

УДК 597.553.2(265)

**В.Н. Иванков\***

Дальневосточный федеральный университет,  
690950, г. Владивосток, ул. Октябрьская, 27

**ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ  
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*  
В РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА**

Прослежена четкая аналогия эколого-темпоральной дифференциации популяций горбуши с подобной дифференциацией популяций кеты. У горбуши, как и у кеты, отмечены две генеральные стратегии размножения. Основным отличием сезонных рас горбуши, так же, как и кеты, являются места нереста и условия обитания в период эмбрионально-личиночного развития. Симпатрические эколого-темпоральные (сезонные) расы горбуши имеют более широкое распространение по ареалу размножения, чем считалось до недавнего времени.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, горбуша, внутривидовая дифференциация, популяционная организация.

**Ivankov V.N.** Intraspecific differentiation and the population organizing of pink salmon in different parts of its natural habitat // *Izv. TINRO.* — 2011. — Vol. 167. — P. 64–76.

Ecological and temporal differentiation of the pink salmon populations is similar to chum salmon. Both species have two general strategies of reproduction. Seasonal races of pink salmon are distinguished by different spawning areas and habitat conditions of their embryonic-larval development, the same as chum salmon. Spreading of these sympatric ecological-and-temporal races of pink salmon is determined wider by their reproduction range than it was considered till recently.

**Key words:** pacific salmon, pink salmon, intraspecific differentiation, population organizing.

**Введение**

До недавнего времени было принято, что сезонные расы горбуши имеют довольно ограниченный район совместного обитания (симпатрического распространения): южные Курильские острова, Хоккайдо, юго-восток Сахалина, юго-восточная Аляска, Британская Колумбия (Иванков, 1967; Ефанов, Хоревин, 1978; Гриценко, 1981). Ранее в некоторых реках юго-восточной Аляски и Британской Колумбии были обнаружены симпатрические темпоральные группировки горбуши. В этих реках, как правило, отмечалось два пика увеличения численности мигрирующих на нерест лососей (Skud, 1958; Royce, 1962; Vernon, 1962), а в некоторых было отмечено более двух пиков (Scheridan, 1961).

---

\* Иванков Вячеслав Николаевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой, e-mail: gidrobia@chair.dvngu.ru.

Детальные исследования популяционной организации горбуши, проведенные в 1964–1965 гг. на южных Курильских островах (о-ва Итуруп и Кунашир), позволили выяснить, что лососи обнаруженных здесь темпоральных группировок различаются не только временем захода в реки на нерест, но также местами нереста и нагула, размерами тела, темпами роста, плодовитостью, соотношением полов, зрелостью гонад в период миграции в реки. Результаты этих исследований позволили высказать суждение (Иванков, 1967), что обнаруженные темпоральные группы представляют собой сезонные расы, аналогичные сезонным расам кеты.

Далее подобные сезонные группировки были описаны на Сахалине (Воловик и др., 1972; Ефанов, Хоревин, 1978; Гриценко, 1981; Ефанов, 1989). О.Ф. Гриценко (1981), исследовавший темпоральные группировки горбуши южного Сахалина, отмечал три хода этого лосося в реки острова. Сначала в реки заходит япономорская горбуша (нагуливающаяся в Японском море), затем — “ранняя охотоморская”, третий ход образует “поздняя охотоморская”. О.Ф. Гриценко считал, что раннюю и позднюю охотоморскую горбушу следует считать популяциями, нагуливающимися в разных районах северной Пацифики и приходящими на нерест в разное время. Они, по его мнению, являются не сезонными расами, аналогичными расам кеты, а просто популяциями, ведущими себя как сезонные расы.

Сравнительно недавно, исследуя темпоральную дифференциацию (популяционную структуру) горбуши северного побережья Охотского моря, С.Л. Марченко (2001, 2004) выделил у нее до 4 темпоральных группировок. Ранг этих темпоральных группировок трактуется неоднозначно (Шунтов, Темных, 2008, 2010). То ли это настоящие сезонные расы, аналогичные таковым у кеты и сезонным расам горбуши южных Курильских островов и Сахалина, то ли внутривидовые темпоральные популяции, аналогичные ходам, обнаруженным у ряда лососей: горбуши (Воловик, 1968), летней и осенней кеты (Световидова, 1961; Бирман, 1977; Иванков, 2008) и поздней (летне-осенней) формы симы (Иванков и др., 1984).

Задача настоящей работы — выяснение природы и ранга темпоральных группировок, обнаруживаемых у горбуши в различных районах ее размножения.

### **Результаты и их обсуждение**

Наиболее изучены темпоральные группы (сезонные расы) на южных Курильских островах и южном Сахалине, где выделяются две основные группы: ранняя (летняя) и поздняя (осенняя) горбуша. Эти две группы, которые возводятся в ранг сезонных рас, различаются, как отмечалось выше, не только временем захода в реки на нерест, временем нереста, но и местами нереста. Летняя нерестится в верхних участках рек, осенняя размножается в низовых притоках и низовьях рек. Как правило, осенняя горбуша заходит на нерест в водотоки (участки реки и ее притоки), выбираемые для размножения осенней кетой, а это участки бассейнов рек, где отмечается выход грунтовых вод. Автор настоящей статьи в течение ряда лет наблюдал нерест осенней горбуши на ключевых нерестилищах, в частности, в Ивановом ключе, впадающем в р. Курилка (о. Итуруп, Курильские острова) (рис. 1). Наблюдения показали, что температурный режим во время эмбрионально-личиночного развития осенней горбуши отличается от такового летней горбуши. Нерест осенней формы горбуши происходит на тех же участках рек, где нерестится и осенняя кета. В 1962 и 1967 гг. нами на низовом притоке р. Курилка — р. Кетовая — в октябре наблюдался нерест поздней горбуши в тех же местах реки, где отмечались в это время первые косяки подходящей на нерест кеты (правда, кета устраивала гнезда на более глубоких участках) (Иванков, 1991). Подобные наблюдения были сделаны А.И. Смирновым (1975), который полагал, что нерест поздней горбуши может происходить только в ключах или на участках рек, в какой-то мере питаемых грунтовыми водами, сохраняющих благоприятную среду для эмбрионального и личиночного развития горбуши.



Рис. 1. Нерест осенней горбуши в Ивановом ключе (приток р. Курилка, о. Итуруп)  
Fig. 1. Fall pink salmon spawning in the Ivanov Spring (tributary of the Kurilka, Iturup)

Как уже отмечалось, летняя и осенняя горбуша, так же как и аналогичные расы кеты, различаются не только временем и местами нереста, но и биологическими показателями (Иванков, 1967, 1971; Ефанов, Хоревин, 1978, 1979; Гриценко, 1981; Каев, 2010). Было выяснено, что у горбуши р. Славной (о. Итуруп), где симпатрически размножаются обе расы (Иванков, 1971), у летней горбуши количество позвонков было равно 68,7 (чаще 68–69), у осенней — 69,4 (чаще 69–70). Число лучей в анальном плавнике было равно соответственно 13,4 (чаще 13–14) и 14,3 (чаще 14–15), лучей в спинном плавнике — 10,2 (чаще 10) и 11,1 (чаще 11).

Аналогичные данные ранее были получены и для осенней и летней рас кеты (Куликова, 1972; Иванков и др., 2010). Например, у летней кеты р. Камчатка лучей в спинном плавнике чаще было 10, у осенней — 11, в анальном — соответственно 13 и 14 лучей. Эти различия вызваны разным температурным режимом в местах нереста летней и осенней рас во время прохождения начальных этапов эмбрионального развития лососей. Установлено, что у лососей ранних рас нерест происходит при более высоких температурах воды, а нерест рыб поздних рас, размножающихся в ключах (на выходе грунтовых вод) — при температурах более низких (Ильина, 1990; Кузищин и др., 2010; Кульбачный, Иванков, 2011). Ранее было выяснено, что низкие температуры воды на ранних этапах эмбрионального развития способствуют формированию большего числа позвонков и лучей в плавниках (Расс, 1941; Куликова, 1972). Эти признаки могут служить определенными маркерами рыб, нерестящихся на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком (нерест при высоких температурах воды) и на ключевых нерестилищах (на выходе грунтовых вод), где нерест и ранний эмбриогенез происходят при более низких температурах воды. К настоящему времени наряду с ранней (летней) горбушей поздняя (осенняя) горбуша обнару-

живается, кроме указанных выше районов, также в реках зал. Анива, северо-востока и северо-запада Сахалина (Иванов и др., 2001; Антонов, 2005; Каев, 2010; и др.).

Здесь следует заметить, что ранее на Камчатке наряду с ранней горбушей (размножающейся на участках рек с выраженным русловым потоком) была также обнаружена поздняя, нерестящаяся на ключевых нерестилищах (Остроумов, 1982). Последняя, по сведениям А.Г. Остроумова (1985), нерестится не только в ключах, но даже в некоторых озерах (Курильское и Лиственичное). Отметим, что еще в 1928 г. И.И. Кузнецовым (1928) были обнаружены в бассейне р. Большой (западное побережье Камчатки) 17 ключей, куда заходит на нерест горбуша. Он отмечал, что на Камчатке в некоторые годы количество горбуши, нерестящейся в ключах, достигает 100–200 тыс. экз. и составляет 3–6 % численности всех видов лососей, нерестящихся на ключевых нерестилищах.

Нерестовый ход горбуши, по сведениям И.И. Кузнецова (1928), в р. Большой продолжается в разные годы с середины-конца июня до конца августа — начала сентября, а в целом по западной Камчатке — с первой декады июня до начала октября (Семко, 1939; Правдин, 1940; Кагановский, 1949; Кузищин и др., 2010). Более продолжительный период нерестовой миграции и нереста отмечается только на о. Итуруп, в бассейнах рек заливов Терпения и Анива на Сахалине (Иванков, 1967; Гриценко и др., 1989; Никифоров и др., 1997; Каев, Чупахин, 2002; Антонов, 2005).

В период нереста горбуши, размножающейся в русловой части р. Большой, температура воды в июле-августе была 11,5 °С, а нерестящейся в ключах — 7,0–8,0 °С. Зимой в реке температура была 0,5 °С, в ключах — 4,0–5,0 °С. Различия между летней и зимней температурами в период эмбрионального развития составили соответственно 11 и 2–3 °С. Подобные различия в температурном режиме инкубации икры и эмбрионов отмечены и для русловой и ключевой рас кеты (Леванидов, 1969; Волобуев, 1984; Кульбачный, Иванков, 2011), а также сезонных рас нерки (Ильина, 1990) (рис. 2).

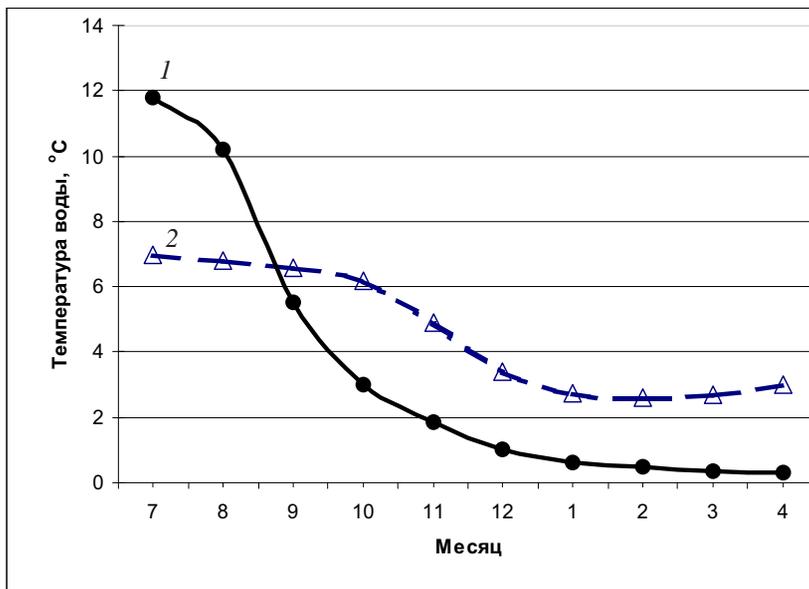


Рис. 2. Динамика интегрированной месячной температуры воды на нерестилищах летней (1) и осенней (2) рас популяций горбуши, нерки и кеты в различных частях ареала размножения

Fig. 2. Dynamics of mean monthly water temperature on spawning grounds of summer (1) and autumn (2) races of pink, chum, and sockeye salmon in different parts of their reproduction areas

Как следует из вышеизложенного, летняя (русловая) и осенняя (ключевая) расы горбуши распространены существенно шире, чем считалось ранее. Так же, как на южных Курильских островах и на Сахалине, на Камчатке наряду с летней размножается и осенняя раса горбуши. Добавим, что в ряде притоков р. Амур (реки Анюй, Хор, Кур, Биджа и др.) горбуша также размножается не только в русле притоков первого порядка, но и в ключах — притоках третьего порядка, в изобилии впадающих в горные нерестовые реки (Рослый, 2002).

Кроме того, необходимо отметить обнаружение в 2005 и 2006 гг. поздней (осенней) горбуши и в реках материковой части Татарского пролива (реки Нельма, Гыджу, Улике и др.) (Золотухин, 2006). Эта горбуша заходила в реки в основном в сентябре, в то время как основной ход (ранней горбуши) наблюдался в июле. Июльская (ранняя) горбуша нерестилась в верховьях р. Гыджу, в то время как сентябрьская (поздняя) — в низовьях реки. В этом же году в расположенных к югу от г. Советская Гавань мелких реках поздний ход горбуши отмечен до бассейна р. Нельма. В 2005 г. он отмечался в малых реках севернее г. Советская Гавань и в р. Улике, а также в нижнем притоке р. Тумнин. По мнению С.Ф. Золотухина (2006), в названные реки Татарского пролива заходит “охотоморская осенняя горбуша” (по классификации О.Ф. Гриценко, 1981). Миграцию горбуши в реки северного Приморья в поздние сроки (до середины сентября) отмечают и другие исследователи (Семченко, 2006).

Интересные результаты, как указывалось выше, были получены по темпоральной дифференциации горбуши северного побережья Охотского моря. С.Л. Марченко (2001, 2004), исследуя динамику нерестового хода, морфологию, размеры, плодовитость рыб, изменение соотношения полов у горбуши нескольких крупных рек севера охотского побережья (реки Тауй, Ола, Гарманда), пришел к заключению, что в разных реках этого региона насчитывается от двух до четырех группировок лососей, различающихся сроками захода в реки и местами нереста. На кривых динамики процентного количества самцов за время нерестовой миграции С.Л. Марченко (2001) выявил от одного до трех переломов. Эти результаты трактуются им как доказательство существования двух-четырёх темпоральных группировок горбуши, заходящих на нерест в крупные реки северного побережья Охотского моря.

Ранее высказывалось мнение (см., напр., Смирнов, 1975), что у горбуши северного побережья Охотского моря отсутствует темпоральная дифференциация популяций (наличие сезонных рас), она представлена только летней формой (расой). Однако позднее А.В. Ионовым (1987) была выявлена биологическая неоднородность мигрирующих на нерест лососей, а С.П. Пустовойтом (1999) отмечено генетическое разнообразие горбуши различных периодов хода, которые представлены двумя формами — ранней и поздней. Аналогичные результаты были получены и при морфологическом и генетическом изучении горбуши р. Ола. В бассейне этой реки также выявлены темпоральные группировки, различающиеся фено- и генообликом. В работе Г.А. Агаповой с соавторами (2003) приведены дендрограммы (морфологического и генетического сходства) темпоральных выборок мигрирующей на нерест горбуши. На них выделяются по два четких кластера, в каждом из которых обнаруживаются от двух до четырех темпоральных выборок горбуши.

Приведенные выше данные показывают, что в реках северного побережья Охотского моря размножаются также две формы горбуши — ранняя и поздняя. Как было выяснено (Марченко, 2001, 2004; Агапова и др., 2003), горбуша раннего и позднего периодов нерестовой миграции занимает различные нерестилища: раннего, как правило, — верхние участки рек, позднего — низовые участки реки и притоки.

По всей видимости, эти две формы присутствуют и в соседнем районе — в реках северо-западного побережья Охотского моря (Мы, Амур, Иски, Иткан, Охота). Нерестовый ход в реках здесь отмечается также в различное время. Наряду с ранним, коротким периодом хода, например в р. Мы (середина июня — начало августа), в некоторых реках ход более продолжителен (с начала-середины июля по конец августа — середину сентября — реки Охота, Иски (Канзепарова, 2010)). С.Е. Кульбачный (устное сообщение) в период с 17 по 25 августа 2009 г. наблюдал заходжение горбуши в р. Маймагун, впадающую в Тугурский залив.

Здесь следует отметить, что в реках Тауй, Ола, Гарманда ранее также была обнаружена темпоральная дифференциация кеты (Волобуев, 1984; Волобуев и др., 1990, 2005). В.В. Волобуев с соавторами (2005) отмечают, что темпоральные группировки (формы) кеты этого региона аналогичны летней и осенней расам амурской кеты и могут обитать как симпатрично (в бассейне одной реки), так и в разных речных системах. Было показано, что ранняя кета северного и северо-западного побережья Охотского моря размножается в реке на участках с хорошо выраженным подрусловым потоком, а поздняя раса — в ключах, на выходе грунтовых вод.

Очевидно, что ранняя и поздняя формы горбуши указанных выше районов — аналоги ранней и поздней форм кеты этих районов.

Резюмируя вышеизложенное, можно с достаточной убедительностью утверждать, что темпоральная дифференциация горбуши (наличие ранней и поздней форм) распространена значительно шире по ареалу ее размножения, чем считалось ранее. Эти формы (расы) обнаруживаются не только в районах со сравнительно мягким климатом (южные Курильские острова, южный Сахалин, юго-восточная Аляска, Британская Колумбия), но также в районах с более суровым (часто существенно) климатом (северный Сахалин, Камчатка, северное Приморье, северное и северо-западное побережье Охотского моря).

Нерестовая миграция горбуши в более северных районах ее размножения подобно тому, как это отмечается у кеты, происходит в более раннее время года по сравнению с южными районами, а сроки миграции, как правило, менее продолжительны, что объясняется более коротким теплым периодом в этих районах.

Поскольку горбуша как ранней, так и поздней форм в северных районах, в отличие от горбуши южных районов размножения, мигрирует в реки и нерестится в летнее время, а размножается при различных условиях (ранняя — на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, а поздняя — на ключевых нерестилищах), то раннюю (летнюю) расу горбуши можно считать аналогом летней (русловой), а позднюю — аналогом осенней (ключевой) рас кеты. Лососи второй расы могут размножаться не только в ключах, но и в озерах, хотя и в меньшей степени в сравнении с кетой.

Отмеченные две расы горбуши, размножающиеся в северных районах ее ареала, фактически являются аналогами ранней (летней) и поздней (осенней) рас горбуши, обнаруженных и изученных ранее (Иванков, 1967, 1971; Гриценко, 1981; Ефанов, 1989, 2005) на южных Курильских островах и южном Сахалине.

Как и у кеты, у горбуши поздняя (осенняя) раса наиболее многочисленна в южных районах размножения (южный Сахалин, южные Курильские острова, о. Хоккайдо). Что касается самых северных районов размножения, то здесь вопрос о соотношении ранней и поздней (русловой и ключевой) форм горбуши к настоящему времени остается открытым.

Как отмечалось выше, в реках некоторых районов обнаруживается несколько темпоральных ходов горбуши. На Сахалине (заливы Анива, Терпения), в Британской Колумбии таких ходов наблюдается до трех (Scheridan, 1962; Воловик, 1968; Гриценко, 1981; Антонов, 2005; и др.), в реках северного побережья Охотского моря — до четырех (Марченко, 2001, 2004). Несколько ходов отмечено И.Б. Бирманом (1977) и у горбуши р. Амур. Эти ходы обнаруживаются (регист-

рируются) по увеличению процентного количества самцов, а также по изменению биологических показателей, в том числе стадии зрелости гонад, за время нерестовой миграции лососей.

На примере кеты показано, что эти ходы наблюдаются как у летней, так и у осенней расы (Световидова, 1961; Бирман, 1977) и представляют собой популяции или группы популяций, размножающиеся, как правило, в бассейнах крупных рек на различном удалении от устья реки и при разных условиях в период нереста (Иванков, 2008). Аналогичная ситуация отмечается и у горбуши ранней (русловой) и поздней (ключевой) рас. Это хорошо показано при анализе результатов исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши различных периодов нерестового хода (Марченко, 2001, 2004; Агапова и др., 2003). На дендрограммах сходства морфологических и генетических признаков (см. Агапова и др., 2003, рис. 2 и 4; Марченко, 2004, рис. 1 и 2) показано, что наряду с двумя кластерами, указывающими на дифференциацию ранней и поздней горбуши, отмечаются подкластеры в одном или обоих кластерах. Эти подкластеры маркируют наличие популяций внутри ранней или поздней расы горбуши или сразу в двух расах.

Таким образом, темпоральные группы горбуши, обнаруживаемые в период нерестовой миграции, представлены, как правило, эколого-темпоральными (сезонными) расами (русловой и ключевой), а в некоторых крупных реках также темпоральными популяциями внутри этих рас.

Следует остановиться на вопросе стабильности популяционной организации, в том числе эколого-темпоральной дифференциации лососей, в частности горбуши, и выяснить, насколько важен учет этой дифференциации при организации промысла, интродукции и искусственного разведения.

Прежде всего необходимо вспомнить результаты экспериментов по выяснению устойчивости темпоральных группировок лососей. В.Е. Рикер (1959) приводит результаты эксперимента, когда при акклиматизации горбуши раннего хода р. Лэкельс (Lakels) в приток Джонс (Jones) она приходила на нерест на две недели раньше горбуши естественной популяции, которая характеризовалась поздним ходом. На основе этих и других экспериментов был сделан вывод о наследственном характере сроков нерестового хода (Рикер, 1959; McGregor et al., 1998). Результаты акклиматизации дальневосточной горбуши в реках европейского Севера показали, что, несмотря на отличия гидрологического режима в море и реках на новом месте от режима, в котором обитают нативные популяции, лососи возвращались на нерест в те же сроки, что и в районах Дальнего Востока, откуда они были привезены на инкубацию (Персов, Сакун, 1962; Азбелев, Лазарев, 1964). Акклиматизация прошла успешно только после того, как вместо поздней горбуши стали перевозить на запад раннюю форму, сроки хода которой на нерест были подходящими для размножения горбуши на новом месте (Иванков, 1967, 1991; Смирнов, 1975).

Приведенные выше данные указывают на наследственную обусловленность сроков прихода лососей на нерест.

Естественно, что эти сведения необходимо учитывать и при организации промысла лососей, особенно в тех случаях, когда в реки заходят популяции, строго структурированные по срокам миграции в реки и нереста (Иванков, 1986).

Ранее (Иванков, Андреев, 1969) было показано, что организация промысла с учетом наличия симпатрических сезонных рас горбуши позволяет более рационально использовать ее запасы и на 10–15 % увеличить уловы в сравнении с квазиоптимальным режимом промысла (без учета темпоральной дифференциации).

Нерегулируемый по срокам нерестовой миграции промысел может привести к нарушению естественной структуры популяций лососей в том или ином районе. Это хорошо видно при анализе соотношения ранней и поздней горбуши, размножающейся на о. Итуруп и в бассейне зал. Анива на Сахалине. Если в 50–

60-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 % (см. таблицу). Подобная ситуация отмечена по зал. Анива (Каев, 2010). В.П. Шунтов и О.С. Темных (2008) отмечают для ряда регионов увеличение в последние годы численности горбуши поздних подходов (западная Камчатка, р. Амур, Сахалин, южные Курильские острова). Неконтролируемый режим промысла на юго-восточной Аляске привел к тому, что в некоторых реках ранняя форма горбуши практически исчезла.

Доля поздней расы более существенно возрастает в тех регионах, где функционируют рыболовные заводы, на которых в течение многих лет размножают горбушу. Относительная численность поздней горбуши здесь намного выше численности ранней. На инкубацию на заводах на о. Итуруп, на южном и юго-восточном Сахалине берется икра рыб преимущественно или исключительно поздних подходов (Рухлов, 1982, 1983). Изменяются и размеры тела лососей (см. таблицу). Если в период с 1956 по 1966 г. на о. Итуруп длина тела поздней горбуши была равна в среднем 53,5 см, то в период с 1967 по 2009 г. она уменьшилась почти на 5 см и составила 48,7 см. Следует отметить, что размеры рыб ранней расы почти не изменились.

Изменение размеров тела и соотношения численности летней (ранней) и осенней (поздней) рас горбуши о. Итуруп (Курильские острова) за период с 1956 по 2009 г.

Changes of body size and ratio between summer and fall races of pink salmon from Iturup Island in 1956–2009

| Пол   | Длина тела (АС) ранней и поздней горбуши, см |      |              |      |                       |         | Соотношение численности горбуши, ранняя/поздняя, % |           |
|-------|--|------|--------------|------|-----------------------|---------|--|-----------|
|       | Ранняя раса                                  |      | Поздняя раса |      | Уменьшение длины тела |         |  |           |
|       | 1-й  | 2-й  | 1-й          | 2-й  | Ранняя                | Поздняя | 1-й  | 2-й       |
|       | Периоды наблюдений                           |      |              |      |                       |         |  |           |
|       |  |      |              |      | 2-й/1-й               | 2-й/1-й |  |           |
| Самцы | 47,7   | 46,7 | 53,6         | 48,6 | -1,0                  | -5,0    | 51,3/48,7  | 20,1/79,9 |
| Самки | 50,3   | 48,9 | 53,4         | 48,8 | -1,4                  | -4,6    |  |           |

*Примечание.* Периоды наблюдений: 1-й — 1956–1966 гг. (Иванков, 1997), 2-й — 1967–2009 гг. (Каев, 2010).

Существенный интерес представляет вопрос о единицах запаса при наличии темпоральных группировок у заходящих на нерест лососей. В идеале единица запаса — это локальная популяция, представляющая собой наименьшую внутривидовую репродуктивно изолированную систему. Локальная популяция характеризуется определенной динамикой структуры и численности. Отсюда и “управление”, рациональное использование запасов рыб должно идти через регуляцию структуры и численности популяций. Подробное обоснование этого положения можно найти в монографиях Ф. Айала (1984), А.В. Яблокова (1987), Ю.П. Алтухова (1989) и др.

В случае с морскими видами локальные популяции могут достигать большой численности и занимать обширные акватории (например, сельдевые, анчоусы, сардины, некоторые тресковые и т.п.). Популяции анадромных рыб, как правило, занимают меньшие площади и в силу развитого хоминга привязаны к строго определенным местам нереста.

Надо отметить, что в практике рыбного хозяйства единицы запаса представлены, как правило, локальными (региональными) стадами (популяционными системами), которые в период размножения привязаны к определенным гидрогеологическим районам и артезианским бассейнам. Это достаточно четко прослеживается на примере локальных стад кеты и горбуши на Сахалине (Иванков, 1993;

Иванков и др., 1996). Популяции лососей, принадлежащие к тому или иному локальному стаду, как правило, сходны между собой по основным биологическим характеристикам (Бирман, 1956; Калабушкин, Салменкова, 1988; Гриценко и др., 1989; Иванков, 1997; и др.), типу динамики численности и отличаются по этим характеристикам от популяций локальных стад, “привязанных” к другим гидрологическим районам (Иванков, 1972, 1993; Ресурсы ..., 1973).

На Сахалине у кеты выделяются несколько крупных стад, состоящих из групп популяций: 1) группа популяций бассейна р. Тымь и более мелких рек северо-восточного побережья; 2) группа популяций бассейна р. Поронай и прилежащих рек; 3) группа популяций юго-восточного побережья; 4) группа популяций мелких рек юго-западного побережья. Первое “стадо” “привязано” к северосахалинскому артезианскому бассейну, второе — к Поронайскому, третье — к сусунайскому, четвертое — к западно-сахалинскому. Сходное районирование отмечается и для локальных стад горбуши (Иванков, 1993).

В случае наличия в реках того или иного бассейна симпатрических сезонных рас единицу запаса составляют популяции лососей, принадлежащих к каждой из этих рас (летней или осенней).

В некоторых районах, где постоянно наблюдаются три нерестовых хода лососей, как, например, у горбуши в реках зал. Анива и зал. Терпения на Сахалине, в которые заходит япономорская горбуша, а также летняя и осенняя горбуша, нагуливающаяся в Тихом океане, единицей запаса являются лососи каждого из этих ходов (темпоральных группировок).

### Заключение

Эколого-темпоральные (сезонные) расы горбуши распространены по ареалу их размножения существенно шире, чем считалось до недавнего времени. По азиатскому побережью, кроме южных Курильских островов, Сахалина, о. Хоккайдо, симпатрические темпоральные расы отмечены на Камчатке, в реках северного и северо-западного побережья Охотского моря, р. Амур, северного Приморья.

Прослеживается четкая аналогия эколого-темпоральной дифференциации популяций горбуши с подобной дифференциацией популяций кеты. Поскольку периоды нерестовой миграции ранней и поздней форм (рас) горбуши часто приходятся на летний период, а в различных частях ареала размножение отмечается в разное время (например, для поздней формы это июль, август, сентябрь, октябрь), то время захода на нерест не может служить определяющим и достаточным для отнесения горбуши к той или иной форме (расе). Основным отличием рас горбуши, как и кеты, являются места нереста и условия обитания в период эмбрионально-личиночного развития.

Таким образом, можно констатировать, что у горбуши, как и у кеты, четко выявляются две генеральные стратегии размножения. Популяции ранней формы (расы) размножаются на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком, а популяции поздней формы — на ключевых нерестилищах, в местах выхода грунтовых вод. Отсюда “летнюю” форму горбуши удобнее называть “русловой”, а “осеннюю” — “ключевой” формой (расой).

Наиболее ярко выражена эколого-темпоральная дифференциация горбуши на Сахалине, южных Курильских островах, о. Хоккайдо, а также по американскому побережью от юго-восточной Аляски до Британской Колумбии. В более северных районах размножения азиатской горбуши (Камчатка, северное побережье Охотского моря) поздняя (ключевая) форма представлена в существенно меньших количествах по сравнению с ранней (русловой) формой. Видимо, еще меньшее распространение ключевая горбуша имеет в бассейне Амура, по северо-западному побережью Охотского моря и в северном Приморье.

Обнаружение в реках, как правило крупных, некоторых районов размножения (Сахалин, северное побережье Охотского моря, р. Амур) трех-четырёх темпоральных группировок (ходов) горбуши объясняется наличием у той или другой расы (русловой или ключевой), или обеих сразу, темпоральных популяций. Поскольку эти внутрисасовые темпоральные популяции различаются не только временем захода в реки на нерест, но и местами нереста (различные притоки, разноудаленные от устья участки реки), следовательно, представляют собой одновременно локальные популяции, то есть все основания называть их локально-темпоральными популяциями. Такие популяции аналогичны, например, популяциям (ходам) осенней кеты бассейна р. Амур (см.: Бирман, 1956, 1977; Иванков, 2008).

Единицей запаса у горбуши, как и у других лососей, является локальная популяция. Однако в практике рыбного хозяйства единицами запаса для анадромных рыб, в том числе и для кеты или горбуши, могут быть локальные (региональные) стада (популяционные системы), которые в период размножения “привязаны” к определенным гидрологическим районам и артезианским бассейнам. В случае наличия в реках того или иного района (и бассейна) симпатрических сезонных (эколого-темпоральных) рас единицу запаса составляют популяции лососей, принадлежащие к каждой из этих рас.

Учет эколого-темпоральной дифференциации лососей необходим не только при организации промысла, но и при акклиматизации, интродукции и их искусственном разведении.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов ГК № 02.740.11.0678, НШ — 64869.2010.4 и № 11.G34.31.0010.*

### 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.
- Айала Ф.** Введение в популяционную и эволюционную генетику : монография. — М. : Мир, 1984. — 232 с.
- Алтухов Ю.П.** Генетические процессы в популяциях : монография. — М. : Наука, 1989. — 328 с.
- Антонов А.А.** Биология и динамика численности горбуши зал. Анива (о. Сахалин) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2005. — 23 с.
- 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* (Walb.) // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 879–889.
- Волобуев В.В.** Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй (североохотское 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, № 4. — С. 489–501.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В.** О внутривидовых формах кеты материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 2. — С. 221–228.
- Воловик С.П.** О возможности применения методов морфометрии для определения локальных популяций горбуши // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 97–107.
- Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И.** Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 81. — С. 69–90.
- Гриценко О.Ф.** О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 5. — С. 787–799.

**Гриценко О.Ф., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепах Г.Н.** Воспроизводство горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о-ва Сахалин // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 3. — С. 377–385.

**Ефанов В.Н.** Организация мониторинга и моделирование запасов популяций рыб (на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — СПб., 2005. — 41 с.

**Ефанов В.Н.** Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 52–65.

**Ефанов В.Н., Хоревин Л.Д.** К вопросу о внутривидовой дифференциации горбуши зал. Анива // Изв. ТИНРО. — 1978. — Т. 102. — С. 84–89.

**Ефанов В.Н., Хоревин Л.Д.** О возможности дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) по размерам её отолитов // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, вып. 4. — С. 734–737.

**Золотухин С.Ф.** Ход горбуши в реки материковой части Татарского пролива в сентябре 2006 г. // Бюл. № 1 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 168–171.

**Иванков В.Н.** Изменчивость и микроэволюция рыб : монография. — Владивосток : ДВГУ, 1997. — 124 с.

**Иванков В.Н.** Микроэволюция и популяционная организация рыб : монография. — Владивосток : ДВГУ, 2008. — 168 с.

**Иванков В.Н.** О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.

**Иванков В.Н.** Особенности экологии и структура популяций осенней кеты различных районов Сахалина // Учен. зап. ДВГУ. — 1972. — Т. 60. — С. 27–35.

**Иванков В.Н.** Популяционная организация лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопр. ихтиол. — 1993. — Вып. 1. — С. 78–83.

**Иванков В.Н.** Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 44–51.

**Иванков В.Н.** Сезонные расы горбуши Курильских островов // Учен. зап. ДВГУ. — 1971. — Т. 15, вып. 3. — С. 34–43.

**Иванков В.Н.** Экологическая структура видов проходных рыб (на примере тихоокеанских лососей) // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. — Владивосток : ДВГУ, 1991. — С. 5–21.

**Иванков В.Н., Андреев В.Л.** Моделирование взаимоотношений в популяциях горбуши со сложной генетической структурой // Рефераты работ Ин-та биол. моря. — 1969. — Вып. 1. — С. 72–76.

**Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И.** Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южного Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 22, № 3. — С. 167–173.

**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. 95–107.

**Иванов А.Н., Шершнева А.П., Иванова Л.В.** О функциональной структуре горбуши северо-западного Сахалина // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2001. — Вып. 1. — С. 310–322.

**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.

**Кагановский А.Г.** Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. — 1949. — Т. 31. — С. 3–57.

**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.

**Каев А.М., Чупахин В.М.** Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 116–132.

**Калабушкин Б.А., Салменкова Е.А.** Исследование популяционно-генетической структуры горбуши Сахалино-Курильского региона методом многомерного анализа // 3-е Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. — Тольятти, 1988. — С. 144–145.

**Канзепарова А.Н.** Динамика нерестового хода горбуши в 2010 г. // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 178–180.

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

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

**Куликова И.И.** Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // 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.

**Леванидов В.Я.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. — 1969. — Т. 67. — С. 3–243.

**Марченко С.Л.** О неоднородности горбуши р. Гижига // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. — Магадан : МагаданНИРО, 2001. — Вып. 1. — С. 152–158.

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

**Никифоров С.Н., Гришин А.Ф., Захаров А.В., Шелепаха Г.Н.** Состав ихтиофауны и распределение рыб в бассейнах рек Поронай и Тымь (Сахалин) // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 3. — С. 329–337.

**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.

**Персов Г.М., Сакун О.Ф.** Состояние половых желез у горбуши на ранних этапах ее жизненного цикла в связи с акклиматизацией в бассейнах Белого и Баренцева морей // Учен. зап. ЛГУ. — 1962. — № 311. — С. 92–108. (Сер. биол. наук. Вып. 48.)

**Правдин И.Ф.** Обзор исследований дальневосточных лососей : Изв. ТИНРО. — 1940. — Т. 18. — 107 с.

**Пустовойт С.П.** Генетическое разнообразие популяций северо-охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 521–526.

**Расс Т.С.** Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей : монография. — М. : МОИП, 1941. — 152 с.

**Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 18 : Дальний Восток, вып. 4 : Сахалин и Курилы.** — Л. : Гидрометиздат, 1973. — 264 с.

**Рикер В.Е.** Обзорение данных, касающихся существования экологических и генетических рас тихоокеанского лосося (Доклад, представленный Комитету по биологическим исследованиям Канады. 8 янв. 1959). — Южно-Сахалинск, 1959. — 15 с.

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

**Рухлов Ф.Н.** Жизнь тихоокеанских лососей : монография. — Южно-Сахалинск : Дальневост. кн. изд-во, 1983. — 110 с.

**Рухлов Ф.Н.** Особенности сбора икры тихоокеанских лососей на сахалинских рыболовных заводах // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водах СССР. — М. : Наука, 1982. — С. 72–84.

**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. Часть 1. Динамика численности // *Бюл. № 1* реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 98–107.

**Семко Р.С.** Камчатская горбуша : Изв. ТИНРО. — 1939. — Т. 16. — 112 с.

**Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие дальневосточных лососей : монография. — М. : МГУ, 1975. — 336 с.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Изученность экологии горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с прогнозированием уловов и управлением ее ресурсами и промыслом // *Бюл. № 5* реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 226–242.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

**Яблоков А.В.** Популяционная биология : монография. — М. : Высш. шк., 1977. — 303 с.

**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 Commiss. Bull.* — 1998. — № 1. — P. 262–273.

**Royce W.F.** Pink salmon fluctuations in Alaska // *Sympos. on pink salmon.* — Vancouver, 1962. — P. 56–63.

**Scheridan W.L.** Temperature relationships in a pink salmon stream in Alaska // *Ecologi.* — 1962. — Vol. 42, № 1. — P. 27–32.

**Skud B.E.** Relation of adult pink salmon size to time of migration and freshwater survival // *Copeia.* — 1958. — № 3. — P. 402–415.

**Vernon E.H.** Pink salmon populations of the Fraser River system // *Sympos. on pink salmon.* — Vancouver : Univ. Brit. Columbia press, 1962. — P. 53–58.

*Поступила в редакцию 4.07.11 г.*