

УДК 597.553.2.591.5

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU* РЕКИ КОЛЬ (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА) И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НА АРЕАЛЕ ВИДА

© 2009 г. А. М. Малютина*, К. А. Савваитова, К. В. Кузищин, М. А. Груздева, Д. С. Павлов

Московский государственный университет

* E-mail: annamalutina@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.03.2008 г.

По материалам собственных исследований на Камчатке и данным литературы, рассматриваются структура популяций и географическая изменчивость симы *Oncorhynchus masou* на ареале вида. Исследована внутривидовая структура, сроки хода в реки, сроки нереста, особенности нереста, размерно-возрастной и половой состав, плодовитость, биологические особенности пестряток, пократная миграция смолтов. Показана связь между проявлениями географической изменчивости биологических показателей симы и температурным фактором. Предполагается, что глобальное потепление климата будет способствовать продвижению вида в северные районы и увеличению его численности.

Ключевые слова: структура популяции, жизненные стратегии, сезонные расы, географическая изменчивость, внутривидовая структура.

Сима *Oncorhynchus masou* — единственный вид рода *Oncorhynchus*, обитающий только в реках азиатского побережья Тихого океана (от юга Корейского п-ова до севера западной Камчатки, а также на о. Сахалин и о. Тайвань, на Японских и Курильских о-вах). В сравнении с другими представителями этого рода сима не столь многочисленна и лишь в немногих местах может быть второстепенным объектом промысла. Видимо, поэтому она до сих пор изучена совершенно недостаточно. Имеющиеся данные относятся в основном к южным частям ареала вида (Крыхин, 1955; Смирнов, 1975; Семенченко, 1989). Сведения о симе из водоемов Камчатки отрывочны и основаны на относительно небольшом материале (Семко, 1956; Бугаев, 1978, 2007; Семенченко, 1984; Макоедов и др., 1998). В то же время, в некоторых северных районах ареала численность симы в последние годы увеличивается, поэтому появляются предложения включить симу в список промысловых видов.

Известно, что на ареале сима неоднородна. Её неоднородность связана со сложной внутривидовой структурой, наличием сезонных рас у проходной формы, существованием резидентной и карликовой форм (Иванков и др., 1984а, 1984б; Цыгир, Иванков, 1987; Lin, Chang, 1989; Семенченко, 1989; Цыгир, 1990; Kato, 1991; Семенченко и др., 2003). Их соотношение и структура популяций неодинаковы в разных частях ареала.

Цель настоящей работы — проанализировать географическую изменчивость биологических

показателей и структуру популяций симы на ареале на основе материалов, полученных нами по симе из р. Коль (западная Камчатка), и данных литературы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводили на западной Камчатке в бассейне р. Коль с середины мая по начало октября в 2004–2007 гг.

Река Коль — типичная горная и предгорная река западного побережья Камчатки. Её общая протяженность составляет около 130 км, ширина в устье 72 м, глубина — 0.8 м в отлив и 2.5 м в прилив, расход воды в устье 60 м³/с в летнюю межень (середина августа 2004 г.), площадь водосбора 1580 км². От верхнего течения и до приустьевых участков реки уклон ложа значительный и составляет более 5 м/км. В среднем течении река распадается на множество боковых проток разного размера и водности, сильно меандрирует. На этом участке реки встречается много ключевых затонов. Солоноватоводный лиман отсутствует.

Для сбора материала использовали ставные сети (размер ячеи 60 × 60 и 40 × 40 мм). У пойманных рыб измеряли длину тела по Смитту и массу, брали чешую для определения возраста из первых 4 рядов над боковой линией на участке между спинным и жировым плавниками. Абсолютную плодовитость определяли при пересчёте икринок в пробе на массу гонад.

Таблица 1. Объем собранного материала

Год	Длина и масса тела производителей, экз.	Возраст, экз.	Плодовитость, экз.	Число нерестовых бугров, шт.	Длина, масса и возраст молоди, экз.	Численность и биомасса молоди, число проб
2004	50	50	–	–	–	–
2005	53	53	4	–	223	27
2006	200	197	31	16	615	39
2007	70	70	–	–	–	32
Итого	373	370	35	16	838	98

Для определения возраста использовали чешуи с неразрушенным центром. С помощью термомпресса Carver делали отпечатки препаратов чешуи на акрилатетатных пластинках при усилии 4.5 т и температуре 200°C. При помощи системы цифровой обработки изображения (image-capture system, микроскоп Leica DMLS-2, цифровая цветная видекамера Canon-5000S) получали электронные изображения чешуй в формате “*.tiff”, которые анализировали, используя специальную компьютерную программу Image Pro Plus 4.1. При обозначении возраста использовали наиболее распространённую в настоящее время систему символов: первая цифра в обозначении возраста – число лет, прожитых в пресной воде; вторая – число лет, прожитых в морской воде (Павлов и др., 2001).

Нерест симы изучали в районе основных нерестилищ придаточной системы среднего течения р. Коль. Для изучения распространения молоди и карликовых самцов использовали электролов фабричного производства (Smith-Root Inc., модель 15-A, модификация 20316) и сеть (размах крыльев 20 м, высота крыльев 2 м, ловушка длиной 5 м и диаметром 1 м; в крыльях размер ячеек 10 × 10 мм, в ловушке – 8 × 8 мм). Объем собранного материала в р. Коль представлен в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки хода в реки на нерест производителей симы различны в разных частях ареала (табл. 2).

В реки западной Камчатки сима заходит с середины июня по середину июля: Коль (наши данные), Утка (Семко, 1956; Семенченко, 1984), Колпакова (Семко, 1956), Хайрюзова (Макоедов и др., 1998) и Тигиль (Макоедов и др., 1998). В отдельные годы сроки хода симы могут немного варьировать. По нашим наблюдениям, в р. Коль во все годы исследований (2004–2006) ход отмечен после весеннего паводка на фоне постепенного прогрева воды от 5–8 до 11–14°C. Это совпадает с данными Семко (1956) и Семенченко (1984).

На о. Сахалин анадромная миграция происходит с начала июля до начала августа. При этом в южные реки сима заходит немного раньше (Крыхтин, 1955; Гриценко, 1973, 2002; Кольцов,

1995). Температура воды в период хода колеблется в северных реках (р. Тымь) от 6 до 11°, в южных (р. Поронай) – 10–15°C (Гриценко, 1973, 2002).

Миграция симы в Северном Приморье происходит после падения уровня воды весеннего паводка. По данным Семенченко (1989), в р. Желтая ход симы начинается в I декаде июня при температуре 6.2–8.0°C, массовый ход отмечен в середине июля. Для симы из р. Самарга этот же автор отмечает ход с середины июня до конца июля, с пиком в середине июля; ход начинается при температуре 8.5°C.

В Южном Приморье (р. Киевка) сима весенне-летней расы идёт раньше, чем в Северном Приморье, с начала мая. В отдельные годы ход начинается даже с середины апреля (Иванков и др., 1984б). Массовый ход в этой реке в разные годы может наблюдаться с середины июня до середины июля.

В реках Приморья, в которых обитает и летняя, и осенняя раса (от р. Максимовка до р. Киевка), анадромная миграция производителей продолжается с июля по середину сентября с перерывом в начале августа (Семенченко, 1989).

Таким образом, несмотря на различные сроки хода симы в разных регионах, можно выявить общие черты. Начало хода строго приурочено к падению уровня воды после весеннего паводка и повышению температуры. Наибольшее разнообразие в сроках нерестового хода наблюдается у симы, размножающейся в районе от 41 до 44° с.ш. – в зоне экологического оптимума этого вида (Иванков и др., 1984б; Гриценко, 2002).

Сроки и условия нереста. На ареале у симы выражены 2 нерестовых периода: летний и осенний. На Камчатке и Сахалине сима нерестится в августе при температуре воды около 10°, в Северном Приморье при тех же сроках нереста температура выше – около 15°C (табл. 3). В Южном Приморье и на Японских о-вах сима нерестится с сентября по октябрь при температуре 13–16°C (Kimura, 1989).

Нерест симы в реках Камчатки, Сахалина и Северного Приморья происходит в период летней межени при максимальных значениях температуры. По данным Кольцова (1995), нерест в отдельно взятой реке проходит в достаточно сжатые

Таблица 2. Сроки нерестового хода сима *Oncorhynchus masou* в разных частях ареала

Река	Начало хода	Конец хода	Источник информации
Камчатка			
Тигиль	середина июня	начало июля	Макоедов и др., 1998
Хайрюзова	»	середина июля	»
Колпакова	»	»	Семко, 1956;
Коль	»	конец июля	наши данные
Утка	начало июня	середина июля	Семенченко, 1984
Сахалин			
Тынь			Гриценко, 1973, 2002
– устье	середина июня	конец июля	
– среднее течение	начало июля	середина августа	
Поронай (среднее течение)	начало июня	конец июля	»
Айнка	»	середина июля	Крыхтин, 1955
Новоселка	конец мая	середина июля	Семенченко, 1989
Реки юго-западного побережья	»	начало августа	Двинин, 1959
Курильские о-ва			
Реки о-ва Итуруп	май	нет данных	Иванков, 1968
Северное Приморье			
Амур	конец мая	середина июля	Берг, 1948
Тумнин	середина мая	середина июля	Семенченко, 1989
Коппи	»	конец августа	»
Желтая	середина июня	начало августа	»
Самарга	конец мая	конец июля	Семенченко, 1979, 1989
Единка	начало июня	середина августа	Семенченко, 1989
Серебрянка	»	»	»
Южное Приморье			
Киевка			Иванков и др., 1984а
– ранняя раса	начало мая	конец июля	
– поздняя раса	начало августа	конец сентября	
Кедровая	конец августа	середина октября	Семенченко, 1989
Нарва	середина июля	начало октября	»
Корейский п-ов			
Тумень	апрель	июнь	»

сроки – 10–20 дней. По нашим наблюдениям, в 2006 г. в одном из притоков р. Коль (Симовом ручье) сима отнерестилась за одну неделю.

Локализация нерестилищ в бассейнах рек и расположение бугров. В р. Коль сима нерестится только в придаточной системе, при этом она выбирает притоки среднего и верхнего течений или верховья притоков нижнего течения. Для постройки нерестовых бугров на Камчатке и в других участках ареала – на Сахалине и в Приморье, она предпочитает затенённые места с сильно разросшейся береговой растительностью, дно местами бывает завалено затонувшими деревьями, под высоким берегом имеются пустоты, где прячутся

производители. Бугры располагаются в конце плёса перед перекатом. В реках (р. Киевка), где обитают две сезонные расы, наблюдается пространственное разобщение нерестилищ этих рас. Весенне-летняя раса нерестится в небольших протоках, ручьях и ключах в верхнем течении реки, а летне-осенняя сима заходит для нереста в притоки среднего и нижнего течений (Иванков и др., 1984б).

Размеры бугров сима в реках на ареале сильно варьируют и зависят от ширины притоков. В более широком Ивановом ключе р. Коль размер бугров больше (средний размер бугра 0.56 м²), чем в Симовом ручье (средний размер бугра 0.25 м²).

Таблица 3. Сроки нереста и температура воды на нерестилищах симы *Oncorhynchus masou* на ареале

Реки	Сроки нереста	Температура воды во время нереста, °С	Источник информации
Камчатка			
Коль	I декада августа	8.1–11.7 (10.2)	наши данные
Сахалин			
Тынь	конец июля – начало сентября	8–11	Гриценко, 1973, 2002
Поронай	июль – середина августа	8–11	»
Болотная	середина августа	8.6–13.4	Крыхтин, 1955
Курильские о-ва			
Реки о-ва Итуруп	август	–	Иванков, 1968
Северное Приморье			
Самарга	август	14.8	Семенченко, 1979
Южное Приморье			
Седанка	конец сентября	–	Цыгир, 1990
Японские о-ва			
Реки о-ва Кюсю	конец октября – начало ноября	13–16	Kimura, 1989

Таблица 4. Размеры, скорость течения и глубина расположения нерестовых бугров симы *Oncorhynchus masou*

Река, приток	Длина бугров, м	Ширина бугров, м	Площадь бугров, м ²	Скорость течения над буграми, см/с	Глубина воды над буграми, см	n	Источник информации
Камчатка							
Коль							наши данные
ручей Симовый	$\frac{0.52-0.697}{0.61}$	$\frac{0.39-0.56}{0.50}$	$\frac{0.19-0.30}{0.25}$	$\frac{6.5-61.1}{29.3}$	$\frac{7.5-22.0}{13.2}$	6	
ключ Иванов	$\frac{0.75-1.3}{0.97}$	$\frac{0.6-1.05}{0.70}$	$\frac{0.36-1.08}{0.56}$	$\frac{26.4-60.7}{42.3}$	$\frac{10-23}{14}$	10	
Сахалин							
Белая	$\frac{1.0-3.5}{-}$	$\frac{0.5-2.0}{-}$	–	$\frac{38-114}{50-60}$	$\frac{10-20}{-}$	–	Смирнов, 1975
Тынь	$\frac{0.6-2.2}{1.5}$	$\frac{0.6-1.8}{1.1}$	–	$\frac{20-80}{51}$	$\frac{10-25}{18}$	7	Гриценко, 1973, 2002
Северное Приморье							
Самарга							Семенченко, 1979
ключ Унты	$\frac{0.5-2.2}{1.25}$	$\frac{0.4-1.2}{0.67}$	$\frac{0.16-2.07}{0.66}$	$\frac{31-95}{53}$	$\frac{6-35}{19.5}$	83	
ключ Унтовка	$\frac{0.9-1.8}{1.34}$	$\frac{0.7-1.4}{0.92}$	$\frac{0.47-1.9}{0.97}$	$\frac{19-61}{44}$	$\frac{4-30}{12.3}$	22	
Южное Приморье							
Кедровая	$\frac{0.4-1.5}{0.28}$	$\frac{0.5-1.2}{0.78}$	$\frac{0.2-0.8}{0.50}$	$\frac{10-90}{38}$	$\frac{18-40}{24.9}$	14	Семенченко, 1989

Примечание. n – число исследованных бугров; над чертой – диапазон варьирования показателя, под чертой – среднее значение.

Такая же картина наблюдается и в р. Самарга: ключ Унтовка шире ключа Унты и бугры там больше – соответственно 0.97 и 0.66 м² (табл. 4). Во всех частях ареала сима строит бугры на мелководье. Обычная глубина водотока в месте нереста не превышает 30 см, но Сано (Sano, 1959: цит. по Смирнову, 1975) для о. Хоккайдо указывает глубину до 60 см.

Таким образом, несмотря на внешнее различие нерестовых притоков (удалённость от устья реки, скорость течения, ширина и т.д.), для нереста сима повсеместно на ареале выбирает сходные станции.

Размерно-весовой состав анадромной сими в популяциях на ареале заметно варьирует. Для сими из р. Коль характерны относительно мелкие размеры. В целом в реках Камчатки, Сахалина, Курильских и Японских о-вов обитает сима более мелкая, чем в Приморье (табл. 5).

Возрастной состав. В разных регионах возрастной состав нерестовых стад анадромной сими различен. В р. Коль обитает короткоцикловая сима, основу стада которой составляют трёх- (2+) и четырёхлетние (3+) особи. По данным Семко (1956) и Семенченко (1984), в реках Камчатки сима нерестится в возрасте от 3 до 5 лет; по данным Макоедова с соавторами (1998), только в возрасте 2+. В реках Сахалина встречаются производители в возрасте от 2+ до 6+ (Гриценко, 2002). В реках Приморья основу стада составляют производители сими в возрасте от 3+ до 6+ (Семенченко, 1979; Иванков и др., 1984а, 1984б), на Японских о-вах – 2+ (Kato, 1991). Внутри каждой возрастной группы существуют различия, связанные с разной продолжительностью морского и пресноводного периодов жизни (табл. 6).

На Камчатке встречается сима 4 биографических групп: 1.1+, 1.2+, 2.1+ и 2.2+. В реках Коль, Хайрюзова и Тигиль преобладает группа 1.1+, а в реках Утка и Колпакова – группа 1.2+ (Семко, 1956; Семенченко, 1984; Макоедов и др., 1998). На Сахалине у сими отмечены следующие биографические группы: 1.1+, 1.2+, 2.1+, 2.2+ и 2.3+. Доминирующей группой в северо-восточных реках, по данным Гриценко (1973, 2002), является 2.1+, по данным Игнатъева (2004) – 2.2+, в юго-западных реках, по данным Крыгина (1955), преобладает группа 1.1+. Анадромные производители из рек Сахалина нагуливаются в море, как правило, 1, реже 2 года.

В Приморье на нерест из моря идёт сима в возрасте от 2+ до 6+, проводя в реке 1–3 года и в море 1–4 года (Иванков и др., 1984а; Семенченко, 1989) (табл. 6). Для сими из рек Южного Приморья, кроме обычных проходных самцов, известны джеки (биографическая группа R.0+) длиной 28–33 см (Семенченко, 2003). В р. Тумнин (Северное Приморье) ловились мелкие

половозрелые самцы, которые провели в море меньше года. В реках Приморья у сими встречается больше вариаций лет, проведенных в реке и в море, и следовательно, больше биографических групп (Семенченко, 1989).

На юге ареала (о. Хоккайдо) среди анадромных производителей встречаются только две биографические группы – 1.1+ и 2.1+; причем первая резко преобладает (более 90%) (Kato, 1991).

Таким образом, сима, как и горбуша *O. gorbuscha*, чаще проводит в море только одну зиму, что в некоторых реках (Макоедов и др., 1998) может приводить к репродуктивной изоляции поколений.

Половая структура анадромной сими. В наших выборках 2006 г. в р. Коль преобладают самцы (61%). По данным Семко (1956), в реках Утка и Колпакова преобладают самки (60–70%); в реках Хайрюзова и Тигиль соотношение полов в целом равно 1 : 1 (Макоедов и др., 1998). В разных реках Камчатки доля самцов может варьировать от 33 до 59% (Бугаев, 1978). Видимо, в разные годы соотношение полов в различных реках может изменяться.

Среди анадромных производителей в других частях ареала, как правило, преобладают самки (табл. 7). На Сахалине доля самок составляет 51–75% (Крыгин, 1955; Гриценко, 1973, 2002; Игнатъев, 2004). В реках Приморья самки обычно составляют 55–65%, хотя Семенченко (1989) было отмечено два случая, когда среди проходных рыб преобладали самцы: в Самарге в 1976 г. и в Единке в 1970 г. доля самок была соответственно 21.4 и 39.0%. В реках Японских о-вов самки среди проходных рыб составляют 66.2%, иногда более 90% (Kato, 1991).

Соотношение полов среди анадромных производителей меняется в зависимости от широты: по направлению к югу ареала среди проходных производителей сими доля самок возрастает от 50 до 90% (Гриценко, 2002). К югу ареала уменьшение числа анадромных самцов в популяциях сопровождается увеличением численности карликовых самцов. По данным Иванкова с соавторами (1981), в Южном Приморье их доля может составлять 20–40% среди молоди сими.

Абсолютная плодовитость анадромной сими изменяется на ареале (табл. 8). По нашим данным, у сими из р. Коль плодовитость варьирует от 1419 до 3265 икринок, при среднем значении в разные годы 2200–2703 икринок; в р. Утка средние значения плодовитости находятся в пределах 2267–3700 (Семко, 1956; Семенченко, 1984); в реках Хайрюзова – 716–3572, Тигиль – 1562–2970 (Макоедов и др., 1998). В среднем плодовитость камчатской сими меньше, чем у сими из рек Приморья (3180–3700), больше, чем у сими юго-западного Сахалина (1200–1600), и примерно

Таблица 5. Длина и масса симы *Oncorhynchus masou* на ареале вида

Река	Длина, см	Масса, кг	Число рыб, экз.	Источник информации
Камчатка				
Тигиль	<u>49.1</u> (45.3–59.0)	<u>1.70</u> (1.42–2.23)	—	Макоедов и др., 1998
	44.4 (41.2–47.0)	1.42 (1.16–1.80)		
Утхолок	<u>41.9</u> (33.0–50.2)	<u>1.00</u> (0.45–1.91)	$\frac{10}{6}$	наши данные
	41.1 (39.5–42.5)	0.97 (0.84–1.17)		
Хайрюзова	<u>59.5</u> (43.9–57.0)	<u>1.90</u> (1.26–2.90)	—	Макоедов и др., 1998
	46.9 (40.9–54.2)	1.68 (0.86–2.26)		
Колпакова*	44.0	1.30	20	Семко, 1956
Коль	<u>47.4</u> (37.4–58.2)	<u>1.44</u> (0.59–2.46)	$\frac{56}{34}$	наши данные
	46.5 (41.7–51.2)	1.42 (1.07–1.87)		
Утка	<u>50.2</u> (35.0–62.0)	<u>2.02</u> (0.66–3.57)	$\frac{135}{120}$	Семенченко, 1984
	51.0 (44.0–59.0)	2.06 (1.30–3.42)		
Сахалин				
Тынь	<u>53.8</u> (42.5–69.0)	<u>2.24</u> (0.89–3.62)	—	Гриценко, 1973
	52.6 (45.0–59.0)	2.15 (1.19–3.10)		
Поронай	<u>52.3</u> (42.5–61.4)	<u>1.99</u> (1.12–3.25)	—	»
	53.7 (47.2–58.3)	1.95 (1.24–2.87)		
Мелкая	<u>49.1</u>	<u>1.78</u>	$\frac{39}{41}$	Игнатьев, 2004
	49.6	1.78		
Курильские о-ва				
Реки о-ва Итуруп	<u>47.4</u>	<u>1.72</u>	71	Иванков, 1968
	47.5	1.61		
Северное Приморье				
Амур	<u>56.8</u> (46.0–67.0)	<u>2.31</u> (1.80–3.20)	—	Берг, 1948
	54.4 (47.0–62.0)	2.34 (1.60–3.10)		
Желтая	<u>58.8</u> (45.0–69.0)	<u>3.30</u> (1.20–6.10)	$\frac{37}{64}$	Семенченко, 1989
	57.5 (49.0–66.0)	3.00 (1.60–4.30)		
Самарга	<u>68.0</u> (51.0–78.0)	<u>4.80</u> (1.80–8.50)	$\frac{55}{15}$	»
	62.1 (56.0–67.5)	3.10 (1.70–4.80)		
Единка	<u>63.5</u> (52.0–76.0)	<u>3.20</u> (1.60–5.20)	$\frac{61}{32}$	»
	56.6 (50.0–66.0)	2.70 (1.60–4.00)		
Южное Приморье				
Киевка	<u>50.0</u> (44.0–56.0)	<u>2.00</u> (1.20–2.80)	$\frac{18}{22}$	»
	53.0 (45.0–68.0)	2.20 (1.50–3.20)		
Нарва	<u>54.8</u> (52.0–60.0)	<u>2.10</u> (1.70–2.70)	$\frac{17}{36}$	»
	57.3 (52.5–65.5)	2.50 (1.80–4.20)		
Японские о-ва, о. Хоккайдо				
Тешо (Teshio)*	50.9 (39.1–60.8)	1.57 (0.70–3.00)	129	Kato, 1991

Примечание. Над чертой – самцы, под чертой – самки; за скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования; * – оба пола.

Таблица 6. Соотношение (%) биографических групп в разных популяциях сими *Oncorhynchus masou*

Река, год	1.1+	1.2+	1.3+	2.1+	2.2+	2.3+	2.4+	3.1+	3.2+	3.3+	Число рыб, экз.	Источник информации
Камчатка												
Тигиль	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Макоедов и др., 1998
Хайрюзова, 1992	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	136	»
Колпакова, 1942	20.0	60.0	—	—	20.0	—	—	—	—	—	20	Семко, 1956
Коль, 2006	$\frac{62.3}{60.5}$	$\frac{10.2}{11.6}$	—	$\frac{24.6}{27.9}$	$\frac{2.9}{—}$	—	—	—	—	—	$\frac{69}{43}$	наши данные
Утка, 1954	—	66.7	—	8.3	25.0	—	—	—	—	—	24	Семко, 1956
Утка, 1981	—	$\frac{77.6}{75.3}$	—	—	$\frac{22.4}{24.8}$	—	—	—	—	—	$\frac{125}{113}$	Семенченко, 1984
Сахалин												
Тынь, 1962–1966	$\frac{10.9}{20.8}$	—	—	$\frac{89.1}{79.2}$	—	—	—	—	—	—	$\frac{165}{332}$	Гриценко, 1973
Поронай, 1965–1968	$\frac{15.7}{18.8}$	$\frac{3.6}{6.5}$	—	$\frac{80.7}{74.7}$	—	—	—	—	—	—	$\frac{83}{138}$	»
Мелкая, 1996	—	14.5	—	6.6	75	3.9	—	—	—	—	76	Игнатъев, 2004
Курильские о-ва												
Реки о-ва Итуруп, 1962	58.5	—	—	38.0	3.5	—	—	—	—	—	—	Иванков, 1968
Северное Приморье												
Желтая, 1978	—	$\frac{26.8}{50.8}$	$\frac{14.6}{8.8}$	$\frac{4.9}{7.0}$	$\frac{46.3}{22.8}$	$\frac{4.9}{8.8}$	—	—	$\frac{2.4}{1.8}$	—	$\frac{41}{57}$	Семенченко, 1980
Самарга, 1975	—	—	—	$\frac{20.0}{—}$	$\frac{14.3}{33.3}$	$\frac{8.6}{16.7}$	—	$\frac{34.2}{16.7}$	$\frac{22.8}{33.3}$	—	$\frac{35}{6}$	Семенченко, 1979
Самарга, 1976	$\frac{—}{4}$	$\frac{1.0}{8}$	$\frac{3.1}{—}$	$\frac{22.9}{12}$	$\frac{35.4}{64}$	$\frac{14.6}{—}$	—	$\frac{12.5}{4}$	$\frac{9.4}{8}$	$\frac{1}{—}$	$\frac{96}{25}$	»
Южное Приморье												
Киевка, 1975–1979	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Иванков и др., 1984б
– ранняя раса	—	47.7	6.4	—	37.0	8.6	0.3	—	—	—	—	
– поздняя раса	—	34.6	13.7	—	33.4	18.3	—	—	—	—	—	
Японские о-ва, о. Хоккайдо												
Токоро (Tokoro)	94.6	—	—	5.4	—	—	—	—	—	—	190	Kato, 1991

Примечание. Над чертой – самцы, под чертой – самки; одно число – самцы и самки вместе.

равна плодовитости сими северо-восточного Сахалина (2300–2400 икринок). Наименьшая абсолютная плодовитость характерна для сими из рек Сахалина, наибольшая – рек Приморья и о. Хоккайдо. В реках, где встречаются две сезонные расы, большая плодовитость отмечена у летне-осенней расы (Иванков и др., 1984а).

Роль карликовых самцов в воспроизводстве сими. Сима – единственный представитель рода *Oncorhynchus*, в воспроизводстве которого большую роль играют карликовые самцы. Анадромные производители сими после нереста погиба-

ют, карликовые самцы в массе также гибнут после первого нереста. В р. Коль нами отмечена 100%-ная гибель карликовых самцов. После гибели крупных производителей они какое-то время встречаются, однако полностью исчезают в уловах к весне следующего года. Повторно созревающие карликовые самцы (до 3 раз в жизни) известны в реках Приморья (Tsiger et al., 1994) и на о. Хоккайдо в Японии (Берг, 1948).

Как и у атлантического лосося *Salmo salar* (Казак, 1982), карликовые самцы сими могут изменить жизненную стратегию и после первого

Таблица 7. Соотношение полов (%) среди анадромных производителей симы *Oncorhynchus masou* на ареале

Река	Самки, %	Самцы, %	Число рыб, экз.	Источник информации
Камчатка				
Воямполка	66.7	33.3	78	Бугаев, 1978
Тигиль	43.7	56.3	80	»
Сопочная	40.9	59.1	66	»
Колпакова	47.9	52.1	48	»
Коль	38.3	61.7	115	наши данные
Утка	48.1–56.0	–	–	Семенченко, 1984
Сахалин				
Тынь	66.8	33.2	500	Гриценко, 1973
Поронай	62.5	37.5	216	»
Болотная	51.0	49.0	–	Крыхтин, 1955
Северное Приморье				
Амур	70.3	29.7	192	Бугаев, 1978
Тумнин	55.8	44.2	129	»
Желтая	58.2	41.8	98	Семенченко, 1980
Самарга				Семенченко, 1989
– 1963 г.	60.0	40.0	15	
– 1976 г.	21.4	78.6	70	
Серебрянка	56.4	43.6	39	»
Южное Приморье				
Киевка	55.0	45.0	40	»
Нарва	76.6	23.4	47	»
Японские о-ва				
Реки о-ва Хоккайдо	65.9	34.1	238275	Kato, 1991
Реки о-ва Хонсю				
– реки побережья Японского моря	73.3	26.7	2135	»
– реки побережья Тихого океана	91.8	8.2	1898	»

(или второго) нереста с крупными анадромными производителями смолтифицироваться, скатиться в море и вернуться обратно в реку через несколько месяцев в качестве самца-джека или через несколько лет – в виде крупного анадромного самца (Tsiger et al., 1994).

На юге ареала в Японии в местах симпатрического обитания проходной и жилой форм симы карликовые самцы, вероятно, осуществляют обмен генами между формами, размножаясь как с проходными, так и с жилыми самками. Биологические показатели карликовых самцов симы представлены в табл. 9.

Биологическая характеристика пестряток. В р. Коль молодь симы является важным компонентом пресноводных рыбных сообществ. В районе нерестилищ численность молоди может составлять 2.02 экз./м², в выборках молоди из нижнего течения реки сима встречалась единично,

иногда отсутствовала. В р. Коль у сеголеток симы соотношение полов равно 1 : 1, среди двухлеток преобладают самки 1 : 1.3.

По данным Гриценко (1973, 2002), в водоёмах Сахалина сеголетки в течение летнего периода расселяются по речной системе, скатываясь из нерестовых притоков в основное русло и боковые протоки. На Сахалине молодь симы живёт в реках долго, до 4-летнего возраста. Трехлетние пестрятки составили 0.97% выборки ($n = 621$); одна особь, пойманная в середине сентября, имела возраст 3+. Все 3- и 4-летние особи были самцами. По данным Гриценко (1973, 2002), в р. Тынь среди пестряток незначительно преобладают (51–53%) самцы.

В бассейне р. Коль наибольшие плотности пестряток симы обнаружены в горных истоках (1.003 экз./м²) и небольших притоках горного типа (1.048–1.189 экз./м²). В реках Сахалина пест-

Таблица 8. Абсолютная плодовитость анадромной симы *Oncorhynchus masou* на ареале

Река	Абсолютная плодовитость, шт.	Число рыб, экз.	Источник информации
Камчатка			
Тигиль	2172 (1562–2970)	–	Макоедов и др., 1998
Утхолок	1745 (1063–2469)	5	наши данные
Хайрюзова	1907–2221*	–	Макоедов и др., 1998
Колпакова	2025	–	Семко, 1956
Коль	2258 (1419–3265)	35	наши данные
Утка	2267–3700*	–	Семко, 1956; Семенченко, 1984
Сахалин			
Тынь	2330–3025*	284	Гриценко, 1973
Поронай	2432–2907*	96	»
Лесная	1211 (435–1775)	69	Иванков и др., 1984а
Хвостовка	1297 (730–2200)	53	»
Новоселовка	1570 (860–2389)	61	Крыхтин, 1955
Курильские о-ва			
Реки о-ва Итуруп	1572–1742*	–	Иванков, 1968
Северное Приморье			
Желтая	3900 (2235–5524)	57	Семенченко, 1989
Южное Приморье			
Киевка	$\frac{3180 (1170-5440)**}{3690 (1710-5570)}$	–	Иванков и др., 1984а
Японские о-ва, о. Хоккайдо			
Читозе	3822 (1968–5362)	–	Смирнов, 1975

Примечание. * – средние значения за ряд лет; ** – над чертой ранняя раса, под чертой – поздняя раса.

Таблица 9. Биологические показатели карликовых самцов симы *Oncorhynchus masou* на ареале

Район, река	Длина тела, мм	Масса тела, г	Возраст полового созревания, лет	Повторный нерест	Источник информации
Камчатка, Коль	85–180	8.2–74.9	1+–2+	не отмечен	наши данные
Сахалин					
Тынь	–	–	1+–3+	отмечен	Гриценко, 2002
Болотная	120–131*	13.6–25.7*	1+–2+	отмечен	Крыхтин, 1955
Приморье					
Киевка	117–193	17.0–103.5	0+–2+	отмечен	Иванков и др., 1984а
Седанка	–	–	0+–2+	отмечен	»
Японские о-ва	–	–	0+–2+	отмечен	Гриценко, 2002

Примечание. * – длина и масса тела приведены для самцов в возрасте 1+.

рытки симы обычно держатся в верхнем течении рек, по направлению к устью их численность уменьшается (Гриценко, 1973; Горяинов, 1990). Численность молоди симы в р. Самарга (Северное Приморье) изменяется в пределах 0.001–0.205 экз./м² и в среднем равна 0.097 экз./м² (Семенченко, 2003).

На юге ареала длина сеголеток больше, что связано с более высоким темпом роста при более высоких значениях температуры (табл. 10). Эта тенденция заметна и в границах одной реки: в более тёплом тундровом притоке р. Коль (р. Красная) размеры сеголеток больше, чем в более холодном горном притоке (ручей Симовый).

Таблица 10. Размеры сеголеток сима *Oncorhynchus masou* на ареале

Река, приток	Дата	Длина, мм	Масса, г	Число рыб, экз.	Источник информации
Камчатка					
Коль, Симовый ручей	18.08.2005	57 (38–76)	2.4 (0.6–5.6)	161	наши данные
Коль, р. Красная	26.08.2005	65 (49–79)	3.7 (1.2–6.1)	10	»
Сахалин					
Болотная	28–31.08.1953	74 (52–97)	5.8 (2.95–10.4)	153	Крыхтин, 1955
Теремок	26.08.1953	76 (60–93)	5.8 (3.1–9.21)	18	»
Северное Приморье					
Желтая	17.07.1978	66 (57–75)	4.49 (3.0–6.3)	15	Семенченко, 1989
Южное Приморье					
Киевка	август	82 (58–90)	–	132	Иванков и др., 1984а
Кедровая	4.08.1979	71	4.91	38	Семенченко, 1989
Кедровая	22.08.1979	73	5.64	40	»

Примечание. За скобками – среднее значение показателя, в скобках – пределы его варьирования.

Покатная миграция молоди в море. В р. Коль покатники сима в нижнем течении ловились с конца июня до конца июля. Сима скатывается позднее других тихоокеанских лососей и мальмы *Salvelinus malma*. Период ската совпадает со временем ската микижи *Parasalmo mykiss* и происходит при температуре от 7.2 до 15.0°C. Большая часть молоди в р. Коль (53.7%) мигрирует в море в возрасте 1+. Длина покатников сима варьирует в пределах 10.4–16.2 см, средний размер 1+ 12–13 см, 2+ 13–14 см. Среди смолтов в 2006 г. преобладали самки (61.3%).

В р. Тымь (о. Сахалин) смолты сима наблюдаются в верховьях реки с конца мая, однако скатываются в море они позже (в июле) в возрасте 1+ (24.4%) и 2+ (75.6%) года, при средней длине соответственно 11.2 и 12.9 см (Гриценко, 1973, 2002). В южной части Сахалина покатная миграция происходит раньше – с конца мая по середину июня. Вся молодь сима скатывается в море в возрасте 1+ при длине 10–12 см (Крыхтин, 1955). Среди покатников преобладают самки (55–63%) (Гриценко, 1973, 2002).

На о. Итуруп покатная миграция молоди заканчивается к середине июля, массовый скат наблюдается в июне. Среди покатников значительно преобладают (75%) самки (Иванков, 1968).

В р. Киевка (Южное Приморье) отмечено два периода ската молоди сима в море (Иванков и др., 1984а). Первый, наиболее массовый, происходит с начала мая до начала июля, с максимальной интенсивностью во второй половине мая – начале июля. В этот период скатываются особи в возрасте 1+ и 2+, при средней длине соответственно 12.3 и 14.1 см. Второй период ската, менее продолжительный и интенсивный, наблю-

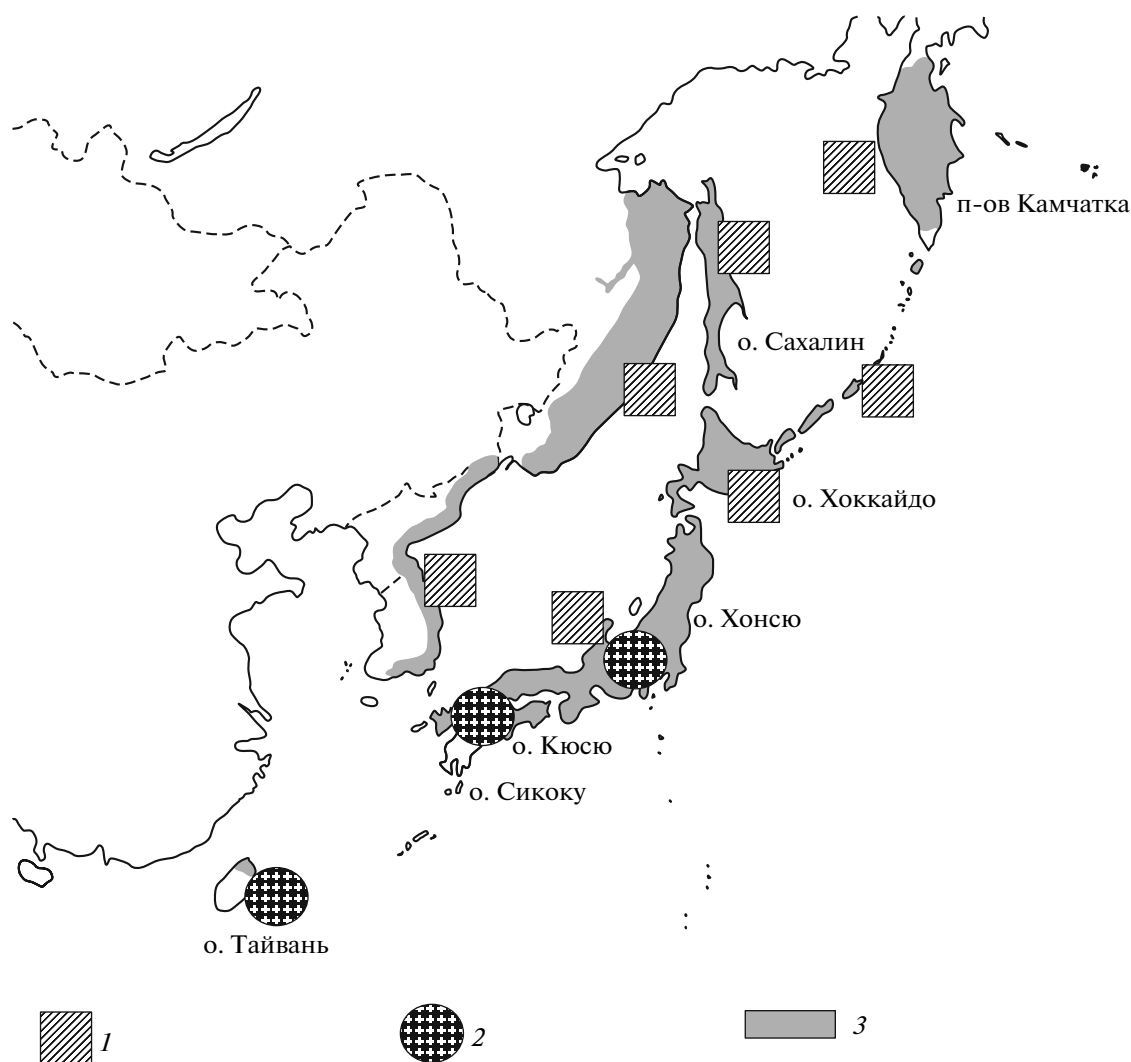
дается в сентябре – начале октября. В это время скатываются сеголетки и двухлетки. Мигрирующие особи немного крупнее (8–12, в среднем 10 см), чем одновозрастная молодь, остающаяся в реке (7.0–9.5, в среднем 8.5 см).

В реках Японии катадромная миграция молоди начинается в апреле при температуре 7°C, основная масса молоди скатывается при 13–14°C (Kato, 1991). Среди покатников преобладают 2-летние особи, доля 3-леток в разных реках варьирует от 0 до 40% (Nagata, 1989). Доля самок среди смолтов высокая – 60–90% (Kato, 1991).

Таким образом, покатная миграция молоди на ареале наблюдается в конце весны и в первой половине лета, при сходных условиях. Длина покатников повсеместно обычно составляет 11–14 см.

Внутривидовая структура. В естественных условиях вид сима представлен проходной формой, у которой, как правило, преобладают самки; карликовыми самцами, созревающими в пресной воде, но входящими в состав проходного стада; и мелкими ранозревающими (в течение нескольких месяцев нагула в море) самцами-джеками. Помимо проходной формы, встречается резидентная, представленная самцами и самками. Соотношение этих внутривидовых форм на ареале вида варьирует (рисунок).

В р. Коль сима представлена проходными рыбами, которые относятся к ранней (весенне-летней) расе вида. Карликовые самцы в популяции этой реки многочисленны. Об их нахождении в других реках Камчатки сообщают Семко (1956) и Семенченко (1984). На Сахалине также обитает только проходная сима ранней расы и карликовые самцы (Крыхтин, 1955; Смирнов, 1975).



Распространение жилой и проходной форм сима *Oncorhynchus masou* на ареале: 1 – проходная форма, 2 – жилая форма, 3 – репродуктивный ареал сима.

В реках Приморья сима представлена сезонными расами проходной формы. Ранняя (весенне-летняя, летняя) раса встречается от р. Амур до р. Киевка, поздняя (летне-осенняя, осенняя) – южнее р. Максимовка. Для рек Приморья известны рано созревающие проходные самцы-джеки (Семенченко и др., 2003) и карликовые самцы, крайне редко встречаются карликовые самки (Иванков и др., 1981).

На Японских о-вах встречаются проходная и резидентные карликовые формы (Kato, 1991). Только карликовая форма встречается на о. Кюсю (Kato, 1991). Популяция сима, обитающая в некоторых северных реках о. Тайвань, также представлена только карликовыми самцами и самками (Lin, Chang, 1989). На о-вах Хонсю и Сикоку, а также на самом севере о. Кюсю встречается цветная вариация сима. У нее на теле, помимо черных пятен, есть красные. Ряд исследователей (Ка-

то, 1991; Черешнев и др., 2002) выделяют эту сима в самостоятельный вид *O. rhodurus*.

В центральной части ареала (Приморье) популяции сима характеризуются более высокой, по сравнению с краевыми северными популяциями, численностью и более сложной внутривидовой структурой. По мнению Макоедова с соавторами (1998), они находятся в зоне экологического оптимума вида, о чем свидетельствует также более высокая доля полиморфных локусов и наименьший уровень внутрислокусной изменчивости у южных популяций сима.

Помимо экологических форм, некоторые авторы (Иванков и др., 2003) рассматривают островные (о. Сахалин) и материковые (реки Приморья) экотипы сима как географические расы, в которых наблюдается экотопическая дивергенция в реках разной величины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сима на ареале неоднородна. По направлению с севера на юг ареала возрастает доля резидентной формы вплоть до полного исчезновения анадромной; в популяциях возрастает доля анадромных самок и карликовых самцов. В центре ареала (реки, впадающие в северную часть Японского моря) совместно обитают проходная форма, представленная двумя расами, джеками, карликовыми самцами и самками. Выявлена географическая изменчивость биологических показателей анадромной симы на ареале. По направлению от краёв ареала вида (на севере – Камчатка, на юге – о. Сикоку) к центру (реки бассейна северной части Японского моря) возрастает длина и масса тела, общая продолжительность жизни, плодовитость. На севере ареала нерестовая миграция производителей в реки и скат молоди в море происходят позднее, чем на юге. На всём ареале вида нерест происходит в однотипных местах и при сходных условиях. Проявления географической изменчивости основных биологических показателей симы на ареале подтверждают их большую зависимость от температуры, теплолюбивый характер вида. Можно предположить, что глобальное потепление климата окажется благоприятным для этого вида и будет способствовать его продвижению в северные районы и увеличению численности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.Ю. Мальцеву, В.М. Пашину и Д.С. Шеверницкому за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты №№ 05-04-48413, 08-04-00539А); “Ведущие научные школы” № РИ-112/001/707; “Университеты России” № 07.03.011; Центра Дикого Лосося – Wild Salmon Center (Портленд, Орегон, США); Фонда Гордона и Бетти Мур; Программы ПРООН – United Nations Development Program. Большую помощь в организации и проведении экспедиционных работ оказал Общественный экологический фонд “Природные рыбы и биоразнообразие Камчатки” (г. Елизово).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Бугаев В.Ф.* 1978. О возрасте симы // Биол. моря. № 5. С. 40–46.
- Бугаев В.Ф.* 2007. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс, 192 с.
- Горяинов А.А.* 1990. Экология симы в малых реках Приморья // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР. С. 20–26.
- Гриценко О.Ф.* 1973. Биология симы и кижуча Северного Сахалина. Науч. отчет по теме № 10. М.: Изд-во ВНИРО, 42 с.
- Гриценко О.Ф.* 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО, 248 с.
- Двинин П. А.* 1959. Лососи Сахалина и Курил. М.: Гл. гос. инспекция по охране рыбных запасов и регулированию рыболовства при Сов. министров РСФСР, 37 с.
- Иванков В.Н.* 1968. Тихоокеанские лососи острова Итуруп // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 65. С. 69–70.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Флоряк В.С. и др.* 1981. Неотенические самки симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) из реки Кривая (Южное Приморье) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 938–942.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Карпенко С.Н., Лукьянов П.Е.* 1984а. Биология проходных рыб Южного Приморья // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 10–22.
- Иванков В.Н., Падецкий С.Н., Рухлов Ф.Н.* 1984б. Морфологическая изменчивость симы и биологические особенности ее популяций в различных частях ареала // Биология проходных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 95–107.
- Иванков В.Н., Борисовец Е.Э., Рутенко О.А.* 2003. Эколого-географическая дивергенция и межпопуляционная изменчивость симы *Oncorhynchus masou* (на примере популяций Приморья и Сахалина) // Биол. моря. Т. 29. Вып. 1. С. 23–29.
- Игнатъев Ю.И.* 2004. Биологическая характеристика нерестовой симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort) р. Мелкая (северо-восточное побережье Сахалина) // Тр. Сахалин. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 6. С. 70–75.
- Казаков Р.В.* 1982. Биологические основы разведения атлантического лосося. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 144 с.
- Кольцов Д.В.* 1995. Средообразующая деятельность проходных рыб в период нереста (на примере ихтиоценоза реки Даги, северо-восточный Сахалин) // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 78–85.
- Крыхтин М.Л.* 1955. О речном периоде жизни симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort). Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 252 с.
- Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Ермоленко Л.Н.* 1998. Биология симы *Oncorhynchus masou* охотоморского побережья Камчатки // Биол. моря. Т. 24. Вып. 6. С. 383–387.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др.* 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Семенченко А.Ю.* 1979. Особенности естественного воспроизводства симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) в бассейне реки Самарга (Северное Приморье) // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 126–131.
- Семенченко А.Ю.* 1980. Анадромная миграция и биологическая характеристика приморской симы *Oncorhynchus*

- chus masu* (Brevoort) // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 51–57.
- Семенченко А.Ю. 1984. Экология западнокамчатской сими *Oncorhynchus masu* (Brevoort) (Salmonidae) в период нерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 24. № 4. С. 620–627.
- Семенченко А.Ю. 1989. Приморская сима. Владивосток: ДВО АН СССР, 192 с.
- Семенченко А.Ю. 2003. Рыбы реки Самарга (Приморский край) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 337–354.
- Семенченко А.Ю., Крупянко Н.И., Гавренков Ю.И. 2003. Экологические формы самцов сими *Oncorhynchus masou* из бассейнов рек Приморья // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 4. С. 483–489.
- Семко Р.С. 1956. Новые данные о западнокамчатской симе // Зоол. журн. Т. XXXV. Вып. 7. С. 1017–1022.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 334 с.
- Цыгур В.В. 1990. Жилая сима из бассейна Седанкинского водохранилища (Южное Приморье) // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР. С. 47–52.
- Цыгур В.В., Иванков В.Н. 1987. Жилая сима *Oncorhynchus masou* из бассейна Артемовского водохранилища (Приморский край) // Вопр. ихтиологии. Т. 27. Вып. 4. С. 576–583.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Kato F. 1991. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific salmon: life histories. Vancouver: USB Press. P. 447–520.
- Kimura S. 1989. The Yamame, land-locked masu salmon of Kyushu Island, Japan // Biology of charrs and masu salmon. Physiology and Ecology. Japan. Spec. V. 1. P. 77–92.
- Lin Y.-S., Chang K.-H. 1989. Conservation of the formosan landlocked salmon *Oncorhynchus masou fimosanus* in Taiwan, a historical review // Biology of charrs and masu salmon. Physiology and Ecology. Japan. Spec. V. 1. P. 647–652.
- Nagata M. 1989. The occurrence of bimodality in the length frequency distribution, and its relation to growth and density in a juvenile masu salmon population in Hokkaido stream // Biology of charrs and masu salmon. Physiology and Ecology. Japan. Spec. V. 1. P. 141–150.
- Tsiger V.V., Skirin V.I., Krupyanko N.I. et al. 1994. Life history form of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Pimor'e Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. P. 197–208.