66 экз. У всех пойманных рыб измеряли длину по Смитту (*FL*) и обхват тела, брали пробу чешуи (не менее 15 чешуй) из 1–4-го ряда выше боковой линии на участке между задним краем спинного и началом жирового плавника (Павлов и др., 2001). Для генетического анализа брали полоску ткани (15 × 5 мм) с края анального плавника, которую фиксировали в 96%-ном этаноле.

Тип ЖС рыб определяли по чешуе в соответствии с оригинальными методиками (Павлов и др., 2001). От каждой особи отбирали не менее трёх чешуй с неразрушенным центром, с помощью гидравлического пресса (давление 200 Па при температуре 85°C) получали отпечатки чешуи на акрилатетатных пластинках. Далее с помощью системы цифровой обработки изображения image-capture system (микроскоп Leica DMLS с на-

бором объективов кратностью от $\times 2.5$ до $\times 10$, цифровая камера Canon X500-D, Япония) с отпечатков получали электронное изображение чешуи в виде файла в формате TIFF. По структуре чешуи (ширина годовых зон и число склеритов в годовых зонах) определяли тип жизненной стратегии, возраст полового созревания, повторяемость нереста, число лет, прожитых в пресной воде, в море или в эстуарии (Кузищин и др., 1999; Павлов и др., 1999; 2001, 2016; Кузищин, 2010). Для обратного расчисления роста рыб определяли диагональный радиус чешуи (R) (Кузищин и др., 1999; Павлов и др., 2001), ширину годовых приростов, на основе которых рассчитывали $I_1, I_2, I_3 \dots I_t$ – приросты длины тела в 1-й, 2-й, 3-й ... и в текущий годы жизни. Обратное расчисление длины тела рыб в разном возрасте проводили по формуле Ли (Busaker et al., 1990): $l_i - c = r_i / (FL - c)$, где l_i – вычисляемая длина тела особи в i -том возрасте, r_i – радиус i -того годового кольца на чешуе, R – радиус чешуи, FL – наблюденная длина по Смитту, c – свободный член, вычисляемый по уравнению связи радиуса чешуи с длиной рыбы: $FL = c + bR$, при этом коэффициент корреляции составил >0.95 .

Изучены 10 меристических признаков по модифицированной схеме Правдина (Павлов и др., 2001), все расчёты выполнены в поле на свежем материале. Морфологический материал обработан методами унивариантного статистического анализа (Лакин, 1990). Для оценки фенотипического разнообразия выборок применяли метод главных компонент (ГК) (James, McCulloch, 1990), вычисляли вариационно-ковариационную матрицу, длину собственного вектора приравнивали к корню квадратному из собственного значения (Rohlf, 1993).

Генетический анализ проводили у микижи 2004, 2017 и 2018 гг. сбора. Сравнения проводили между выборками микижи с типично-проходной, речной-эстуарной и речной ЖС. Использовали 11 микросателлитных локусов, разработанных для анализа генетической изменчивости лососёвых рыб: *Ssa197* (O'Reilly et al., 1996), *Ssa20.19* (Sanchez et al., 1996), *One103*, *One104*, *One108*, *One111*, *One112* (Olsen et al., 2000), *Ots3* (Small et al., 1998), *Oki10* (Smith et al., 1998), *Omy1011* (Spies et al., 2005), *Omm1070* (Rexroad et al., 2001).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе MJ Research PTC 100 (США) с использованием 10 мкл готовых лиофилизированных смесей для ПЦР GenePak PCR Core (“ИзоГен”, Россия) с добавлением 5 мкл смеси праймеров (конечная концентрация 0.5 мкМ) и 5 мкл геномной ДНК (100 нг). Амплификацию проводили при следующем режиме: денатурация в течение 2 мин при температуре 94°C, затем 8 циклов, включающих 1 мин денатурации ДНК-мат-

рицы при 94°C, 30 с отжига праймеров при 50–56°C (в зависимости от праймеров) и синтез новых цепей в течение 30 с при 72°C; затем следовал 21 цикл, включающий 30 с при 94°C, 30 с при 50–56°C и 15 с при 72°C; элонгация 3 мин при 72°C. Температура отжига для праймеров: *Ssa20.19*, *One104*, *One108*, *Ots3*, *Oki10*, *Omy1011*, *Omm1070* – 50°C; *One103* – 52°C; *Ssa197*, *One112* – 54°C; *One111* – 56°C.

Продукты амплификации фракционировали с помощью электрофореза в 6%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле в $0.5 \times$ TBE-буфере при напряжении 300 В в течение 2–5 ч. Полученные электрофореграммы окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете. В качестве маркеров длин фрагментов использовали ДНК-плазмиды pBR322, обработанные рестриктазой *HpaII*. Размеры аллелей по каждому локусу определяли с использованием программы 1D Image Analysis Software Version 3.5 (“Кодак”, США). С помощью программы Micro-Checker 2.2.3 данные по всем локусам были исследованы на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей (Van Oosterhout et al., 2004).

Основные показатели генетического разнообразия (частоты аллелей, аллельное разнообразие (A), ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность (H_E , H_O)) получены в программе GENEPOP 4.2 (Rousset, 2008). Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга тестированы с использованием коэффициента инбридинга (F_{IS}), достоверность их была оценена с использованием точных тестов Фишера. Оценки аллельного разнообразия (A_R), скорректированные по минимальному размеру выборки, получены в программе FSTAT 2.9.3 (Goudet, 2001). Оценка различий A_R , H_O и H_E между микижей с разным типом ЖС проводилась с использованием U -критерия Манна–Уитни (Лакин, 1990). Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) проведён в программе Excel для оценки различий A_R , H_O и H_E между микижей с разным типом ЖС. Для оценки общей и попарной дифференциации популяций использован показатель F_{ST} и его аналог θ , полученные в программах GENEPOP и GDA 1.0 (Lewis, Zaykin, 2001). Проверку селективной нейтральности микросателлитных локусов проводили с использованием программы BayeScan 2.1 (Foll, Gaggiotti, 2008).

Анализ популяционной структуры проводился методом Байеса в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Использовали модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, с 400000 первоначальными (burn-in) и 800000 MCMC (Markov chain Monte Carlo)-итерациями, для K

(гипотетического числа популяций) от 1 до 3, по три анализа для каждой величины K .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура популяции.

Разнообразие жизненной стратегии

В локальной популяции микижи р. Утхолок в 1970–1971 и 1995–2000 гг. были выявлены и описаны особи с разными типами жизненной стратегии (Савваитова и др., 1973, 1997; Павлов и др., 1999, 2001; Savvaitova et al., 1999). Всего существуют группировки пяти типов.

Типично-проходной (ТА): первые 2–4 года жизни рыбы проводят в реке, претерпевают смолтификацию, скатываются и нагуливаются от 1 до 6 лет далеко в море до достижения половой зрелости, после чего возвращаются в реку на нерест.

Проходной-Б (АБ): после 2–4 лет жизни в реке и смолтификации рыбы совершают пократную миграцию и выход из реки, нагуливаются в прибрежной морской зоне около 3 мес. и неполовозрелыми возвращаются обратно в реку. Следующей весной из реки они совершают повторный скат, уходя далеко в море, где после достижения половой зрелости возвращаются в реку на нерест. В момент анадромной миграции по внешним габитואльным особенностям, окраске, поведению и распределению ТА- и АБ-рыбы неразличимы между собой и могут быть дифференцированы только на основе анализа регистрирующих структур.

Морской период жизни ТА- и АБ-микижи р. Утхолок не изучен, есть основания полагать, что её зимовка проходит в районе южных Курильских островов (Коваленко и др., 2005).

Эстуарный (Э): молодь после 3–5 лет жизни в реке претерпевает смолтификацию, совершает пократную миграцию, покидает реку и нагуливается в солоноватых водах прибрежной зоны моря в течение 1–3 последовательных лет до достижения полового созревания, после чего рыбы возвращаются в реку для размножения. В летнее время микижа с эстуарным типом ЖС нагуливается не в самой эстуарии, а скорее, в прибрежной зоне моря за пределами границ реки (Павлов и др., 2016). В зимние месяцы она населяет глубокий участок эстуария (1.5–2.0 м в отлив) выше так называемого горла, отделяющего реку от моря (Пустовит, Пичугин, 2006).

Речной-эстуарный (РЭ): для таких рыб характерно чередование пребывания в пресных и солоноватых водах в приустьевой зоне реки, при этом выход из реки не связан со смолтификацией, а возвращение в реку не связано с половым созреванием. В жизни отдельной особи может быть 1–3 (чаще 1) выхода из реки в приустьевую зону моря, но зимовка всегда проходит в реке. В

отличие от мигрантной микижи с другими типами ЖС РЭ-рыбы, выходящие из реки на 1–2 мес., – крупные особи FL 277–386 мм. Выход таких крупных рыб в эстуарии наблюдается в период пократной миграции молоди тихоокеанских лососей: весной часть речной микижи, преследуя стаи пократников, выходит за ними в эстуарий и прибрежную часть моря вне пределов реки, где продолжает питаться молодью горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta* и других тихоокеанских лососей. Возвращение в реку РЭ рыб происходит в конце августа–сентябре.

Эстуарий р. Утхолок относится к сильно стратифицированному полигалинному типу с клином солёной воды (Carleton-Rey, 1977; Карпенко, 1998), прибрежный участок имеет 3-й (умеренный) тип прибойности (Кусакин, 1977). В связи с таким строением Э- и РЭ-микижа обитает в зоне смешения речных и морских вод в условиях резко меняющейся солёности и температуры: в течение суток солёность может меняться от 3 до 27‰, температура – от 6 до 12°C в июле и от 12 до 20°C в августе (Пустовит, Пичугин, 2006). В тихую погоду при слабом волнении моря Э- и РЭ-микижа часто держится в верхнем распреснённом (глубина 1.5–2.0 м, солёность 7–12‰) слое речной воды над более солёным слоем морской воды (2–8 м, солёность 18–24‰) и может уходить от устья на 2–4 км. В эстуарии и прибрежной зоне моря микижа питается молодью тихоокеанских лососей, заходя во время приливов в эстуарий и выходя дальше в море во время отливов. Такой тип питания и перемещений описан для других рек Западной Камчатки – Утка (Добрынина и др., 1988; Карпенко, 1998) и Коль (наши наблюдения).

Речной (Р): характерен для рыб, которые весь свой жизненный цикл реализуют в реке. В р. Утхолок распределение речной микижи мозаичное – она приурочена к участкам глубоких проточных русловых ям (площадь 250–500 м², глубина 2.5–5.0 м) среднего течения реки. Обычно в одной такой яме обитают две–четыре особи $FL > 300$ мм, они приурочены к краевым участкам ям – либо на входе в неё, либо в месте перехода ямы в плёс. Судя по данным мечения и повторных поимок ($n = 6$), речная микижа ведёт осёдлый образ жизни и мало перемещается внутри речной системы. Осенью, в сентябре–октябре, в русловых ямах совместно держатся Р- и РЭ-особи, по внешнему облику, распределению и поведению они сходны. В осеннее время микижа Р ($n = 87$) и РЭ ($n = 63$) питаются икрой тихоокеанских лососей, гаммарусами (Gammaridae, Amphipoda) и личинками амфибиотических насекомых – ручейников (Trichoptera), подёнок (Ephemeroptera) и веснянок (Plecoptera).

Во все годы наблюдений в локальной популяции микижи р. Утхолок преобладали особи с ми-

Таблица 1. Соотношение особей микижи *Parasalmo mykiss* с разным типом жизненной стратегии в р. Утхолок в разные годы, %

Год	Объём выборки, экз.	Тип жизненной стратегии				
		ТА	АБ	Э	РЭ	Р
1971	123	85.0	12.4	—	—	2.6
1995	133	67.2	8.0	6.2	8.0	10.6
1996	169	59.2	11.8	3.5	11.2	14.2
1997	173	55.2	14.5	2.2	13.2	14.9
1998	182	56.3	18.3	4.1	12.2	9.1
2000	198	56.0	15.3	3.1	11.3	14.3
2001	238	55.6	14.1	2.2	10.2	17.9
2002	248	52.3	12.2	4.1	13.2	18.2
2003	192	50.2	11.8	4.6	14.5	18.9
2004	277	60.5	12.6	—	4.2	22.7
2005	283	41.5	14.3	—	13.0	31.2
2006	227	40.9	12.3	7.0	13.2	26.4
2007	315	53.3	11.4	3.2	11.2	20.9
2017	269	63.5	7.1	3.0	11.1	15.2
2018	245	65.7	5.7	3.3	11.4	13.9

Примечание. Обозначение типов жизненной стратегии здесь и в табл. 2–8: ТА – типично-проходной, АБ – проходной-Б, Э – эстуарный, РЭ – речной-эстуарный, Р – речной.

грантными типами ЖС (ТА и АБ), доля которых в сумме составляет >60%. В то же время в разные годы соотношение рыб с разным типом ЖС значительно варьирует. Доля рыб, связанных с пресными водами (Р и РЭ), порой значительна и в отдельные годы достигает ~ 40%. Наименьшую долю составляют рыбы с эстуарным типом ЖС – они отмечались единично или в некоторые годы их не было вовсе. За период наблюдений проявилась тенденция к увеличению доли рыб, связанных с пресными водами (табл. 1).

Для нереста микижа использует значительные по площади участки речной системы. Размножение ТА- и АБ-микижи происходит в основном русле (в верхнем и среднем течении) и притоках Колкавеем, Оглямч, Водоросль, Кувшэс и др. В этих притоках крупные ТА- и АБ-рыбы размножаются совместно с Р, РЭ и Э-особями (Максимов, 1974; наши наблюдения).

Возрастной состав

Возрастной состав микижи с разными типами ЖС весьма сложен и определяется как числом полных прожитых лет, так и сочетанием длительности пресноводного, морского и эстуарного периодов жизни. В целом продолжительность жизни микижи р. Утхолок достигает 9–10 лет. Среди ТА встречаются рыбы в возрасте 4+...9+, с преобладанием во все годы особей в возрасте 6+, половое созревание происходит в основном в возрасте

6+ и 7+ (табл. 2). Большинство ТА-рыб проводит в реке до ската 3 года (рис. 1), в море нагуливается 3 года (биографическая группа 3.3+). АБ-рыбы характеризуются большей продолжительностью жизни и более поздним половым созреванием (табл. 2). Э-микижа имеет наиболее простой возрастной состав и в целом более раннее половое созревание. Продолжительность пресноводного периода у АБ- и Э-рыб в целом короче, чем у ТА: среди покатников АБ- и Э-рыб > 30% составляют особи в возрасте 2+ (рис. 1). Покатники этих рыб представлены молодью, претерпевшей смолтификацию и скатывающейся на разных стадиях серебрения – светлая пестрятка и серебристая пестрятка (Pavlov et al., 2005; Павлов и др., 2016). РЭ- и Р-рыбы характеризуются преобладанием особей старшего возраста и поздним половым созреванием (табл. 2). В отличие от ТА, АБ и Э-рыб скат из реки рыб с РЭ ЖС происходит в позднем возрасте – в основном в эстуарий и прибрежье скатываются рыбы в возрасте 4+ и 5+ (рис. 1) без каких-либо признаков смолтификации.

Сложный возрастной состав микижи с разными типами ЖС предполагает, что во время совместного нереста происходит скрещивание рыб, принадлежащих к нескольким (5–8) поколениям, причём среди ТА и Э-рыб чаще встречаются молодые особи, тогда как среди АБ, РЭ и Р – более старые. Тем самым обеспечивается интегрированность разных поколений и поддержание общего генофонда популяции.

Таблица 2. Возрастной состав (над чертой) и доля впервые нерестящихся особей (под чертой) микижи *Parasalmo mykiss* в группировках с разным типом жизненной стратегии в р. Утхолок, %

Возраст, лет	Тип жизненной стратегии (объём выборки, экз.)				
	ТА (2403)	АБ (265)	Э (71)	РЭ (261)	Р (405)
4+	<u>3.3</u>	–	<u>8.5</u>	–	–
	3.4		8.4		
5+	<u>23.4</u>	<u>4.4</u>	<u>36.6</u>	<u>5.4</u>	<u>7.7</u>
	15.6	4.4	45.1	–	–
6+	<u>51.7</u>	<u>25.8</u>	<u>45.0</u>	<u>31.6</u>	<u>26.3</u>
	49.3	36.1	45.1	34.4	26.1
7+	<u>19.2</u>	<u>37.6</u>	<u>9.9</u>	<u>41.5</u>	<u>35.3</u>
	31.7	46.3	1.4	42.8	48.3
8+	<u>1.9</u>	<u>24.9</u>	–	<u>13.5</u>	<u>23.0</u>
	–	13.2		22.8	25.6
9+	<u>0.5</u>	<u>5.4</u>	–	<u>5.4</u>	<u>4.6</u>
	–	–		–	–
10+	–	<u>1.9</u>	–	<u>2.6</u>	<u>3.1</u>
		–		–	–
Средневзвешенный возраст, лет	<u>5.93</u>	<u>7.06</u>	<u>5.56</u>	<u>6.64</u>	<u>6.98</u>
	6.07	6.67	5.38	6.87	6.99

Размерный и половой состав, плодовитость самок

В популяции микижи р. Утхолок выделяются две размерные группы (табл. 3, рис. 2). Наибольшие размеры имеют ТА- и АБ-особи. Вариационные кривые длины тела микижи с разными типами ЖС перекрываются: мелкие ТА- и АБ-особи

младшего возраста сходны по длине и массе тела с крупными Э, РЭ и Р-рыбами старшего возраста.

Среди ТА- и АБ-особей микижи преобладают самки, у Э-рыб соотношение полов в целом равное, с небольшим преобладанием самцов, а среди РЭ- и Р-рыб заметно преобладают самцы (табл. 3).

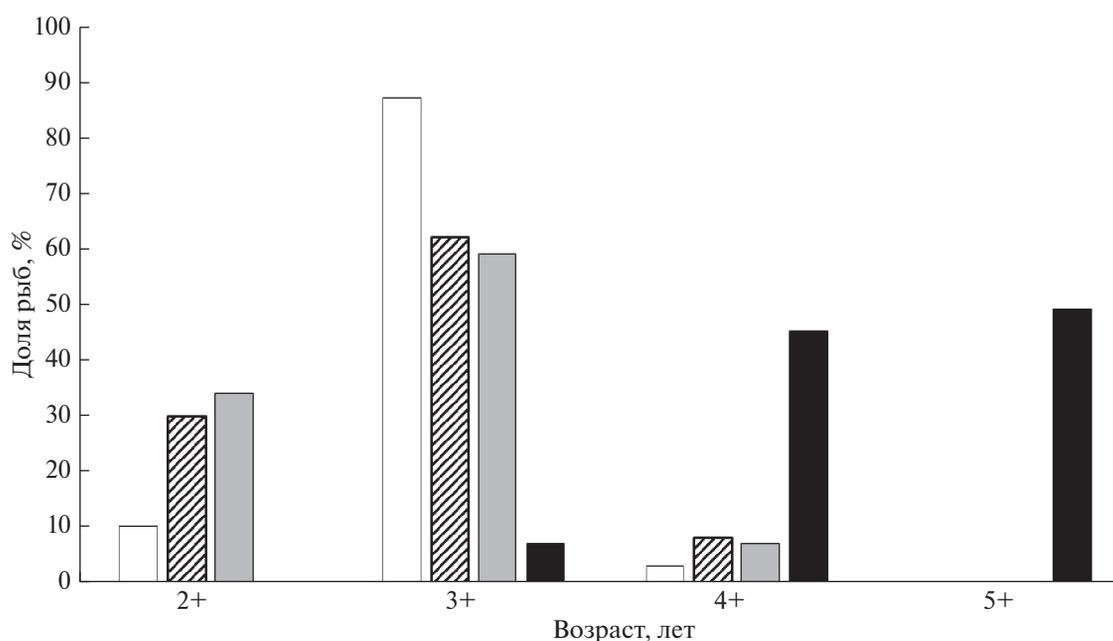
**Рис. 1.** Возрастной состав покатыков микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии из р. Утхолок: (□) – типично-проходные, (▨) – проходные-Б, (■) – эстуарные, (■) – речные-эстуарные.

Таблица 3. Размерная характеристика, соотношение полов, плодовитость самок и повторность нереста микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в р. Утолок

Показатель	Тип жизненной стратегии				
	ТА	АБ	Э	РЭ	Р
Длина (<i>FL</i>), мм	<u>783 (2069)</u>	<u>765 (312)</u>	<u>459 (79)</u>	<u>438 (256)</u>	<u>417 (421)</u>
	559–965	540–942	289–660	278–650	280–613
Масса, г	<u>5450 (2069)</u>	<u>5089 (312)</u>	<u>1317 (79)</u>	<u>1271 (256)</u>	<u>1039 (421)</u>
	2013–10656	1650–10020	330–3800	278–3522	250–3718
Доля самок, %	<u>67.5 (1924)</u>	<u>57.2 (288)</u>	<u>45.8 (62)</u>	<u>32.5 (218)</u>	<u>24.1 (334)</u>
	59–74	52–70	40–49	27–38	11–28
Плодовитость, шт.	<u>8185 (418)</u>	<u>8011 (87)</u>	<u>3759 (23)</u>	<u>3369 (89)</u>	<u>3211 (76)</u>
	4915–13530	4887–12893	1220–4850	1077–4413	1103–4503
Повторяемость нереста	1–7, чаще	1–6, чаще	1–3, чаще	1–4, чаще	1–4, чаще
	2 – 52% и	2 – 41% и	1 – 78%	1 – 63% и	1 – 82%
	3 – 29%	3 – 32%		2 – 33%	

Примечание. Над чертой – среднее значение и (в скобках) число исследованных рыб, под чертой – пределы варьирования показателя.

Плодовитость ТА- и АБ-самок существенно больше, чем у микижи с другими типами ЖС. В популяции микижи р. Утолок наблюдается высокая степень повторности нереста: некоторые

ТА и АБ-особи могут нереститься до шести–семи раз в жизни, и большую часть производителей составляют рыбы, размножающиеся два или три раза в жизни. Э, РЭ и Р-особи нерестятся до

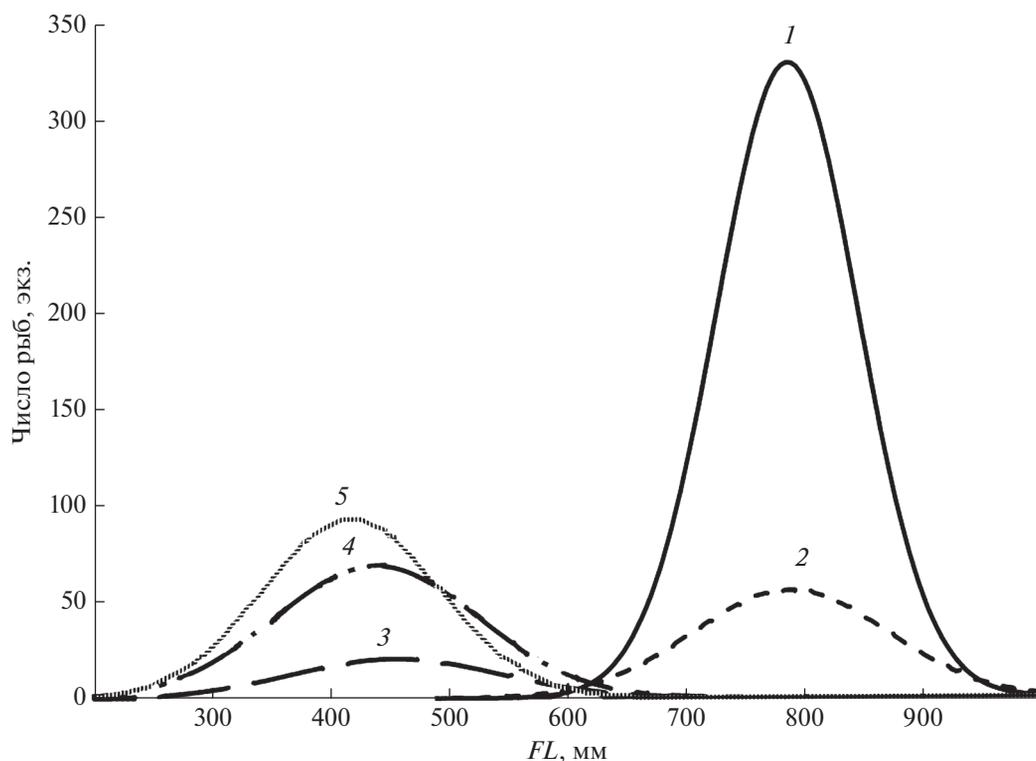


Рис. 2. Длина (*FL*) микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии: 1 – типично-проходные, 2 – проходные-Б, 3 – эстуарные, 4 – речные-эстуарные, 5 – речные.

Таблица 4. Длина (FL , мм) микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в первые годы жизни (по данным обратного расчисления)

Тип жизненной стратегии	Объём выборки, экз.	Возраст, лет			
		1+	2+	3+	4+
ТА	328	92.5 ± 2.11 82–116	133.2 ± 3.12 102–165	176.1 ± 3.76 142–196	221.2 ± 4.77 202–235
АБ	168	91.2 ± 2.27 80–111	130.7 ± 3.45 100–160	175.7 ± 3.89 141–200	219.2 ± 5.12 199–230
Э	53	90.8 ± 2.89 80–103	131.2 ± 3.55 98–161	175.9 ± 4.01 140–191	220.3 ± 5.44 197–229
РЭ	119	102.3 ± 2.00 95–123	147.8 ± 3.23 125–175	201.1 ± 4.24 188–223	281.2 ± 5.11 265–301
Р	277	101.8 ± 2.08 94–125	151.4 ± 3.76 122–177	203.2 ± 4.18 181–221	272.5 ± 4.89 249–288

Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя.

трёх–четырёх раз в жизни, но бóльшую их часть составляют однажды нерестующие рыбы.

Таким образом, наибольший вклад в воспроизводство по общей плодовитости вносят самки типов ТА и АБ ЖС. В то же время самцы РЭ- и Р-микижи также играют важную роль в воспроизводстве, участвуя в оплодотворении икры самок ТА и АБ ЖС.

Рост

По данным обратного расчисления роста, в первые годы жизни, до ската в море, молодь ТА, АБ и Э-микижи растёт медленнее, чем молодь, которая впоследствии станет Р или РЭ (табл. 4). Молодь Р- и РЭ-микижи характеризуется достоверно бóльшим приростом длины тела (возрастной класс 1+: $t = 3.08-3.66$, $p > 0.999$ для разных пар сравнения; возрастной класс 2+: $t = 3.25-4.05$, $p > 0.999$; возрастной класс 3+: $t = 4.31-4.82$, $p > 0.999$; возрастной класс 4+: $t = 7.13-8.58$, $p > 0.999$). Существенное увеличение темпа роста РЭ- и Р-рыб начинается в возрасте четырёх и более лет, что, вероятно, связано с переходом молоди микижи в р. Утхолок на питание преимущественно рыбной пищей (Кириллова, Кириллов, 2006; Кириллова, 2009). При этом различия по длине тела между молодью РЭ- и Р-микижи в первые годы жизни недостоверны ($t = 0.17-1.21$, $p < 0.95$ для разных возрастных классов).

В то же время в одновозрастных группах пределы варьирования длины тела всей молоди значительно перекрываются, поэтому Р- и РЭ-микижа формируется из той части молоди, которая не является дискретной группировкой, а принадлежит к группе наиболее быстрорастущих особей и является крайним вариантом ряда изменчивости.

Морфометрическая характеристика

Группировки микижи с разными типами ЖС характеризуются сходными средними значениями и пределами варьирования меристических признаков (табл. 5), во всех случаях установлено нормальное распределение наблюдаемых значений. Ни в одном случае попарного сравнения разных выборок не были выявлены достоверные различия с использованием критерия Стьюдента и Манна–Уитни. Применение метода главных компонент показало, что все выборки микижи образуют значительно перекрывающиеся факторные области и ни один из 10 меристических признаков не даёт значимого вклада в дискриминацию (рис. 3, табл. 6).

Изменчивость микросателлитных локусов

С помощью программы Micro-Checker не обнаружили возможных ошибок генотипирования ни в одном из изученных локусов. Во всех выборках показана возможность присутствия нуль-аллелей в локусах *One111*, *Omy1011*, *Omm1070*. В связи с этим информацию по данным локусам для анализа дифференциации микижи не использовали. Ни по одному локусу не обнаружены достоверные различия между наблюдаемыми генотипическими распределениями и теоретическими распределениями Харди–Вайнберга.

Тест на нейтральность показал отсутствие отбора для всех локусов, за исключением *One112*, вероятно, находящегося под действием балансирующего отбора (апостериорная вероятность $p = 0.91$, $\log_{10} BF = 1.02$, где BF – фактор Байеса).

Таблица 5. Меристические признаки микижи *Parasalmo mykiss* р. Утхолок с разными типами жизненной стратегии

Признак	Тип жизненной стратегии (объём выборки, экз.)				
	ТА (227)	АБ (106)	Э (51)	РЭ (94)	Р (118)
<i>ll</i>	126.42 ± 0.82 123–132	125.73 ± 0.78 121–131	125.68 ± 1.01 118–135	127.00 ± 0.88 120–134	126.88 ± 1.01 121–135
<i>D</i>	9.68 ± 0.10 18–11	9.71 ± 0.11 8–10	9.75 ± 0.13 8–11	9.65 ± 0.14 8–11	9.75 ± 0.11 8–11
<i>A</i>	9.59 ± 0.10 8–10	9.54 ± 0.12 8–10	9.61 ± 0.13 8–10	9.56 ± 0.12 8–10	9.55 ± 0.10 8–10
<i>P</i>	12.65 ± 0.12 12–14	12.77 ± 0.14 12–15	12.72 ± 0.11 12–15	12.70 ± 0.14 11–14	12.68 ± 0.11 12–15
<i>V</i>	8.71 ± 0.10 8–9	8.70 ± 0.12 8–9	8.65 ± 0.09 8–9	8.69 ± 0.11 8–9	8.67 ± 0.09 8–9
<i>rb.1</i>	11.81 ± 0.18 10–13	11.77 ± 0.11 10–13	11.69 ± 0.13 10–13	11.76 ± 0.14 10–13	12.01 ± 0.11 10–13
<i>rb.2</i>	11.32 ± 0.16 10–13	11.24 ± 0.13 10–13	11.31 ± 0.12 10–13	11.27 ± 0.14 10–13	11.30 ± 0.10 10–13
<i>sp.br.</i>	19.60 ± 0.24 18–24	19.48 ± 0.25 17–23	19.77 ± 0.26 18–23	19.55 ± 0.27 18–23	19.69 ± 0.26 18–23
<i>pc</i>	41.22 ± 1.04 31–52	41.42 ± 0.98 32–48	42.80 ± 1.03 30–52	42.07 ± 1.17 31–53	41.50 ± 1.01 30–53
<i>vert.</i>	61.88 ± 0.47 59–64	62.08 ± 0.26 61–65	61.93 ± 0.36 60–64	61.84 ± 0.42 60–65	61.83 ± 0.37 60–64

Примечание. Обозначения признаков здесь и в табл. 6: *ll* – число чешуй в боковой линии; *D*, *A*, *P*, *V* – число ветвистых лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках; *rb.1*, *rb.2* – число жаберных лучей слева и справа, *sp.br.* – число жаберных тычинок слева, *pc* – число пилорических придатков, *vert.* – число позвонков.

Генетическое разнообразие микижи

Все исследованные локусы у микижи р. Утхолок были полиморфны, за исключением локуса *One104*. Микижа с речным типом ЖС мономорфна по локусу *Ssa197* (табл. 7). Максимальные значения ожидаемой гетерозиготности H_E , как и наибольшее число аллелей *A*, показаны в локусах *One112* и *One108*.

Средние оценки гетерозиготности и аллельного разнообразия по всем полиморфным локусам в выборках ТА, РЭ и Р-рыб составили соответственно: H_E/H_O – 0.500/0.520, 0.524/0.549 и 0.491/0.474, A_R – 5.4, 4.9 и 5.8. Достоверных различий по показателям генетического разнообразия по всей совокупности локусов между микижей с разными типами ЖС не обнаружено ($p > 0.05$ во всех парах сравнения). Однако при сравнении H_O по отдельным локусам в пяти парах сравнения выявлены достоверные различия ($p < 0.05$): между ТА- и Р-рыбами по локусам *Ssa197*, *One103* и *Oki10*; Р и РЭ – по локусам *One103* и *One108*. В четырёх из пяти случаях речные рыбы имели досто-

верно меньшие показатели наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с ТА или РЭ, и только в одной паре сравнения (по локусу *One108*) данный показатель был меньше у РЭ-рыб по сравнению с Р.

Таблица 6. Нагрузки собственных векторов меристических признаков микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в р. Утхолок

Признак	ГК 1	ГК 2
<i>ll</i>	–0.6157	0.0254
<i>D</i>	–0.2142	–0.4314
<i>A</i>	0.4283	0.0656
<i>P</i>	0.5349	0.4513
<i>V</i>	–0.4219	0.6218
<i>rb.1</i>	–0.3716	0.5778
<i>rb.2</i>	–0.0911	0.4821
<i>sp.br.</i>	0.4682	0.1764
<i>pc</i>	0.2985	0.3263
<i>vert.</i>	0.1845	0.1659

Примечание. ГК 1, 2 – главные компоненты 1, 2.

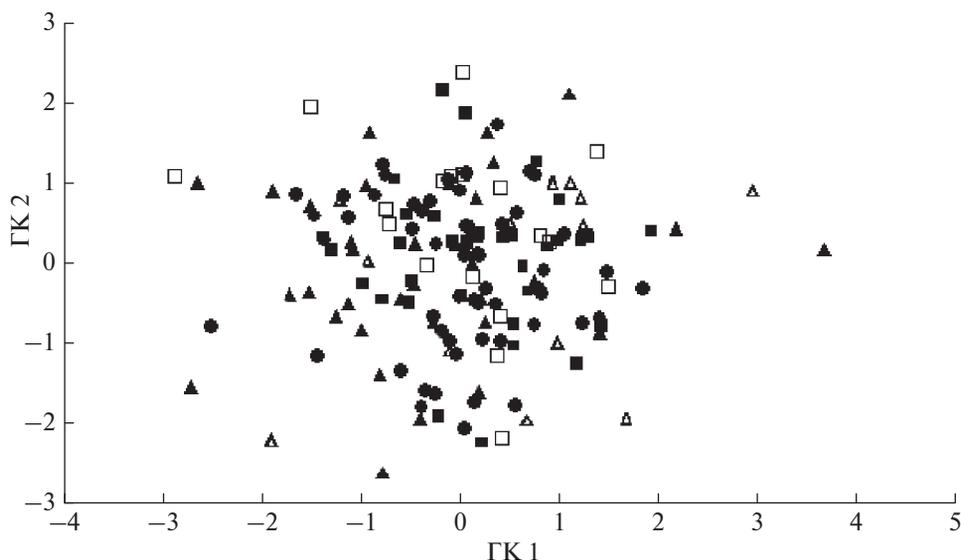


Рис. 3. Фенетические отношения группировок микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии, оценённые методом главных компонент (ГК) по совокупности 10 меристических признаков: (●) – типично-проходные, (□) – проходные-Б, (△) – эстуарные, (■) – речные-эстуарные, (▲) – речные.

Генетическая дифференциация микижи р. Утхолок

Дифференциация микижи как по частотам аллелей, так и генотипов достоверна на основании всей совокупности локусов ($p < 0.001$). Эта гетерогенность главным образом связана с высоко достоверными различиями по локусу *Ots3* ($p = 0.008$). Достоверны также различия по локусам *Ssa197* ($p = 0.044$) и *One108* ($p = 0.022$), по остальным полиморфным локусам различия недостоверны ($p > 0.05$).

Общая оценка дифференциации микижи в показателях θ невелика, однако достоверна: $\theta = 0.006$, с 95%-ным бутстреп-интервалом (0.002, 0.012). Наибольший вклад в дифференциацию вносит локус *Ots3* ($\theta = 0.053$).

При попарном сравнении (F_{ST}) микижи с разным типом ЖС установлены достоверные различия между РЭ- и ТА-микижей ($p = 0.003$), а также между Р и РЭ ($p = 0.042$) (табл. 8). Между ТА- и Р-микижей различия недостоверны. Значения попарных F_{ST} изменяются от 0.005 до 0.008. Сравнения по частотам генотипов (точный тест Фишера) показывают сходные результаты: высоко достоверные различия между ТА- и РЭ-микижей ($P = 0.001$) и дифференциацию Р- и РЭ-микижи ($p = 0.048$).

Таким образом, генетическая дифференциация микижи в р. Утхолок связана с различиями между рыбами с РЭ ЖС и остальными. От ТА микижа РЭ достоверно различается по трём локусам – *Ots3* ($p = 0.007$), *One108* ($p = 0.024$) и *One112* ($p = 0.009$). От Р микижа РЭ достоверно отличается по локусу *Ots3* ($p = 0.009$). Кроме того, достоверные различия по одному локусу

Ssa197 ($p = 0.032$) выявлены между ТА- и Р-рыбами, однако при анализе всей совокупности микросателлитных локусов различия между этими выборками недостоверны (табл. 7).

Результаты кластеризации в программе STRUCTURE показывают максимальную величину вероятности, соответствующую минимальной оценке лог-правдоподобия $\ln \text{Pr}(X/K)$, для $K = 1$. Таким образом, наиболее вероятно принадлежность всех особей микижи с разными ЖС к одному кластеру.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема формирования анадромных и резидентных особей у микижи, выяснение роли наследственности и факторов внешней среды в этом процессе рассматриваются исследователями из разных стран, однако имеющиеся в настоящее время данные неоднозначны. Известно, что в ряде случаев на формирование ЖС по анадромному или резидентному каналу индивидуального развития влияет материнское происхождение и генетические особенности рыбы (Thrower et al., 2004; Carlson, Seamons, 2008). Так, в некоторых североамериканских популяциях микижи выделены участки генома (QTL—quantitative trait loci), которые на уровне отдельных особей влияют на процесс смолтификации и формирования у этих рыб анадромной ЖС (Nichols et al., 2008; Le Bras et al., 2011; Hecht et al., 2013). Тем не менее авторы указывают, что выявленные генетические отличия не обусловлены изоляцией и не могут рассматриваться как индикаторы дивергенции анадромных

Таблица 7. Генетическая изменчивость микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии по полиморфным микросателлитным локусам

Локус	Показатель	Тип жизненной стратегии		
		ТА	РЭ	Р
<i>Ssa197</i>	A/A_R	2/1.98	2/1.95	1/1.00
	H_E/H_O	0.102/0.107	0.054/0.055	0.000/0.000
	n	56	36	46
<i>Ssa20.19</i>	A/A_R	3/2.99	3/3.00	3/3.00
	H_E/H_O	0.568/0.607	0.584/0.617	0.597/0.652
	n	56	34	46
<i>One103</i>	A/A_R	2/2.00	2/2.00	2/2.00
	H_E/H_O	0.468/0.410	0.475/0.638	0.409/0.304
	n	56	36	46
<i>One108</i>	A/A_R	13/11.70	8/8.00	13/12.10
	H_E/H_O	0.814/0.857	0.799/0.785	0.850/0.945
	n	56	28	37
<i>One112</i>	A/A_R	13/11.30	11/10.80	15/12.80
	H_E/H_O	0.800/0.857	0.846/0.888	0.840/0.772
	n	56	36	44
<i>Oki10</i>	A/A_R	8/6.30	7/6.30	8/7.00
	H_E/H_O	0.715/0.767	0.686/0.611	0.675/0.578
	n	56	36	45
<i>Ots3</i>	A/A_R	2/1.70	2/2.00	3/2.40
	H_E/H_O	0.035/0.036	0.221/0.250	0.064/0.065
	n	56	36	46
Среднее	A/A_R	6.14/5.40	5.00/4.90	6.40/5.80
	H_E/H_O	0.500/0.520	0.524/0.549	0.491/0.474
	n	56.0	34.6	44.3

Примечание. A – число аллелей, A_R – аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки; H_E , H_O – ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность, n – объём выборки, экз.

и резидентных рыб в рассмотренных популяциях (Thrower et al., 2004; Nichols et al., 2007, 2008; Le Bras et al., 2011; Necht et al., 2013).

В ряде работ показано, что среди потомства анадромных производителей наблюдается наибольшая доля смолтов, тогда как в потомстве резидентных производителей образуются преимущественно резидентные особи (Hayes et al., 2012; Liberoff et al., 2014). Наследуемость (доля генетической изменчивости в общей фенотипической изменчивости) для некоторых признаков, связанных с анадрией у микижи, предполагается довольно большой (Thrower et al., 2004). Тем не менее как в потомстве проходных, так и резидентных родителей 10–33% особей реализуют альтернативные ЖС, что говорит о влиянии факторов среды обитания на формирование анадромного или резидентного образа жизни (Ruzyski

et al., 2009; Hayes et al., 2012; Berejikian et al., 2014; Liberoff et al., 2014).

В то же время результаты множества других исследований показывают, что формирование ЖС не строго детерминировано наследственным фактором, т. е. генетической структурой: на протяжении десятилетий в смешанных популяциях 7–20% анадромных рыб происходят от резидентных самок, а доля резидентных рыб, имеющих анадромных матерей, ещё выше (Zimmerman et al., 2003, 2009; Sharpe et al., 2007; Christie et al., 2011; Courter et al., 2013; Sloat, Reeves, 2014; Sloat et al., 2014). Установлено, что при вселении микижи в реки выше водопадов из-за дрейфа генов и, вероятно, давления отбора происходят изменения генетической структуры популяции, но, тем не менее, даже после 70 лет изоляции среди молоди ре-

Таблица 8. Матрица сравнения генетической дифференциации микижи *Parasalmo mykiss* с разными типами жизненной стратегии в р. Утхолок

Тип жизненной стратегии	Тип жизненной стратегии		
	ТП	РЭ	Р
ТП	–	0.001	0.176
РЭ	0.008	–	0.048
Р	0.005	0.006	–

Примечание. Ниже диагонали – попарные значения генетической дифференциации F_{ST} , выше диагонали – попарное сравнение по частотам генотипов (точный тест Фишера); полужирным шрифтом выделены статистически достоверные значения ($p < 0.05$).

зидентной микижи продолжают формироваться смолты (Thrower, Joyce, 2004; Hayes et al., 2012).

Разные исследователи придают большое значение влиянию окружающей среды на предопределение анадромной или резидентной ЖС через дифференцированный рост молоди и процессы жиронакопления, которые часто могут нивелировать действие генетической компоненты (Dodson et al., 2013; Doctor et al., 2014; Sloat, Reeves, 2014; Sloat et al., 2014).

В свете неоднозначных данных по вкладу генетической изменчивости и факторов внешней среды в формирование альтернативной ЖС представляют интерес данные сравнительного анализа симпатричных группировок анадромной и резидентной микижи с помощью молекулярных методов. В реках Северной Америки описаны разные ситуации. В одних случаях различия между анадромными и резидентными группировками не выявлены – они размножаются совместно и между ними существует поток генов (Taylor, 1995; Docker, Heath, 2003; Seamons et al., 2004; Olsen et al., 2006; McMillan et al., 2007; Christie et al., 2011). В других случаях установлены достоверные различия по изменчивости микросателлитных локусов, которые обусловлены сложностью речного бассейна, приуроченностью нереста анадромных и резидентных рыб к разным притокам и возникающим в результате этого ассортативным скрещиваниям (Nagum et al., 2004, 2008; Heath et al., 2008; Mills et al., 2012). В настоящее время большинство исследователей при изучении формирования разнообразия ЖС на уровне локальных популяций придают особое значение комплексному анализу структуры популяции, генетической изменчивости и строению речного бассейна (Docker, Heath, 2003; Manel et al., 2003; McPhee et al., 2007, 2014; Павлов и др., 2009, 2016; Кузицин, 2010; Fleming et al., 2014). В связи с этим для понимания взаимоотношений анадромных и резидентных группировок и путей их возникновения подчёркивается необходимость тщательного анализа каждой

популяции на уровне отдельных речных систем, различающихся по площади бассейна, геоморфологии, локализации нерестилищ микижи и других (Docker, Heath, 2003; Gomez-Uchida et al., 2009; Dodson et al., 2013; Fleming et al., 2014; McPhee et al., 2014; Sloat et al., 2014).

Одной из рек, представляющих интерес для анализа структуры популяции и процессов формирования разнообразия ЖС, является рассматриваемая нами р. Утхолок. Обитающая в ней популяция микижи представляет собой сложную, многоуровневую систему группировок с разной ЖС, каждая из которых помимо степени выраженности миграционного поведения характеризуется специфическим размерным, возрастным, половым составом, соотношением впервые и повторно созревающих рыб. Особенностью р. Утхолок является значительная площадь нерестилищ, пригодная для размножения микижи: фактически всё среднее и верхнее течение реки и основные притоки представляют собой нерестовые угодья микижи (Павлов и др., 2016). Особый интерес микижа р. Утхолок представляет в связи со значительной долей РЭ-рыб в популяции, так как в реках Северной Америки полупроходные (brackish-water, semi-anadromous) группировки, нагуливающиеся в эстуарии, изучены слабо (Busby et al., 1996; Behnke, 2002; Quinn, Myers, 2004; Hard et al., 2007).

Система группировок микижи р. Утхолок с разными типами ЖС динамична, и практически все параметры структуры популяции варьируют во времени (Савваитова и др., 1997, 2002; Павлов и др., 2001, 2016). Отсутствие различий по меристическим признакам и полученные результаты анализа изменчивости микросателлитных локусов показали, что микижа р. Утхолок представляет собой единую, интегрированную группировку популяционного уровня организации с общим генофондом. Интегрированность в единую популяцию обеспечивается за счёт высокой численности ТА- и АБ-рыб, которые используют для размножения всю речную систему, от предгорий до нижнего течения, и нерестятся с особями всех остальных типов ЖС. По нашим наблюдениям, очень часто на нерестилищах пары производителей формируются из крупных ТА- или АБ-самок и мелких РЭ- и Р-самцов. Тем самым снижается вероятность ассортативного скрещивания и возникновения изоляции между группировками микижи с разными типами ЖС.

Выявленные достоверные различия по некоторым локусам между ТА, с одной стороны, и РЭ- и Р-особями, с другой, по всей видимости, не являются свидетельством их репродуктивной изоляции, а маркируют влияние наследственности на формирование разных типов ЖС. Возможно, локализация микросателлитных локусов, являющихся дифференцирующими для микижи с раз-

ными типами ЖС в р. Утхолок, связана с геномными регионами, задействованными в определении физиологических или морфологических признаков, влияющих на формирование ЖС (QTL-регионами) (Nichols et al., 2008; Le Bras et al., 2011; Necht et al., 2012, 2013; Hale et al., 2013). Так, для некоторых SNP (single nucleotide polymorphism) и микросателлитных маркеров, демонстрирующих значительную дифференциацию между резидентной и мигрантной микижей Северной Америки, показана близкая локализация с потенциально вовлечёнными в формирование анадромии генами и геномными регионами (Martínez et al., 2011; Narum et al., 2011; Limborg et al., 2012; Hale et al., 2013). Несмотря на отсутствие доказательств действия отбора на большинство локусов в нашем исследовании, нельзя исключить, что выявленная генетическая дифференциация может быть обусловлена различиями, возникающими у рыб вследствие действия селективных сил в конкретных условиях среды (Taylor, 1991; Boula et al., 2002; Heath et al., 2008).

Можно предполагать также влияние гетерозиготности на формирование ЖС у микижи. Так, у некоторых лососёвых рыб – кумжи *Salmo trutta* и микижи – повышенный уровень гетерозиготности по аллозимным локусам связывали с увеличением скорости роста и созревания особей, уровнем метаболизма, приспособленностью (Leary et al., 1983; Ferguson, 1992; Mitton, 1994; Махров и др., 1997). Однако микросателлиты, в отличие от аллозимов, являются некодирующими последовательностями, их структурно-функциональная роль в геноме дискуссионна (Li et al., 2002). Предполагалось, что микросателлиты могли бы проявлять корреляцию с фенотипическими признаками, например, при сцеплении с аллозимными локусами, и под воздействием естественного отбора, что, однако, не подтвердилось эмпирическими данными (Thelen, Allendorf, 2001; Hansson, Westenberg, 2002).

Полученные нами данные о различиях в наблюдаемой гетерозиготности между микижей с разными типами ЖС неоднозначны, по ряду локусов речные рыбы имеют достоверно меньшие показатели гетерозиготности, однако по другим локусам гетерозиготность у них выше, чем у ТА- и РЭ-рыб. Кроме того, достоверность различий по всей совокупности локусов между микижей разных типов ЖС не показана. Установление достоверной корреляции показателей гетерозиготности и фенотипических признаков требует дополнительных исследований и проведения сборов микижи с разными типами ЖС в течение многих сезонов.

Очевидно, что влияние наследственности на формирование ТА, РЭ и Р-особей может рассматриваться лишь как частичное, принимая во вни-

мание низкие (<1%) показатели дифференциации F_{ST} и результаты байесовской кластеризации.

Полученные результаты позволяют выдвинуть гипотетическую схему внутривидовую дифференцировки и формирования разнообразия ЖС у микижи р. Утхолок. Анализ возрастного состава и роста молоди показал, что этот процесс проходит в несколько этапов на протяжении 4–5 лет жизни каждого поколения.

Первый этап дифференцировки в поколении молоди микижи происходит в течение первого и второго лета жизни. Обратные расчисления роста по чешуе показали, что самые быстрорастущие особи в поколении сохраняют в дальнейшем высокий темп роста, переходят на питание рыбой уже к концу второго лета жизни (Кириллов, Кириллова, 2006). Высокий темп роста в первые годы жизни канализирует развитие в сторону формирования речного образа жизни, рыбы не претерпевают смолтификацию и ведут осёдлый образ жизни руслового хищника (Кириллов, Кириллова, 2006; Павлов и др., 2016). Наши данные согласуются с результатами работ по микиже в реках Северной Америки, в которых было показано, что быстрый рост и достижение крупных размеров в значительной степени определяют развитие в сторону образования резидентных особей (Satterthwaite et al., 2010; Sogard et al., 2012). Образование именно таким путём речных резидентом у другого вида лососёвых рыб – мальмы *Salvelinus malma* – было выявлено нами ранее в популяции р. Коль (Груздева и др., 2017). Вполне вероятно, что наиболее высокий темп роста микижи в поколении помимо факторов внешней среды может быть обусловлен генетически. Так, в экспериментальных исследованиях у микижи Северной Америки была выявлена область генома, в которой сконцентрированы гены, определяющие многие признаки, в том числе скорость роста (Nichols et al., 2008).

Второй этап связан со смолтификацией и скатом в море. Молодь, которая не имеет столь высокого темпа роста, как молодь Р- и РЭ-рыб, в течение 2–4-го года жизни смолтифицируется и совершает пократную миграцию в море. Продолжительность пресноводной фазы жизненного цикла таких рыб определяется сложными процессами роста, жиронакопления (Pavlov et al., 2005, 2007; Павлов С.Д. и др., 2011) и, вероятно, гаметогенеза, как это было нами показано ранее на примере мальмы и сими *Oncorhynchus masou* (Груздева и др., 2013, 2017). Количество лет, которые молодь ТА, АБ и Э-микижи проводит в пресной воде до ската в море, определяется достижением ею определённого критического возраста, размера тела, жирности (Pavlov et al., 2005, 2007, 2010; Satterthwaite et al., 2009; Beakes et al., 2010). В р. Утхолок подавляющая часть молоди смолти-

фицируется в возрасте 3+ (рис. 1) (Pavlov et al., 2005). Всего вероятнее, что АБ- и Э-рыбы формируются из части покатников, у которых степень развития смолтификационных преобразований выражена меньше, — из так называемых светлых пестряток, которые чаще имеют возраст 2+ и вынуждены задерживаться в эстуарной зоне (Pavlov et al., 2005).

Третий этап — дифференцировка быстрорастущих рыб, оставшихся в реке. Часть из них покидает реку для нагула в эстуарии и прибрежной части моря, они впоследствии становятся РЭ-рыбами. Выход крупной речной микижи из реки не связан со смолтификацией и происходит в период покатной миграции молоди тихоокеанских лососей. В первой половине лета часть микижи, преследуя стаи покатников, выходит за ними в эстуарий и прибрежную часть моря, где в условиях низкой солёности складываются благоприятные условия для нагула рыб, не прошедших смолтификацию. Эстуарии некоторых североамериканских рек рассматриваются как весьма продуктивная зона для нагула микижи, но слабо используются другими видами лососёвых рыб (Sharovalov, Taft, 1954; Bond et al., 2008). Возможно, что некоторая генетическая обособленность РЭ-группировки является отражением различий рыб, имеющих более активное миграционное поведение или повышенный уровень метаболизма, способствующий миграции в эстуарий и выходу из реки при преследовании стай покатной молоди лососей. Для североамериканской микижи показано, что особи, имевшие более высокий уровень энергетического обмена, более склонны к перемещениям (Forseth et al., 1999; Morinville, Rasmussen, 2003; Garrett, 2013; Sloat, Reeves, 2014; Sloat et al., 2014). Не исключено, что способность РЭ-микижи переносить перепады температуры и солёности, столь свойственные эстуарной зоне, и эффективно откармливаться в течение летних месяцев в солоноватой воде также может иметь наследственную природу. Но стимулом для выхода за пределы реки, на наш взгляд, является наличие пищевых ресурсов: по нашим наблюдениям, РЭ-рыбы чаще выходят в эстуарий в нечётные годы, когда происходит массовый скат молоди урожайных поколений горбуши и кеты. Образование группировки РЭ-рыб — завершающий этап внутривидовой дифференцировки, на который может оказывать влияние помимо прочих факторов ещё и наследственность, т. е. генетическая компонента.

Таким образом, процесс формирования разнообразия типов ЖС и структура популяции микижи р. Утхолок многоэтапные и являются результатом сложного сочетания экзогенных (среда обитания: большие площади нерестилищ, условия обитания и питания молоди в реке, доступность пищи в эстуарии) и эндогенных (наследственных) факторов. В результате из-за различий

в состоянии среды обитания возникает временная динамика соотношения рыб с разными типами ЖС (табл. 1), которая является адаптивным ответом на действие внешних факторов. Примечательно, что в 1970—1971 гг. Э- и РЭ-рыб не было обнаружено. Есть основания полагать, что это явилось следствием так называемой холодной эпохи в Северной Пацифике, свойственной этому периоду XX в. (Mantua, Hare, 2002; Overland et al., 2008). Вполне вероятно, что низкая температура поверхности моря и прибрежной зоны ограничивала возможность летнего нагула рыб, не претерпевших смолтификацию. Однако наступление в конце XX в. более тёплого периода привело к существенным перестройкам в экосистеме Тихого океана и Охотского моря, в частности, к смещению в северном направлении нагульной части ареала почти всех видов лососей, особенно в западной части Тихого океана (Welch et al., 2000; Myers et al., 2007, 2016; Abdul-Aziz et al., 2011; Kaeriyama et al., 2014). В результате популяция микижи р. Утхолок смогла за сравнительно короткий период (около 30 лет), оставаясь внутренне интегрированной, продемонстрировать систему гибкой подстройки к масштабным колебаниям факторов внешней среды. Появление в 1990-х гг. Э- и РЭ-группировок как элементов локальной темпоральной адаптации повысило уровень разнообразия популяции и её устойчивость в пространстве и во времени. Известно, что сложно структурированные популяции существенно более устойчивы к любому неблагоприятному воздействию (Luck et al., 2003; Greene et al., 2010; Schindler et al., 2010; Sloat et al., 2014).

В целом 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 при всём разнообразии особей с разными типами ЖС и как самостоятельную единицу сохранения биоразнообразия. Рассмотренный случай предполагает дифференцированный подход к анализу структуры популяций микижи, т. е. анализ закономерностей и механизмов формирования разнообразия ЖС в каждой отдельно взятой реке. Известно, что геоморфология реки оказывает непосредственное влияние на генетическое разнообразие, особенности воспроизводства, разнообразие ЖС и структуру популяций микижи (Павлов и др., 1999, 2001, 2008; McPhee et al., 2007, 2014; Кузишин и др., 2008; Кузишин, 2010). В связи с этим весьма вероятно, что механизмы протекания процесса формирования разнообразия ЖС будут специфичными для каждой отдельно взятой локальной популяции. Кроме того, полученный материал предполагает привлечение других углублённых методов молекулярно-генетического анализа

для выявления роли наследственных факторов на процессы формирования разнообразия на популяционном уровне организации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам экспедиций МГУ–WSC–TCA (Wild Salmon Center, Portland, USA, The Conservation Angler, Edmonds, USA) в 1995–2018 гг. по сбору полевого материала. Авторы выражают особую благодарность П. Соверелу, Дж. Миллеру, Г. Кеннеди (P. Sowerel, J. Miller, G. Kennedy – TCA), М. Слоату (M. Sloat, WSC), М. Зиммерман, Л. Кэмпбеллу (M. Zimmerman, L. Campbell – Fish and Wildlife service, State of Washington, USA), Н.П. Бородиной, С.Е. Абрамову, А.С. Кустову, П.А. Рукину (управление Росприроднадзора по Камчатскому краю), А.А. Андрюхиному, Д.С. Навроцкому, А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой (Kamchatka Trophy Hunts, г. Елизово, Камчатский край) за огромную работу по обеспечению и проведению полевых работ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена в рамках проекта МГУ “Ноев ковчег” (обработка генетического материала); анализ многолетних данных, подготовка сводных таблиц и рукописи выполнены при поддержке Российского научного фонда, грант № 19-14-00015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Груздева М.А., Малютин А.М., Кузицин К.В. и др. 2013. Закономерности формирования жизненной стратегии у симы *Oncorhynchus tshawytscha* реки Коль (Западная Камчатка) в связи с процессами роста и полового созревания // *Вопр. ихтиологии*. Т. 53. № 5. С. 587–602. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050056>
- Груздева М.А., Кузицин К.В., Павлов Е.Д. и др. 2017. Морфофизиологические закономерности формирования жизненных стратегий мальмы *Salvelinus malma* Камчатки // Там же. Т. 57. № 5. С. 534–552. <https://doi.org/10.7868/S0042875217050101>
- Добрынина М.В., Горшков С.А., Кинас Н.М. 1988. Влияние плотности концентраций скатывающейся молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на выедание её хищными рыбами в р. Утка (Камчатка) // Там же. Т. 28. Вып. 6. С. 971–977.
- Зиммерман К.Е., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Опыт определения жизненной стратегии микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) (Salmonidae, Salmoniformes) Камчатки на основании анализа соотношения Sr/Ca в отолитах // *ДАН*. Т. 389. № 2. С. 274–278.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Кириллова Е.А. 2009. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch*: закономерности и механизмы. Автореф: дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 22 с.
- Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2006. Некоторые особенности питания молоди кижуча и микижи в период их покатной миграции // *Матер. VII Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”*. Петропавловск-Камчатский: Камчат-пресс. С. 73–77.
- Коваленко С.А., Шубин А.О., Немчинова И.А. 2005. Распределение и биологическая характеристика микижи *Parasalmo mykiss* (Salmonidae) в Прикурильских водах Тихого океана и в Охотском море // *Вопр. ихтиологии*. Т. 45. № 1. С. 70–80.
- Кузицин К.В. 2010. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия у лососёвых рыб (семейство Salmonidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 49 с.
- Кузицин К.В., Савваитова К.А., Груздева М.А. 1999. Структура чешуи как критерий дифференциации локальных популяций микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки и Северной Америки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 39. № 6. С. 809–818.
- Кузицин К.В., Мальцев А.Ю., Груздева М.А. и др. 2008. Размножение микижи *Parasalmo mykiss* в реке Коль (Западная Камчатка) и факторы среды, его определяющие // Там же. Т. 48. № 1. С. 50–61.
- Кусакин О.Г. 1977. Литоральные сообщества // *Биология океана*. Т. 2. М.: Наука. С. 111–133.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 347 с.
- Максимов В.А. 1974. Экология внутривидовых форм камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и перспективы её хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 26 с.
- Махров А.А., Кузицин К.В., Алтухов Ю.П. 1997. Связь аллозимной гетерозиготности с темпом роста и экологической дифференциацией кумжи *Salmo trutta* L. // *Генетика*. Т. 33. № 5. С. 673–678.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А. 2008. К проблеме анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин 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., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2008. Разнообразие жизненных стратегий и структура популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в экосистемах малых лососевых рек разного типа // *Вопр. ихтиологии*. Т. 48. № 1. С. 42–49.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2009. Состояние и мониторинг биоразнообразия лососевых рыб и среды их обитания на Камчатке (на примере территории заказника “Река Коль”). М.: Т-во науч. изд. КМК, 156 с.
- Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. 2011. Покатная миграция молоди лососёвых рыб в р. Утхолок и её притоках (северо-западная Камчатка). 2. Покатная миграция молоди второго и последующих лет жизни // *Изв. ТИНРО*. Т. 164. С. 27–73.
- 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.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.

- Павлов С.Д. 2000. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) западной Камчатки // Генетика. Т. 36. № 9. С. 1251–1261.
- Павлов С.Д., Колесников А.А., Ушакова М.В., Мельникова М.Н. 2004. Генетическая дивергенция камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) на ареале по результатам рестрикционного анализа и секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // Там же. Т. 40. № 12. С. 1695–1701.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. 2011. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у камчатской микижи (*Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss*) // Там же. Т. 47. № 10. С. 1346–1356.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Мельникова М.Н. 2019. Дифференциация камчатских популяций микижи *Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss* по локусам микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 46. № 2. С. 144–153.
<https://doi.org/10.1134/S0002332919020127>
- Пустовит О.П., Пичугин М.Ю. 2006. Некоторые особенности динамики рыбного населения в эстуарии р. Утхолок // Матер. VII Междунар. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей.” Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 294–298.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Мина М.В. и др. 1973. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Изд-во ВГУ, 120 с.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Максимов С.В., Павлов С.Д. 1997. Популяционная структура микижи реки Утхолок (западная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 179–188.
- Савваитова К.А., Тутуков М.А., Кузицин К.В., Павлов Д.С. 2002. Изменения структуры популяции камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из реки Утхолок на фоне колебаний ее численности // Там же. Т. 42. № 2. С. 184–188.
- Савваитова К.А., Кузицин К.В., Груздева М.А. и др. 2003. Долгосрочные и краткосрочные изменения структуры популяций камчатской микижи *Parasalmo mykiss* из рек западной Камчатки // Там же. Т. 43. № 6. С. 789–800.
- Abdul-Aziz O.I., Mantua N.J., Myers K.W. 2011. 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. V. 68. P. 1660–1680.
<https://doi.org/10.1139/F2011-079>
- Beakes M.P., Satterthwaite W.H., Collins E.M. et al. 2010. Smolt transformation in two California steelhead populations: effects of temporal variability in growth // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 139. № 5. P. 1263–1275.
<https://doi.org/10.1577/T09-146.1>
- Behnke R.J. 1992. Native trout of western North America // Amer. Fish. Soc. Monogr. V. 6. 275 p.
- Behnke R.J. 2002. Trout and salmon of North America. N.Y.: Free Press, 359 p.
- Benjamin J.R., Connolly P.J., Romine J.G., Perry R.W. 2013. Potential effects of changes in temperature and food resources on life history trajectories of juvenile *Oncorhynchus mykiss* // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 142. № 1. P. 208–220.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.728162>
- Berejikian B.A., Bush R.A., Campbell L.A. 2014. Maternal control over offspring life history in a partially anadromous species, *Oncorhynchus mykiss* // Ibid. V. 143. № 2. P. 369–379.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.862181>
- Bond M.H., Hayes S.A., Hanson C.V., MacFarlane R.B. 2008. Marine survival of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) enhanced by a seasonally closed estuary // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. P. 2242–2252.
<https://doi.org/10.1139/f08-131>
- Boula D., Castric V., Bernatchez L., Audet C. 2002. Physiological, endocrine, and genetic bases of anadromy in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*, of the Laval River (Quebec, Canada) // Environ. Biol. Fish. V. 64. P. 229–242.
- Busaker G.P., Adelman I.K., Goolish E.M. 1990. Growth // Methods for fish biology. V. 1 / Eds. Schreck C.B., Moule P.B. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc. P. 363–387.
- Busby P.J., Wainwright T.C., Bryant G.J. et al. 1996. Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon, and California // NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-27. 223 p.
- Carleton-Rey G. 1977. A preliminary classification of coastal and marine environmental // Bull. Mar. Park Res. Stat. V. 1. № 2. P. 123–137.
- Carlson S.M., Seamons T.R. 2008. A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change // Evol. Appl. V. 1. № 2. P. 222–238.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00025.x>
- Christie M.R., Marine M.L., Blouin M.S. 2011. Who are the missing parents? Grandparentage analysis identifies multiple sources of gene flow into a wild population // Mol. Ecol. V. 20. P. 1263–1276.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2010.04994.x>
- Courter I.I., Child D.B., Hobbs J.A. et al. 2013. Resident rainbow trout produce anadromous offspring in a large interior watershed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 70. № 5. P. 701–710.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0457>
- Docker M.F., Heath D.D. 2003. Genetic comparison between sympatric anadromous steelhead and freshwater resident rainbow trout in British Columbia // Conserv. Genet. V. 4. P. 227–231.
- Doctor K., Berejikian B., Hard J.J., Van Doornik D. 2014. Growth-mediated life history traits of steelhead reveal phenotypic divergence and plastic response to temperature // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 143. P. 317–333.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2013.849617>
- Dodson J.J., Aubin-Horth N., Thériault V., Páez D.J. 2013. The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes // Biol. Rev. V. 88. № 3. P. 602–625.
<https://doi.org/10.1111/brv.12019>
- Ferguson M.M. 1992. Enzyme heterozygosity and growth in rainbow trout: genetic and physiological explanations // Heredity V. 68. № 2. P. 115–122.
- Fleming I.A., Bottom D.L., Jones K.K. et al. 2014. Resilience of anadromous and resident salmonid populations // J. Fish Biol. V. 85. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12429>
- Foll M., Gaggiotti O. 2008. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective // Genetics. V. 180 (2). P. 977–993.
<https://doi.org/10.1534/genetics.108.092221>

- Forseth T., Naesj T.F., Jonsson B., Harsåker K. 1999. Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state // *J. Anim. Ecol.* V. 68. P. 783–793.
- Garrett I.D.F. 2013. Gene expression life history markers in a hatchery and wild population of young-of-the-year *Oncorhynchus mykiss*: MS Thesis. Portland, Oregon: Portland State Univ., 79 p.
- Gomez-Uchida D., Knight T.W., Ruzzante D.E. 2009. Interaction of landscape and life history attributes on genetic diversity, neutral divergence and gene flow in a pristine community of salmonids // *Mol. Ecol.* V. 18. P. 4854–4869. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04409.x>
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>. Version 2.9.3)
- Greene C.M., Hall J.E., Guilbault K.R., Quinn T.P. 2010. Improved viability of populations with diverse life-history portfolios // *Biol. Letters.* V. 6. P. 382–386. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0780>
- Hale M.C., Thrower F.P., Berntson E.A. et al. 2013. Evaluating adaptive divergence between migratory and nonmigratory ecotypes of a salmonid fish, *Oncorhynchus mykiss* // *G3: Genes, Genomes, Genetics.* V. 3. № 8. P. 1273–1285. <https://doi.org/10.1534/g3.113.006817>
- Hansson B., Westerberg L. 2002. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. // *Mol. Ecol.* V. 11. 2467–2474.
- Hard J.J., Myers J.M., Ford M.J. et al. 2007. Status review of Puget Sound steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) // NOAA Tech. Mem. NMFS-NWFSC-81. 112 p.
- Hayes S.A., Hanson C.V., Pearse D.E. et al. 2012. Should I stay or should I go? The influence of genetic origin on emigration behavior and physiology of resident and anadromous juvenile *Oncorhynchus mykiss* // *N. Amer. J. Fish. Manag.* V. 32. № 4. P. 772–780. <https://doi.org/10.1080/02755947.2012.686953>
- Heath D.D., Bettles C.M., Jamieson S. et al. 2008. Genetic differentiation among sympatric migratory and resident life history forms of rainbow Trout in British Columbia // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 137. P. 1268–1277. <https://doi.org/10.1577/T05-278.1>
- Hecht B.C., Thrower F.P., Hale M.C. et al. 2012. Genetic architecture of migration-related traits in rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* // *G3: Genes, Genomes, Genetics.* V. 2. № 9. P. 1113–1127. <https://doi.org/10.1534/g3.112.003137>
- Hecht B.C., Campbell N.R., Holecek D.E., Narum S.R. 2013. Genome-wide association reveals genetic basis for the propensity to migrate in wild populations of rainbow and steelhead trout // *Mol. Ecol.* V. 22. P. 3061–3076. <https://doi.org/10.1111/mec.12082>
- Hendry A.P., Bohlin T., Jonsson B., Berg O.K. 2004. To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids // *Evolution illuminated: salmon and their relatives* / Eds. Hendry A.P., Stearns S.C. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 92–125.
- James F.C., McCulloch C.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora's box? // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 21. P. 129–166.
- Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 3. P. 348–365.
- Kaeriyama M., Seo H., Qin Y. 2014. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon // *Fish. Sci.* V. 80. P. 251–260. <https://doi.org/10.1007/s12562-013-0693-7>
- 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. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0192>
- Koellner T., Schmitz O.J. 2006. Biodiversity, ecosystem function, and investment risk // *Bioscience.* V. 56. № 12. P. 977–985. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[977:befair\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[977:befair]2.0.co;2)
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // *Nature.* V. 301. P. 71–72.
- Le Bras Y., Dechamp N., Krieg F. et al. 2011. Detection of QTL with effects on osmoregulation capacities in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *BMC Genet.* V. 12. Article № 46. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-12-46>
- Lehman C.L., Tilman D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities // *Amer. Naturalist.* V. 156. P. 534–552.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. (<http://lewis.eeb.uconn.lewishome/software.html>. Version 1.0 (d16c))
- Li Y.C., Korol A.B., Fahima T. et al. 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review // *Mol. Ecol.* V. 11. P. 2453–2465.
- Liberoff A.L., Miller J.A., Riva-Rossi C.M. et al. 2014. Transgenerational effects of anadromy on juvenile growth traits in an introduced population of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 71. № 3. P. 398–407. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0466>
- Limborg M.T., Blankenship S.M., Young S.F. et al. 2012. Signatures of natural selection among lineages and habitats in *Oncorhynchus mykiss* // *Ecol. Evol.* V. 2. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1002/ece3.59>
- Luck G.W., Daily G.C., Ehrlich P.R. 2003. Population diversity and ecosystem services // *Trends Ecol. Evol.* V. 18. № 7. P. 331–336. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00100-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00100-9)
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G., Taberlet P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics // *Ibid.* V. 18. № 4. P. 189–197. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9)
- Mantua N.J., Hare S.R. 2002. The Pacific decadal oscillation // *J. Oceanogr.* V. 58. P. 35–44.
- Martínez A., Garza J.C., Pearse D.E. 2011. A microsatellite genome screen identifies chromosomal regions under differential selection in steelhead and rainbow trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 140. № 3. P. 829–842. <https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588094>
- McMillan J.R., Katz S.L., Pess G.R. 2007. Observational evidence of spatial and temporal structure in a sympatric anadromous (winter steelhead) and resident rainbow trout mating system on the Olympic Peninsula, Washington State // *Ibid.* V. 136. № 3. P. 736–748. <https://doi.org/10.1577/T06-016.1>
- McMillan J.R., Dunham J., Reeves G.H. et al. 2012. Individual condition and stream temperature influence early mat-

- uration of rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss* // Environ. Biol. Fish. V. 93. P. 343–355.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9921-0>
- McPhee M.V., Utter F., Stanford J.A. et al. 2007. Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation strategies around the Pacific Rim // Ecol. Freshw. Fish. V. 16. P. 539–547.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00248.x>
- 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.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12286>
- Mills J.S., Dunham J.B., Reeves G.H. et al. 2012. Variability in expression of anadromy by female *Oncorhynchus mykiss* within a river network // Environ. Biol. Fish. V. 93. P. 505–517.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9946-4>
- Mitton J.B. 1994. Enzyme heterozygosity, metabolism, and developmental stability // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Dordrecht: Springer. P. 49–67.
- Morinville G.R., Rasmussen J.B. 2003. Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 60. № 4. P. 401–410.
<https://doi.org/10.1139/f03-036>
- Myers K.W., Klovach N.V., Gritsenko O.F. et al. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions // NPAFC Bull. № 4. P. 159–177.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A. et al. 2016. Pacific salmon and steelhead: life in a changing winter ocean // Ibid. № 6. P. 113–138.
- Narum S.R., Contor C., Talbot A., Powell M.S. 2004. Genetic divergence of sympatric resident and anadromous forms of *Oncorhynchus mykiss* in the Walla River, USA // J. Fish. Biol. V. 65. № 2. P. 471–488.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00461.x>
- Narum S.R., Zendt J.S., Graves D., Sharp W.R. 2008. Influence of landscape on resident and anadromous life history types of *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 6. P. 1013–1023.
<https://doi.org/10.1139/f08-025>
- Narum S.R., Zendt J.S., Frederiksen C. et al. 2011. Candidate genetic markers associated with anadromy in *Oncorhynchus mykiss* of the Klickitat River // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 140. 3. P. 843–854.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588131>
- Nichols K.M., Broman K.W., Sundin K. et al. 2007. Quantitative trait loci × maternal cytoplasmic environment interaction for development rate in *Oncorhynchus mykiss* // Genetics. V. 175. P. 335–347.
<https://doi.org/10.1534/genetics.106.064311>
- Nichols K.M., Edo A.F., Wheeler P.A., Thorgaard G.H. 2008. The genetic basis of smoltification-related traits in *Oncorhynchus mykiss* // Ibid. V. 179. P. 1559–1575.
<https://doi.org/10.1534/genetics.107.084251>
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J. et al. 2000. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. V. 9. № 12. P. 2185–2187.
- Olsen J.B., Wuttig K., Fleming D. et al. 2006. Evidence of partial anadromy and resident-form dispersal bias on a fine scale in populations of *Oncorhynchus mykiss* // Conserv. Genet. V. 7. P. 613–619.
<https://doi.org/10.1007/s10592-005-9099-0>
- O'Reilly P.T., Hamilton L.C., McConnell S.K., Wright J.M. 1996. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. № 10. P. 2292–2298.
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. 2008. North Pacific regime shifts: definitions, issues and recent transitions // Progr. Oceanogr. V. 77. P. 92–102.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.03.016>
- Pavlov D.S., Kuzishchin K.V., Kirillov P.I. et al. 2005. Downstream migration of juveniles of Kamchatkan mykiss *Parasalmo mykiss* from tributaries of the Utkholok and Kol rivers (Western Kamchatka) // J. Ichthyol. V. 45. Suppl. 2. P. S185–S198.
- Pavlov D.S., Nemova N.N., Kirillov P.I. et al. 2007. Lipid status and feeding habits of salmonid juveniles in the year preceding seaward migration as factors controlling their future smoltification // Ibid. V. 47. № 3. P. 241–245.
- Pavlov D.S., Nemova N.N., Kirillov P.I. et al. 2010. The lipid status and feeding habits of yearlings of mykiss *Parasalmo mykiss* and coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in autumn // Ibid. V. 50. № 7. P. 543–551.
- Pearsons T.N., Temple G.M., Fritts A.L. et al. 2008. Ecological interactions between non-target taxa of concern and hatchery supplemented salmon, 2007 // Wash. Dept. Fish Wildlife Annual Rept. Project № 1995-063-25. 105 p.
- Pine W.E., Pollock K.H., Hightower J.E. 2003. A review of tagging methods for estimating fish population size and components of mortality // Fisheries. V. 28. № 10. P. 10–23.
[https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2003\)28\[10:AROT](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2003)28[10:AROT)
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. № 2. P. 945–959.
- Quinn T.P., Myers K.W. 2004. Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: rounsefell revisited // Rev. Fish Biol. Fish. V. 14. № 4. P. 421–442.
<https://doi.org/10.1007/s11160-005-0802-5>
- Rexroad C.E., Coleman R.L., Martin A.M. et al. 2001. Thirty five polymorphic microsatellite markers for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Anim. Genet. V. 32. № 5. P. 317–319.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2001.0730b.x>
- Rohlf J.F. 1993. NTSYS-pc numerical taxonomy and multivariate analysis system. N.Y.: Exeter Softw. Press, 264 p.
- Rousset F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Resour. V. 8. P. 103–106.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Ruzycki J.R., Clarke L.M., Flesher M.W. et al. 2009. Performance of progeny from steelhead and rainbow trout crosses // Oregon Dept. Fish Wildlife, Fish Res. Devel. Tech. Rept. № 11. 89 p.
- Sanchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. 1996. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (*Atlantic salmon*) // Heredity. V. 77. P. 423–432.
- Satterthwaite W.H., Beakes M.P., Collins E.M. et al. 2009. Steelhead life history on California's Central Coast: insights

- from a state-dependent model // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 138. P. 532–548.
<https://doi.org/10.1577/t08-164.1>
- Satterthwaite W.H., Beakes M.P., Collins E.M. et al.* 2010. State-dependent life history models in a changing (and regulated) environment: steelhead in the California Central Valley // *Evol. Appl.* V. 3. P. 221–243.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00103.x>
- Savvaitova K.A., Kuzischin K.V., Maximov S.V.* 1999. Kamchatka steelhead: population trends and life history // *Sustainable Fisheries Management* / Eds. Knudsen E., Steward C. Boca Raton: CRC Lewis Publ. P. 195–203.
- Seamons T.R., Bentzen P., Quinn T.P.* 2004. The mating system of steelhead, *Oncorhynchus mykiss*, inferred by molecular analysis of parents and progeny // *Environ. Biol. Fish.* V. 69. № 1–4. P. 333–344.
<https://doi.org/10.1023/b:ebfi.0000022893.88086.8>
- Schindler D.E., Hilborn R., Chasco B. et al.* 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species // *Nature.* V. 465. P. 609–612.
<https://doi.org/10.1038/nature09060>
- Shapovalov L., Taft A.S.* 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management // *Calif. Dept. Fish Game Bull.* № 98. 375 p.
- Sharpe C.S., Beckman B.R., Cooper K.A., Hulett P.L.* 2007. Growth modulation during juvenile rearing can reduce rates of residualism in the progeny of wild steelhead brood stock // *N. Amer. J. Fish. Manag.* V. 27. P. 1355–1368.
<https://doi.org/10.1577/M05-220.1>
- Simpson A.L.* 1992. Differences in body size and lipid reserves between maturing and nonmaturing Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. // *Can. J. Zool.* V. 70. № 9. P. 1737–1742.
- Sloat M.R., Reeves G.H.* 2014. Individual condition, standard metabolic rate, and rearing temperature influence steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) life histories // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 71. № 4. P. 491–501.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0366>
- Sloat M.R., Fraser D.J., Dunham J.B. et al.* 2014. Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 24. № 3. P. 689–707.
<https://doi.org/10.1007/s11160-014-9344-z>
- Small M.P., Beachem T.D., Withler R.E., Nelson R.J.* 1998. Discriminating coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) populations within Fraser River, British Columbia, using microsatellite DNA markers // *Mol. Ecol.* V. 7. № 2. P. 141–155.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J.* 1998. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // *Ibid.* V. 7. № 11. P. 1614–1616.
- Sogard S.M., Merz J.E., Satterthwaite W.H. et al.* 2012. Contrasts in habitat characteristics and life history patterns of *Oncorhynchus mykiss* in California's central coast and central valley // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 141. № 3. P. 747–760.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2012.675902>
- Spies I.B., Brazier D.J., O'Reilly P.T. et al.* 2005. Development and characterization of novel tetra-, tri-, and dinucleotide microsatellite markers in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Mol. Ecol. Notes.* V. 5. P. 278–281.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00900.x>
- Taylor E.B.* 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon // *Aquaculture.* V. 98. P. 185–207.
- Taylor E.B.* 1995. Genetic variation at minisatellite DNA loci among North Pacific populations of steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *J. Heredity.* V. 86. P. 354–363.
- Thelen G.C., Allendorf F.W.* 2001. Heterozygosity–fitness correlations in rainbow trout: effects of allozyme loci or associative overdominance? // *Evolution.* V. 55. P. 1180–1187.
<https://doi.org/10.2307/2680284>
- Thrower F.P., Joyce J.E.* 2004. Effects of 70 years of freshwater residency on survival, growth, early maturation, and smolting in a stock of anadromous rainbow trout from south-east Alaska // *Amer. Fish. Soc. Symp.* V. 44. P. 485–496.
- Thrower F.P., Hard J.J., Joyce J.E.* 2004. Genetic architecture of growth and early life-history transitions in anadromous and derived freshwater populations of steelhead // *J. Fish Biol.* V. 65. № 1. P. 286–307.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00551.x>
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P.* 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes.* V. 4. P. 535–538.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Waples R.S., Zabel R.W., Scheuerell M.D., Sanderson B.L.* 2008. Evolutionary responses by native species to major anthropogenic changes to their ecosystems: Pacific salmon in the Columbia River hydropower system // *Mol. Ecol.* V. 17. P. 84–96.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03510.x>
- Welch D.W., Ward B.R., Smith B.D., Everson J.P.* 2000. Temporal and spatial responses of British Columbia steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) populations to ocean climate shifts // *Fish. Oceanogr.* V. 9. P. 17–32.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2000.00119.x>
- Zimmerman C.E., Ratliff D.E., Edwards G.W.* 2003. Controls on the distribution and life history of fish populations in the Deschutes River: geology, hydrology, and dams // *A peculiar river: geology, geomorphology, and hydrology of the Deschutes River, Oregon* / Eds. O'Connor J.E., Grant G.E. Washington: Amer. Geophys. Union. P. 51–70.
- Zimmerman C.E., Edwards G.W., Perry K.* 2009. Maternal origin and migratory history of steelhead and rainbow trout captured in rivers of the Central Valley, California // *Trans. Amer. Fish. Soc.* V. 138. P. 280–291.
<https://doi.org/10.1577/t08-044.1>