Известия ТИНРО

2019 **Том 197**

УДК 597.552.511–152.6(282.257.5)

С.Ф. Золотухин*
Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

ВНУТРИВИДОВЫЕ ГРУППИРОВКИ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE) РЕКИ АМУР И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО БАССЕЙНУ

Кета в бассейне р. Амур представлена двумя расами — летней и осенней. У летней расы отмечена одна популяция, использующая для нереста характерный тип нерестилищ. Осенняя раса состоит из трех популяций, каждая из которых использует отдельный тип нерестилищ. Эти четыре популяции соответствуют четырем эко-географическим группировкам, которые разделены в воспроизводстве географическими границами геоморфологических зон, а также темпорально и экологически. В пределах КНР кеты на нерестилищах не отмечали уже более 50 лет. В пределах Российской Федерации 100,0 % летней кеты нерестится в конце июля — августе на парафлювиальных источниках; 77,1 % осенней кеты воспроизводится в сентябре-ноябре на ортофлювиальных источниках; 20,4 % осенней кеты воспроизводится в сентябре в нижней части нерестового ареала на парафлювиальных источниках; 2,5 % осенней кеты воспроизводится в октябре-ноябре в озерах приустьевой части бассейна р. Амур на ортофлювиальных источниках.

Ключевые слова: река Амур, кета, внутривидовые группировки, популяции, нерестилища, тип водоснабжения нерестовых гнезд.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-21-34.

Zolotukhin S.F. Intra-species groupings of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) of the Amur River and their distribution within the basin // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 197. — P. 21–34.

Chum salmon in the Amur River basin are represented by two races: summer and fall ones. For the summer race, one population with specific type of spawning grounds is known, but the fall race includes three populations with different types of spawning grounds. In total, four eco-geographical groupings of the species are separated in their reproduction by geographical boundaries of geomorphological zones, as well as temporally and ecologically. Chum salmon do not spawn in the Chinese part of the Amur basin in more than 50 years. In the Russian part, the summer chum salmon spawn completely in the hyporheic waters in late July — August, the major grouping of fall chum (77.1 %) spawns in the spring waters in September-November, other two groupings spawn in the hyporheic waters of the lower Amur in September (20.4 %) and in the spring waters of the lakes near the Amur mouth in October-November (2.5 %).

Key words: Amur River, chum salmon, intra-species grouping, population, spawning grounds, type of water supply, spawning redd.

Введение

С конца 19-го века считалось, что в Амуре имеются две внутривидовые формы кеты [Крюков, 1894], которые различали по срокам хода: «Подход лососевых на не-

* *Золотухин Сергей Федорович, кандидат биологических наук, научный консультант, e-mail: sergchum2009@yandex.ru.*

Zolotukhin Sergey F., Ph.D., scientific consultant, e-mail: sergchum2009@yandex.ru.

рестилища, где работали контрольно-рыбоводные пункты, отмечен: летней кеты с 11.07 по 17.08; осенней кеты с 01.09 по декабрь включительно» [Кузнецов, 1928, с. 182]. Л.С. Берг [1934] назвал их сезонными расами и считал летнюю кету видом *Oncorhynchus keta*, а осеннюю — подвидом *Oncorhynchus keta autumnalis*. Эти две формы различали по водоснабжению их нерестовых гнезд: у осенней кеты инкубация икры происходит в среде выходов напорных грунтовых вод (ключей), а летней кеты — в воде подруслового потока [Леванидов, 1969; Смирнов, 1975; и др.]. Разобщенные по срокам хода и различающиеся по условиям воспроизводства группировки было предложено считать эколого-темпоральными формами (расами) и называть соответственно типу нерестилищ — ключевой и русловой [Иванков, Иванкова, 2013].

Полевые исследования нерестилищ осенней кеты в 1999 г. в низовьях бассейна р. Амур дали неожиданные результаты. Было отмечено, что в нижнем течении р. Гур вне основного нерестового ареала летней кеты (500 км выше устья Амура) водоснабжение большой части гнезд осенней кеты осуществляется за счет вод подруслового потока [Махинов, Золотухин, 1999]. К 2010 г. после нескольких экспедиций по низовьям Амура стало известно 7 геоморфологически различных типов участков, на которых отмечался нерест кеты на двух типах водоснабжения: 3 участка с подрусловыми и 4 участка с ключевыми водами. Предполагалось, что разные типы водоснабжения гнезд кеты могут разделять ее популяционные группировки по условиям воспроизводства, определяемым разными сроками нерестового хода, протяженностью миграции, динамикой и суммой температур при инкубации икры [Золотухин, 2009; Золотухин, Махинов, 2010]. Позднее появилось много теоретических построений структуры внутривидовых группировок у тихоокеанских лососей [Иванков, Иванкова, 2013; Животовский и др., 2017; Кириллова и др., 2018; и др.], но нигде не было очерчено их географических границ внутри нерестовых бассейнов. Цель настоящей публикации — показать различия, площади и границы таких внутривидовых группировок в крупном и экономически важном районе воспроизводства и промысла кеты — бассейне р. Амур.

Материалы и методы

Материалом для анализа послужили данные полевых исследований Хабаровского филиала ТИНРО-центра (ХфТИНРО, ныне ХабаровскНИРО) и совместных экспедиций с Институтом водных и экологических проблем ДВО РАН в 1999–2018 гг. С 1999 по 2007 г. были детально изучены и картированы нерестилища осенней кеты верховьев р. Уссури и ее притоков — Большая Уссурка, Бикин, Хор [Золотухин, 2007], посещались нерестилища осенней кеты притоков р. Гур. В конце сентября — начале октября (26.09–04.10) 2008 г. были исследованы верховья р. Нимелен (р. Амгунь). На вертолете Ми–8 и на надувных лодках во время сплава по реке обследовано русло р. Нимелен от точки в 20 км до 128 км от истока. При этом первые 62 км (20–82-й км) исследованы во время маршрута по реке на надувных лодках, остальные 46 км — в процессе аэровизуального наблюдения с борта вертолета с высоты 100 м. В октябре (15–20.10) 2009 г. проводилось детальное обследование нерестовых участков в долине среднего течения р. Керби [Золотухин, Махинов, 2010]. В 2010 и 2011 гг. выполнены наблюдения на реках Сахалинского залива (Иски, Коль, Тывлинка), смежных с границей бассейна р. Амур в его устье. В 2017 и 2018 гг. с учетами горбуши и летней кеты были пройдены нерестилища рек Таракановка, Акша, Хилка, Гера, Кривая Кенжа на правобережье Нижнего Амура и реки Дуки, Им и Сомня в бассейне р. Амгунь. В 2017 г. на лодке пройден нижний 100-километровый участок нерестилищ осенней кеты р. Гур. В 2018 г. были посещены нерестилища осенней кеты в реках Керби, Камакан (Нимелен), Дуки в бассейне р. Амгунь.

Сроки начала и конца нереста в различных районах нерестилищ определяли по данным архивных отчетов Амуррыбвода, опросов специалистов (ихтиологов, сотрудников рыбнадзора) на местах и собственным наблюдениям. Сроки миграции рыб различных группировок устанавливали по датам подхода кеты на конкретное нерестилище минус число дней, необходимое кете для достижения этого места от устья р. Амур, исходя из

скорости миграции рыб 50 км в день. Измерение длины тела погибшей после нереста кеты производили по линии АС [Правдин, 1966]. Типизацию водоснабжения нерестилищ кеты осуществляли согласно работам В.Н. Лемана [2003], измерения температуры воды проводили ртутным метеорологическим термометром ТМ-2 [ГОСТ 112-78] с ценой деления шкалы 0,2 °С и электронным прибором для измерения параметров окружающей среды YSI Model 30 (Ohio, USA) с точностью до 0,1 °С.

Результаты и их обсуждение

На земном шаре современная аккумуляция в долинах рек распространена довольно ограниченно — в Оби, Енисее, Иртыше, Янцзы, Амазонке и некоторых других крупных реках. В долинах Амура и некоторых его притоков (Уссури, Анюй, Амгунь и др.) современная аккумуляция проявилась очень широко [Махинов, 2006], что способствовало отложению в Нижнем Амуре мощных пластов (до 2500 м) аллювиальных масс и формированию в их среде нерестилищ кеты и горбуши. В районе Нижнего Амура долина была сформирована в более позднее геологическое время (четвертичное), чем в районе Верхнего и Среднего Амура (конец мела — начало палеогена) [Махинов, 2006]. Таким образом, современный бассейн р. Амур состоит из двух геоморфологических зон, различающихся строением и историей формирования рельефа и, как следствие, наличием или отсутствием обширных аккумулятивных долин. В этих зонах различны морфологические типы рек, а также соотношения их питания дождевыми и подземными водами. Это верхнеамурская (от верховий Амура до Сунгари) и нижнеамурская геоморфологические зоны [Махинов, 2006]. Для верхнеамурских рек с глубоковрезанными террасированными долинами характерны более крутые уклоны, активный транспорт аллювиальных отложений и обилие выходов напорных подземных вод в виде ключей. Для нижнеамурских рек, текущих по широким слабоврезанным долинам, характерны устойчивая аккумуляция аллювиальных отложений и крайне редкая встречаемость напорных подземных источников в виде ключей [Золотухин, 2009; Золотухин, Махинов, 2010]. К настоящему времени имеются оценки общей площади нерестилищ летней кеты в пределах РФ — 5,713 млн м^2 и осенней кеты — 9,502 млн м^2 [Золотухин, 2018] и исторические данные о площади нерестилищ осенней кеты в пределах КНР — 2,4 млн м^2 [Капланова и др., 2004] (табл. 1), большая часть которой была утеряна в 20-м веке в результате строительства дамб водохранилищ и электростанций в бассейне р. Сунгари.

Верхняя часть Нижнеамурской геоморфологической зоны в районе горного хребта Сихотэ-Алинь с правыми притоками р. Уссури имеет наиболее высокие модули стока и большие площади разгрузки глубинных напорных вод (ключей) в местах межгорных и предгорных депрессий, тектонических разломов, а также в зонах их сочетаний, что является основой для формирования на них нерестилищ осенней кеты, питаемых ключами [Золотухин, 2007]. Лишь в самой нижней части Среднеамурской низменности, в реках Гур и Горин, появляются нерестилища осенней кеты, питаемые парафлювиальными источниками — напорными грунтовыми подрусловыми водами. Таким образом, в реках Среднеамурской низменности отмечаются две группировки осенней кеты, которые нерестятся в различных по генезису и экологическим условиям источниках воды. Здесь наиболее высока доля рек, где водоснабжение нерестилищ осенней кеты осуществляется за счет ортофлювиальных источников — глубинных напорных грунтовых вод (ключей). В реках Бира, Биджан, Уссури, Кур и Урми (Тунгуска), Анюй почти все нерестилища кеты снабжаются водой ортофлювиальных источников. Можно полагать, что доля нерестилищ осенней кеты на таких источниках составляет в этом районе 95 %, а доля на парафлювиальных источниках — 5 %.

Минуя Среднеамурскую низменность, Амур на протяжении 150 км пересекает Комсомольско-Киселевское сужение — плоскогорья, образованные отрогами Сихотэ-Алиня и Мяо-Чана, и достигает Удыль-Кизинской низменности [Махинов, 2006]. Наиболее важные реки для воспроизводства кеты находятся в пределах низменностей и незначительные — реки сужений долины Нижнего Амура (табл. 2).

Таблица 1

Оценки общей площади нерестилищ кеты и горбуши р. Амур и в сопредельной части побережья Охотского моря — Амурском лимане*, млн м^2

Table 1

Total area of spawning grounds for summer chum, fall chum, and pink salmon within the Amur River basin and adjacent coast of the Amur Liman, 10^6 m^2

Район	Осенняя кета	Летняя кета	Горбуша
Бассейн рек Шилка и Аргунь (Россия)	0,005**	–	–
Бассейн р. Сунгари (КНР)	2,200**	–	–
Правые притоки Амура от слияния рек Шилка и Аргунь до устья р. Уссури (КНР)	0,020**	–	–
Левые притоки Амура от слияния рек Шилка и Аргунь до устья р. Зея (Россия)	0,090**	–	–
Левые притоки р. Уссури (КНР)	0,180**	–	–
Правые притоки р. Уссури (Россия)	3,620	–	–
Левые притоки Амура от устья р. Зея до р. Тунгуска включительно (Россия)	0,362	–	–
Правые притоки Амура от устья р. Уссури до устья Амура (мыс Пронге)	2,715	0,500	0,500
Левобережные притоки от устья р. Тунгуска до устья р. Амгунь	0,800	0,900	0,900
Река Амгунь	1,810	3,738	3,885
Левобережные притоки от устья р. Амгунь до устья Амура (мыс Табах)	0,100	0,575	0,350
Амур в пределах России	*9,502*	*5,713*	*5,635*
Амур в пределах КНР	*2,400*	–	–
Реки Амурского лимана (побережье Охотского моря, не входят в бассейн р. Амур)	*0,920*	*1,070*	*2,690*

* Использованы данные ранее проведенных исследований [Квасова, 1955; Толчанов, 1956а, б; Лавров, Пехтерев, 1959; Леванидов, 1962; Енютина, 1972; Сувырина, 1972; Капланова и др., 2004; Золотухин, Ходжер, 2007; Золотухин, 2018].

** Не заполнялись производителями более 50 лет.

Таблица 2

Наиболее крупные реки и озера в пределах низменностей Нижнего Амура [Махинов, 2006]

Table 2

The largest rivers and lakes in the lower Amur lowlands [from: Махинов, 2006]

Район долины Нижнего Амура	Наиболее крупные реки района	Наиболее крупные озера района
Среднеамурская низменность	Сунгари, Бурея, Бира, Биджан, Уссури, Тунгуска, Анюй, Гур, Горин	Болонь, Петропавловское, Хумми, Иннокентьевское, Джалунское
Комсомольско-Киселевское сужение	Писуй	Хаванда, Бич-Хоуни, Березовое
Удыль-Кизинская низменность	Лимури, Бичи, Яй	Удыль, Большое Кизи, Кади, Дуди
Чаятынское сужение	Гера, Хилка, Кенжа	Гера, Богородское, Хилка
Амуро-Амгуньская низменность	Амгунь, Ул, Акша	Орель, Чля, Дальжа, Джевдуха, Акшинское

В реках Удыль-Кизинской низменности и следующего за ней Чаятынского сужения площадь нерестилищ кеты невелика, но в этом районе присутствуют три группировки кеты: летняя, осенняя речных ключевых источников и осенняя речных подрусловых источников. Можно полагать, что здесь 95 % нерестилищ осенней кеты снабжаются водой из парафлювиальных источников и 5 % — из ортофлювиальных; 100 % нерестилищ летней кеты снабжаются водой из парафлювиальных источников.

В настоящей работе общие площади нерестового фонда кеты делятся на участки согласно геоморфологическим особенностям бассейна и распределению популяционных

группировок. В реках Среднеамурской низменности, судя по площади нерестилищ, имеется потенциал для размножения 49,8 % всей кеты Амура, включая летнюю, и 73,7 % — для осенней. Однако уже не менее 50 лет на нерестилища осенней кеты на территории КНР не доходят производители. На нерестилищах КНР (притоки Сунгари, Хумахэ и др.) отмечают лишь единичных особей осенней кеты, причем не ежегодно. При этом китайское рыболовство в 2011–2015 гг. изымало перед устьем р. Сунгари (район г. Фуюань) от 200 до 3300 т осенней кеты. По этой причине в пределах Среднеамурской низменности бассейна р. Амур нерестилища осенней кеты уже несколько десятков лет заполняются только на территории РФ. Вероятно, сведения о большей части существовавших нерестилищ осенней кеты в р. Сунгари могут стать достоянием истории.

В реках Амуро-Амгуньской низменности, судя по площади нерестилищ, воспроизводится около 90,0 % горбуши, 87,5 % летней и 20,4 % осенней кеты Амура (см. табл. 1, 3). Здесь отмечаются четыре группировки кеты. Около 95 % нерестилищ осенней кеты снабжаются водой из парафлювиальных источников и 5 % — из ортофлювиальных, но не только речных, а еще и озерных. Так, на дне оз. Чля большие площади (около 300 тыс. м^2) заняты ключами, в которых до декабря нерестится осенняя озерная кета. Ключевые нерестилища расположены в пределах тектонического разлома в северной части озера, а также в устье р. Мырчан в виде лимнокренов. В остальных притоках озера ключей нет, и там нерестится горбуша. У летней кеты Амуро-Амгуньской низменности 100 % нерестилищ снабжаются водой из парафлювиальных источников, как и по всему бассейну Амура.

Таблица 3

Площади нерестилищ популяционных группировок кеты в пределах геоморфологических зон в бассейне р. Амур, млн м^2

Table 3

Total area of spawning grounds for chum salmon population groups, by geomorphological zones of the Amur River basin, 10^6 m^2

Район долины Нижнего Амура	Осенняя кета речных ключевых источников	Осенняя кета подрусловых источников	Осенняя кета озерных ключевых источников	Летняя кета подрусловых источников	Всего, площадь/%
Среднеамурская низменность, КНР + РФ	8,400	0,377	–	–	8,777/49,8
Комсомольско-Киселевское сужение, Удыль-Кизинская низменность и Чаятынское сужение	0,650	0,050	–	0,713	1,413/8,0
Амуро-Амгуньская низменность	0,125	2,0	0,3	5,0	7,425/42,2
Всего, площадь/%	9,175/77,1	2,427/20,4	0,300/2,5	5,713/100,0	

В пределах РФ площади нерестилищ осенней кеты ключевых источников составляют 6,775 млн км^2, кеты подрусловых источников — 2,427 млн км^2, кеты озерной — 0,300 млн км^2, амурской летней кеты — 5,713 млн км^2.

Во второй половине 20-го века неоднократно предпринимались попытки выделять внутривидовые группировки кеты в р. Амур по срокам, протяженности нерестового хода и размерам особей. Предполагалось, что такие группировки наиболее крупных притоков Амура принадлежат к различным локальным стадам амурской кеты. И.Б. Бирман полагал, что «много ясности в этом вопросе может внести сравнение биологических и морфологических показателей осенней кеты в разных нерестовых реках» [Бирман, 1956, с. 166]. Например, считалось, что в р. Амгунь идет мелкая осенняя кета, а в р. Кур — крупная [Бирман, 1952; Смирнов, 1975; и др.]. Однако оказалось, что размеры особей, приуроченных к разным типам нерестилищ, различаются даже в одном бассейне. Полевыми исследованиями ХфТИНРО в 2018 г. отмечено, что на

разных типах нерестилищ у производителей осенней кеты р. Нимелен и его притока р. Керби (бассейн р. Амгунь) различались и максимальные, и минимальные пределы длины тела, и модальные группы их размерных рядов (табл. 4).

Таблица 4

Размерные характеристики (длина тела AC, см) осенней кеты с разных типов нерестилищ (бассейн р. Амгунь, 2018 г.)

Table 4

Body size (AC, cm) of fall chum from spawning grounds with certain water supply in the Amgun River basin in 2018

Река, тип нерестилища	Модальная группа		Минимум		Максимум		N, экз.
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	
Камакан, ключевые	60,0	67,0	52,0	51,0	67,0	79,0	67
Керби, подрусловые	55,0	63,0	50,0	52,0	68,0	75,0	112

Предположение И.Б. Бирмана [1956] и других исследователей о трех последовательных подходах осенней кеты в р. Амур не подтверждается графиками динамики промысловых уловов из архивов ХабаровскНИРО. Исследования сроков нереста осенней кеты в различных районах нерестилищ показали, что самая ранняя ее нерестовая группировка — из рек Амуро-Амгуньской низменности. К первым числам октября ее нерест на парафлювиальных источниках завершается на 99 %. Вероятно, она быстрее других созревает в океане и входит в устье р. Амур вместе с рыбами без брачного наряда, которые будут мигрировать в район Среднеамурской низменности к ключевым нерестилищам. По этой же причине сходны сроки нерестового хода и нереста у осенней кеты, которая нерестится на парафлювиальных источниках, и совсем не сходны у кеты, которая нерестится на ортофлювиальных источниках. Так, в бассейне р. Нимелен (Амгунь) в небольшом ключе Камакан осенняя кета нерестится на ключевых источниках с середины сентября до ноября, а на подрусловом потоке в этом же ключе нерестовый ход и нерест начинаются и заканчиваются в сентябре. На ортофлювиальное нерестилище в протоке Малые Дуки (протяженность 28 км, р. Дуки (бассейн р. Амгунь)) кета заходит на нерест в сентябре и погибает к концу сентября. В оз. Чля (Амуро-Амгуньская низменность) заходят и летняя, и осенняя кета. Летняя нерестится с конца июля по август в притоках озера на подрусловых источниках. У осенней кеты одна группировка также нерестится во впадающих в озеро реках в сентябре на подрусловых источниках, другая — озерная осенняя кета — нерестится в оз. Чля на ключевых источниках в ноябре. Следовательно, у всех четырех группировок кеты различаются сроки нерестовой миграции в р. Амур и сроки нереста (табл. 5).

Таблица 5

Сроки миграции и нереста различных внутривидовых группировок кеты в р. Амур

Table 5

Timing of run and spawning for infra-species groupings of chum salmon in the Amur River

Группировка кеты	Миграция в устье р. Амур	Период нереста
Летняя подрусловых источников	Конец июня — июль	Конец июля — август
Осенняя подрусловых источников	Сентябрь	Сентябрь
Осенняя речных ключевых источников	Конец августа — начало октября	Сентябрь-ноябрь, единично до декабря
Осенняя озерных ключевых источников	Октябрь	Октябрь-ноябрь

Аналогичные результаты были получены на нерестилищах сахалинской горбуши, у которой в реках северо-восточного Сахалина было выявлено три группировки (япономорская, охотоморская ранняя и охотоморская поздняя), различающиеся по морфологии, а также срокам нерестовой миграции и типам нерестилищ [Кириллова и др., 2018].

Вопрос об исторической общности районов устья Амура и северной части Сахалина не представлял проблем для геологов, воспринимавших их как единый палеобас-

сейн [Махинов, 2006; и др.]. Общность происхождения летней и осенней кеты Амура и Сахалина наиболее детально была рассмотрена к началу 21-го века [Рослый, 2002; Полякова и др., 2006; Животовский и др., 2017; и др.]. На основании анализа генетических данных, собранных в 1970–1980-е гг., Ю.С. Рослый [2002] пришел к выводу, что летняя и осенняя расы амурской кеты генетически стоят близко к популяциям осенней кеты сахалинских рек Тымь и Поронай, которые входили в систему Палео–Амура. В генетических выборках осенняя кета Амура объединяется с кетой большинства популяций о. Сахалин, а летняя амурская кета — с кетой популяций р. Тымь и рек побережья Охотского моря [Полякова и др., 2006]. И.И. Кузнецов особо отмечал поздние сроки захода осенней кеты на нерестилища в приустьевой район Амура: «Из рек лимана Амура (*в те времена к лиману причисляли также и Сахалинский залив Охотского моря — С.З.*) кета хорошо посещает только три горбушечьи реки: Коль, Лянгровую и Чоми, но, как питомники, эти речки имеют преимущественно местное значение, привлекая рыбу более позднего хода» [Кузнецов, 1928, с. 46]. Этот район, расположенный в палеоустье р. Амур, исторически не раз испытывавший регрессии и трансгрессии, в настоящее время не входит в географические границы бассейна р. Амур. Лишь озерная осенняя кета р. Чля, генеративно связанная с палеоустьем Амура, сохранила характерные для этого района поздние сроки нереста. Более мелкие озероподобные образования характерны для низовий некоторых рек Сахалинского залива — Коль, Тывлинка и др. Это лимнокрены — локальные выходы ключевых вод площадью 500–2500 м^2, соединенные протокой с основным руслом; на Камчатке их называют «чашами», а на побережье Сахалинского залива — «бассейками». Вероятно, географические границы группировки озерной кеты р. Амур исторически находились от оз. Чля до палеоустья р. Амур, т.е. включали район современного побережья Сахалинского залива.

Границу нерестовых ареалов двух группировок осенней кеты (подрусловых источников и речных ключевых источников) можно провести по линии разделения Среднеамурской и Удыль-Кизинской низменностей в районе рек Гур и Горин. Третья группировка — озерная осенняя кета — пока обнаружена только в оз. Чля.

Ареалы амурской летней и амурской осенней кеты подрусловых источников в большой степени совпадают по причине использования сходных по водоснабжению участков русла (рис. 1). При составлении карты-схемы ареала летней кеты было принято во внимание, что данные о заходе единичных особей летней кеты в р. Уссури не подтверждались во второй половине 20-го века ни разу; также в притоках Уссури не было отмечено ни нереста, ни характерных нерестилищ летней кеты.

При составлении карты-схемы исторического ареала осенней кеты ключевых источников (рис. 2) использовались детальные исторические данные Л.С. Берга [1932], который, ссылаясь на работы И.Г. Георги [1775] и П.С. Палласа [1814] на немецком языке, указывал частоту встречаемости особей. Можно сделать вывод, что наиболее отдаленные участки нерестовой миграции осенней кеты были отмечены в р. Аргунь: «Аргунь ниже Цурухайтуя — редко; устье р. Уров — часто» [Берг, 1932, с. 115]. Уров — река длиной 290 км в Забайкальском крае, левый приток Аргуни, впадает в нее на 271-м км от устья. Цурухайтуй в 1962 г. был переименован в г. Приаргунск и находится в 603 км выше устья р. Аргунь. Река Аргунь, сливаясь с р. Онон, образует Амур, протяженность которого ниже этого места составляет 2824 км. Следовательно, нерестовый ход кеты был отмечен И.Г. Георги и П.С. Палласом в 3427 км от устья р. Амур.

Во второй половине 20-го века из многих определений понятия «популяция» наиболее употребительной стала вошедшая в учебные пособия фраза: «популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое гиперпространство» [Яблоков, 1987, с. 150]. В начале 21-го века генетики предложили более емкое определение: «популяция — это совокупность особей, предки которых длительное время обитали в сходных условиях и воспроизводились внутри себя» [Животовский, 2016, с. 324]. Исходя из длительного опыта генетических исследований для

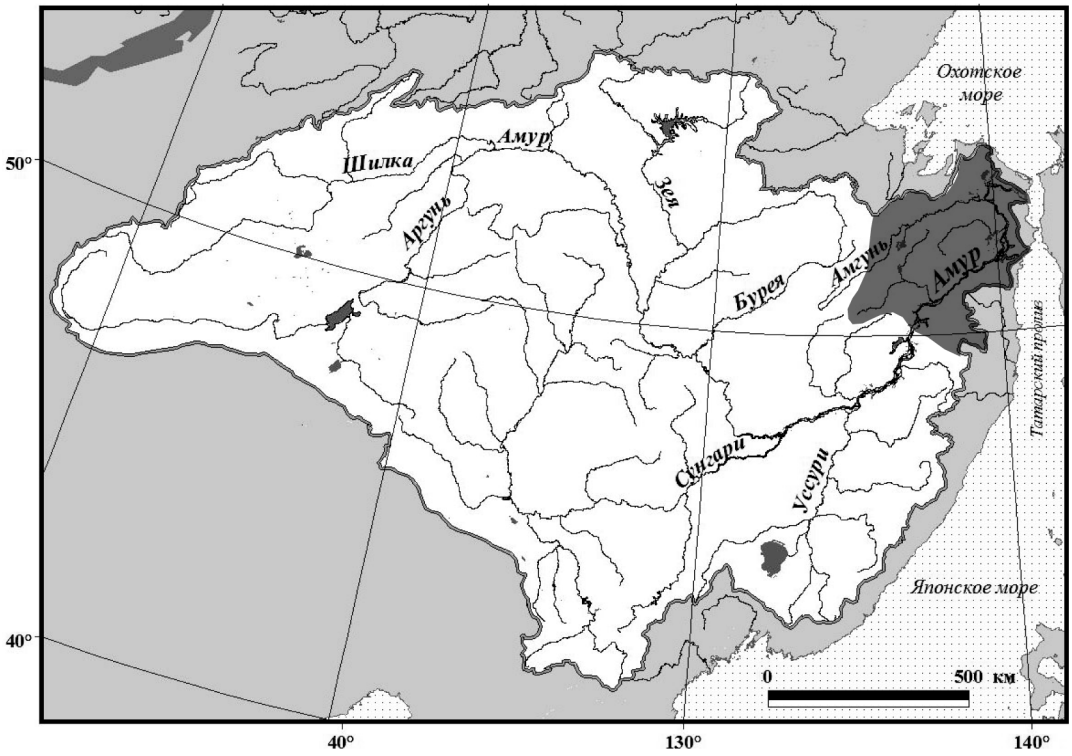

Рис. 1. Нерестовые ареалы амурской летней кеты и амурской осенней кеты подрусловых источников

Fig. 1. Spawning areas with hyporheic water supply for summer and fall chum salmon in the Amur basin

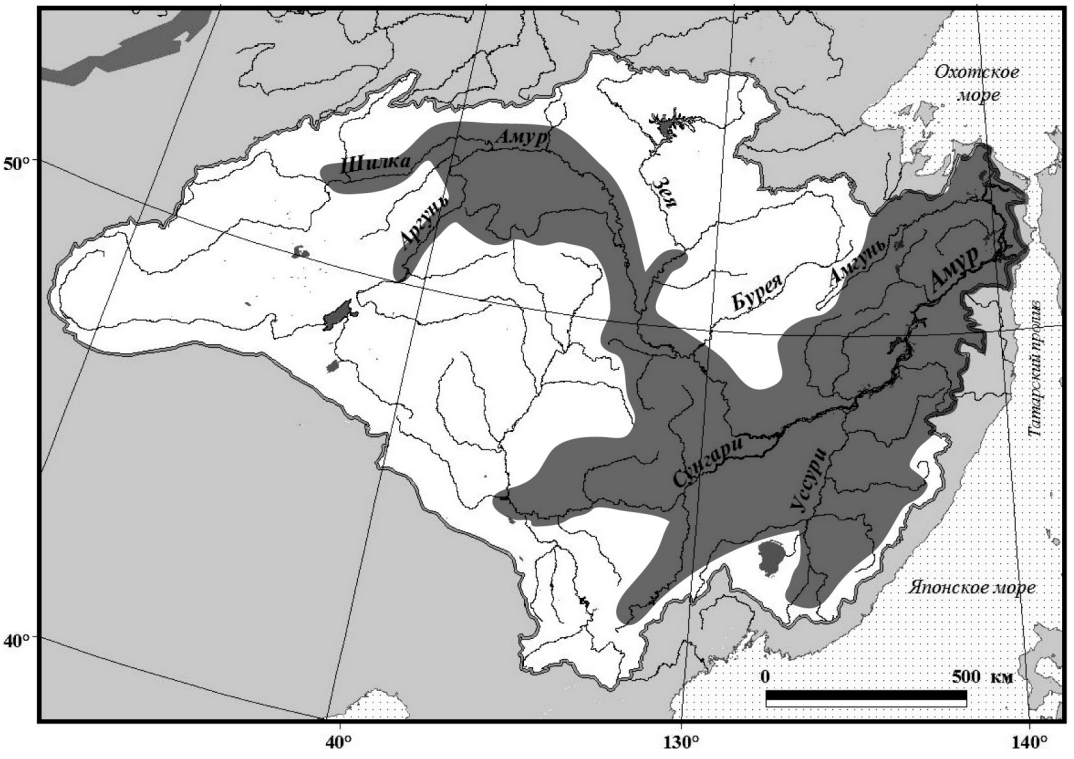

Рис. 2. Исторический нерестовый ареал амурской осенней кеты ключевых источников

Fig. 2. Historical spawning area for fall chum salmon of the spring waters in the Amur basin

изучения популяционной структуры вида ныне предложен двухступенчатый подход, основанный на совместном использовании экологических, географических и генетических данных: вначале выделяются эко-географические единицы, соответствующие средовым компонентам в ареале и типам жизненных стратегий, и лишь затем выделенные эко-географические единицы тестируют генетически [Животовский, 2016, 2017]. Подчеркивая высокую эффективность такого подхода, Л.А. Животовский [2016, с. 331] отмечает, что «несмотря на впечатляющие достижения в геномике, роль полевых биологических, биоценотических и географических и других исследований в выяснении популяционной организации вида не уменьшается, а возрастает».

Итак, в бассейне р. Амур отмечено воспроизводство трех внутривидовых группировок осенней кеты и одной группировки летней кеты, разделенных экологически, географически, темпорально, что обеспечивает различные температурные условия инкубации икры, разные уровни их изоляции и естественного отбора, а также соответствует первому этапу современного подхода к дифференциации популяционных группировок — выделению эко-географических популяционных единиц [Животовский, 2016]. Однако без второго этапа — генетического тестирования этих эко-географических группировок — еще нельзя утверждать, что они являются популяциями. Проект сбора генетических проб с нерестилищ каждой популяции требует не только биологических, но и геоморфологических знаний и может быть дорогостоящим. Ясно, что генетические пробы, взятые в устье Амура или в русле притоков, будут отражать лишь смесь группировок. Именно по этой причине пробы для второго этапа исследований (тестирование генетических данных) необходимо собирать на нерестилищах выделенных группировок [Золотухин, 2009].

Нижний Амур — один из крупнейших промысловых районов кеты на российском Дальнем Востоке. Здесь ее добывали до 93 тыс. т (в 1910 г.). В 2010-х гг. вылов осенней и летней кеты в Амуре составлял до 42 тыс. т (в 2016 г.). И.И. Кузнецов [1928] подчеркивал, что запасы осенней кеты Амура отличаются большей устойчивостью, чем летней кеты, по причине ее большей плодовитости и значительно более широкого распространения по нерестовым притокам Амура и Уссури. Прав был также и А.Г. Смирнов [1945], отмечая больший риск промерзания нерестилищ и гибели икры у амурской летней кеты, чем у осенней. Упоминалось также, что массовая донерестовая гибель летней амурской кеты случается гораздо чаще, чем осенней [Бирман, 1952]. Рассматривая динамику уловов летней и осенней кеты в Амуре в 1907–2018 гг. (рис. 3, 4), нельзя усомниться в выводах И.И. Кузнецова и других исследователей о меньшей устойчивости запасов летней кеты Амура, чем осенней. Однако реальные причины

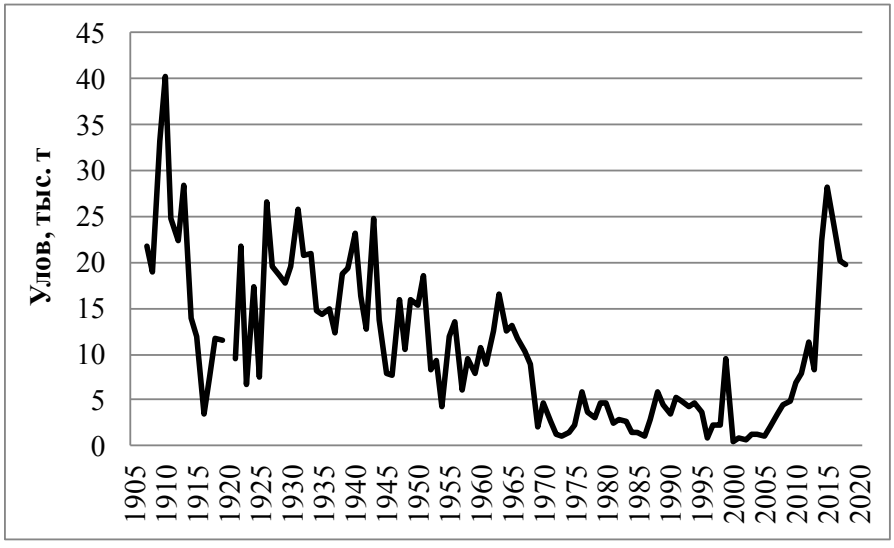

Рис. 3. Динамика уловов осенней кеты в р. Амур, 1907–2018 гг., тыс. т
Fig. 3. Russian annual landings of fall chum salmon in the Amur River, 1907–2018, 10^3 t

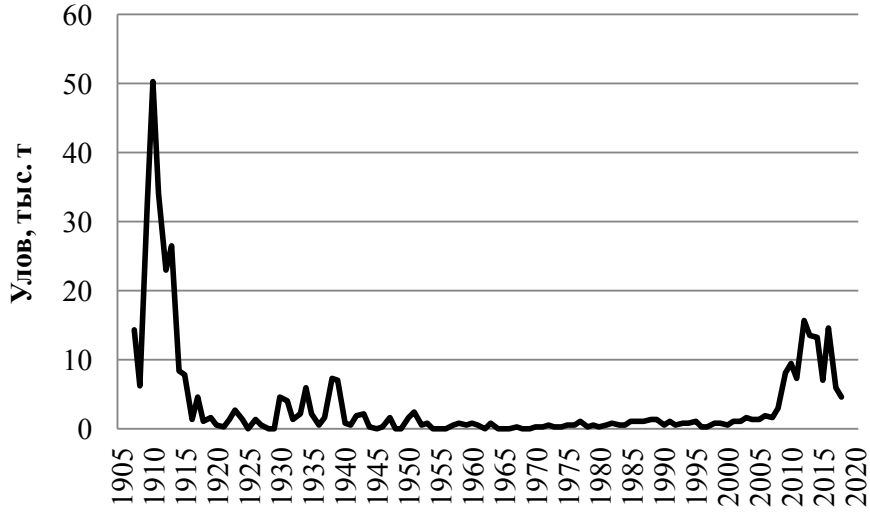

Рис. 4. Динамика уловов летней кеты в р. Амур, 1907–2018 гг., тыс. т
Fig. 4. Russian annual landings of summer chum salmon the Amur River, 1907–2018, 10^3 t

устойчивости уровня запасов осенней кеты кроются, вероятно, не только в большей площади нерестового ареала, но и в большем биологическом и генетическом разнообразии внутривидовых форм у осенней кеты, чем у летней. Согласно принципу плавности изменения среды Г.М.Ф. Ранца, чем плавнее изменяются условия среды в биотопе и чем дольше он остается неизменным, тем богаче видами биоценоз и тем более он уравновешен и стабилен [Реймерс, 1990]. Если учесть, что возраст дивергенции амурской летней кеты составляет лишь около 50 тыс. лет и в бассейне р. Амур она в 7–9 раз моложе амурской осенней кеты [Полякова и др., 2006], то больший уровень биологического разнообразия у осенней амурской кеты вполне объясним.

Выводы

Кета в бассейне р. Амур представлена двумя расами — летней и осенней: летняя состоит из одной популяции, использующей для нереста один тип нерестилищ, осенняя — из трех популяций, использующих разные типы нерестилищ. Эти четыре популяции соответствуют четырем эко-географическим группировкам, разделенным в воспроизводстве географическими границами геоморфологических зон, а также темпорально и экологически. Вся летняя кета нерестится в конце июля — августе на парафлювиальных источниках; 77,1 % осенней кеты воспроизводится в сентябре-ноябре на ортофлювиальных источниках; 20,4 % осенней кеты — в сентябре в нижней части нерестового ареала на парафлювиальных источниках; 2,5 % осенней кеты — в октябре-ноябре в озерах приустьевой части бассейна р. Амур на ортофлювиальных источниках.

Вероятно, в 20-м веке бóльшая устойчивость запасов осенней кеты р. Амур, чем летней, в значительной мере обеспечивалась большим биологическим и генетическим разнообразием внутривидовых популяционных группировок у осенней кеты, чем у летней кеты р. Амур.

Различия в температурных режимах инкубации икры являются ключевым фактором в обособлении группировок, развитии и приобретении ими приспособительных свойств. По этой причине внутривидовая генетическая дифференциация кеты р. Амур может быть обнаружена только на материалах из проб, собранных на различных типах нерестилищ, а не в руслах нерестовых рек или в устье р. Амур.

Благодарности

Автор благодарит д.б.н. Н.В. Колпакова за содействие и ценные замечания в период работы с рукописью.

Соблюдение этических стандартов

Периоды работы и учетов тихоокеанских лососей на нерестилищах подбирались так, чтобы все рыбы уже отнерестились и погибли после нереста. Никаких отловов живой рыбы на нерестилищах не производилось, учитывали и измеряли только снёнку — погибшую после нереста рыбу.

Список литературы

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1 : моногр. — 3-е изд. — Л. : АН СССР, 1932. — 540 с.

Берг Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. Отд. математ. и естест. наук. — 1934. — Т. 5. — С. 711–732.

Бирман И.Б. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 7. — С. 158–173.

Бирман И.Б. Приспособительные особенности нерестовой миграции амурской кеты // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 109–127.

Енютина Р.И. Амурская горбуша (промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 77. — С. 3–126.

Животовский Л.А. Две ветви исследований популяционной структуры вида — экологическая и генетическая: история, проблемы, решения // Генетика. — 2017. — Т. 53, № 11. — С. 1244–1253. DOI: 10.7868/S0016675817110133.

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

Животовский Л.А., Лапшина А.Е., Михеев П.Б. и др. Дивергенция сезонных рас кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792 рек Амур и Поронай: экология, генетика, морфология // Биол. моря. — 2017. — Т. 43, № 4. — С. 284–292.

Золотухин С.Ф. Кета реки Уссури : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — 210 с.

Золотухин С.Ф. Методы оценки запаса кеты и горбуши в бассейне Амура // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 134–139.

Золотухин С.Ф. Экологические формы кеты бассейна реки Амур // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 148–149.

Золотухин С.Ф., Махинов А.Н. Внутривидовые формы кеты и особенности русловых процессов на нерестовых реках бассейна Амура // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 141–157.

Золотухин С.Ф., Ходжер Л.Ч. Расчеты площади нерестового фонда лососей основных рек юга Амурского лимана // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 130–142.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода Oncorhynchus (фундаментальное сходство и видовые различия) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 103–118.

Капланова Н.Ф., Золотухин С.Ф., Горелова Ю.В. Состояние запасов и биология тихоокеанских лососей Амура в 2004 году : отчет о НИР / ХабаровскНИРО. № 1466. — Хабаровск, 2004. — 61 с.

Квасова В.Г. Отчет экспедиции за 1955 год по обследованию рек Бичи, Битки, Хилка, Гера, Лимури, Яй, Лянгровая, оз. Удыль и Кизи / ХабаровскНИРО. № 132в. — Хабаровск, 1955. — 113 с.

Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Кузищин К.В. и др. Морфобиологическая разнокачественность и особенности воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* из двух рек северо-востока острова Сахалин // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 6. — С. 670–683. DOI: 10.1134/S0042875218060140.

Кузнецов И.И. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей : Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 2, вып. 3. — 196 с.

Крюков Н.А. Некоторые данные о положении рыболовства в Приамурском крае : Зап. приамур. отд. импер. рус. геогр. о-ва. Отдельный оттиск. — СПб., 1894. — 87 с.

Лавров Е.В., Пехтерев А.К. Отчет экспедиции Амургосрыбвода по обследованию нерестовых лососевых рек Хор и Омал за 1959 г. / ХабаровскНИРО. № 361в. — Хабаровск, 1959. — 194 с.

Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура : Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — 243 с.

Леванидов В.Я. Запасы амурских лососей и гидростроительство // Изв. ТИНРО. — 1962. — Т. 48. — С. 133–140.

Леман В.Н. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 12–34.

Махинов А.Н. Современное рельефообразование в условиях аллювиальной аккумуляции : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2006. — 232 с.

Махинов А.Н., Золотухин С.Ф. Заломы в нижнем течении р. Гур и их влияние на динамику нерестилищ осенней кеты // Амур на рубеже веков. Ресурсы, проблемы, перспективы : мат-лы Междунар. науч. экол. конф. и 2-й Хабаров. краевой конф. по охране природы. — Хабаровск, 1999. — Ч. 3. — С. 26–28.

Полякова Н.Е., Семина А.В., Брыков В.А. Изменчивость митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и ее связь с палеогеологическими событиями в северо-западной части Пацифики // Генетика. — 2006. — Т. 42, № 10. — С. 1388–1397.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

Реймерс Н.Ф. Природопользование : словарь-справочник. — М. : Мысль, 1990. — 637 с.

Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2002. — 210 с.

Смирнов А.Г. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний : отчет о НИР / ХабаровскНИРО. № 89. — Хабаровск, 1945. — 30 с.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Московск. ун-та, 1975. — 336 с.

Сувырина Р.И. Состояние естественного размножения и искусственного разведения горбуши в бассейне Амура : отчет о НИР / ХабаровскНИРО. № 711. — Хабаровск, 1972. — 122 с.

Толчанов В.С. Отчет экспедиции Амуррыбвода за 1956 год по обследованию рек Улахе, Нотто, Фудзин, Немпту / ХабаровскНИРО. № 228в. — Хабаровск, 1956а. — 102 с.

Толчанов В.С. Отчет экспедиции Амуррыбвода за 1956 год по обследованию рек Кади, Прямая и Кривая Кенжа, Налео и Чомэ / ХабаровскНИРО. № 226в. — Хабаровск, 1956б. — 132 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1987. — 303 с.

References

Berg, L.S., *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* (Fish of Fresh Waters of the USSR and Adjacent Countries), 3rd ed., Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1932, part 1.

Berg, L.S., Summer and winter races in anadromous fishes, *Izv. Akad. Nauk SSSR, Otd. Mat. Estestv. Nauk*, 1934, vol. 5, pp. 711–732.

Birman, I.B., Local stocks of fall-run chum in the Amur River basin, *Vopr. Ikhtiol.*, 1956, vol. 7, pp. 158–173.

Birman, I.B., Adaptive features of spawning migration of Amur chum salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1952, vol. 37, pp. 109–127.

Yeniutina, R.I., The Amur humpback salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 77, pp. 3–126.

Zhivotovsky, L.A., Two branches, ecological and genetic, in studying the species population structure: History, problems, and solutions, *Russ. J. Genet.*, 2017, vol. 53, no. 11, pp. 1163–1171. doi 10.7868/S0016675817110133

Zhivotovsky, L.A., Population structure of species: Eco-geographic units and genetic differentiation between populations, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 5, pp. 373–382.

Zhivotovsky, L.A., Rakitskaya, T.A., Rubtsova, G.A., Afanasiev, K.I., Shitova, M.V., Lapshina, A.E., Mikheev, P.B., Podorozhnyuk, E.V., Pasechnik, O.I., and Mamaeva, A.V., Divergence of the seasonal races of chum salmon, *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792, in the Amur and Poronai rivers: Ecology, genetics, and morphology, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2017, vol. 43, no. 4, pp. 316–325.

Zolotukhin, S.F., *Keta reki Ussuri* (Chum Salmon of the Ussuri River), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007.

Zolotukhin, S.F., Methods of assessment of the chum and pink salmon stock in the Amur River basin, in *Byulleten' N 13 izucheniya Tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 134–139.

Zolotukhin, S.F., Ecological forms of chum salmon in the Amur River basin, in *Byull. N 4 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 4 Implementation of "The Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009, pp. 148–149.

Zolotukhin, S.F. and Makhinov, A.N., Chum salmon interspecies forms and river-bed activity on the salmon spawning grounds in the Amur basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 141–157.

Zolotukhin, S.F. and Khodzher, L.Ch., Calculation of the spawning area for Pacific salmon in the main rivers of the southwestern part of the Amur estuary, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 148, pp. 130–142.

Ivankov, V.N. and Ivankova, E.V., Intraspecific reproductive strategies of Pacific salmons gen. *Oncorhynchus* (fundamental similarity and species differences), *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 103–118.

Kaplanova, N.F., Zolotukhin, S.F., and Gorelova, Yu.V., *Sostoyaniye zapasov i biologiya tikhookeanskikh lososei Amura v 2004 godu: otchet o NIR* (Status of Stocks and Biology of Pacific Salmon in the Amur River in 2004: Report on Research Work), Available from KhabarovskNIRO, 2004, Khabarovsk, no. 1466.

Kvasova, V.G., *Otchet ekspeditsii za 1955 god po obsledovaniyu rek Bichi, Bitki, Khilka, Gera, Limuri, Yai, Lyangrovaya, oz. Udyl' i Kizi* (Report on the Expedition 1955 for Surveying the Rivers of Bichi, Bitki, Khilka, Gera, Limuri, Yai, Lyangrovaya, and lakes Udyl' and Kizi), Available from KhabarovskNIRO, 1955, Khabarovsk, no. 132v.

Kirillova, E.A., Kirillov, P.I., Kuzishchin, K.V., Gruzdeva, M.A., and Pavlov, D.S., Morpho-biological difference and reproduction peculiarities of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* from two rivers in the northeastern part of Sakhalin Island, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 6, pp. 819–832. doi 10.1134/S0032945218060097

Kuznetsov, I.I., Some observations on reproduction of Amur and Kamchatka salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchn. Stn.*, 1928, vol. 2, no. 3.

Kryukov, N.A., Some data on the fishing situation in the Amur Region, *Zap. Priamurskogo Otd. Imp. Russ. Geogr. O–va*, St. Peteresburg, 1894.

Lavrov, E.V. and Pekhterev, A.K., *Otchet ekspeditsii Amurgosrybvoda po obsledovaniyu nerestovykh lososevykh rek Khor i Omal za 1959* (Report on the Amurgosrybvod Expedition for Surveying the Salmon Spawning Rivers of Khor and Omal in 1959), Available from KhabarovskNIRO, 1959, Khabarovsk, no. 361v.

Levanidov, V.Ya., The reproduction of Amur salmon and the forage supply of their juveniles in the tributaries of the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1969, vol. 67.

Levanidov, V.Ya., Stocks of Amur salmon and hydroconstruction, *Izv. Tikhookean. Nauchno–Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1962, vol. 48, pp. 133–140.

Leman, V.N., Ecological and species peculiarities of spawning sites for Pacific salmons (*Oncorhynchus*) in Kamchatka area, in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok: Dal'nauka, 2003, vol. 2, pp. 12–34.

Makhinov, A.N., *Sovremennoye rel'efoobrazovaniye v usloviyakh allyuvial'noi akkumulyatsii* (Modern Relief Formation in Conditions of Alluvial Accumulation), Vladivostok: Dal'nauka, 2006.

Makhinov, A.N. and Zolotukhin, S.F., Log jams in the lower reaches of the Gur River and their impact on the dynamics of spawning grounds of fall-run chum salmon, in *Mater. Mezhdunar. nauchn. ekol. konf. i vtoroi Khabarovsk. krayevoi konf. po okhrane prirody " Amur na rubezhe vekov. Resursy, problemy, perspektivy"* (Mater. Int. Sci. Ecol. Conf. and 2nd Khabarovsk Krai conf. nat. conserv. "Amur at the Turn of the Century: Resources, Challenges, and Prospects), Khabarovsk, 1999, part 3, pp. 26–28.

Polyakova, N.E., Semina, A.V., and Brykov, Vl.A., The variability in chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) mitochondrial DNA and its connection with the paleogeological events in the Northwest Pacific, *Russ. J. Genet.*, 2006, vol. 42, no. 10, pp. 1164–1171.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Reimers, N.F., *Prirodopol'zovaniye: slovar'-spravochnik* (Nature Management: A Reference Dictionary), Moscow: Mysl' 1990.

Roslyi, Yu.S., *Dinamika populyatsii i vosproizvodstvo tikhookeanskikh lososei v basseine Amura* (Dynamics of Populations and Reproduction of Pacific Salmon in the Amur River Basin), Khabarovsk: Khabarovskoye Knizhnoye Izd., 2002.

Smirnov, A.G., *Sostoyaniye zapasov amurskikh lososei i prichiny ikh chislennykh kolebanii* (The Status of Stocks of the Amur Salmon and Causes of Their Numerical Fluctuations), Available from KhabarovskNIRO, 1945, Khabarovsk, no. 89.

Smirnov, A.I., *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

Suvyrina, R.I., *Sostoyaniye estestvennogo razmnozheniya i iskusstvennogo razvedeniya gorbushi v basseine Amura: otchet o NIR* (The State of Natural Reproduction and Artificial Breeding of Pink Salmon in the Amur River Basin: Report on Research Work), Available from KhabarovskNIRO, 1972, Khabarovsk, no. 711.

Tolchanov, V.S., *Otchet ekspeditsii Amurgosrybvoda za 1956 god po obsledovaniyu rek Ulakhe, Notto, Fudzin, Nemptu* (Report on the Amurgosrybvod Expedition 1956 for Surveying the Rivers of Ulakhe, Notto, Fudzin, and Nemptu), Available from KhabarovskNIRO, 1956a, Khabarovsk, no. 228v.

Tolchanov, V.S., *Otchet ekspeditsii Amurgosrybvoda za 1956 god po obsledovaniyu rek Kadi, Pryamaya i Krivaya Kenzha, Naleo i Chome* (Report on the Amurgosrybvod Expedition 1956 for Surveying the Rivers of Kadi, Pryamaya i Krivaya Kenzha, Naleo, and Chome), Available from KhabarovskNIRO, 1956b, Khabarovsk, no. 226v.

Yablokov, A.V., *Populyatsionnaya biologiya* (Population Biology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1987.

Поступила в редакцию 29.04.2019 г.

После доработки 13.05.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.