

УДК 597.552:511.033

**В.Н. Иванков, Е.В. Иванкова\***Дальневосточный федеральный университет,  
690950, г. Владивосток, ул. Октябрьская, 27**АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ  
НА ВНУТРИВИДОВУЮ ЭКОЛОГО-ТЕМПОРАЛЬНУЮ  
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЮ И СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ  
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ**

На примере тихоокеанских лососей показано, что при организации промысла, искусственного разведения и интродукции анадромных рыб игнорирование сведений об их популяционной организации приводит к снижению численности, ухудшению биологических показателей и нарушению естественной структуры популяций. Учет внутривидовой темпоральной дифференциации и популяционной организации рыб при ведении промысла и искусственном разведении способствует устойчивости экологической и генетической структуры эксплуатируемых стад и позволяет поддерживать их численность на высоком уровне.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, внутривидовая дифференциация, искусственное разведение, интродукция, промысел.

**Ivankov V.N., Ivankova E.V.** Anthropogenic impact on intraspecific ecological-temporal differentiation and structure of populations of pacific salmon // Izv. TINRO. — 2015. — Vol. 181. — P. 23–34.

Intraspecific temporal differentiation and population structure should be accounted in fishery, artificial breeding and introduction of anadromous species to provide stability of their ecological and genetic structure and maintain their high abundance. There is shown for the case of pacific salmon that ignoring of the population structure causes decreasing of the populations and distortion of their natural structure.

**Key words:** pacific salmon, intraspecific differentiation, artificial breeding, introduction, fishery.

**Введение**

Анализ структуры популяций анадромных рыб, в том числе тихоокеанских лососей, за период последних трех десятилетий позволил обнаружить существенные изменения в биологических показателях рыб в различных регионах их размножения (Путивкин, 1999; Иванкова и др., 2000; Алтухов, 2001, 2003; Паренский, Шевляков, 2001; Рослый, 2002; Каев, 2010; Иванков, 2011; и др.). Это касается размеров тела, возраста, плодовитости, соотношения полов, темпов роста и других показателей приходящих на нерест рыб. В некоторых районах размножения изменились сроки и

---

\* Иванков Вячеслав Николаевич, доктор биологических наук, профессор, e-mail: ivankov-bio@mail.ru; Иванкова Елена Вячеславовна, научный сотрудник, e-mail: ivankova.dvfu@mail.ru.

Ivankov Vyacheslav N., D.Sc., professor, e-mail: ivankov-bio@mail.ru; Ivankova Elena V., researcher, e-mail: ivankova.dvfu@mail.ru.

динамика нерестового хода рыб (Шунтов, Темных, 2008; Каев, 2010; Иванков, 2011; и др.). Причинами наблюдаемых изменений структуры нерестовых популяций называются обычно такие, как влияние нерационального ведения и селективность промысла, искусственное разведение, изменение плотности популяций рыб, влияние климатических факторов и др. Для восстановления численности популяций и поддержания её на определённом уровне проводятся мероприятия по искусственному разведению лососей, однако часто они оказываются малоэффективными. Каковы же причины изменения численности и структуры популяций анадромных рыб, наблюдаемые в последние годы? Одной из них может быть недостаточная информация или игнорирование сведений о популяционной организации и эколого-темпоральной дифференциации популяций лососей, приходящих в реки на нерест. 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. В соответствии с этим темпоральные группировки (расы) обозначались терминами: весенняя, весенне-летняя, летняя ранняя, летняя, летняя поздняя, осенняя, ранняя, поздняя (Берг, 1934, 1953; Грибанов, 1948; Tanaka, 1965; Иванков, 1967, 1971; Зорбиди, 1974, 2010; Смирнов, 1975; Иванков, Свирский, 1976; Коновалов, 1980; Вронский, 1983; Крогиус, 1983; Горшков и др., 1985; Николаева, Овчинников, 1988; Волобуев и др., 1990, 2005; Wilmot et al., 1994; Winans et al., 1994; Заварина, 1995; Каев, 2002; Иванков и др., 2010; Кузицин и др., 2010).

Ранее, до 1980-х гг., было принято считать, что в северных реках охотского побережья Камчатки, р. Анадырь размножаются лососи летней расы, поскольку нерестовый ход и нерест происходят в летнее время (Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Иванков, 1970; Куликова, 1972; Черешнев, 1980; и др.). Более поздние и детальные исследования позволили установить, что здесь в большинстве рек обнаруживаются разные по срокам захода в реки и нереста формы кеты (ранняя и поздняя), которые аналогичны летней и осенней кете бассейна р. Амур (Волобуев, 1984; Салменкова и др., 1986; Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990, 2005; Бачевская, 1992; Макоедов, 1999; Кульбачный, Иванков, 2011; и др.). В этих районах обнаружены темпоральные формы и у горбуши, аналогичные сезонным расам этого вида, описанным ранее (Ионов, 1987; Пустовойт, 1999; Агапова и др., 2003; Марченко, 2004).

Таким образом, становилось очевидным, что для того, чтобы иметь верное суждение о принадлежности лососей к той или иной форме (расе), необходимо было определить место и условия размножения их в каждом конкретном случае (в том или ином районе видового ареала). Наибольшее количество сезонных форм (рас) было выделено у широко распространенного вида тихоокеанских лососей — кеты. Из перечисленных выше 8 названий сезонных форм лососей 7 (весенняя, летняя ранняя, летняя, летняя поздняя, осенняя, ранняя, поздняя) относились к кете.

Анализ сроков нерестовой миграции и условий размножения лососей позволил выяснить, что по сути все упомянутые формы объединяются в две эколого-темпоральные расы: одна из них представлена рыбами, устраивающими нерестовые гнёзда на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, другая — на ключевых нерестилищах, на выходе грунтовых вод. Эти две формы, изученные у кеты и горбуши, были названы соответственно «русловой» и «ключевой» расами (Иванков и др., 2010; Иванков, 2011). В местах их симпатрического распространения русловая раса приходит в реки на нерест в более ранние сроки в сравнении с ключевой. Аналогичные результаты и выводы получены и по другим видам лососей (Иванков, Иванкова, 2013).

Фактически это две генеральные стратегии размножения тихоокеанских лососей, которые прежде всего и определяют существование основных эколого-темпоральных группировок, по сути представляющих собой экологические подвиды. Каждая из двух эколого-темпоральных рас может быть представлена внутривидовыми группировками — экотипами. Для горбуши, симы и кеты экотипы — это популяции мелких и крупных рек (Иванков, 1985, 1997), которые различаются не только морфологией тела, но также сроками нерестовой миграции в реки, зрелостью гонад и степенью выраженности брачного наряда в период захода в реки на нерест.

Как правило, в бассейне одной реки размножаются две сезонные расы — летняя и осенняя (кета, горбуша, кижуч) или весенняя и летняя (нерка, чавыча). Однако кроме этого в некоторых реках отмечается также зимний ход лососей, например у кижуча (Андреева, 1954; Godfrey, 1965; Смирнов, 1975; Зорбиди, 2010). В южных районах Северной Америки известен зимний нерест и у чавычи (Смирнов, 1975; Healey, 1991). Кроме того, у симы отмечены ещё две формы (расы): весенне-летняя и летне-осенняя (Иванков, Свирский, 1976; Иванков, 1997).

Сроками нереста различаются также экотипы нерки — речная и озёрная нерка. Речная нерестится раньше, озёрная, как правило, на месяц позже. Это известно, например, для бассейна оз. Азабачьего (Коновалов, 1980; Ильина, 1990) и некоторых других озёр Камчатки (Остроумов, 1982, 1985), а также для р. Славной и оз. Красивого на о. Итуруп (Курильские острова) (Иванков, 1968а, 1984а) и для ряда рек и озёр североохотского побережья (Волобуев, Марченко, 2011).

Продолжительность хода ранней (русловой) или поздней (ключевой) рас определяется в основном наличием (или отсутствием) внутрисрасовых темпоральных группировок лососей (ходов, или подходов), которые хорошо выражены и изучены у таких видов, как кета, горбуша и сима (Световидова, 1961; Бирман, 1977; Иванков и др., 1984; Семенченко, 2006; Колпаков и др., 2008). Эти ходы известны прежде всего из бассейнов крупных рек и представляют собой темпоральные популяции, размножающиеся в притоках, разноудаленных от устьев этих рек. По сути это локально-темпоральные популяции, в определённой степени являющиеся единицами запаса рыб того или иного бассейна.

У сезонных (эколого-темпоральных) рас лососей обнаруживаются также и существенные стабильные генетические различия. Это убедительно продемонстрировано, например, результатами семилетних исследований частоты ряда аллозимных локусов в популяциях летней и осенней амурской и камчатской кеты (Салменкова и др., 1994; Алтухов, 2003). Также были выявлены большие генетические различия и между летней и осенней кетой р. Юкон посредством анализа ПДРФ мтДНК (Cronin et al., 1993; Wilmot et al., 1994).

Интересно, что различия обнаружены в аллельных частотах локусов ESTD\* и mIDHP-1\* как между летней и осенней кетой в р. Амур, так и в р. Юкон (Салменкова и др., 1989, 1994; Wilmot et al., 1994). В бассейне р. Камчатка летняя и осенняя формы также различаются не только сроками хода на нерест, размерами, морфологией тела, но и генетически (Иванкова, 1997; Ivankova, 2001; Иванкова, Борисовец, 2002). У кеты осенней расы р. Камчатка найден редкий аллель \*120 по локусу LDH-B2\*. Он же найден у осенней кеты р. Тымь (Салменкова и др., 1986) и у поздней (осенней) расы р. Тауй (Winans et al., 1994). У летней кеты р. Камчатка по локусу sIDHP-2\* с высокой частотой (0,116–0,128) встречен аллель \*110, который отсутствует у осенней расы (Иванкова, Ефремов, 2009). Значимая генетическая дифференциация наблюдается между ранними и поздними подходами горбуши в нерестовые реки восточного Сахалина (Алтухов и др., 1997; Брыков и др., 1999), а также в реки Аляски (Garrett et al., 2001).

Н.Е. Полякова с соавторами (2006), исследовавшие изменчивость митохондриальной ДНК кеты, считают, что основным фактором изоляции сезонных рас, по-видимому, является генетически детерминированное время нереста. Здесь следует добавить, что не меньшую детерминированность сроков нереста могут определять место и условия нереста лососей. Это касается не только эколого-темпоральных рас, экотипов, но также, хотя и в меньшей степени, и локально-темпоральных популяций.

Приведенные выше сведения указывают на сложную популяционную организацию и существенную эколого-темпоральную дифференциацию тихоокеанских лососей.

Цель представленной работы — на основе вышеупомянутых сведений о структуре лососевых популяций выяснить причины изменений численности и биологических показателей популяций лососей, размножающихся в различных регионах Дальнего Востока.

## **Результаты и их обсуждение**

### *Влияние промысла и искусственного разведения на биологические показатели лососей, приходящих на нерест*

Уже сравнительно давно было известно влияние промысла, в силу его селективного воздействия, на биологические показатели лососей нерестовой части популяций. Нами было отмечено увеличение относительной численности самцов (до 70–75 %) и уменьшение размеров тела рыб в популяциях южнокурильской горбуши в 1960-е гг. под влиянием морского японского промысла (Иванков, 1968б). По этой же причине отмечалось существенное увеличение относительной численности самок и уменьшение размеров тела у амурской осенней кеты (Бирман, 1963). Ю.С. Рослый (1990) приводит данные, показывающие, что многолетний селективный промысел в лимане Амура привёл к общему измельчанию рыб и снижению воспроизводительного потенциала популяций амурской кеты по сравнению с началом XX в. С.В. Путивкин (1999) отмечал, что к середине 1990-х гг. средняя масса анадырской кеты уменьшилась на 1 кг по сравнению с предыдущим периодом (до 1984 г.). Ранее масса тела кеты была равна в среднем 3,82 кг, а в 1980–1990-е гг. снизилась до 2,84 кг. Плодовитость рыб за это время сократилась на 1 тыс. (с 3573 до 2590 икринок). Отмечено уменьшение размеров тела в последние годы и в популяциях кеты и горбуши на Сахалине и южных Курильских островах (Гриценко, 2002; Каев, 2010; Иванков, 2011). Наряду с этим уменьшается также их плодовитость, что приводит к снижению воспроизводительной способности популяций.

Следует добавить, что на ухудшение «качественного состава» рыб влияет не только (и даже не столько) интенсивность промысла, но и распределение его интенсивности по периодам нерестовой миграции.

Как было отмечено выше, в бассейнах рек (особенно крупных) наблюдается, как правило, довольно отчётливая эколого-темпоральная дифференциация популяций лососей.

Наряду с сезонными расами здесь обнаруживаются локально-темпоральные популяции, размножающиеся в притоках реки, разнородных от её устья. Хорошим примером может служить осенняя кета р. Амур (Бирман, 1956, 1977; Иванков, 2008). В период миграции на нерест в бассейне Амура отмечают три основных периода (хода) нерестовой миграции осенней кеты. Первый ход представлен особями, мигрирующими в верхние притоки Амура, второй — идущими в средние и третий — в притоки низовьев Амура (Бирман, 1977; Рослый, 2002). Первый ход кеты (рыбы бассейна р. Тунгуска), по наблюдениям И.Б. Бирмана (1956), был представлен наиболее крупными рыбами (73,7 см), второй (бассейн р. Усури) — более мелкими (69,2 см) и третий (притоки низовьев Амура) — самыми мелкими (64,4 см). Поскольку первые два хода представлены в основном рыбами более упитанными, без брачного наряда или с небольшим развитием брачного наряда, в отличие от рыб третьего хода, то промысел был наиболее интенсивен в начале нерестовой миграции. Это привело не только к уменьшению средних размеров заходящих на нерест рыб, но и к снижению численности рыб ранних подходов и, вследствие этого, к ухудшению биологических показателей и снижению товарной ценности кеты р. Амур.

Нерационально организованный промысел отрицательно сказывается не только на биологических показателях рыб (размеры тела, плодовитость, соотношение полов, степень брачного наряда, упитанность и др.), но и на эколого-темпоральной организации

популяций. Это хорошо прослежено при анализе соотношения численности лососей ранней и поздней горбуши, размножающейся на о. Итуруп (Курильские острова) и в бассейне зал. Анива на Сахалине. Если в 1950–1960-е гг. соотношение ранней и поздней рас на о. Итуруп было практически равным, с некоторым преобладанием ранней формы (Иванков, 1967, 1971), то в настоящее время относительная численность поздней горбуши повысилась в среднем до 79,9 % (Каев, 2010). Подобная ситуация отмечена по зал. Анива. В.П. Шунтов и О.С. Темных (2008) также отмечают для ряда регионов увеличение в последние годы относительной численности горбуши поздних подходов (западная Камчатка, р. Амур, Сахалин, южные Курильские острова). Неконтролируемый режим промысла на юго-восточной Аляске привёл к тому, что в некоторых реках ранняя форма практически исчезла.

Необходимо также отметить влияние на биологическую структуру популяций и искусственного разведения лососей. Обнаружено, что в популяциях, численность которых поддерживается за счёт искусственного воспроизводства, уменьшаются размеры тела (особенно у самцов), а также наблюдается уменьшение среднего возраста рыб (Рослый, 1980; Кирпичников, 1987). В частности, у кеты, воспроизводимой на рыбоводных заводах, увеличивается доля рыб, созревающих в возрасте 3 и 4 лет (Рослый, 1980). Это объясняется тем, что на рыбоводных заводах при оплодотворении икры используются более технологичные самцы средних и мелких размеров (Кирпичников, 1987). Аналогичную селекцию самцов горбуши мы ранее наблюдали на Курильском рыбоводном заводе. Этому способствует также то, что для разведения используются особи из середины и конца нерестовой миграции, поскольку они более зрелые, однако они, как правило, мельче (иногда значительно) рыб, мигрирующих в реки в начале нерестового хода.

Следует добавить, что генетическая гетерогенность лососей в пределах одного крупного речного бассейна может превышать гетерогенность между районами (Withler, 1985; Динамика ..., 2004).

Таким образом, игнорирование (или недостаток информации) данных о популяционной организации мигрирующих в реки лососей, как при организации промысла, так и при искусственном разведении, приводит к нарушению естественной, исторически сложившейся структуры популяций, характеризующихся строго детерминированными сроками нерестовой миграции и местами нереста. Нарушение этой структуры приводит к уменьшению биоразнообразия популяций рыб, обеднению их генофонда, а порой даже к исчезновению уникальных популяций. Одновременно сокращается приспособленность популяционной системы и сокращается её общая плодовитость.

### *Экотипическая изменчивость и трансплантация рыб*

Известно, что наряду с экологическими расами рядом исследователей (Одум, 1968, 1975; Тимофеев-Ресовский и др., 1969) выделяются экотипы животных, представляющие собой внутривидовые группировки, адаптированные к местным условиям обитания. Г.Л. Шкорбатов (1968) считает экотип структурным подразделением внутри экологической расы. К настоящему времени выяснено, что и у анадромных рыб, в частности у тихоокеанских лососей, обнаруживается хорошо выраженная экотипическая изменчивость популяций (Коновалов, 1980; Иванков, 1984б, 1985; и др.). По Турресону (Turgeson, 1922) экотип — это продукт, возникающий в результате генотипического приспособления вида к определённой биотопу. Майр (1968) пишет, что многим животным и растениям, по-видимому, легче преодолеть расстояния, чем проникнуть в соседнюю область, если такое проникновение связано с переходом в иную экологическую нишу.

Среди дальневосточных лососей экотипическая изменчивость довольно ярко проявляется у горбуши, симы, кеты, а также нерки (см.: Иванков, 1984б, 1985, 2008; Вецлер, Горшков, 1985; и др.). Это экотипы крупных рек и экотипы мелких (и коротких) рек. Если проанализировать биологические показатели кеты, заходящей на нерест в мелкие и крупные реки, то прежде всего можно заметить, что в мелкие реки кета за-

ходит с почти зрелыми половыми продуктами (стадии зрелости гонад IV, IV–V, часто V), ярко выраженным брачным нарядом (зубатка) и низкой упитанностью (Двинин, 1952; Roусе, 1962; Иванков, 1970, 1991; Казанский, 1971; Смирнов, 1975). Наоборот, в крупные реки лососи заходят, как правило, на стадии серебрянки с незрелыми гонадами и высокой упитанностью (Берг, 1948; Григо, 1953; Куликова, 1972). Если в крупных реках основные нерестилища расположены далеко от устья (например, в Амуре, Юконе, Анадыре), то нерест лососей происходит через месяц-два после захода рыб в пресные воды. В мелких (коротких) реках рыбы начинают нереститься уже вскоре после захода в реку. Это отмечено для южнокурильских, южносахалинских (особенно по юго-западному Сахалину) рек, а также рек Хоккайдо, Хонсю и Британской Колумбии.

Экотипы обнаруживаются не только у лососей, но и у других рыб. Например, О.Ф. Гриценко (1972) показал, что дальневосточные краснопёрки рода *Tribolodon* в мелкие реки заходят непосредственно перед нерестом, имея половые продукты на IV или V стадиях зрелости.

Учёт экотипической изменчивости анадромных рыб необходим не только при организации промысла, но также при искусственном разведении и интродукции их в другие районы. Игнорирование экотипической изменчивости часто приводит к негативным последствиям в рыбном хозяйстве, в том числе при искусственном разведении рыб. В 1970–1980-е гг. и позже при искусственном разведении кеты на некоторых рыбоводных заводах в бассейне р. Амур и Сахалинской области в некоторые годы не хватало икры лососей для плановой закладки её в питомники на инкубацию. Недостающую часть икры перевозили с заводов, расположенных на других реках. При этом не учитывались ни размеры рек доноров, ни удалённость рыбоводных заводов от устья рек. Часто из коротких рек южного Сахалина перевозили икру в бассейн Амура (на Тепловский рыбоводный завод) или в бассейны крупных рек: Поронай (р. Буюклинка, Буюклинский завод) и Тымь (Тымовский рыбоводный завод). Эти перевозки оказались совершенно безуспешными. Например, возврат рыб на Тепловский рыбоводный завод (р. Амур) оказался нулевым, не вернулось ни одного экземпляра, практически тот же результат был с перевозкой икры на Тымовский и Буюклинский рыбоводные заводы (Алтухов и др., 1997; Рослый, 2002).

Иной результат был получен при перевозке икры из рек, близких по размеру, хотя и расположенных значительно дальше друг от друга. Например, от икры, перевезённой из р. Курилка (Курильский рыбоводный завод, о. Итуруп) в р. Найба (Соколовский рыбоводный завод, о. Сахалин), курильская кета вернулась в значительных количествах и составила 60 % всей кеты, пришедшей на нерест. Аналогичный результат получен при перевозке икры из р. Курилка в р. Калининка (юго-западное побережье Сахалина). Генетический анализ кеты, вернувшейся в р. Калининка, проведённый 13 и 20 октября 1980 г., показал, что 85 % пришедшей на нерест кеты составила кета из р. Курилка (Алтухов и др., 1997).

Приведённые выше результаты трансплантации лососей указывают на наследственную обусловленность не только сроков миграции лососей из моря в реки, но и состояния зрелости гонад в это время у рыб различных экотипов. Совершенно очевидно, что рыбы, заходящие в реку с гонадами уже практически зрелыми, не могут мигрировать на сотни и тысячи километров к местам их выпуска, а отнерестятся в низовых притоках реки или в приустьевых участках её основного русла.

Очевидно, что при акклиматизации анадромных рыб учёт особенностей «материнского» водоёма совершенно необходим. Поскольку кета мелких рек (или низовых нерестилищ крупных рек) подходит из моря к устьям с почти созревшими половыми продуктами, акклиматизирование её в крупных реках на нерестилищах (и рыбоводных заводах), расположенных далеко от устья, не имеет смысла.

Опыт с перевозкой в 1964 и 1967–1970 гг. икры с сахалинских рыбоводных заводов на Тепловский завод подтвердил это мнение (Иванков, 1984б, 2001). Напротив, перевозка икры с о. Итуруп на о. Сахалин из рек, близких по размерам, обеспечивала положительный результат.

### *Темпоральная дифференциация и акклиматизация тихоокеанских лососей*

Наряду с экотипической дифференциацией при интродукции и особенно акклиматизации лососей необходим учёт и темпоральной дифференциации.

В настоящее время хорошо известно, что время нерестового хода анадромных рыб, в частности лососей, строго детерминировано. В новых условиях переселенная популяция возвращается для размножения в те же сроки, что и в родную реку. Это было показано уже в 1920-е гг. на примере чавычи (Rich, Holmes, 1929). То же самое было продемонстрировано и для темпоральных группировок американских популяций горбуши (Рикер, 1959; McGregor et al., 1998), а также при акклиматизации горбуши в реках европейского севера России (Азбелев, Лазарев, 1964; Иванков, 1967, 1971; Смирнов, 1975; Сурков, Суркова, 1975). Первоначально акклиматизация была безуспешна, поскольку для перевозки икру брали с сахалинских рыбоводных заводов, где воспроизводится поздняя форма горбуши. Акклиматизация прошла успешно лишь после того, как вместо поздней горбуши стали перевозить на запад раннюю форму, сроки хода которой на нерест и условия нереста были подходящими для горбуши на новом месте (Иванков, 1967; Смирнов, 1975; Динамика ..., 2004).

### **Заключение**

Для всех видов тихоокеанских лососей характерно наличие сезонных (эколого-темпоральных) рас, различающихся временем захождения на нерест, местами и условиями нереста (и эмбрионально-личиночного развития), размерами тела, зрелостью гонад, плодовитостью и соотношением полов. Наряду с эколого-темпоральными расами в период нерестового хода обнаруживаются (особенно в бассейнах крупных рек) локально-темпоральные внутривидовые группировки (ходы или подходы), представляющие собой популяции (или группы популяций) лососей, размножающихся в притоках, разноудалённых от устья реки, и заходящих в реку в различное время.

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 силу нерационального и селективного 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.

Наряду с влиянием промысла довольно часто отрицательное воздействие на численность и структуру стад может оказывать также искусственное разведение лососей. Здесь существенное влияние оказывает «направленная» селекция рыб, используемых для получения и инкубации икры на рыбоводных заводах. Рыбы для разведения берутся, как правило, из поздно заходящих на нерест производителей (рыб поздних подходов), которые мельче по размерам тела, моложе по возрасту, а также менее плодовиты. Это приводит к измельчанию рыб, уменьшению их плодовитости, снижению генетического разнообразия и, в конечном итоге, к снижению воспроизводительной способности популяций.

При искусственном разведении часто не учитывается также экотипическая изменчивость рыб. Довольно часто при разведении лососей икра рыб, размножающихся в мелких реках, перевозится на инкубацию на рыбоводные заводы, расположенные в верхних участках крупных рек. Подобная перевозка оказывается совершенно безуспешной. Успешной перевозка икры с одного рыбоводного завода для инкубации на другом заводе может быть лишь в том случае, если реки в первом и втором случаях имеют относительно равные (по крайней мере сходные) размеры.

Естественно, при перевозках икры необходим также учёт и эколого-темпоральной дифференциации популяций, поскольку сроки нерестовой миграции наследственно об-

условлены и при перевозке в другие районы лосося приходят на нерест в те же сроки, что и в нативных районах размножения. Учёт эколого-темпоральной дифференциации анадромных рыб, рациональное (с учётом популяционной организации рыб) ведение промысла и оптимизация на этой основе приёмов искусственного разведения не только может способствовать устойчивости экологической и генетической структуры эксплуатируемых стад, но также позволит поддерживать численность нерестовых стад на оптимально высоком уровне.

### Список литературы

- Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П.** Биоразнообразие североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 523–530.
- Азбелев В.В., Лазарев М.Н.** Некоторые итоги акклиматизации горбуши на Европейском севере // Рыб. хоз-во. — 1964. — № 9. — С. 15–17.
- Алтухов Ю.П.** Генетические последствия селективного промысла и рыбоводства // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 2, № 4(8). — С. 562–602.
- Алтухов Ю.П.** Генетические процессы в популяциях : учеб. пособие. — М. : Академкнига, 2003. — 431 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.** Популяционная генетика лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1997. — 288 с.
- Андреева М.А.** Случай необычного срока поимки кижуча в реке // Рыб. хоз-во. — 1954. — № 10. — С. 60.
- Андряшев А.П.** Рыбы северных морей СССР : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1954. — 556 с.
- Бачевская Л.Т.** Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии (Биологические проблемы Севера). — Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. — С. 42–52.
- Берг Л.С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : моногр. — Л. : АН СССР, 1948. — Ч. 1. — 466 с.
- Берг Л.С.** Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. — 1934. — № 5. — С. 711–732.
- Берг Л.С.** Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М. ; Л. : АН СССР, 1953. — С. 242–260.
- Бирман И.Б.** Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 7. — С. 158–173.
- Бирман И.Б.** О внутривидовых группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 879–889.
- Бирман И.Б.** О воздействии дрефтерного промысла лососей в открытом море на качественную структуру стада // Рыб. хоз-во. — 1963. — № 6. — С. 7–17.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А. и др.** Популяционно-генетическая структура у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная гетерогенность в период нерестового хода // Генетика. — 1999. — Т. 35, № 5. — С. 666–673.
- Вецлер И.И., Горшков С.А.** Морфологические особенности рас нерки озера Дальнего (Камчатка) // Морфология и систематика лососевидных рыб. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — С. 37–42.
- Волобуев В.В.** Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии её молоди в бассейне реки Тауй (североохотоморское побережье) // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 953–963.
- Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л.** Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, вып. 4. — С. 489–501.
- Волобуев В.В., Марченко С.Л.** Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В.** О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 2. — С. 221–228.



- Вронский Б.Б.** Сезонные расы чавычи в бассейне р. Камчатки // Биологические проблемы Севера : тез. докл. 10-го Всесоюз. симпоз. — Магадан, 1983. — Ч. 2. — С. 159–160.
- Горшков С.А., Куренков С.И., Вронский Б.Б. и др.** Симпатрические внутривидовые формы камчатских лососей // Журн. общ. биол. — 1985. — Т. 46, № 5. — С. 645–653.
- Грибанов В.И.** Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* (Walb.)) (биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 43–101.
- Григо Л.Д.** О морфологических отличиях летней и осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), *O. keta* (Walbaum) infraspecies autumnalis Berg // ДАН СССР. — 1953. — Т. 92, № 6. — С. 1225–1228.
- Гриценко О.Ф.** О двух разновидностях дальневосточных краснопёрок рода *Leuciscus* в реках Сахалина // Зоол. журн. — 1972. — Т. 51, вып. 3. — С. 951–956.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Двинин П.А.** Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях** : моногр. / под ред. Ю.П. Алтухова. — М. : Наука, 2004. — 619 с.
- Заварина А.О.** Морфобиологическое описание «весенней» формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб западнокамчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1995. — Вып. 3. — С. 120–124.
- Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности камчатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* и экология его молоди в пресных водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1974. — 25 с.
- Зорбиди Ж.Х.** Кижуч азиатских стад : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2010. — 306 с.
- Иванков В.Н.** Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 101–109.
- Иванков В.Н.** Изменчивость и внутривидовая дифференциация кеты // Гидробиол. журн. — 1970. — Т. 6, № 2. — С. 106–112.
- Иванков В.Н.** Изменчивость и микроэволюция рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 1997. — 124 с.
- Иванков В.Н.** Микроэволюция и популяционная организация рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 2008. — 168 с.
- Иванков В.Н.** О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.
- Иванков В.Н.** Популяционная организация у проходных рыб (на примере тихоокеанских лососей) // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. — Владивосток : ДВГУ, 1991. — С. 5–21.
- Иванков В.Н.** Проходная и жилая формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1984а. — С. 65–73.
- Иванков В.Н.** Экотипы проходных рыб. Роль экотипов в эволюции видов // Биология проходных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1984б. — С. 5–9.
- Иванков В.Н.** Репродуктивная биология рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 2001. — 224 с.
- Иванков В.Н.** Сезонные расы горбуши Курильских островов // Учен. зап. ДВГУ. — 1971. — Т. 15, вып. 3. — С. 34–43.
- Иванков В.Н.** Тихоокеанские лососи о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 1968а. — Т. 65. — С. 49–74.
- Иванков В.Н.** Влияние морского дрейферного промысла на структуру нерестовых стад горбуши // Изв. ТИНРО. — 1968б. — Т. 65. — С. 263–265.
- Иванков В.Н.** Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых рыб. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — С. 47–54.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В.** Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальные сходства и видовые различия) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 103–118.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В., Кульбачный С.Е.** Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 91–105.

**Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е.** Биология проходных рыб южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1984. — С. 10–36.

**Иванков В.Н., Свирский В.Г.** Сезонные расы у симы *Oncorhynchus masou* Brevoort // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). — Л., 1976. — С. 40–41.

**Иванкова Е.В.** Популяционно-генетическое исследование кеты некоторых районов Дальнего Востока // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 355.

**Иванкова Е.В., Борисовец Е.Э.** Морфологический и генетический анализы темпоральных группировок кеты *Oncorhynchus keta* реки Камчатка // Вопр. ихтиол. — 2002. — Т. 43, № 4. — С. 489–502.

**Иванкова Е.В., Борисовец Е.Э., Карпенко А.И., Хоревин Л.Д.** Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* острова Сахалин // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 467–476.

**Иванкова Е.В., Ефремов В.В.** Географическая изменчивость и темпоральная дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* некоторых районов Дальнего Востока России // Генетика. — 2009. — Т. 45, № 6. — С. 813–824.

**Ильина Л.В.** Различия температурного и кислородного режимов в нерестовых буграх нерки на нерестилищах разных типов // Биология шельфовых и проходных рыб. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1990. — С. 27–32.

**Ионов А.В.** Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 35–48.

**Каев А.М.** Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 904–920.

**Каев А.М.** Некоторые вопросы динамики стада горбуши в связи с ее темпоральной структурой // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 89–96.

**Казанский Б.Н.** Рыбные богатства внутренних водоёмов Дальнего Востока и пути их воспроизводства // Учён. зап. ДВГУ. — 1971. — Т. 15, вып. 3. — С. 5–18.

**Кирпичников В.С.** Генетика и селекция рыб : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 520 с.

**Колпаков Е.В., Мирошник В.В., Клишкин А.Ф.** Биология и численность анадромной симы *Oncorhynchus masou* реки Серебрянка (Тернейский район, Приморский край) // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 135–139.

**Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 238 с.

**Крогиус Ф.В.** Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водах Камчатки // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. — М. : Наука, 1983. — С. 18–31.

**Кузищин К.В., Груздева В.А., Саввантова К.А. и др.** Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 2. — С. 202–215.

**Куликова Н.И.** Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1972. — Т. 12, вып. 2. — С. 211–225.

**Кульбачный С.Е., Иванков В.Н.** Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 1. — С. 70–79.

**Майр Э.** Зоологический вид и эволюция : моногр. — М. : Мир, 1968. — 597 с.

**Макоедов А.Н.** Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока : моногр. — М. : УМК «Психология», 1999. — 301 с.

**Марченко С.Л.** Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 24 с.

**Медников Б.М., Волобуев В.В., Горшков В.А. и др.** Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* бассейна реки Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 26, вып. 5. — С. 724–730.

**Николаева Е.Т., Овчинников К.А.** О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, вып. 3. — С. 493–497.

**Одум Ю.** Основы экологии : моногр. — М. : Мир, 1975. — 740 с. (Пер. с англ.)

**Одум Ю.** Экология : моногр. — М. : Просвещение, 1968. — 167 с.

**Остроумов А.Г.** Нерестовые ключи Камчатки // Рыб. хоз-во. — 1982. — № 4. — С. 38–41.

- Остроумов А.Г.** Нерестовые озера Камчатки // Вопр. географии Камчатки. — 1985. — Т. 9. — С. 47–56.
- Паренский В.А., Шевляков Е.А.** Закономерности формирования численности и возрастного состава в генерациях ранней и поздней нерки озера Азабачьего // Вопр. рыб-ва. — 2001. — Т. 20, № 4(8). — С. 619–637.
- Полякова Н.Е., Сёмна А.В., Брыков В.А.** Изменчивость митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и её связь с палеогеологическими событиями северо-западной Пацифики // Генетика. — 2006. — Т. 42, № 10. — С. 1388–1396.
- Пустовойт С.П.** Генетическое разнообразие популяций северо-охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 521–526.
- Путивкин С.В.** Биология и динамика численности анадырской кеты : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИПРО-центр, 1999. — 24 с.
- Рикер В.Е.** Обзорение данных, касающихся существования экологических и генетических рас тихоокеанского лосося : доклад, представленный Комитету по биологическим исследованиям Канады 8 янв. 1959 г. — Южно-Сахалинск, 1959. — 15 с.
- Рослый Ю.С.** Биоэкологические основы воспроизводства тихоокеанских лососей // Эколого-экономические аспекты освоения новых районов. — Владивосток : ДВО РАН, 1990. — С. 87–91.
- Рослый Ю.С.** Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2002. — 212 с.
- Рослый Ю.С.** Эффективность и перспективы заводского воспроизводства лососей в бассейне Амура // Лососевидные рыбы. — Л. : Наука, 1980. — С. 181–191.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др.** Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биол. — 1986. — Т. 47. — С. 529–549.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С.** Различия в генетической структуре летней и осенней рас амурской кеты // Генетика в аквакультуре. — Л. : Наука, 1989. — С. 80–86.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др.** Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // Генетика. — 1994. — Т. 30, № 4. — С. 518–528.
- Световидова А.А.** Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура // Вопр. ихтиол. — 1961. — Вып. 17. — С. 14–23.
- Семенченко А.Ю.** Приморская горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)) в прибрежный и речной периоды жизни. Ч. 1. Динамика численности // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. — С. 98–107.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : МГУ, 1975. — 336 с.
- Сурков С.С., Суркова О.С.** Основные вопросы теории и практики работ по акклиматизации тихоокеанских лососей на европейском Севере // Изв. ВНИОРХ. — 1975. — Т. 103. — С. 93–99.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.** Краткий очерк теории эволюции : моногр. — М. : Наука, 1969. — 408 с.
- Черешнев И.А.** К систематике кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Чукотского полуострова // Фауна пресных вод Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 113–135.
- Шкорбатов Г.Л.** О системах биологических и таксономических // Зоол. журн. — 1968. — Т. 47, вып. 6. — С. 916–931.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Cronin M.A., Spearman W.J., Wilmot R.L. et al.** Mitochondrial DNA variation in chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and chum salmon (*O. keta*) detected by restriction enzyme analysis of polymerase chain reaction (PCR) products // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50. — P. 708–715.
- Garrett A.J., Lane S., McGregor A.J.** Use the genetic marker to examine genetic interaction among subpopulations pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Genetica (Nederl.). — 2001. — Vol. 111. — P. 259–267.
- Godfrey H.** Coho salmon in offshore waters // Salmon of the North Pacific Ocean. Part 9 : Coho, Chinook and masu salmon in offshore waters : Int. North Pac. Fish. Comm. Bull. — 1965. — № 16. — P. 1–39.
- Healey M.C.** Life History of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Pacific Salmon Life Histories. — Vancouver : UBC Press Univ. of British Columbia, 1991. — P. 313–393.
- Ivankova E.V.** Morphogenetic analysis of temporal populations of chum salmon of Kamchatka River // Proceeding of the Northeast Pacific pink and chum salmon workshop. — Wash. : Univ. of Wash., 2001. — P. 137–146.

- McGregor A.J., Lane S., Welch D.W. et al.** Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon // North Pacif. Anadr. Fish. Comm. Bull. — 1998. — № 1. — P. 262–273.
- Rich W., Holms H.** Experiments in marking young Chinook salmon on the Columbia River, 1916 to 1927 // Bull. Bureau Fish. — 1929. — Vol. 44. — P. 85–93.
- Royce W.F.** Pink salmon fluctuations in Alaska // Symp. on pink salmon. — Vancouver, 1962. — P. 15–23.
- Tanaka S.** Salmon of the Pacific Ocean. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // Bull. Intern. North. Pacif. Fish. Comm. — 1965. — № 16. — P. 75–133.
- Turreson B.** The species and the varieties as ecological units // Hereditas. — 1922. — Vol. 3, jss. 1. — P. 100–113.
- Wilmot R.L., Everett R.J., Spearman W.J. et al.** Genetic stock structure of western Alaska chum salmon and comparison with Russian Far East stock // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, Suppl. 1. — P. 84–94.
- Winans G.A., Aebersold P.B., Urawa S., Varnavskaya N.V.** Determining continent of origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using genetic stock identification techniques: Status of allozyme baseline in Asia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, Suppl. 1. — P. 95–113.
- Withler R.E.** LDH-4 allozyme variability in North American sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations // Canad. J. Zool. — 1985. — Vol. 63. — P. 2924–2932.

*Поступила в редакцию 23.01.15 г.*