

**ЭКОЛОГО-ТЕМПОРАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ РОДА *ONCORHYNCHUS***

В.Н. Иванков, Е.В. Иванкова

*Дальневосточный федеральный университет, ул. Октябрьская, 27,
Владивосток, 690950, Россия. E-mail: ivankov-bio@mail.ru*

На примере тихоокеанских лососей показана иерархическая организация внутривидовой дифференциации анадромных рыб. В большинстве районов размножения у лососей отмечено наличие эколого-темпоральных (сезонных) рас, а также внутривидовых темпоральных популяций. Учет эколого-темпоральной дифференциации и популяционной структуры рыб необходим при организации их промысла, искусственного разведения и интродукции.

**ECOLOGICAL AND TEMPORAL ORGANIZATION OF POPULATIONS
OF PACIFIC SALMON (GENUS *ONCORHYNCHUS*)**

V.N. Ivankov, E.V. Ivankova

*Far Eastern Federal University, 27 Oktyabrskaya Str., Vladivostok, 690950, Russia.
E-mail: ivankov-bio@mail.ru*

The hierarchical organization of intraspecific differentiation of anadromous fish was shown on the example of Pacific salmon. There are ecological and temporal (seasonal) races, as well as temporal intraspecies populations in most areas of salmon reproduction. Assessment of the differentiation and the population structure of fish is required for the fisheries management, the salmon introduction and artificial breeding.

Изучение популяционной организации животных, в частности рыб, становится всё более актуальным. Это связано как с необходимостью поддержания биологического разнообразия внутривидовой структуры, так и с регуляцией численности популяций.

Отмечено, что в последние десятилетия отмечаются существенные изменения не только численности многих популяций (стад) промысловых видов, но также их структуры и биологических показателей рыб. Это касается и ряда локальных стад тихоокеанских лососей. Существенно меняются размеры тела, плодовитость, возраст полового созревания, соотношение полов приходящих на нерест лососей. В ряде районов изменялись также сроки и динамика нерестового хода рыб (Путивкин, 1999; Рослый, 2002; Шунтов, Темных, 2008; Каев, 2010; Иванков, 2013; и др.).

Каковы же причины изменения численности и структуры популяций анадромных рыб, в частности тихоокеанских лососей, наблюдаемые в последние годы?

Одной из них может быть недостаточная информация или игнорирование сведений о популяционной организации и эколого-темпоральной дифференциации популяций, приходящих в реки на нерест лососей. Это положение мы попытались аргументировать в настоящей работе.

Прежде всего, необходимо дать основу представлений о внутривидовой дифференциации тихоокеанских лососей и терминологии, употребляемой для обозначения различных экологических и темпоральных группировок, обнаруживаемых у различных видов.

До недавнего времени в основу представлений о внутривидовой эколого-темпоральной дифференциации тихоокеанских лососей и соответствующей терминологии, употребляемой для обозначения различных темпоральных группировок (сезонных рас) принималось, прежде всего, время нерестовой миграции в реки и нереста рыб.

Что касается эколого-темпоральной дифференциации лососей, то до недавнего времени она была известна и учитывалась при организации промысла на уровне сезонных форм (рас). Как правило, в бассейне одной реки размножаются две сезонные расы – летняя и осенняя (кета, горбуша) или весенняя и летняя (нерка, чавыча). Однако, в последнее время были описаны новые сезонные формы. Для кеты кроме летней и осенней добавились весенняя, а также летняя ранняя, летняя поздняя (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995; Кузицин и др., 2010). С учётом ранее выделенных форм кеты (Гриценко и др., 1987) амурской летней, камчатской летней, амурской осенней и камчатской осенней только у кеты насчитывается к настоящему времени 9 рас.

Кроме того, у лососей в некоторых реках отмечается также зимний ход, например, у кижуча и чавычи (Смирнов, 1960, 1975; Godfrey, 1965; Healey, 1991; Зорбиди, 2010). Кроме того, у симы отмечены ещё две формы: весенне-летняя и летне-осенняя (Иванков, Свицкий, 1976; Иванков, 1997).

Анализ экологии размножения темпоральных рас позволил выяснить, что сезонные расы у всех видов лососей различаются не только временем захождения в реки на нерест, но и условиями размножения. Лососи ранних рас нерестятся на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, поздние – на ключах (выходе грунтовых вод). Температурный режим на этих нерестилищах существенно различен. Для лососей ранних рас характерны высокие температуры в период нереста и низкие – в зимний период, для лососей поздних рас – более низкие в период нереста и существенно более высокие в зимний период (рис. 1). Например, у горбуши для летней расы – в среднем 11,5 °С и 0,5 °С, для осенней – 7–8 °С и 4–5 °С. Для кеты эти значения равны для первого случая 9,8–13,6 °С и 0,1 °С, для второго – 7–10 °С и 1,5–2,5 °С. Аналогичные различия наблюдаются и у других видов лососей (Леванидов, 1969; Волобуев, 1984; Леман, 1988; Зорбиди, 1988; Ильина, 1990; Волобуев, Рогатных, 1997; Голубь, 2007; Шунтов, Темных, 2008; Волобуев, Марченко, 2011; Кульбачный, Иванков, 2011) (табл. 1).

Анализ эколого-темпоральной дифференциации популяций, проанализированных видов тихоокеанских лососей позволяют констатировать, что, несмотря на наличие популяций с самыми различными сроками нерестовой миграции и нереста, у всех шести видов отмечаются две генеральные стратегии размножения. Популяции с ранним нерестом размножаются на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, а популяции с более поздним – на ключевых нерестилищах, в местах выхода грунтовых вод. Особенно чётко эти репродуктивные стратегии проявляются при наличии сезонных форм (рас) при размножении лососей в бассейне одной реки.

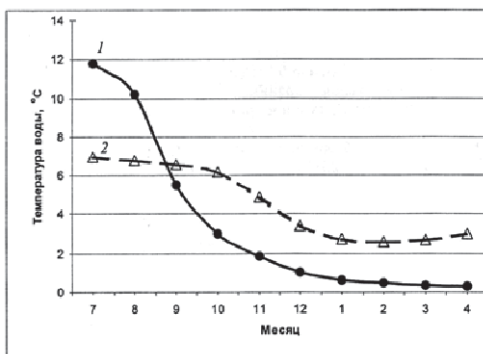


Рис. 1. Динамика интегрированной месячной температуры воды на нерестилищах русловых (1) и ключевых (2) рас тихоокеанских лососей разных частей ареала размножения.

Ранние расы у различных видов могут мигрировать в реки и размножаться в разные сезоны года – весной, ранним или поздним летом, поздние расы – летом, ранней и поздней

Таблица 1.

Сроки нерестовой миграции и температурный режим на нерестилищах кеты в разных водотоках р. Тугур (Кульбачный С.Е., Иванков В.Н., 2011)

Темпоральная группировка (ход)	Места нереста	Период прихода на нерестилища	Температура воды, °С	
			летняя/зимняя	разница (в среднем)
1-я	протока Гадек, руч. Грунтовый, р. Ассыни	II декада июля – II декада августа	8 – 10,8 0,1 – 0,4	9,2
2-я	реки Муникан, Ассыни	III декада августа	3,8 – 4,0 0,6 – 1,2	3,0
3-я	р. Конин, слияние рек Конин и Ассыни; р. Тугур	I и II декады сентября	4,0 – 4,5 1,0 – 2,0	2,8

осенью и даже зимой, а у некоторых видов – вплоть до весны. Чтобы избежать возможной путаницы и ошибок в суждениях о принадлежности к той или иной расе целесообразно (по аналогии с кетой и горбушей) раннюю эколого-темпоральную форму (расу), чаще называемую летней, удобнее называть «русловой», а позднюю (чаще называемую осенней) – «ключевой» формой (расой). В большинстве рек рыбы ранних (руслowych) рас нерестятся в верхних участках рек, а поздних (ключевых) – в более нижних участках рек, либо в озёрах (у нерки) (Иванков и др., 2010; Иванков, Иванкова, 2013).

Выяснено, что лососи этих рас отличаются не только сроками, местами, условиями нереста и некоторыми морфологическими признаками. У них обнаруживаются также существенные генетические различия в разных регионах их репродуктивных ареалов (Иванкова, Борисовец, 2002; Иванков, 2008).

Наследственная обусловленность сроков, мест и условий размножения эколого-темпоральных рас и стабильность этих показателей в непрерывном ряде поколений свидетельствует о правомочности выделения их на уровне самостоятельных внутривидовых экологических рас (intraspecies), являющихся по сути экологическими подвидами.

Кроме сезонных рас в некоторых реках (как правило, крупных) обнаруживаются более мелкие темпоральные группировки – так называемые ходы или подходы (Воловик, 1968; Бирман, 1977; Кульбачный, Иванков, 2004). На примере подобных ходов осенней кеты в бассейне р. Амур (рис. 2) И.Б. Бирман показал, что эти ходы отмечаются постоянно из года в год и являются реально существующими группировками рыб, формирование которых не зависит от колебаний водности Амурского лимана. Доказательством обособленности этих группировок служит то, что динамика размерно-полового состава в каждой из них ежегодно повторяется: на протяжении нерестового хода каждой группировки повторяется та же динамика размеров тела о соотношении полов, которая обычно наблюдается в период нерестового хода какой-либо популяции не разделённой на субпопуляции. В начале каждого последующего хода рыбы бывают крупнее, а процент самцов выше, чем в конце предыдущего (рис. 3).

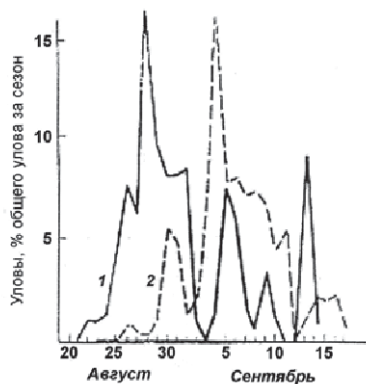


Рис. 2. Динамика уловов осенней кеты в Амурском лимане, в процентах за сезон (Бирман, 1977). 1 – северо-западное побережье (Пуир), 2 – северо-восточное побережье (Рыбновск).

Реальность существования темпоральных популяций (ходов) подтверждается тем, что в рядах по-

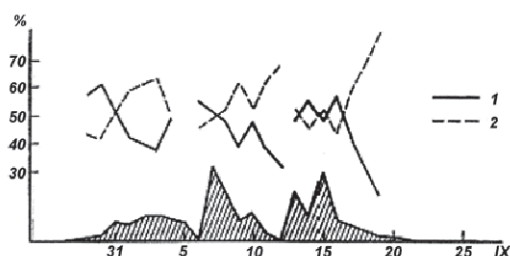


Рис. 3. Динамика уловов и соотношение полов по дням хода осенней кеты в Амурском лимане (Бирман, 1977).
1 – самцы; 2 – самки.

Наряду с локально-темпоральными популяциями в различных частях видовых ареалов обнаружены внутрисосовые популяции, характеризующиеся значительной изменчивостью морфобиологических признаков, выработанных при обитании в различного типа водоёмах (экоотипы). Экоотипы лососей были изучены на примере симы, горбуши и кеты (Иванков, 1985, 2008). Рыбы этих экоотипов различаются размерами тела,

колений они обнаруживают значительное сходство и ежегодно совпадают по срокам анадромной миграции. Выяснено, что так называемые ходы (подходы) представляют собой популяции, размножающиеся в разных притоках крупных рек, разноудалённых от их устья и имеющие различные биологические показатели (табл. 2 и рис. 4). По сути это локально-темпоральные популяции, в определённой степени являющиеся единицами запаса рыб того или иного бассейна. Хорошим примером здесь может служить осенняя кета р. Амур (Бирман, 1956, 1977). В период миграции на нерест в бассейне Амура отмечаются три основных периода (хода) нерестовой миграции осенней кеты. Первый ход представлен рыбами, мигрирующими в верхние притоки Амура (бассейн р. Тунгуска), второй – средние (бассейн р. Усуури) и третий – низовые притоки Амура.

Аналогичные локально-темпоральные популяции (ходы) отмечены и для других районов размножения кеты, а также других видов лососей (Световидова, 1961; Воловик, 1968; Иванков и др., 1984, 2008; Путивкин, 1999; Кульбачный, Иванков, 2004; Марченко, 2004; Иванков и др., 2010).

Наряду с локально-темпоральными популяциями в различных частях видовых ареалов обнаружены внутрисосовые популяции, характеризующиеся значительной изменчивостью морфобиологических признаков, выработанных при обитании в различного типа водоёмах (экоотипы). Экоотипы лососей были изучены на примере симы, горбуши и кеты (Иванков, 1985, 2008). Рыбы этих экоотипов различаются размерами тела,

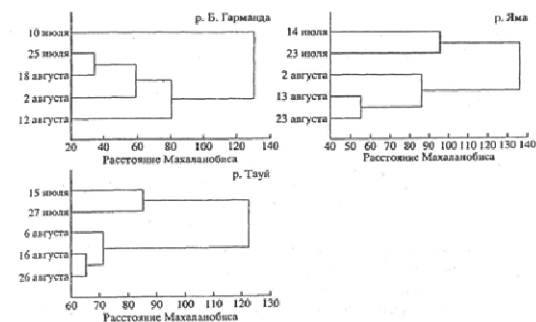


Рис 4. Дендрограмма сходства выборок североохотоморской кеты по экстерьерным признакам в период анадромной миграции (Волобуев и др., 2005).

Таблица 1.

Длина тела (по Смиуту) осенней кеты в лимане и притоках р. Амур (Бирман, 1956, с изменениями и добавлениями)

год	р. Амгунь		р. Хор (бассейн р. Усуури)		р. Кур (бассейн р. Тунгуска)		лиман Амура (р-н мыса Озерлах)	
	длина, см	п	длина, см	п	длина, см	п	длина, см	п
1948	65,9	540	67,1	387	74,0	?	67,4	3622
1949	63,3	2000	68,9	369	78,0	435	66,1	2424
1950	65,1	1416	69,1	108	72,3	300	66,2	5150
1951	63,3	403	71,4	415	72,7	350	66,2	2475
1952	65,4	412	70,6	345	75,0	?	69,1	1827
1953	63,3	551	67,9	100	70,4	101	66,9	1770
в среднем за 6 лет	64,4	5322	69,2	1724	73,7	>118	67,0	17268

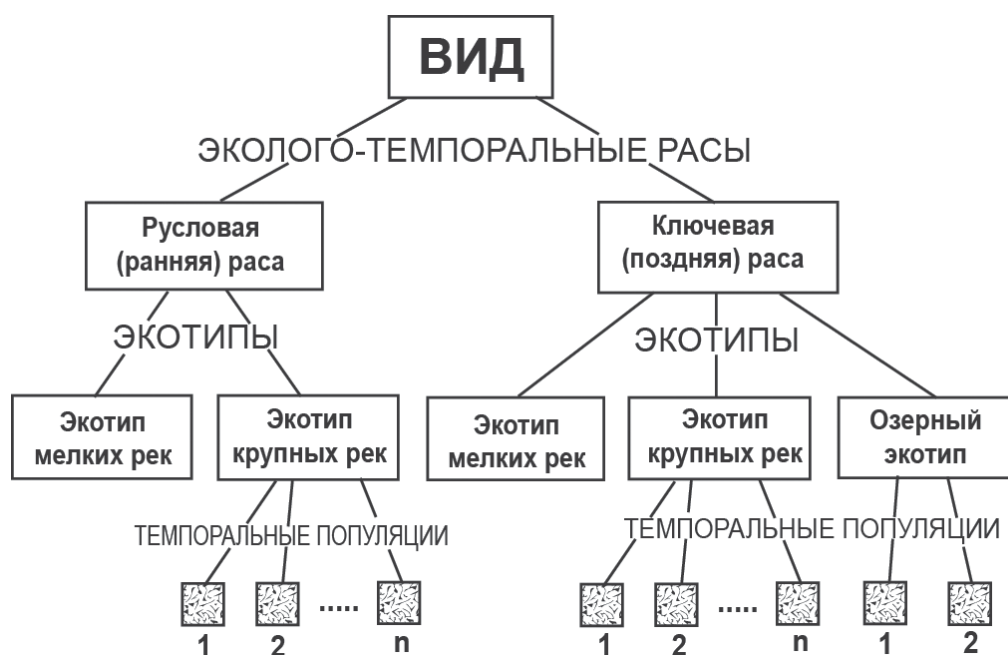


Рис. 5. Внутривидовая эколого-темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей.

темпом роста, плодовитостью, размерно-половыми характеристиками, зрелостью гонад при заходе в реки на нерест.

Таким образом, у лососей рода *Oncorhynchus* обнаруживается довольно сложная внутривидовая иерархия: вид – эколого-темпоральные (сезонные) расы – экотипы – локально-темпоральные популяции (рис. 5). Подобная иерархическая структура и популяционная организация крупных стад у лососей в силу хорошо развитого хоминга и адаптаций к условиям и срокам размножения исторически сложилась в течение многих тысячелетий и характерна для каждого региона и конкретных бассейнов рек, принадлежащих к различным гидрогеологическим районам.

В настоящее время в силу нерационального ведения промысла мигрирующих на нерест лососей, без знания и учёта эколого-темпоральной и популяционной организации нерестовых стад в некоторых районах происходит снижение численности, ухудшение биологических показателей и разрушение естественной экологической и генетической структуры популяций лососей вплоть до исчезновения важных структурных элементов крупных локальных стад. Отсутствие учёта эколого-темпоральной и экотипической дифференциации при искусственном разведении и интродукции лососей в другие районы также приводит к негативным последствиям: измельчанию рыб, уменьшению плодовитости, снижению генетического разнообразия и, в конечном итоге, к снижению воспроизводительной способности популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирман И.Б. 1956.** Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // *Вопр. ихтиологии*. Вып. 7. С. 158–173.
- Бирман И.Б. 1977.** О внутривидовых группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 17, вып. 5. С. 879–889.
- Волобуев В.В. 1984.** Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии её молоди в бассейне реки Тауй (северо-охотоморское побережье) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 24, вып.6. С. 953–963.

- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю. 1997.** Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 30, вып. 2. С. 221–228.
- Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л. 2005.** Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 45, вып. 4. С. 489–501.
- Волобуев В.В., М.В., Марченко С.Л. 2011.** Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). Магадан: Изд-во МагаданНИРО. 303 с.
- Воловик С.П. 1968.** О возможности применения методов морфометрии для определения локальных популяций горбуши. // Изв. ТИНРО. Т. 65. С. 97–107.
- Голубь Е.В. 2007.** Нерка *Oncorhynchus nerka* Чукотки: биология, распространение, численность: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. 1987.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши: монография. Москва: Агропромиздат 168 с.
- Заварина А.О. 1995.** Морфобиологическое описание «весенней» формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб западно-камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. 3. С. 120–124.
- Зорбиди Ж.Х. 1988.** Экология ранних стадий развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) поздней расы // Вопр. ихтиологии. Т. 28, вып. 1. С. 70–76.
- Зорбиди Ж.Х. 2010.** Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 306 с.
- Иванков В.Н., Свирский В.Г. 1976.** Сезонные расы у симы *Oncorhynchus masou* Brevoort // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). Л., С. 40–41.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е. 1984.** Биология проходных рыб южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 10–36.
- Иванков В.Н. 1985.** Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 47–54.
- Иванков В.Н. 1997.** Изменчивость и микроэволюция рыб: монография. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 124 с.
- Иванков В.Н. 2008.** Микроэволюция и популяционная организация рыб: монография. Владивосток: Изд-во ДВГУ. 168 с.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В., Кульбачный С.Е. 2010.** Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. Т. 163. С. 91–105.
- Иванков В.Н. – 2011.** Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. Т. 167. С. 101–109.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013.** Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальные сходства и видовые различия) // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 103–118.
- Иванкова Е.В., Борисовец Е.Э. 2002.** Морфологический и генетический анализы темпоральных группировок кеты *Oncorhynchus keta* реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 43, вып. 4. С. 489–502.
- Ильина Л.В. 1990.** Различия температурного и кислородного режимов в нерестовых буграх нерки на нерестилищах разных типов // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 27–32.

- Каев А.М. 2010.** Некоторые вопросы динамики стада горбуши в связи с ее темпоральной структурой // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-центр. С. 89–96.
- Кузищин К.В., Груздева В.А., Савваитова К.А., и др. 2010.** Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 50, вып. 2. С. 202–215.
- Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. 2004.** Темпоральные субпопуляции тихоокеанских лососей // Региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии: тез. докл. Владивосток: ДВГУ. С. 78–79.
- Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. 2011.** Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вопр. ихтиологии. Т. 51, вып. 1. С. 70–79.
- Леман В.Н. 1988.** Типизация нерестилищ лососей рода *Oncorhynchus* по фильтрационному и термическому режиму в грунте бассейна реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 28, вып. 5. С. 754–763.
- Леванидов В.Я. 1969.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. – 230 с.
- Марченко С.Л. 2004.** Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: 24 с.
- Николаева Е.Т., Овчинников К.А. 1988.** О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиологии. Т. 28, вып. 3. С. 493–497.
- Путивкин С.В. 1999.** Биология и динамика численности анадырской кеты: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: 24 с.
- Рослый Ю.С. 2002.** Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаровск. книжн. изд-во. 212 с.
- Световидова А.А. 1961.** Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. Вып. 17. С. 14–23.
- Смирнов А.И. 1960.** К характеристике биологии размножения и развития кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. VI, № 1. С. 15–19.
- Смирнов А.И. 1975.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей: монография. М.: МГУ. 336 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах: монография. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центра. 481 с.
- Godfrey H. 1965.** Coho salmon in offshore waters // Salmon of the North Ocean. Part 9: Coho, chinook and masu salmon in offshore waters, Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. № 16. P. 1–39.
- Healey M.C. 1991.** Life History of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Pacific Salmon Life Histories: Vancouver: UBC Press Univ. of British Columbia. P. 313–393.