

**МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ  
МОЛОДИ СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU* (SALMONIDAE)  
БАССЕЙНА РЕКИ СЕРЕБРЯНКА (СЕВЕРНОЕ ПРИМОРЬЕ)**

**Н.В. Колпаков<sup>1</sup>, А.С. Пономарчук<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, пер. Шевченко, 4, Владивосток 690950 Россия. E-mail: barabanshchikov@tinro.ru*

<sup>2</sup>*Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, ул. Светланская, 25, Владивосток, 690950 Россия.*

Представлены результаты морфобиологического исследования молоди симы ряда притоков р. Серебрянка. Показано, что в разных реках северного Приморья обитают разные популяции (изоляты) симы. В р. Серебрянка симпатрично обитают популяции летней и осенней симы. Сима каждой из рас представлена экотипами разных участков течения (верхнего, среднего и нижнего). В состав экотипов входят субизоляты отдельных притоков, различающиеся между собой морфологическими и биологическими параметрами. Эти различия отражают адаптации симы к условиям конкретных нерестилищ и связаны с особенностями абиотических (температура, скорость, течения, полноводность, рельеф) и биотических (кормовая база) условий среды обитания.

**MORPHOBIOLOGICAL DIFFERENTIATION OF JUVENILES  
OF CHERRY SALMON *ONCORHYNCHUS MASOU* (SALMONIDAE)  
IN DRAINAGE BASIN OF SEREBRYANKA RIVER (NORTHERN PRIMORYE)**

**N.V. Kolpakov<sup>1</sup>, A.S. Ponomarchuk<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Pacific Scientific Research Fisheries Centre, Shevchenko Lane 4, Vladivostok 690950 Russia. E-mail: barabanshchikov@tinro.ru*

<sup>2</sup>*Far East State Technical Fisheries University, Svetlanskaya Street, 25, Vladivostok, 690950 Russia.*

The results of morphobiological studying of cherry salmon juveniles of some inflows of the Serebryanka River are submitted. It is shown, that the different populations (isolates) of cherry salmon inhabits in the different rivers of northern Primorye. There are populations of summer and autumn cherry salmon inhabits in Serebryanka River. Cherry salmon by each of temporal races is submitted by ecotypes of different parts of drainage basin (top, average and low). Different ecotypes include subisolates of separate inflows differing among themselves in morphological and biological parameters. These differences reflect adaptations of cherry salmon to conditions of concrete spawning lands and are connected to features of abiotic (temperature, speed of current, depth of water, relief) and biotic (fodder base) conditions of environment.

Группы рыб, для которых характерно единовременное икротетание (осетровые, лососевые, некоторые сельди и др.), характеризуются сложной внутривидовой структурой. Усложнение популяционной структуры видов обеспечивает более полное освоение нерестовых площадей и является адаптацией к среде обитания (Коновалов, 1980; Иванов, 1991). Стремление вида более полно освоить нерестовые площади и экологическая обособленность приводят к установлению генетически различных биологических признаков (темп роста, плодовитость, зрелость гонад во время нерестового хода). Сима *Oncorhynchus masou*, как и всем лососевидным рыбам, свойственна высокая экологиче-

ская пластичность. В реках Приморья пространственная структура сими представлена тремя иерархическими уровнями. Это сезонные расы (летняя и осенняя), изоляты лососей отдельных рек и субизоляты, образовавшиеся вследствие неравномерности нерестовой миграции и различий в нерестилищах в бассейне одной реки (Иванков, Свирский, 1976; Семенченко, 1989; Иванков, 1991).

В отличие от других представителей рода *Oncorhynchus*, сима наиболее привязана к пресным водам. В жизненном цикле каждой особи пресноводный период жизни занимает наибольшее время – от одного до трех лет (Семенченко, 1989). Вместе с тем различия между внутривидовыми группировками сими выявлялись преимущественно на материалах по половозрелым особям (морфология, степень зрелости гонад, сроки захода, распределение по нерестилищам и др.). О степени же полиморфизма молоди сими в бассейне одной реки известно немного. Однако данные по внутривидовой структуре сими не только интересны в теоретическом плане, их можно применить для разработки мер по охране и рациональному использованию природных популяций (Семенченко, 1989).

Целью нашей работы было исследовать внутривидовую дифференциацию молоди сими в бассейне р. Серебрянка.

### Материал и методика

Вопрос о статусе разобщенных внутривидовых группировок можно разрешить на основе вероятностных данных (Майр, 1971). Надежные результаты в большинстве случаев дает использование различных морфологических и фенетических признаков. При этом предполагается, во-первых, что репродуктивная изоляция коррелирует с определенной степенью морфологического различия, а во-вторых, что фены (любые дискретные, альтернативные вариации признаков особей, которые далее неразделимы без потери качества) отражают определенные черты генотипа данной особи, а своей частотой – генетическую структуру группы (Майр, 1971; Яблоков, 1982).

В основу работы положены материалы, собранные авторами в июне–июле 2004 г. Молодь сими (по 20 экз., предварительно из выборки исключались карликовые самцы) отлавливали удочкой в притоках р. Серебрянка (45° с. ш.): реках Скрытая, Вилка, Колонковая и ключе Березовый, а также в р. Таежная (45°30' с. ш.) (контроль). Исследованные водоемы располагаются в центральной части северного Приморья (Центрально-Приморский район в составе Приморского округа одноименной биогеографической провинции (*sensu* Е.В. Колпаков, Н.В. Колпаков (2003)). Каждый из водотоков характеризуется своеобразием гидрологических условий, рельефа и грунта (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Основные характеристики исследованных водоемов

Водоем	Длина, км	Глубина*, м	Ширина, м	Преобладающий тип грунта	Течение	Расстояние от устья*, км
Р. Таежная	71	0,2–0,5	10	Галька, скальник	с	35
Ключ Русский	15	0,1–0,2	1	Галька	сл	-
Ключ Березовый	27	0,15–0,3	7	Галька, скальник	б	Левый 16
Р. Скрытая	18	0,2–0,4	5	Ил, песок, галька	сл	Левый 2,2
Р. Вилка	15	0,1–0,2	2	Валуны	б	Правый 2,7
Р. Колонковая	26	0,3–0,5	6	Галька	б	Правый 7,2

\* – в районе сбора проб.

П р и м е ч а н и е: Течение – сл – слабое (менее 0,5 м/с), с – среднее (0,5–0,8 м/с), б – быстрое (более 0,8 м/с)

Морфологический анализ выполняли на свежем материале на левой стороне тела штангенциркулем (с точностью до 0,1 мм). Так как у разновозрастной молоди сими р.

Серебрянка ранее обнаружены достоверные различия по ряду обычно используемых признаков (Семенченко, 1989), последние были исключены из схемы промеров. Используются следующие признаки:  $r$  – длина рыла;  $C$  – длина головы;  $o$  – горизонтальный диаметр глаза;  $io$  – межглазничное расстояние;  $l\ max$  – длина верхней челюсти;  $op$  – заглазничное расстояние,  $HC$  – высота головы через затылок,  $PD$ ,  $AV$ ,  $AA$ ,  $PV$ ,  $VA$  – постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пектровентральное и вентроанальное расстояние, соответственно,  $pl$  – длина хвостового стебля,  $ID$  – длина основания спинного плавника;  $lA$  – длина основания анального плавника;  $D$ ,  $A$  – число лучей в спинном и анальном плавниках;  $sp. br.$  – общее число тычинок на первой жаберной дуге;  $PS$  – число парр-пятен I порядка (крупных пятен, расположенных вдоль боковой линии (дополнительно привлечены данные по пятнистости 12 экз. молоди симы, отловленной в ключе Русский, 45°10' с. ш.)). Морфологический анализ проводили на смешанном по полу материале, так как у молоди симы половые различия выражены слабо (Семенченко, 1989).

В качестве интегрального показателя, отражающего различия возрастного состава и темпа роста между внутривидовыми группировками, использовали размеры рыб. Для дискретизации такого непрерывно варьирующего признака как длина рыб, применили простой прием (Яблоков, 1982): значения длины распределяли в вариационный ряд и подсчитывали частоты (доли) особей определенного размера.

Дендрограммы строили методом UPGMA (невзвешенного парно-группового среднего), мера различий – Евклидово расстояние (Песенко, 1982). Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров использовали критерий «значимого сходства», который рассчитывается, как верхняя 95%-ная доверительная граница среднего (по всей совокупности станций) сходства между пробами (Бурковский и др., 2002).

## Результаты

*Пропорции тела.* При сравнении молоди симы по 15 пластическим признакам (табл. 2) при помощи критерия Стьюдента достоверные различия обнаружены в каждом из вариантов сравнения, исследуемые выборки отличались друг от друга по 5–10 признакам. Наиболее значимые различия выявлены по признакам  $r$ ,  $VA$  между выборками из ключа Березовый и р. Скрытая, по  $r$ ,  $PD$  – между ключом Березовый и р. Вилка, по  $op$  – между ключом Березовый и р. Колонковая и по  $lA$  – между ключом Березовый и р. Таежная; по  $pl$ ,  $PD$  – между реками Скрытая и Вилка, по  $r$ ,  $op$ ,  $ID$  и  $AA$  – реками Скрытая и Колонковая, по  $AA$  – реками Скрытая и Таежная; по  $r$ ,  $op$ ,  $C$  – реками Вилка и Колонковая, по  $PD$ ,  $pl$  – реками Вилка и Таежная; по  $ID$  – между реками Колонковая и Таежная.

Таким образом, молоди симы из исследованных водоемов свойственна высокая вариабельность по пропорциям тела. На дендрограмме наиболее близка друг к другу по пластическим признакам молодь симы из рек Колонковая и Вилка, к ним присоединяется выборка из ключа Березовый и следом за ней – из р. Таежная (рис. 1,а).

Выборка из реки Скрытая достоверно отличается от кластера, образуемого вышеперечисленными выборками. Молодь симы из этого водоема отличается от всех других выборок более коротким рылом ( $r$ ), смещением вперед всех плавников ( $PD$ ,  $AV$ ,  $AA$ ,  $PV$ ,  $VA$ ), и более коротким хвостовым стеблем ( $pl$ ). Это свидетельствует о том, что молодь симы из р. Скрытая способна передвигаться с меньшей скоростью, чем рыбы из других водотоков (Алеев, 1963). Обращает на себя внимание тот факт, что р. Скрытая характеризуется минимальной скоростью течения и илисто-песчаным грунтом. Различие выборки из ключа Березовый и выборки из рек Колонковая и Вилка, по видимому, определяется спецификой условий обитания симы в верховых и низовых притоках.

Вероятно, наличие различных морфотипов симы определяется разницей условий в местах ее обитания (скорость течения, грунт, полноводность). Одним из признаков, по

Таблица 2

## Пластические и меристические признаки молоди сима из разных водоемов

Признак	Березовый	Скрытая	Вилка	Колонковая	Таежная
	$M \pm m$				
АС, мм	113,5 ± 1,3	105,6 ± 1,9	105,5 ± 1,8	105,5 ± 3,2	97,6 ± 2,2
Пластические признаки, в % АС					
<i>r</i>	4,4 ± 0,08	3,7 ± 0,08	3,6 ± 0,10	4,5 ± 0,10	4,0 ± 0,10
<i>o</i>	5,5 ± 0,06	5,7 ± 0,09	5,4 ± 0,07	5,8 ± 0,08	5,7 ± 0,08
<i>op</i>	10,9 ± 0,10	11,1 ± 0,15	10,8 ± 0,11	12,1 ± 0,20	14,6 ± 0,13
<i>C</i>	22,3 ± 0,19	22,3 ± 0,24	22,3 ± 0,16	23,5 ± 0,25	22,8 ± 0,23
<i>HC</i>	16,3 ± 0,19	16,8 ± 0,20	17,0 ± 0,12	16,8 ± 0,20	17,2 ± 0,64
<i>l max</i>	12,3 ± 0,12	12,2 ± 0,17	11,9 ± 0,13	12,5 ± 0,14	12,4 ± 0,13
<i>io</i>	5,9 ± 0,04	5,9 ± 0,09	5,9 ± 0,07	6,2 ± 0,10	5,9 ± 0,08
<i>PD</i>	38,8 ± 0,43	37,6 ± 0,81	41,7 ± 0,25	40,5 ± 0,34	39,5 ± 0,31
<i>AV</i>	48,9 ± 0,55	48,3 ± 0,57	49,1 ± 0,25	50,1 ± 0,46	50,0 ± 0,74
<i>AA</i>	64,4 ± 0,79	61,9 ± 0,62	64,3 ± 0,27	65,4 ± 0,26	65,4 ± 0,54
<i>pl</i>	18,5 ± 0,20	17,1 ± 0,29	19,2 ± 0,18	18,4 ± 0,23	17,5 ± 0,24
<i>ID</i>	13,5 ± 0,12	13,0 ± 0,11	13,1 ± 0,14	13,8 ± 0,15	12,9 ± 0,17
<i>IA</i>	11,2 ± 0,16	11,5 ± 0,22	11,8 ± 0,13	11,8 ± 0,17	12,3 ± 0,21
<i>PV</i>	30,7 ± 0,48	28,1 ± 0,56	29,5 ± 0,31	29,6 ± 0,35	30,4 ± 0,3
<i>VA</i>	16,7 ± 0,32	15,2 ± 0,15	16,0 ± 0,22	15,4 ± 0,43	15,7 ± 0,35
Меристические признаки					
<i>sp. br.</i>	16,8 ± 0,21	16,4 ± 0,13	16,1 ± 0,11	16,8 ± 0,20	17,1 ± 0,26
<i>D</i>	15,5 ± 0,11	15,1 ± 0,08	15,2 ± 0,10	15,3 ± 0,11	15,1 ± 0,07
<i>A</i>	14,4 ± 0,11	14,2 ± 0,12	14,2 ± 0,10	14,3 ± 0,11	14,1 ± 0,07
<i>PS</i>	9,0 ± 0,25	9,2 ± 0,23	8,8 ± 0,18	9,3 ± 0,25	9,8 ± 0,18

которым различаются разные экотипы сима, является максимальная высота тела (Семенченко, 1989). В верхнем течении р. Серебрянка (ключ Березовый) обитает высокотелая молодь сима (25,5 %), в низовьях (реки Вилка и Скрытая) – низкотелая (23,6 и 23,0 %, соответственно), молодь сима из среднего течения (р. Колонковая) занимает промежуточное положение между этими двумя формами (24,1 %) (рис. 2,а).

*Меристические признаки.* Хотя меристические признаки у сима, как и у других видов рыб, признаки консервативные (Семенченко, 1989), между нашими выборками обнаруживаются достоверные различия. Так, число жаберных тычинок в целом у изученных рыб варьировало от 15 до 19. Достоверные различия по этому признаку обнаружены между рыбами из ключа Березовый (в среднем 16,8) и р. Вилка (16,1), реки Скрытая (16,4) и Таежная (17,1), рек Вилка и Колонковая (16,8) и рек Вилка и Таежная. В целом выборки молоди из нижнего течения достоверно отличаются от выборок из среднего и верхнего течения рек меньшим числом жаберных тычинок (рис. 1,б, 2,б). Этот признак, как известно, определяется характером питания рыб. Обычно рыбы, питающиеся более мелкой пищей, имеют большее число жаберных тычинок (Решетников, 1980; Савваитова, 1991). По-видимому, верховые и низовые притоки различаются между собой по набору пищевых организмов: в верховьях сима питается более мелкими животными.

Следует отметить, что рыбы из р. Таежная хорошо отличаются от рыб всех притоков р. Серебрянка наиболее высоким числом жаберных тычинок (в среднем 17,1). То есть существуют определенные различия и между популяциями разных рек.

По числу лучей в *D* различия были достоверны только в двух случаях: между ключом Березовый (в среднем 15,5) и рекой Скрытая (15,1) и ключом Березовый и р. Таеж-

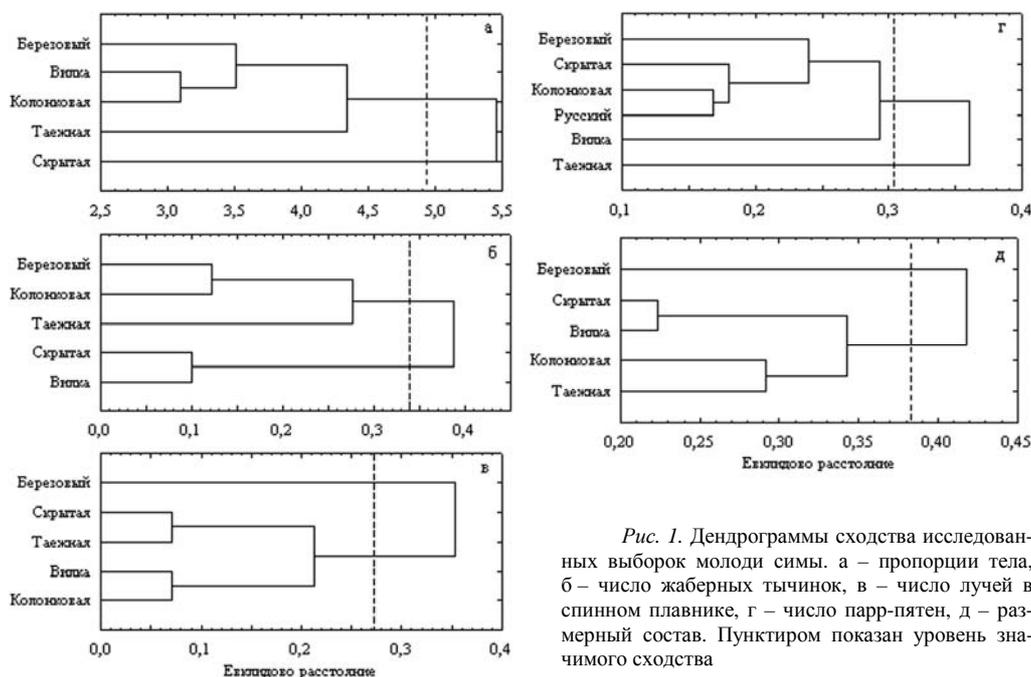


Рис. 1. Дендрограммы сходства исследованных выборок молоди симы. а – пропорции тела, б – число жаберных тычинок, в – число лучей в спинном плавнике, г – число парр-пятен, д – размерный состав. Пунктиром показан уровень значимого сходства

ная (15,1). На дендрограмме выборки молоди из нижнего и среднего течения объединяются в один кластер, от него значительно отличается выборка из ключа Березовый (рис. 1,в). В пределах кластера выделяются две подгруппы – Колонковая + Вилка и Скрытая + Таежная.

На многочисленных примерах показано, что обычно число лучей в плавниках у рыб тесно коррелирует с температурой воды на нерестилищах (Майр, 1971): чем выше температура воды, тем ниже число лучей. То есть этот признак характеризует гидрологические особенности нерестовых водоемов. В пределах бассейна р. Серебрянка наблюдается увеличение среднего числа лучей в спинном плавнике от нижнего течения к верхнему: с 15,1 в р. Скрытая до 15,5 в ключе Березовый (рис. 2,в). Можно предположить, что на нерестилищах в нижнем течении реки Серебрянка температура воды выше, чем в верховьях. Сходство в числе лучей у рыб из рек Таежная (среднее течение) и Скрытая, вероятно, определяется сходством их гидрологических условий (в первую очередь, термического режима).

Число парр-пятен I порядка у молоди симы из исследованных водоемов варьировало от 7 до 11 (в среднем  $9,2 \pm 0,1$ ). Среднее число пятен довольно мало менялось от реки к реке (табл. 2, рис. 2,г), однако при сравнении по этому признаку по критерию Стьюдента выявлены достоверные различия между выборками из ключа Березовый и р. Колонковая, ключа Березовый и р. Таежная, рек Таежная и Вилка, р. Таежная и ключа Русский. В ключе Березовый и р. Таежная модальный класс образовывали рыбы с 9 пятнами (40–45 %), в р. Колонковая и кл. Русский – с 9 и 10 пятнами (по 30–33 %), в реках Скрытая и Вилка – с 8 пятнами (35–45 %). Следовательно, наибольшее сходство проявляется между мелководными узкими водотоками, с одной стороны (ключи Березовый, Русский и р. Вилка), и более полноводными – с другой (Скрытая, Колонковая и Таежная) (табл. 1, 2, рис. 2,г).

На дендрограмме в один кластер объединились выборки молоди из притоков р. Серебрянка и ключа Русский, выборка из р. Таежная от них значительно отличается (рис. 1,г). Можно полагать, что при всех отмеченных различиях молодь симы бассейна одной реки относится к одной генеральной совокупности (популяции). Сходство фенетической (= генетической) структуры группировок симы из р. Серебрянка и ключа Русский, возможно, объясняется тем, что в этом небольшом ключе, где нерестится 7–15 производи-

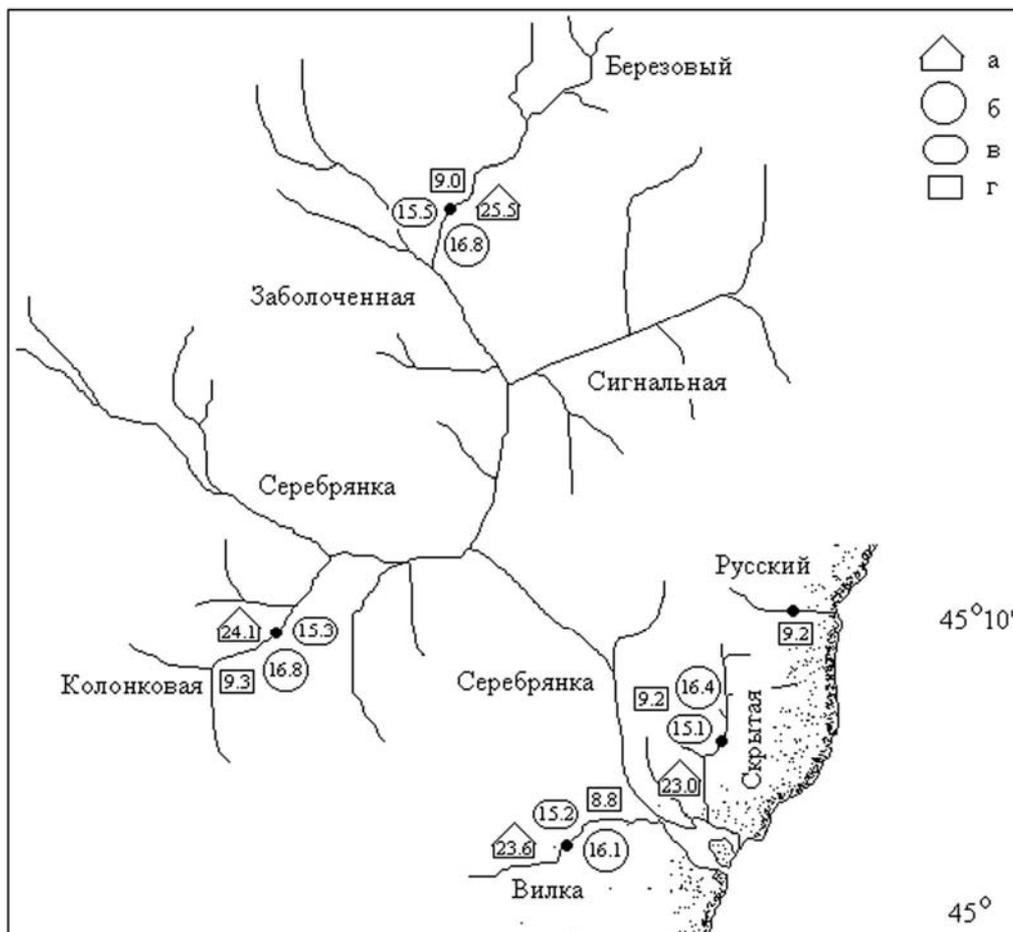


Рис. 2. Средние значения некоторых пластических и меристических признаков молоди симы разных притоков р. Серебрянка. а – высота тела (% от АС), б – число жаберных тычинок, в – число лучей в спинном плавнике и г – число парр-пятен I порядка

телей, обитает зависимая популяция, численность которой поддерживается за счет стринга производителей из р. Серебрянка.

*Размеры.* Размерный состав молоди мы использовали в качестве интегральной характеристики возрастного состава и темпа роста при сравнении выборок из различных водоемов. При этом предполагалось, что степень развития данного признака определяется не только условиями обитания развивающейся молоди, но и, в первую очередь, генетическими особенностями группировок разных нерестилищ (Коновалов, Шевляков, 1980).

Длина пестряток симы в наших сборах варьировала от 7,9 до 13,7 см (рис. 3), т. е. выборки включали рыб в возрасте 1+ – 2+ лет (Семенченко, 1989). При сравнении по критерию Стьюдента выяснено, что, во-первых, выборка молоди из ключа Березовый по средней длине (11,4 см) достоверно превосходит молодь из всех остальных водоемов, а, во-вторых, выборка из р. Таежная отличается значимо меньшей величиной данного признака (9,8 см) от выборок всех притоков р. Серебрянка. Кроме того, в притоках нижнего и среднего течения Скрытой, Вилке и Колонковой средняя длина молоди практически одинаковая – 10,6 см (табл. 2, рис. 3).

На дендрограмме в один кластер объединяются реки среднего и нижнего течения, от них достоверно отличается выборка из верхнего течения (ключ Березовый) (рис. 1, д).

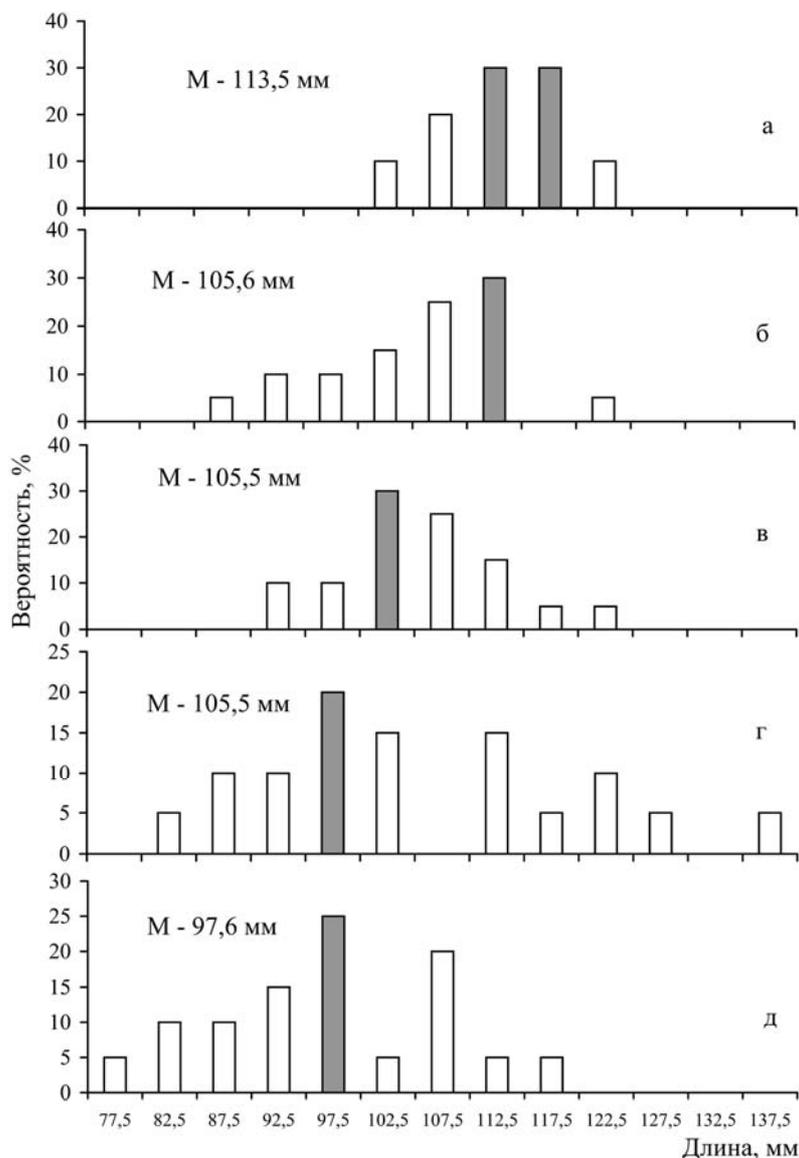


Рис. 3. Размерный состав молоди симы в разных водоемах. а – ключ Березовый, б – р. Скрытая, в – р. Вилка, г – р. Колонковая, д – р. Таежная. Заштрихован модальный класс

Внутри кластера выделяются подгруппы рек нижнего (Вилка, Скрытая) и среднего (Колонковая, Таежная) течения.

### Обсуждение

В каждом из исследованных притоков р. Серебрянка обнаружен свой морфотип молоди симы. В верхнем течении (ключ Березовый) обитает крупная (в среднем 11,4 см) высокотелая (высота тела 25,5 % от АС) молодь, имеющая большое число жаберных тычинок (в среднем 16,8), много лучей в спинном плавнике (15,5) и много парр-пятен (мода 9).

В среднем течении (р. Колонковая) молодь среднеразмерная (10,6 см), высокотелая (24,1 %), многотычинковая (16,8), со средним числом лучей в спинном плавнике (15,3) и большим числом пятен (мода 9 и 10).

В реках нижнего течения (Вилка и Скрытая) молодь сими характеризуется весьма сходными признаками: молодь среднеразмерная (10,6 см), низкотелая (23,0–23,6%), малотычинковая (16,1–16,4), малолучевая (15,1–15,2), малопятнистая (мода 8). Число пластических признаков, по которым выявлены достоверные различия между выборками из этих рек, минимальное среди всех вариантов сравнения – 5.

Молодь сими из р. Таежная хорошо отличается от рыб из р. Серебрянка небольшими размерами (в среднем 9,8 см), большим числом жаберных тычинок – 17,1, большим числом лучей в спинном плавнике – 15,1, большим числом парр-пятен (в среднем 9,8) и др.

В р. Серебрянка симпатрично обитают обе сезонные расы сими (летняя и осенняя), хорошо различающиеся между собой по максимальной высоте тела: сима летней расы – высокотелая, осенней расы – низкотелая (Семенченко, 1989). Расы сими также различаются по местам нереста. Летняя сима обычно размножается на нижних и средних участках ключей общей протяженностью до 30 км, осенняя – на очень мелководных нерестилищах в русловой части рек.

В р. Серебрянка нерестовая миграция сими длится около 120 сут – с конца мая по конец сентября. Среди жителей пос. Терней эмпирически сложилось представление о существовании у сими «трех ходов» с пиками в середине–конце июня, середине июля и начале–середине августа. Первые два пика связаны с заходом в реку летней сими, а третий пик – в основном осенней (частично перекрывается с летней). По нашим наблюдениям и опросным данным, в ключе Березовый и р. Колонковая нерестится летняя сима разных сроков захода, а в реках Скрытая и Вилка – осенняя сима.

Внутрипопуляционная дифференциация летней в бассейне р. Серебрянка, на наш взгляд, определяется двумя основными факторами: разнокачественностью нерестилищ в верхнем, среднем и нижнем течении реки; высокой степенью проявления хоминга у сими как вида, жизненный цикл которого тесно связан с пресными водами.

### Заключение

Выполненные исследования показали, что в реках Серебрянка и Таежная обитают разные популяции (изоляты) сими, в р. Серебрянка симпатрично обитают популяции летней и осенней сими. Сима каждой из рас представлена экотипами разных участков течения (верхнего, среднего и нижнего). В состав экотипов, по-видимому, входят субизоляты отдельных притоков, различающиеся между собой морфологическими и биологическими параметрами. Эти различия отражают адаптации сими к условиям конкретных нерестилищ и связаны с особенностями абиотических (температура, скорость течения, полноводность, рельеф) и биотических (кормовая база) условий среды обитания.

### Литература

- Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
- Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю. Пространственная организация и функционирование морской (эстуарной) прибрежной экосистемы // Успехи совр. биологии. 2002. Т. 122, № 4. С. 316–325.
- Иванков В.Н., Свирский В.Г. Сезонные расы у сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 40–41.
- 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.

- Колпаков Е.В., Колпаков Н.В.* Ихтиофауна внутренних водоемов северного Приморья // *Вопр. ихтиологии*. 2003. Т. 43, № 6. С. 739–743.
- Коновалов С.М., Шевляков А.Г.* Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // *Популяционная биология и систематика лососевых*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 30–50.
- Коновалов С.М.* Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Савваитова К.А.* К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // *Биология гольцов Дальнего Востока*. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 5–20.
- Семенченко А.Ю.* Приморская сима. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 192 с.
- Яблоков А.В.* Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982. С. 3–14.