ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2022, том 62, № 3, с. 335–344

УДК 597.553.2.574.3.575.174

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ – ЕДИНИЦЫ ЗАПАСА КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

© 2022 г. Л. А. Животовский[1, 2, *], Г. А. Рубцова[1], А. М. Каев[3], М. В. Шитова[1], Б. П. Смирнов[2], Т. Г. Точилина[2], К. И. Афанасьев[1, 2]

[1]*Институт общей генетики РАН – ИОГен РАН, Москва, Россия*

[2]*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия*

[3]*Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия*

**E-mail: levazh@gmail.com*

Поступила в редакцию 04.10.2021 г.
После доработки 08.11.2021 г.
Принята к публикации 15.11.2021 г.

У кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792), нерестящейся в реках о-вов Итуруп и Кунашир, верифицировано шесть экогеографических единиц на основе зоогеографического районирования – биологических особенностей группировок, выделяемых исходя из физико-географических районов их нереста и определённых экологических форм (экотипов), и генетических различий между ними. Это – озёрная кета оз. Сопочное, речная кета бассейнов рек Рейдовая и Курилка (о. Итуруп), речная и озёрная кета о-ва Кунашир. В качестве особой (шестой экогеографической единицы) выделена речная кета р. Рыбацкая (о. Итуруп), подлежащая охране из-за её генетической уникальности. Выделенные экогеографические единицы верифицировали путём оценки их дифференциации по микросателлитным ДНК-маркерам. Дополнительно на о-ве Итуруп, по всей вероятности, следует выделить в качестве отдельных экогеографических единиц кету бассейна р. Куйбышевка, водоёмов севернее перешейка Ветровое и водоёмов южной части острова; однако слабая генетическая изученность не позволяет надёжно верифицировать их. Все перечисленные экогеографические единицы вместе могут рассматриваться как базовые единицы запаса кеты южных Курильских островов. Озёрный экотип южных Курильских о-вов как уникальная форма кеты Дальнего Востока подлежит охране и предосторожному подходу при рыболовных и рыбоводных мероприятиях.

Ключевые слова: кета *Oncorhynchus keta*, экогеографическая единица, ДНК-маркеры, популяционная структура, единица запаса, о. Итуруп, о. Кунашир.

DOI: 10.31857/S0042875222030249

Чтобы эффективно управлять природными биологическими ресурсами, следует выделять единицы запаса соответственно в популяционно-биологической и генетической структуре вида. Для конкретного вида существуют границы, определяемые физико-географической гетерогенностью ареала, разнообразием геобиоценозов и его биологическими особенностями: сроком и местом размножения, поведением, миграционными обменами и др. В частности, одной из границ нерестовых группировок тихоокеанских лососей и других лососёвых рыб дальневосточного региона, у которых критический период онтогенеза или вся жизнь проходят в реках и озёрах, может служить биота пресноводных бассейнов, формирующая среду обитания этих группировок. Согласно ихтиологическому районированию Дальнего Востока по Черешневу (1998), выделен Курильский район (Приморская биогеографическая провинция), включающий южнокурильские о-ва Итуруп и Кунашир. Уникальность этих островов ещё и в том, что по распределению пресноводных рыб граница между Голарктической и Амурской переходными областями проходит по прол. Фриза, между о-вами Уруп и Итуруп (Берг, 1949). Итуруп и Кунашир – самые крупные по площади острова Большой Курильской гряды с наибольшим ландшафтным разнообразием (Ганзей, 2010), что обусловливает их большее биоразнообразие.

Одним из важных видов лососёвых рыб является кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792). На южных Курильских о-вах, как и на всём Дальнем Востоке, кета является в настоящее время основ-

ным объектом пастбищного лососеводства России (Глубоковский и др., 2010; Леман и др., 2015). В частности, на о-ве Итуруп с лососёвых рыборазводных заводов (ЛРЗ) в начале 2000-х выпускали не более 25 млн мальков кеты, в конце 2000-х – уже ~120 млн, а в 2020 г. – ~300 млн (Каев и др., 2021; Klovach et al., 2021). Кета – второй по численности вид тихоокеанских лососей после горбуши *O. gorbuscha* (Walbaum, 1792). В азиатской части ареала она нагуливается в северных районах Тихого океана и заходит на нерест в реки азиатского и американского побережий (Urawa et al., 2018). В пределах российского Дальнего Востока выделяют от шести до семи основных региональных нерестовых группировок этого вида (Карпенко, Рассадников, 2004), в том числе южнокурильскую кету. Она образует один из пяти крупных генетических кластеров кеты Дальнего Востока, выделяемых по ДНК-маркерам (Животовский и др., 2010). Важной особенностью кеты, как и других тихоокеанских лососей, является наличие у неё различных экологических форм. В частности, кета о-вов Итуруп и Кунашир характеризуется наличием речной и озёрной форм, определяемых по месту нереста (Иванков, 1984, 1985; Каев, 2003).

Таким образом, кета является значительно подразделённым видом. Опираясь на экологические и генетические данные, можно попытаться выделить в достаточно чётких географических границах независимые популяционные группировки, чтобы результат можно было применить в практической работе. Цель нашего исследования – используя эколого-географические и генетические данные, выделить популяционные группировки кеты южных Курильских о-вов для рационального использования её запасов.

Для кеты, как и для любых других видов, важно установить единицы запаса, которые позволят, учитывая популяционную структуру вида и требования к эффективности воспроизводства как заводской, так и дикой кеты, определить биологически оправданные соотношения норм вылова, регуляцию воспроизводства вида и ограничения на перевозки оплодотворённой икры между ЛРЗ. Последнее тем более актуально, поскольку нередки бессистемные перевозки искусственно воспроизводимых видов лососей, в том числе кеты. Так, по данным Сахалино-Курильского территориального управления Росрыболовства, деятельность двух имеющихся на сегодня ЛРЗ на о-ве Кунашир осуществляется за счёт перевозок икры кеты, собранной в реках о-ва Итуруп и даже о-ва Сахалин – т.е. осуществляется интродукция “чужого” речного экотипа кеты, в том числе и в озёрно-речную систему на о-ве Кунашир (оз. Лагунное), где нерестится кета озёрного экотипа.

Для выделения единиц запаса мы воспользуемся концепцией экогеографических единиц (ЭГЕ) (Zhivotovsky et al., 2015b; Животовский, 2016a). Каждая ЭГЕ определяется как группа географически близких популяций, обитающих в сходных условиях, между которыми возможен обмен генами, но значительно изолированная от других таких единиц, что можно тестировать с помощью ДНК-маркеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Согласно концепции ЭГЕ, процедура их выделения состоит из двух этапов (Zhivotovsky et al., 2015b; Животовский, 2016a, 2021). На первом этапе следует предварительно разбить ареал вида на географические “провинции” по характеристикам местообитаний, затем подразделить их, учитывая биологию исследуемого вида (миграционные, репродуктивные и другие характеристики). В частности, для кеты южных Курильских о-вов важно учитывать наличие речного и озёрного экотипов, различающихся не только фенотипически и экологически (Иванков, 1984, 1985; Каев, 2003), но и по параметрам динамики стад (Каев, Ромасенко, 2010, 2017). Такое, композитное, подразделение (с одновременным учётом экологии и географии вида) и образует ЭГЕ. Каждая ЭГЕ может включать несколько популяций (водоёмов). На втором этапе выделенные ЭГЕ проверяют на генетическую близость или отдалённость друг от друга, имея множественные выборки особей из популяций каждой ЭГЕ.

Физико-географическое районирование островов

По ландшафтной классификации Кунашир и Итуруп (рис. 1а) разделяются физико-географической границей, проходящей по проливу Екатерины (Ганзей, 2010). Остров Кунашир относят к Южно-Курильскому физико-географическому округу (Мартыненко, Бочарников, 2008; Ганзей, 2010) и делят его на два физико-географических района (Мартыненко, Бочарников, 2008), обозначенных на рис. 1б как **A** и **B**. Остров Итуруп также делят на два физико-географических района (Ганзей, 2010) – **C** и **D** (рис. 1в) – по перешейку Ветровому, на месте которого в среднем плейстоцене был широкий пролив (Богатов, 2002). Район **C** относят, как и о. Кунашир, к Южно-Курильскому округу; однако район **D** относят к Урупско-Чирпоевскому физико-географическому округу (Мартыненко, Бочарников, 2008; Ганзей, 2010). Среди прочих различий граница между районами **C** и **D** является северной границей обитания сахалинского тайменя *Parahucho perryi* Brevoort, 1856 на о-ве Итуруп (собственные наблюдения), и нигде севернее на Курильских о-вах этот вид никем отмечен не был. В районе **C** можно выделить три крупных подрайона по бассейновому принципу: бассейны

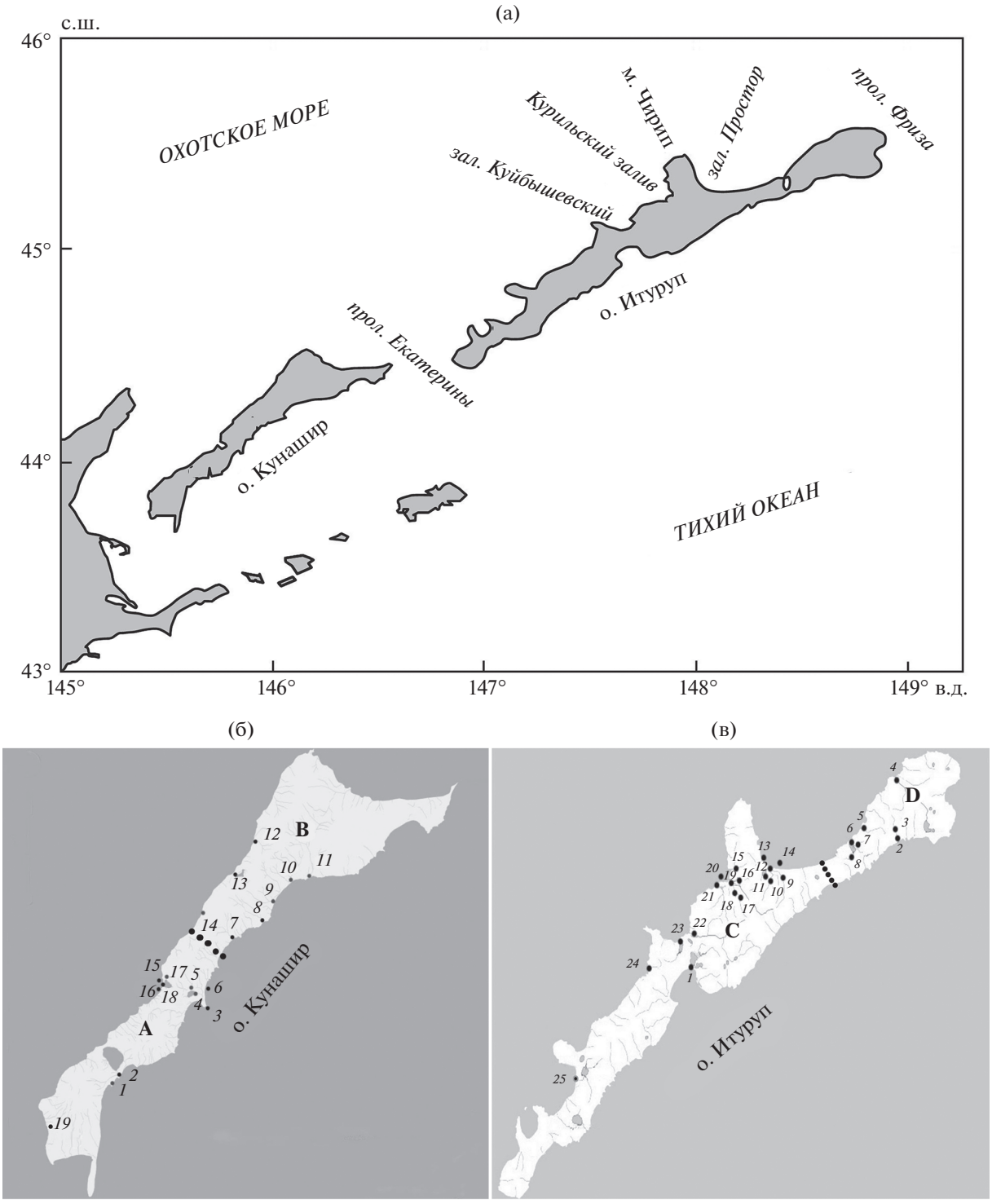

Рис. 1. Район исследований (а) и география выборок кеты *Oncorhynchus keta* на о-вах Кунашир (б) и Итуруп (в): (••••) – линия, разделяющая острова на физико-географические районы (**A**, **B**, **C**, **D**). Остров Кунашир: *1* – р. Андреевка, *2* – р. Серноводка, *3* – м. Южно-Курильский (ставной невод), *4* – оз. Серебряное, 5 – оз. Кетовое нерестилище (соединено протокой с руч. Треугольный), *6* – район скалы Палец (ставной невод), *7* – р. Илюшина, *8* – р. Филатова, *9* – р. Мостовая, *10* – р. Саратовская, *11* – р. Тятина, *12* – р. Северянка, *13* – оз. Валентины, *14* – р. Тропинка, *15* – б. Первухина (ставной невод), *16* –район оз. Алигер (ставной невод), *17* – р. Первухина, *18* – оз. Лагунное, *19* – руч. Быстрый. Остров Итуруп: *1* – оз. Благодатное, *2* – руч. Цирк, *3* – руч. Болотный, *4* – р. Славная, *5* – руч. Скальный, *6* – оз. Сопочное, *7* – руч. Порожистый, *8* – руч. Глубокий, *9* – ЛРЗ “Рейдовый”, *10* – р. Аргунь, *11* – оз. Рейдовое, *12* – устье р. Рейдовая, *13* – б. Оля, *14* – зал. Простор (ставной невод), *15* – р. Подошевка, *16* – оз. Лебединое, *17* – ЛРЗ “Курильский”, *18* – р. Курильская, *19* – устье р. Курилка, *20* –зал. Курильский (ставной невод), *21* – устье р. Рыбацкая, *22* – устье р. Куйбышевка, *23* – протока оз. Куйбышевское, *24* – устье р. Осенняя, *25* – устье р. Тихая. Названия водоёмов приведены в соответствии с “Атласом...” (1993).

рек Рейдовая (зал. Простор), Курилка (Курильский залив) и Куйбышевка (Куйбышевский залив). Водосборный бассейн реки – это целостная единица в структуре ландшафта: он задаёт гидрологический режим территории, бассейны стока определяют особенности температурного режима и другие характеристики водоёмов (Мартыненко, Бочарников, 2008; Корытный, 2017), в том числе важные для воспроизводства молоди тихоокеанских лососей и других речных гидробионтов. Поэтому водоразделы между крупными озёрно-речными системами являются естественными границами экосистем и составляющих их популяций гидробионтов, а стало быть, и ЭГЕ.

Популяционные выборки кеты

Все исследованные места взятия выборок кеты указаны на рис. 1б, 1в. Из многих мест выборки брали многократно – в течение сезона или в разные годы. В основном это были производители из нерестового водоёма (из реки или озера), однако часть выборок представлена молодью (в тексте статьи это особо оговаривается для заострения внимания); несколько выборок производителей взяты из прибрежных неводов. В каждой выборке было по несколько десятков особей (30–50 экз.); лишь в редких случаях объёмы выборок были меньшими. В озёрно-речных системах брали выборки как из озера, так и из его притоков: оз. Лагунное и р. Первухина (о. Кунашир) и оз. Сопочное с впадающими в него ручьями Порожистый и Глубокий (о. Итуруп). Выборками из бассейнов рек Курилка и Рейдовая (о. Итуруп) были охвачены основное русло, притоки и пункты сбора икры на ЛРЗ. Биологический материал представлял собой небольшой кусочек плавника (от производителей) или хвостовую часть малька; в полевых условиях биологические образцы сохраняли в индивидуальных пробирках с 96%-ным этанолом. На о-ве Кунашир были взяты 36 выборок кеты (1363 экз.) из 19 водоёмов (при анализе материала выборку кеты из оз. Валентины подразделяли на две подвыборки – зрелых и незрелых производителей), на о-ве Итуруп – 122 выборки (5618 экз.) из 25 водоёмов за 13 лет исследований (2004–2016). Одна выборка была взята из промышленных уловов в протоке оз. Сопочное и разбита по морфометрии на две подвыборки: озёрного и речного фенотипов.

Популяционно-генетическая статистика

Для оценки генетической подразделённости кеты и верификации её ЭГЕ взятые биологические образцы генотипировали по десяти микросателлитным маркерам (*Ssa*197, *Ssa*20–19, *Ogo*2, *Oke*3, *Oke*11, *One*103, *One*109, *Ots*3, *Oki*1–1 и *Oki*1–2) согласно методике Афанасьева с соавторами (2011). Статистические показатели θ_S и θ_P популяционной дифференциации определяли согласно руководству Вейра (Weir, 1996) с использованием программы GDA (Lewis, Zaykin, 2001). θ_S характеризует двухфакторную иерархическую классификацию и оценивает средние различия между множественными выборками из двух (или более) сравниваемых популяционных группировок, в то время как θ_P оценивает тотальные различия между сравниваемыми группировками (как если бы все выборки в каждой группировке слить в одну). Всегда $\theta_P < \theta_S$. В случае однофакторной классификации θ_S оценивает только различия между наборами выборок (популяций) из отдельной популяционной группировки. Основным генетическим критерием выделения популяционных группировок как отдельных ЭГЕ служат большие значения статистик θ_S между этими группировками и малые различия между популяциями внутри них (Животовский, 2019, 2021). Значимость отклонений в генетическом равновесии по совокупности выборок и локусов тестировали по Бенджамини и Хохбергу (Benjamini, Hochberg, 1995); отклонения были обнаружены в связи с наличием нуль-аллелей в локусе *Oke*3. Однако ранее было показано, что это мало влияет на оценки генетической дифференциации суммарно по всем исследованным локусам (Zhivotovsky et al., 2015a). Для графического представления и выделения генетически близких групп выборок мы вычисляли собственные векторы (главные оси) корреляционной матрицы попарных генетических различий (Животовский и др., 2010) с дальнейшим вращением методом Varimax и с использованием компьютерного пакета SPSS (George, Mallery, 2005). В результате выявляли группы выборок, близких по профилю их расстояний до остальных выборок, что чётче, чем просто генетические различия, указывает на общность выборок одной группы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Глобальная генетическая подразделённость южнокурильской кеты

Значительная генетическая подразделённость кеты южных Курильских о-вов наблюдается между о-вами Итуруп и Кунашир: их однозначно разделяет первая главная координата (рис. 2). Высокий процент (59.4) нагрузки на неё говорит о большой подразделённости нерестовых группировок кеты этих двух островов. Средние генетические различия между кунаширскими и итурупскими выборками – $\theta_S = 0.023$ с 95%-ным доверительным интервалом (*CI*) 0.017–0.028, а среднее тотальное различие между кетой двух островов – $\theta_P = 0.013$ (*CI* 0.007–0.019).

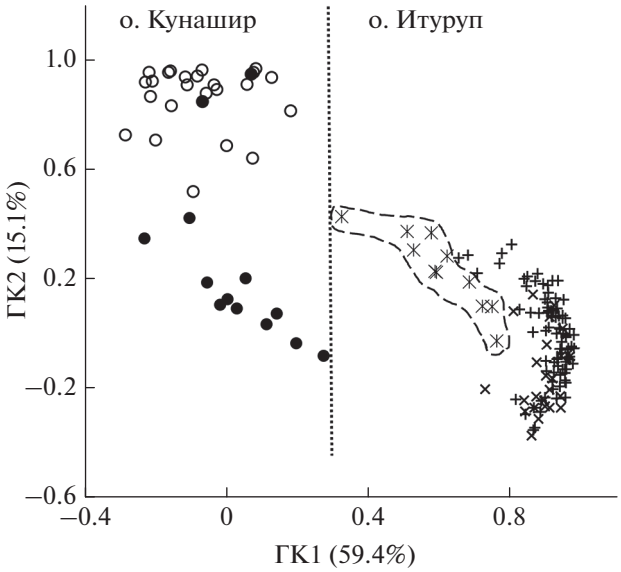

Рис. 2. Генетическая подразделённость выборок кеты *Oncorhynchus keta* из водоёмов о-вов Кунашир и Итуруп: (⁝) – линия, разделяющая выборки кеты из водоёмов островов; (●), (○) – выборки из районов соответственно **A** (юго-западная часть о-ва Кунашир) и **B** (северо-восточная часть) (см. далее рис. 3); (+), (×) – выборки из районов соответственно **C** (юго-западная часть о-ва Итуруп) и **D** (северо-восточная часть), за исключением кеты из р. Рыбацкая на о-ве Итуруп (⁎), их группа очерчена штриховой линией. Здесь и на рис. 3–5 в скобках приведены проценты нагрузки на главные координаты (ГК 1, 2).

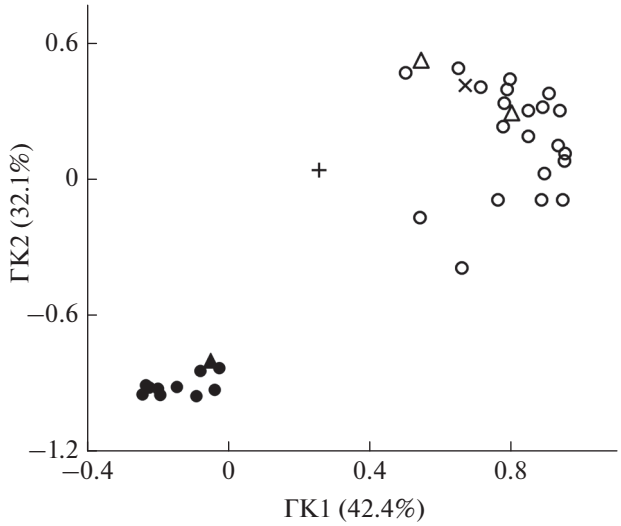

Рис. 3. Генетические кластеры выборок речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* на о. Кунашир: (●), (○) – выборки из популяций соответственно озёрной и речной форм (некоторые точки налегают друг на друга и их трудно различить); (△) – речная форма из реки Андреевка и руч. Быстрый в районе **A** (см. рис. 1б); (▲) – молодь кеты из р. Первухина, впадающей в оз. Лагунное; (+), (×) – предположительно рыбы соответственно озёрной и речной форм, выделенные по степени половой зрелости в выборке из оз. Валентины (район **B**).

Кета о-ва Кунашир заметно подразделяется на два генетических кластера, отвечающих районам **A** и **B** (рис. 2). Лишь две выборки из района **A** попадают в генетический кластер района **B** (см. далее рис. 3 и соответствующий текст). Средние генетические различия между всеми парами выборок из этих кластеров – $\theta_S = 0.024$ (*CI* 0.014–0.040), а средняя тотальная дистанция между этими кластерами – $\theta_P = 0.018$ (*CI* 0.007–0.034).

Кета о-ва Итуруп также генетически подразделена, наиболее значительно выделяется популяция р. Рыбацкая, впадающей в зал. Курильский (рис. 2). Множественные выборки с 2004 по 2013 гг. указывают на временну́ю устойчивость генетического кластера кеты р. Рыбацкая по отношению к генетическому кластеру всех остальных выборок этого вида на о-ве Итуруп. Средние генетические различия между всеми парами выборок из этих двух кластеров $\theta_S = 0.017$ (*CI* 0.013–0.023), а средняя тотальная генетическая дистанция между ними $\theta_P = 0.010$ (*CI* 0.007–0.015).

Речная и озёрная формы кеты о-ва Кунашир

На рис. 2 вторая главная координата разделяет кету районов **A** и **B** о-ва Кунашир (кстати, третья главная координата (не указано) также разделяет эти районы, составляя вместе со второй главной координатой более 25% изменчивости). Единственным нарушением подразделённости кеты на этом острове по районам **A** и **B** являются выборки из р. Андреевка и руч. Быстрый из района **A**, оказавшиеся в кластере района **B**. Объясняется это тем, что в эти два водотока заходит кета только речного экотипа, а остальные выборки юго-западной части Кунашира (район **A**) представлены озёрным экотипом вида. Поэтому два генетических кластера кеты Кунашира отражают как физико-географическую подразделённость острова, так и преимущественную принадлежность разных экологических форм кеты к своим географическим районам. Иллюстрацией этого служит выборка кеты из бассейна оз. Валентины (район **B**), где нерестятся рыбы озёрного экотипа, а в его притоках – речного экотипа. Разделение рыб в этой выборке по степени зрелости половых продуктов предположительно на речную (более зрелые) и озёрную (менее зрелые) формы показало тенденцию смещения подвыборки зрелых рыб в сторону генетического кластера речного экотипа кеты (знак “+” на рис. 3). Неожиданным результатом оказалось лишь смещение в кластер озёрной формы (рис. 3) выборки молоди из р. Первухина, впадающей в оз. Лагунное (объяснение – ниже).

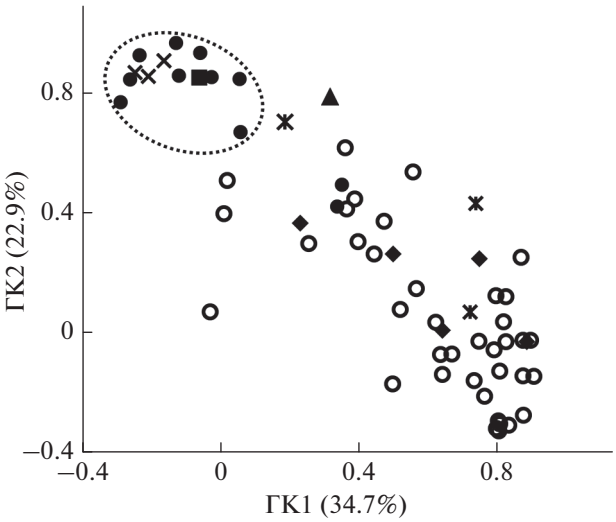

Рис. 4. Генетические кластеры выборок речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* в северной части о. Итуруп: (●) – выборки в разные годы особей озёрной формы из оз. Сопочное (см. рис. 1в: *6*); (○) – выборки в разные годы особей речной формы из бассейна р. Рейдовая (район **C**, рис. 1в: *9–12*); (×), (✳) – выборки соответственно молоди и производителей кеты из притоков оз. Сопочное (рис. 1в: *7*, *8*); (■), (▲) – подвыборки особей соответственно озёрного и речного экотипов, взятых из промышленных уловов в протоке оз. Сопочное; (◆) – остальные выборки кеты из разных рек района **D** (см. рис. 1в); пунктирным овалом очерчены основные выборки озёрной кеты из оз. Сопочное.

Генетическая подразделённость кеты о-ва Итуруп

В физико-географическом районе **D** о-ва Итуруп мы подробно изучили озёрно-речную систему оз. Сопочное, где нерестятся обе формы кеты. Согласно ихтиологическим, экологическим (Иванков, 1984, 1985; Каев, 2003; Каев, Ромасенко, 2010) и генетическим (Каев и др., 2008; Животовский и др., 2009) данным по кете оз. Сопочное, речную и озёрную кету следует подразделять и рассматривать как отдельные репродуктивно независимые группировки. Действительно, наши многолетние данные (2004–2012) показали в целом устойчивые различия между озёрной формой из оз. Сопочное и географически близкими популяциями речной формы. А именно: выборки кеты, зашедшей в другие водоёмы того же физико-географического района **D**, где находится оз. Сопочное, оказались в одном генетическом кластере с кетой речного экотипа из бассейна р. Рейдовая, входящего в район **C** (рис. 4). Более того, даже выборки производителей из притоков оз. Сопочное (ручьи Порожистый и Глубокий), как и ожидалось, оказались в генетическом кластере кеты речного экотипа.

В то же время полученные данные по некоторым выборкам непосредственно из бассейна оз. Сопочное не соответствовали данной схеме. Так, вне основной части генетического кластера кеты озёрного экотипа (пунктирный овал на рис. 4) оказалась выборка взрослых рыб, отобранная в озере вблизи впадения руч. Глубокий. Напротив, все три выборки молоди из притоков оз. Сопочное попали в генетический кластер кеты озёрного экотипа (как и молодь из притока оз. Лагунное на о-ве Кунашир), в то время как одна выборка покатной молоди, отловленной в протоке озера, – в кластер кеты речного экотипа (объяснение см. ниже).

Генетические различия между озёрной и речной формами кеты на о-ве Итуруп меньше, чем соответствующие различия между этими формами на о-ве Кунашир. К примеру, средняя величина генетических различий (θ_S) между всеми парами выборок рыб озёрной формы из оз. Сопочное и речной формы из сравнительно близко расположенного бассейна р. Рейдовая составила 0.0086 (*CI* 0.0054–0.0124), а среднее тотальное различие (θ_P) между ними – 0.0051 (*CI* 0.0031–0.0076), что гораздо меньше, чем при аналогичном сопоставлении выборок кеты с о-ва Кунашир ($\theta_S = 0.024$, $\theta_P = 0.018$, см. выше).

В соответствии с указанным бассейновым принципом рассмотрим раздельно кету из бассейнов рек Рейдовая и Курилка, впадающих соответственно в заливы Простор и Курильский. Эти заливы разделены далеко выступающим в море п-овом Чирип (рис. 1а). Судя по существенным различиям в некоторые годы в возрастном составе производителей кеты в этих заливах, связанным с дисбалансом динамики численности её подходов, маловероятно сколь-либо массовое взаимное перемещение рыб между этими заливами (Каев, 2003), что должно приводить к генетической дифференциации кеты этих двух речных бассейнов (Животовский и др., 2009). Анализ всех выборок кеты из бассейнов рек Рейдовая и Курилка показал, что они образуют два генетических кластера (рис. 5). Их небольшое наложение связано, скорее всего, с выборочным эффектом в большом наборе выборок, вследствие чего “облака” этих двух генетических кластеров размываются и оказываются прилегающими друг к другу. Генетические различия между кетой этих двух речных бассейнов небольшие, но статистически значимые, судя по средней величине различий между всеми парами выборок из этих двух кластеров ($\theta_S = 0.0069$, *CI* 0.0049–0.0094) и тотальными генетическими различиями между этими кластерами ($\theta_P = 0.0027$, *CI* 0.0013–0.0043). Несмотря на относительно малые генетические различия между стадами кеты речных бассейнов Рейдовая и Курилка, практически полное размежевание множественных выборок (рис. 5) указывает на временну́ю (внутри- и межгодовую) устойчивость генетических разли-

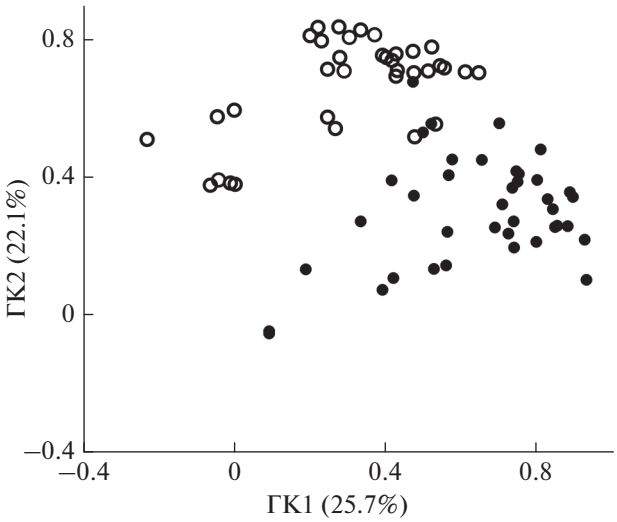

Рис. 5. Генетическая дифференциация выборок кеты *Oncorhynchus keta*: (●) – бассейн р. Рейдовая, (○) – бассейн р. Курилка.

чий между кетой этих двух речных бассейнов в период исследований (2004–2011 гг.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экогеографические единицы и единицы запаса

Ранее проведённое исследование кеты оз. Сопочное (о. Итуруп) позволило предположить, что рыбы речного и озёрного экотипов являются репродуктивно независимыми группировками этого вида (Каев и др., 2008; Животовский и др., 2009). Настоящее исследование подтверждает эту гипотезу для всей кеты южных Курильских о-вов. В связи с этим требует своего объяснения появление некоторых выборок, на первый взгляд, не соответствующих данной концепции. Например, поимка производителей кеты речного экотипа в оз. Сопочное вблизи устья руч. Глубокий. Можно полагать, что здесь произошёл отлов речной формы кеты, скопившейся перед заходом в ручей. Действительно, подобные скопления производителей кеты ежегодно (в 1970–1980-х гг.) отмечали в восточной части оз. Лебединое (бассейн р. Курилка), где значилось обширное нерестилище рыб озёрного экотипа. Однако при обследованиях здесь нерест производителей визуально не фиксировали, а при вскрытии группы площадок на песчаном дне, покрытым толстым слоем ила, не обнаружено ни одного нерестового гнезда, так что скопления кеты на данном участке озера формировались за счёт концентрации производителей перед заходом в приток (Каев, Ардавичус, 1984).

Очень интересным является обнаружение молоди кеты озёрной формы в притоках озёр Лагунное (о. Кунашир) и Сопочное (о. Итуруп). Несмотря на изобилие в реках в апреле–июне гидробионтов, многие из которых являются основными кормовыми объектами мальков кеты (Жуйкова, 1981), часть молоди курильской кеты речного экотипа скатывается в море даже с неполностью резорбированным желточным мешком, переходя на активное внешнее питание в ранний морской период жизни. Для кеты озёрного экотипа, напротив, характерен длительный нагул молоди в пресных водах, где в её пище преобладают личинки и имаго насекомых (Insecta) – до 100% в период их массового вылета, после чего основная часть молоди в конце июня–начале июля скатывается в морские воды (Каев, Ромасенко, 2010). Не исключено, что часть мальков озёрного экотипа может заходить на какое-то время для откорма в притоки озёр, которые к тому же быстрее прогреваются с наступлением весны. Такие мальки легко облавливаются сачком на речных мелководных участках. Напротив, молодь кеты озёрного экотипа, скатывающаяся из оз. Сопочное при сравнительно крупных размерах тела, практически не облавливается мальковой ловушкой, избегая попадания в неё в условиях спокойного течения в верхней части протоки. Её удавалось отлавливать только в средней части протоки, характеризующейся вследствие большого уклона русла бурным течением, среди крупных валунов (Каев, 2003), что и могло сказаться на преимущественном представительстве особей речного экотипа в отловленной пробе покатников.

С учётом таких особенностей и согласно описанным выше географическим и экологическим принципам полученные результаты позволяют выделить и генетически верифицировать на о-вах Итуруп и Кунашир, входящих по классификации Черешнева (1998) в Курильский биогеографический район, следующие ЭГЕ кеты как сравнительно крупные нерестовые группировки этого вида: на о-ве Кунашир озёрная и речная формы, на о-ве Итуруп – речная форма раздельно в бассейнах рек Курилка и Рейдовая, озёрная форма в оз. Сопочное. Дополнительно на о-ве Итуруп мы выделяем шестую ЭГЕ – генетически уникальную кету р. Рыбацкая (рис. 2). ЭГЕ состоят из ряда популяций (субпопуляций) и генетически охарактеризованы нами по множественным выборкам, генетические дистанции между ними представлены в таблице. Генетическая верификация ЭГЕ основана на предложенном ранее критерии: большие генетические различия между популяциями разных ЭГЕ и малые генетические различия между популяциями внутри ЭГЕ (Животовский, 2019, 2021).

Помимо чётко верифицированных ЭГЕ, указанных в таблице, можно выделить ещё несколько ЭГЕ на о-ве Итуруп: кету северной части острова (район **D** помимо оз. Сопочного), рыб бассейна р. Куйбышевка и кету из других водоёмов

Генетические различия между верифицированными экогеографическими единицами кеты *Oncorhynchus keta* островов Кунашир и Итуруп

Остров, экотип, водоём	Кунашир		Итуруп			
	Речной экотип	Озёрный экотип	Р. Рейдовая	Р. Курилка	Оз. Сопочное	Р. Рыбацкая
Кунашир:						
– речной экотип	*0.0065*	0.0239	0.0210	0.0213	0.0278	0.0244
– озёрный экотип	0.0176	*0.0061*	0.0238	0.0268	0.0266	0.0398
Итуруп:						
– р. Рейдовая	0.0164	0.0198	*0.0037*	0.0069	0.0086	0.0151
– р. Курилка	0.0156	0.0218	0.0027	*0.0049*	0.0103	0.0138
– оз. Сопочное	0.0228	0.0225	0.0051	0.0061	*0.0026*	0.0185
– р. Рыбацкая	0.0192	0.0356	0.0116	0.0095	0.0159	*0.0027*

Примечание. В верхней правой части таблицы представлены средние различия (θ_S) между выборками разных экогеографических единиц, в нижней левой части – тотальное различие (θ_P) между ними; по диагонали (выделено курсивом) – средние различия между выборками в пределах каждой экогеографической единицы.

южной части острова. Однако небольшой набор выборок рассматриваемого вида из этих водоёмов не позволяет провести их надёжную генетическую верификацию. Тем не менее их нельзя игнорировать. Действительно, район **D** заметно отличается от района **C** по эколого-географическим характеристикам (см. выше), и мы вправе ожидать, что там нерестятся уникальные популяции кеты (в частности, в р. Славная). Более того, чтобы выявить это, необходимо изучить кету на соседнем о-ве Уруп, так как район **D** на о-ве Итуруп вместе с о-вом Уруп входят в единый физико-географический район Урупский (Ганзей, 2010). Что касается южной части Итурупа, то кета такого крупного в масштабах острова бассейна р. Куйбышевка несомненно претендует на роль отдельной ЭГЕ. Для подтверждения этого необходимо провести более детальное генетическое исследование кеты бассейна этой реки, а также неисследованных озёр южной части Итурупа: Куйбышевского, Благодатного и Доброго.

Как соотносятся между собой ЭГЕ и единица запаса? Под единицей запаса можно понимать популяцию, стадо, локальное стадо или другие группировки вида (Карпенко, 2013). С другой стороны, под ней может пониматься локальная популяция, являющаяся в том числе и единицей промысла (Иванков, Иванкова, 2020). Животовский (2016б) определил единицу запаса как отдельную ЭГЕ со своими географическими и экологическими границами, популяции которой объединены единым планом управления (воспроизводства, промысла, охраны). Выделение ЭГЕ в качестве кандидатов на роль единиц запаса может оказаться важным при разработке стратегии управления внутривидовыми группировками. Что важно: разными единицами запаса можно управлять независимо от других единиц запаса данного вида.

Из сказанного следует, в том числе, что перевозки рыбы из популяций-доноров других единиц запаса нарушают сложившуюся эколого-генетическую структуру популяции-реципиента. Для кеты южных Курильских о-вов это означает, в частности, крайнюю нежелательность (вплоть до полного запрета) перевозок оплодотворённой икры или иного генетического материала между заводскими или дикими популяциями разных островов, озёрными и речными популяциями даже в пределах острова, а также запрет осуществлять рыбоводную, хозяйственную или иную деятельность, приводящую к перемешиванию озёрной и речной форм кеты. Перевозки могут осуществляться между водоёмами в пределах одной ЭГЕ, если это не затрагивает популяции другого экотипа в этих водоёмах.

Выделение ЭГЕ может оказаться важным также для разработки стратегии воспроизводства и охраны редких видов и популяций (Zhivotovsky et al., 2015b). В масштабах Дальнего Востока озёрная кета – редкая форма, отмеченная только на южных Курильских о-вах, поэтому её экологическая и генетическая уникальность должны требовать статуса, подлежащего охране. К такой же категории мы относим речную кету р. Рыбацкая (о. Итуруп).

В целом основным результатом нашей работы можно считать возможность показать на примере сложно структурированной южнокурильской кеты практически реализуемую способность выделения экогеографических единиц (ЭГЕ), на основе которых можно рационально управлять запасами вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0112-2019-0002 (подтема “Эколого-генетическая структура вида”). Финансирование работы поддержано грантом Российского научного фонда №19-16-00101.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны персоналу Сахалинрыбвода (г. Южно-Сахалинск), ЛРЗ “Рейдовый” и “Курильский” (о. Итуруп), заповедника “Курильский” (о. Кунашир), лаборатории генетических проблем идентификации ИОГен РАН, а также С.В. Сидоровой (СКТУ ФАР); В.Г. Самарскому, Г.С. Рудаковой, М.Ю. Кручинину (Сахалинрыбвод); Г.Н. Кулинскому (Южно-Курильская КНС Сахалинрыбвода); Л.К. Фёдоровой (Гидрострой); Д.В. Авдееву, Х.Ю. Киму (СахНИРО); А.И. Никифорову (МГИМО) и многим другим нашим друзьям и коллегам за помощь в сборе и анализе биологического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Сахалинской области. 1993. Южно-Сахалинск: ВКФ ДВО, 80 с.

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 39–47.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–925.

Богатов В.В. 2002. Биогеографические проблемы Курильского архипелага // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. С. 150–160.

Ганзей К.С. 2010. Ландшафты и физико-географическое районирование Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 214 с.

Глубоковский М.К., Павлов Д.С., Леман В.Н. и др. 2010. Методические рекомендации по организации РХЗЗ на примере лососевых рыб Дальнего Востока России // Лососевые рыбохозяйственные заповедные зоны на Дальнем Востоке России. М.: Изд-во ВНИРО. С. 98–122.

Животовский Л.А. 2016а. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 323–333.

Животовский Л.А. 2016б. Провизорное районирование единиц запаса кеты Дальнего Востока России // Бюл. № 11. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 193–198.

Животовский Л.А. 2019. Экогеографические единицы и единицы запаса вида в пресноводных экосистемах (на примере кеты о. Сахалин) // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. С. 276–278.

Животовский Л.А. 2021. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”, 600 с.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. 2009. Генетические принципы экологической сертификации промысла тихоокеанских лососей // Бюл. № 4. реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 117–125.

Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др. 2010. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России // Бюл. № 5. реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 53–63.

Жуйкова Л.И. 1981. Количественные данные о бентосе в реках Итурупа // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 60–62.

Иванков В.Н. 1984. Экотипы проходных рыб, роль экотипов в эволюции видов // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 5–9.

Иванков В.Н. 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 85–91.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2020. Эколого-темпоральная дифференциация, единицы запаса и сохранение популяционного разнообразия анадромных рыб // Биология моря. Т. 46. № 2. С. 85–90.

Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.

Каев А.М., Ардавичус А.И. 1984. Топография нерестилищ кеты южных Курильских островов. Сообщение 1. Нерестовые водоемы, связанные с зал. Курильский, остров Итуруп // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск: Сахалин. отд. Географ. о-ва СССР. С. 111–114.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2010. Морфобиологические особенности речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 318–327.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2017. Горбуша и кета острова Кунашир (структура популяций, воспроизводство, промысел). Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 124 с.

Каев А.М., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. и др. 2008. О генетической дифференциации кеты речного и озёрного экотипов на о. Итуруп (Курильские острова) // Современное состояние водных биоресурсов. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 372–374.

Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А. 2021. К вопросу об эффективности крупномасштабного разведения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) на острове Итуруп (Курильские острова) // Биология моря. Т. 47. № 6. С. 000–000.

Карпенко В.И. 2013. Оценка состояния запасов и управление промыслом тихоокеанских лососей на Камчатке. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ, 64 с.

Карпенко В.И., Рассадников О.А. 2004. Состояние запасов дальневосточных лососей (Salmonidae) в современный период (1972–2002) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 7. С. 14–26.

Корытный Л.М. 2017. Бассейновая концепция: от гидрологии к природопользованию // География и природ. ресурсы. № 2. С. 5–16. https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2017-2(5-16)

Леман В.Н., Смирнов Б.П., Точилина Т.Г. 2015. Пастбищное лососеводство на Дальнем Востоке: современное состояние и существующие проблемы // Тр. ВНИРО. Т. 153. С. 105–120.

Мартыненко А.Б., Бочарников В.Н. 2008. Экологическое районирование Дальнего Востока // Изв. РАН. Сер. географ. № 2. С. 76–84.

Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.

Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing // J. R. Stat. Soc. Series B. Stat. Methodol. V. 57. P. 289–300.

George D., Mallery P. 2005. SPSS for Windows step by step. Boston: Pearson, 386 p.

Lewis P.O., Zaykin D. 2001. GDA (Genetic data analysis): Computer program for the analysis of allelic data. Storrs: UConn. (http://phylogeny.uconn.edu/software/).

Klovach N., Leman V., Gordeev I. 2021. The relative importance of enhancement to the production of salmon on Iturup Island (Kuril Islands, Russia) // Rev. Aquac. V. 13. P. 664–675.
https://doi.org/10.1111/raq.12493

Urawa Sh., Beacham T.D., Fukuwaka M., Kaeriyama M. 2018. Ocean ecology of chum salmon // The ocean ecology of Pacific salmon and trout. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 161–317.
https://doi.org/10.47886/9781934874455

Weir B.S. 1996. Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data. Sunderland: Sinauer Assoc., 445 p.

Zhivotovsky L.A., Kordicheva S.Yu., Shaikhaev E.G. et al. 2015a. Efficiency of the inbreeding coefficient f and other estimators in detecting null alleles, as revealed by empirical data of locus Oke3 across 65 populations of chum salmon, Oncorhynchus keta // J. Fish Biol. V. 86. № 1. P. 402–408.
https://doi.org/10.1111/jfb.12568

Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al. 2015b. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // Conserv. Genet. V. 16. P. 431–441.
https://doi.org/10.1007/s10592-014-0670-4