

УДК 597.553.2–15(265.5)

В.Н. Иванков¹, Е.В. Иванкова¹, С.Е. Кульбачный^{2*}

¹ Дальневосточный федеральный университет,
690950, г. Владивосток, ул. Октябрьская, 27;

² Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского
рыбохозяйственного центра, 680028, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

**ВНУТРИВИДОВАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ И ТЕМПОРАЛЬНАЯ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.
ЭКОЛОГО-ТЕМПОРАЛЬНЫЕ РАСЫ И ТЕМПОРАЛЬНЫЕ
ПОПУЛЯЦИИ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA***

Проанализированы размножение и сроки нерестовой миграции темпоральных рас и популяций кеты из различных районов обитания. Показано, что при большом разнообразии темпоральных групп (форм) кеты (весенняя, летняя, осенняя, летняя ранняя, летняя поздняя и др.) целесообразно кету, размножающуюся на нерестилищах, где хорошо выражен подрусловый поток, называть “русловой” формой, а размножающуюся в ключах, на выходе грунтовых вод, — “ключевой” формой (расой). Показано, что по сути экологических (биотопических) рас кеты всего две: русловая и ключевая. Что касается других темпоральных группировок, то они представляют собой темпоральные популяции (или группы популяций) внутри этих двух форм (рас). Это так называемые ходы (или подходы), которые обнаруживаются как у русловой (летней), так и у ключевой (осенней) кеты. Приводятся ареалы размножения русловой и ключевой форм (рас) кеты, а также районы симпатрического распространения этих двух форм.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, кета, сезонные расы, темпоральные популяции, распределение.

Ivankov V.N., Ivankova E.V., Kulbachny S.E. Intraspecific ecological and temporal differentiation of pacific salmon. Ecologo-temporal races and temporal populations of chum salmon *Oncorhynchus keta* // Izv. TINRO. — 2010. — Vol. 163. — P. 91–105.

Reproduction of temporal races and populations of chum salmon in different habitats is analyzed, in particular the timing of their spawning migration. New classification of its various temporal groups including spring, summer, fall, early-summer, late-summer, etc. onto the «channel form» (breeding on spawning grounds with strong underflow stream, usually in summer season) and the «spring form» (breeding in springs and boils, usually in fall season) is proposed that reflects the essence of their ecological diversity. Further differentiations occur within these two forms — they are the so-called runs which could be found both for channel (summer) and spring (fall)

* Иванков Вячеслав Николаевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой, e-mail: gidrobia@chair.dvfu.ru; Иванкова Елена Вячеславовна, научный сотрудник, e-mail: elena_iv05@mail.ru; Кульбачный Сергей Евгеньевич, научный сотрудник, e-mail: kulbachnyi@mail.ru.

forms of chum salmon. Reproduction areas of the channel and spring forms and the areas of their sympatric distribution are determined.

Key words: pacific salmon, chum salmon, seasonal race, temporal population, spawning grounds.

Введение

Известно, что наряду с географической внутривидовой дифференциацией у анадромных рыб, в частности у тихоокеанских лососей, хорошо выражена экологическая и темпоральная дифференциация. Существуют речные и озерные популяции лососей, популяции, размножающиеся на участках рек с подрусловым потоком и на участках с выходом грунтовых вод, использующие глубоководные и мелководные нерестилища в озерах, а также в верховьях или низовьях рек и даже во внутриприливной зоне рек (Кузнецов, 1937; Крогиус, Крохин, 1956; Берг, 1961; Леванидов, 1969; Иванков, Броневский, 1974; Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Вецлер, Горшков, 1985; Иванков, 1997; Черешнев и др., 2002; Шунтов, Темных, 2008; и др.). Практически у всех лососей рода *Oncorhynchus* имеются сезонные расы (Берг, 1934, 1948; Грибанов, 1948; Tanaka, 1965; Иванков, 1967; Зорбиди, 1974; Смирнов, 1975; Иванков, Свирский, 1976; Коновалов, 1980; Крогиус, 1983; Николаева, Овчинников, 1988; Волобуев и др., 1990, 2005; Wilmot et al., 1994; Winans et al., 1994; Глубоковский, 1995; и др.).

Кроме того, были получены сведения о наличии темпоральных популяций внутри сезонных рас. Они впервые были описаны как отдельные ходы (подходы) у некоторых видов в период анадромной миграции в реки (Ловецкая, 1948; Световидова, 1961; Воловик, 1968; Бирман, 1977; Иванков и др., 1984, 2008; Кульбачный, Иванков, 2004; Марченко, 2004; и др.). В дальнейшем было показано (Иванков, 2008), что каждый из этих ходов представлен одной или несколькими локальными популяциями или темпоральными субпопуляциями, размножающимися, как правило, в бассейнах крупных рек, в их притоках, разноудаленных от устьев этих рек.

Если рассматривать дифференциацию собственно сезонных рас, то здесь надо отметить, что до недавнего времени в реках или отдельных районах размножения выделялись две расы — летняя и осенняя, или у некоторых видов в отдельных водоемах — весенняя и летняя (например, у нерки и чавычи). Однако в последнее время, по мере более подробного изучения темпоральной дифференциации лососей, количество сезонных форм (рас) лососей, размножающихся в одном водоеме, стало увеличиваться. Например, у кеты наряду с летней и осенней формой была отмечена весенняя (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995). Кроме того, летняя кета некоторыми исследователями (Кузищин и др., 2010) разделяется на летнюю раннюю и летнюю позднюю. Итого насчитывается 4 сезонные расы: весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя, осенняя. К этому надо добавить, что некоторые авторы (Гриценко и др., 1987) по срокам и экологии размножения кету Амура и Камчатки (летнюю плюс осеннюю) разделяют на 4 формы (расы) (подробнее см.: Шунтов, Темных, 2008).

Как следует из вышеизложенного, представления о темпоральной и экологической дифференциации лососей, в частности кеты, далеко не однозначны, и очевидно, что требуется проведение дальнейших исследований.

Задача настоящей работы — попытка разобраться в эколого-темпоральной дифференциации кеты — одного из наиболее многочисленных и широко распространенного вида тихоокеанских лососей.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили исследования авторов по экологии, популяционной организации и генетике кеты, размножающейся в реках различных

районов Дальнего Востока, проведенные в 1980–2000-е гг. В бассейне р. Тугур (Хабаровский край) были проведены работы по анализу биологии и динамики численности кеты в периоды анадромной миграции в устьевой части реки, а также в районе нерестилищ. Проанализировано 15919 экз. лососей, из них на полный биологический анализ взято 2990 экз. Температуру воды измеряли электротермометром и ртутным термометром с точностью до 0,1 °С; содержание кислорода и концентрацию ионов водорода в воде — портативными анализаторами Mettler Toledo Pro. Картирование нерестилищ осуществляли при помощи геодезических и электронных карт масштабом 1 км, а также спутникового навигатора Garmin HCx. Измерения длины и ширины нерестилищ проводили при помощи дальномера Bushnell seaut.

Материалы по кете р. Камчатка были собраны в низовьях реки в августе (летняя раса) и сентябре (осенняя раса). Все собранные особи (542 шт.) были использованы для морфологического изучения (25 пластических и 6 меристических признаков) и электрофоретического исследования скелетных мышц, сердца и печени (27 аллозимных локусов).

Исследование морфологических и генетических характеристик проводили с помощью методов факторного и дискриминантного анализа, анализа соответствий и показателей генетического сходства и расстояния (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Аффифи, Эйзен, 1982; Дубровский, 1982; Жамбю, 1982; Миркин, 1989).

Использованы также опубликованные данные по другим районам размножения кеты.

Результаты и их обсуждение

Прежде всего необходимо было выяснить как соотносятся между собой эколого-темпоральные формы (расы) и темпоральные популяции кеты. Ранее (Световидова, 1961; Остроумов, 1967; Бирман, 1977; Путивкин, 1999; Иванков, 2008; Иванков и др., 2008; и др.) было показано, что темпоральные популяции (ходы) наблюдаются как у осенней, так и у летней рас кеты. У осенней кеты р. Амур отмечаются три темпоральных хода, в р. Анадырь — два-три хода за время нерестовой миграции. У летней кеты в р. Ул отмечено два, в р. Бешеной — три темпоральных хода. Однако приведенные примеры относятся к случаям, когда в реке размножается преимущественно только одна раса кеты (летняя — реки Ул и Бешеная, осенняя — р. Анадырь) или же когда летняя и осенняя четко разделяются между собой по срокам хода и размерам тела (р. Амур).

Более сложная задача — выяснение популяционной организации кеты в реках, где предполагалось существование двух форм (рас), в частности в р. Тугур (Хабаровский край) и р. Камчатка. Здесь были отмечены два-три темпоральных хода лосося.

Проведенные в 2004–2006 гг. исследования динамики подходов кеты в р. Тугур показали наличие в период нерестовой миграции трех волн численности (Кульбачный, Иванков, 2007). Как правило, наиболее выражен был второй ход, первый и третий были относительно более слабыми. Дальнейшие исследования, проведенные в 2007–2009 гг., позволили выявить в бассейне этой реки (рис. 1) также три волны прихода кеты на нерестилища. Лососи первой, довольно мощной, волны заполняют нерестилища протоки Гадек и притока р. Тугур — ручья Грунтового, расположенных ниже слияния рек Ассыни и Конин, а также нерестилища собственно р. Ассыни. Подход лососей на эти нерестилища отмечается со второй декады июля до второй декады августа.

Позже лососи второй, существенно более мощной, волны мигрантов заходят на нерест в р. Муникан (приток р. Конин), продолжается ход и в р. Ассыни. Заход в эти реки приходится на третью декаду августа. Третья, относительно слабая, волна анадромной миграции и заполнения нерестилищ отмечается в первой и второй декадах сентября. В это время происходит заполнение нерестилищ

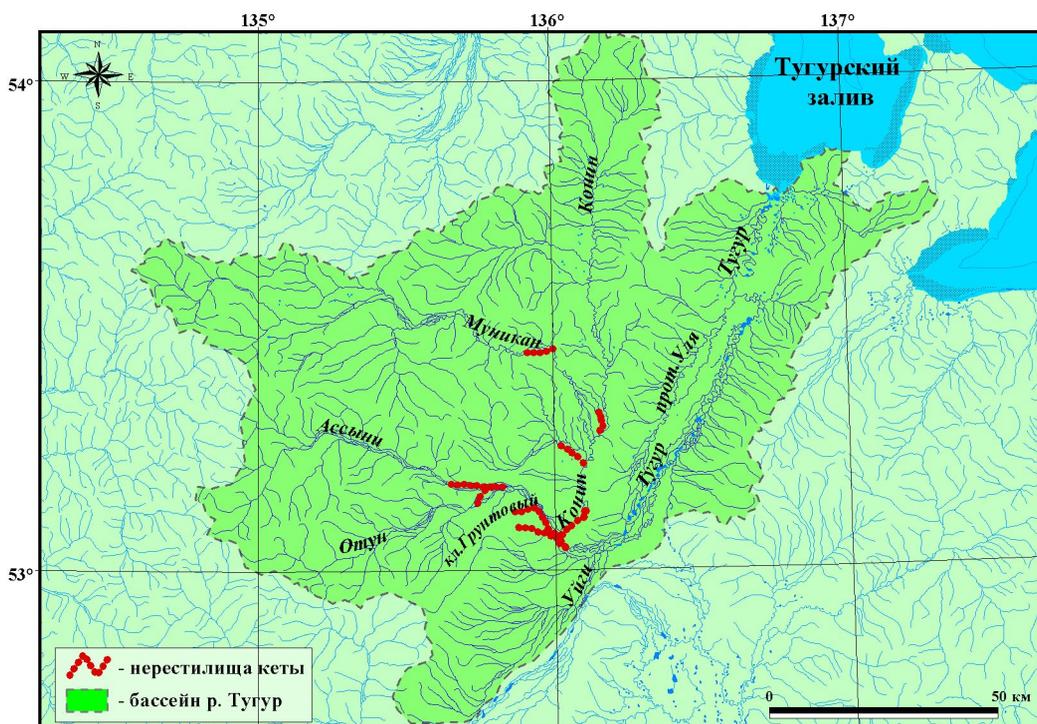


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Тугур (Хабаровский край)
 Fig. 1. Scheme of the Tugur River basin (Khabarovsk Region)

в низовых участках в р. Конин, а также в местах слияния ее с р. Ассыни и далее ниже по течению — непосредственно в русле р. Тугур. Заканчивается нерестовая миграция в основном в третью декаду сентября, хотя отдельные мигранты могут подходить и позднее.

Условия размножения кеты разных сроков хода в р. Тугур существенно различаются. На нерестилищах ранней кеты зимой температура воды наиболее низкая и составляет 0,1–0,4 °С (табл. 1). Выяснено, что в районе нерестилищ в это время имеется тонкий лед (толщина 0,05–0,20 м). На нерестилищах кеты второго хода, заходящей, в частности, в р. Муникан, зимняя температура существенно выше и колеблется от 0,6 до 1,2 °С. В районе нерестилищ, на выходах грунтовых вод, лед отсутствует, в то время как в русловой части реки, где не наблюдается выхода грунтовых вод, толщина льда, как правило, достигает 0,8–1,5 м.

В районе нерестилищ кеты третьей волны подходов (реки Конин, Тугур, в районе слияния рек Ассыни и Конин) зимние температуры воды также более высокие, чем на нерестилищах ранней кеты, например в феврале 1–2 °С. У противоположного берега реки, где нерестилища отсутствуют, температура составляет всего минус 0,1 °С — плюс 0,1 °С. Зимой в местах нереста наблюдаются полыньи шириной 15–20 м, а длиной — до 4 км и более. Следует отметить, что температура воздуха в это время достигает –45...–55 °С.

Нерестилища кеты в протоке Гадек, ключе Грунтовом и р. Ассыни (ранняя кета) снабжаются водами подруслового потока. Икра здесь закладывается на глубину 0,3–0,5 м. Как уже упоминалось, поздней осенью уровень воды в ключе Грунтовом и р. Ассыни падает до минимальных значений и во многих местах нереста тока воды на поверхности не наблюдается вовсе, но, взрыхлив верхнюю часть грунта, можно видеть под ним ток воды. Подобное падение уровня воды на нерестилищах в этих реках отмечается постоянно.

Поздняя (осенняя) кета нерестится в местах, где уровень воды осенью и зимой существенно выше. Эти же участки снабжаются более обильно за счет

Таблица 1
Сроки нерестовой миграции и температурный режим на нерестилищах кеты
в различных водотоках бассейна р. Тугур

Table 1

Timing of spawning migrations and temperature regime on chum salmon
spawning grounds in different currents of the Tugur River

Темпоральная группировка (ход)	Места нереста	Период прихода на нерестилища	Температура воды, °С	
			Летняя/зимняя	Разница (в среднем)
1-я	Протока Гадек, ручей Грунтовый, р. Ассыни	II декада июля — II декада августа	<u>8,0–10,8</u> 0,1–0,4	9,2
2-я	Реки Муникан, Ассыни	III декада августа	<u>3,8–4,0</u> 0,6–1,2	3,0
3-я	Р. Конин, слияние рек Конин и Ассыни, р. Тугур	I и II декады сентября	<u>4,0–4,5</u> 1,0–2,0	2,8

мощных водоносных горизонтов, которые благодаря водоупорным породам, создающим гидростатический напор, способствуют появлению восходящих потоков воды.

Как следует из данных табл. 1, на нерестилищах кеты первого хода (ранняя форма) отмечаются высокие значения летних температур и низкие значения (близкие к нулевым) — зимних температур. Градиент между первыми и вторыми в среднем составляет 9,2 °С. Как известно, подобный температурный режим воды характерен для нерестилищ летней расы кеты. Напротив, на нерестилищах поздней формы кеты (второй и третий ходы) различия между летними и зимними температурами незначительны и составляют соответственно 3,00 и 2,75 °С, что характерно для нерестилищ осенней расы.

Таким образом, в р. Тугур в период нерестовой миграции отмечаются три основных хода кеты. Первый ход приходится на период со второй половины июля до второй половины августа и представлен особями ранней (летней) формы. Они заполняют нерестилища протоки Гадек и ручья Грунтового, расположенных ниже слияния р. Ассыни и собственно р. Тугур, а также средних участков р. Ассыни. Кета второго хода заполняет нерестилища одного из крупнейших притоков р. Тугур — р. Муникан. Здесь нерестятся рыбы поздней (осенней) формы. Основной их ход приходится на третью декаду августа. В это же время продолжается нерестовый ход и в р. Ассыни, в которой располагаются нерестилища как летней, так и осенней форм. Кета осенней формы (основная миграция приходится на сентябрь) формирует третий ход. Ее нерестилища располагаются в низовьях р. Конин, а также на участках слияния рек Конин и Ассыни. Кроме того, эта форма заполняет нерестилища средних участков р. Тугур.

Анализ сроков миграции и условий размножения кеты р. Тугур позволяет сделать вывод, что сроки миграции летней и осенней форм кеты в августе перекрываются. Это обуславливает наибольшую мощность второго периода увеличения численности кеты, заходящей в р. Тугур.

Обнаруженные темпоральные группировки кеты в существенной степени аналогичны группировкам кеты рек северного побережья Охотского моря. Особенно детально эти группировки изучены у кеты, размножающейся в бассейне р. Тауй (Волобуев, 1984; Волобуев и др., 1990; Волобуев, Рогатных, 1997). Здесь популяции кеты раннего хода также размножаются на нерестилищах, где икра омывается водами подруслового потока, а у рыб поздних подходов икра откладывается в местах выхода грунтовых вод. Для первой характерен нерест при высоких температурах воды (9,8–13,6 °С), а зимой в районе нерестилищ температура воды снижается до 0,1 °С. У второй колебания температуры воды на нерестили-

щих в период эмбрионально-личиночного развития кеты намного меньше: диапазон изменчивости температурного режима колеблется от 7–10 °С в период нереста до 1,5–2,5 °С в зимнее время. В бассейне Амура в зимний период температура на выходах грунтовых вод колеблется от 2,5 до 5,0 °С (Леванидов, 1969), в Британской Колумбии эти показатели еще выше (Neave, 1966).

Как следует из вышеизложенного, совместное (в бассейне одной реки) существование ранней (летней) и поздней (осенней) форм кеты распространено существенно шире, чем считалось ранее.

При исследованиях темпоральной организации стад (групп популяций) кеты северного побережья Охотского моря было выяснено (Волобуев и др., 2005), что в большинстве районов размножения часто обнаруживаются симпатрические сезонные формы этого лосося.

Анализ результатов исследований условий размножения (нереста) и эмбрионального развития кеты бассейна р. Амур (Леванидов, 1954, 1969; Рослый, 2002) показывает, что температурный режим и характер водоснабжения в местах нереста как летней кеты, так и осенней сходен с условиями размножения летней и осенней форм кеты северной части ареала ее размножения (реки, впадающие в северную и северо-западную части Охотского моря). Именно в этих реках, как показали исследования последних лет, отмечено размножение и летней, и осенней форм кеты. Становится все более очевидным, что эти две формы кеты аналогичны подобным формам кеты р. Амур, которые приняты в качестве классических, т.е. являются сезонными расами этого лосося.

Как известно, сезонные расы кеты имеются также в реках Камчатки (на севере преобладает летняя, на юге — осенняя) (Бирман, 1964) и Сахалина (преобладает осенняя) (Смирнов, 1975; Гриценко, 2002). На примере кеты р. Камчатка было показано, что летняя и осенняя формы различаются не только сроками нерестового хода, местами нереста, размерами тела, морфологией, но и генетически, причем существенно (Ivanikova, 2001; Иванкова, Борисовец, 2002; Иванкова, Ефремов, 2009). Отмечены генетические различия по локусам *sIDH-2**, *LDH-A1** и *sMDH-B1,2**. На рис. 2 показана дендрограмма, построенная на основе генетических дистанций Кавалли-Сфорца и Эдвардса (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967). У кеты осенней расы р. Камчатка найден редкий аллель *120 по локусу *LDH-B2**. Он же найден у осенней кеты р. Тымь (Салменкова и др., 1986) и у поздней расы р. Тауй (Winans et al., 1994).

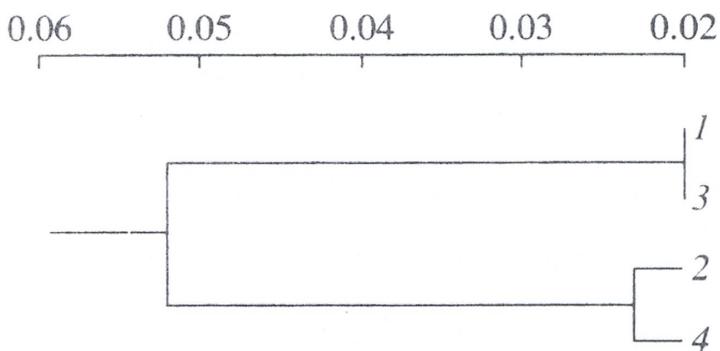


Рис. 2. Дендрограмма выборки летней и осенней кеты р. Камчатка, исследованных по 27 локусам, построенная на основе генетических дистанций Кавалли-Сфорца и Эдвардса невзвешенным парногрупповым методом: 1 — летняя (1989 г.); 2 — осенняя (1990 г.); 3 — летняя (1991 г.); 4 — осенняя (1991 г.)

Fig. 2. Dendrogram of Cavalli-Sforza and Edwards genetic distance for summer and fall runs of chum salmon in the Kamchatka River (27 loci): 1 — summer run, 1989; 2 — fall run, 1990; 3 — summer run, 1991; 4 — fall run, 1991

У летней кеты р. Камчатка по локусу *sIDH-2** с высокой частотой 0,128 (1989 г.) и 0,116 (1991 г.) встречен аллель *110, который отсутствует у кеты осенней расы. Лocus *sIDH-2** вносит существенный вклад в различия между летней и осенней расами и р. Юкон (Wilmot et al., 1994).

Различия у камчатской кеты двух форм получены также по меристическим признакам, например по количеству ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках. В первом случае у летней и осенней кеты в спинном плавнике наибольшее количество лучей было соответственно 10 и 11 шт., в анальном — 13 и 14 лучей (Иванкова, Борисовец, 2002). Это вполне объяснимо, поскольку эмбриональное развитие, особенно его первые этапы, у летней кеты проходит при более высоких температурах воды, чем у осенней, которая размножается позже и на ключевых нерестилищах, где температура воды в начале эмбрионально-личиночного периода развития намного ниже. Ранее (Расс, 1941; Куликова, 1972) было выяснено, что число лучей в плавниках рыб находится в обратной зависимости от температуры воды в период инкубации икры.

Как следует из результатов проведенного исследования, поздняя кета р. Камчатка генетически близка к осенней кете р. Тымь (Салменкова и др., 1986) и поздней кете р. Тауй (Winans et al., 1994). Ранняя (летняя) кета р. Камчатка генетически отлична (по локусу *slDHP-2**) от поздней (осенней) кеты. По этому же локусу различаются летняя и осенняя расы р. Юкон (Wilmot et al., 1994). Отсюда следует вывод, что летняя и осенняя кета р. Камчатка аналогичны соответственно летней и осенней расам кеты других районов размножения. Судя по различиям и в морфологических показателях, они различаются также и по биологии размножения.

В некоторых реках Камчатки обнаруживаются три сезонные формы: кроме летней и осенней, также весенняя (Николаева, Овчинников, 1988; Заварина, 1995). В недавно опубликованной работе, посвященной темпоральной дифференциации кеты р. Коль на Камчатке (Кузищин и др., 2010), летняя кета в свою очередь подразделяется на две формы (расы) — летнюю раннюю (ЛРК) и летнюю позднюю кету (ЛПК). Отдельно авторы выделяют в р. Коль осеннюю форму (расу). Однако внимательный анализ данных, изложенных в этой работе, позволяет сделать вывод, что в отличие от ЛРК летняя поздняя принадлежит к осенней расе. ЛРК нерестится в основном русле реки на участках с выраженным подрусловым потоком, в то время как ЛПК устраивает нерестовые бугры исключительно в местах выходов грунтовых вод. Летняя поздняя кета, как и осенняя кета р. Коль, размножается в придаточной системе реки, но только в нижнем течении, в крупных ортофлювиальных родниках. Сами авторы упоминаемой статьи пишут, что по экологии размножения ЛПК сходна с осенней амурской кетой, а также поздней кетой материкового побережья Охотского моря.

Подтверждением тому, что летняя поздняя кета относится к осенней (поздней) расе, является сравнительный анализ температурного режима нерестилищ ЛРК и ЛПК (см. Кузищин и др., 2010, с. 210). На нерестилищах первой отмечаются высокие летние температуры воды (11–13 °С) и очень низкие зимние температуры (до 0,1 °С). На нерестилищах второй летние температуры более низкие (порядка 8 °С), но зимние, как правило, не опускаются ниже 1,8–2,0 °С. Разница между летними и зимними температурами воды в первом случае равна 11,5–12,5 °С, во втором — 5,0–6,0 °С. Подобная картина отмечается и при сравнении динамики температуры у летней и осенней кеты р. Амур, ранней и поздней кеты североохотского побережья, а также летней и осенней кеты р. Тугур (Леванидов, 1969; Волобуев, 1984; Кульбачный, Иванков, 2010).

Сравнительный анализ меристических признаков ЛРК и ЛПК также показывает существенные различия этих двух форм. Достоверно большие величины значений меристических признаков (число лучей в плавниках, позвонков, жаберных лучей) у ЛПК в сравнении с ЛРК свидетельствует о различной природе этих двух форм. Выше было отмечено, что подобные различия в значениях меристических признаков существуют также у летней и осенней кеты р. Камчатка.

Что касается осенней кеты р. Коль, то здесь нет сомнений относительно ее расовой принадлежности. Вместе с ЛПК она по всем признакам относится к

осенней расе. Ее более мелкие размеры по сравнению с ЛПК р. Коль вполне объяснимы. Достаточно вспомнить, что осенняя кета р. Амур, размножающаяся в низовых притоках Амура, значительно мельче, чем кета, размножающаяся в верхних притоках этой реки (см. Бирман, 1956; Иванков, 2008; и др.). Следует добавить, что ЛПК составляет основу запасов (численности) кеты р. Коль. По срокам миграции эта форма близка к летней амурской и к ранней (летней) кете р. Тугур. Однако она использует нерестилища, снабжаемые грунтовыми водами. Видимо, отсюда сложилось мнение, что камчатская летняя кета нерестится на выходах грунтовых вод. Очевидно, что к камчатской летней можно отнести в р. Коль только ЛПК, которая, как и все популяции летней кеты в других географических районах, размножается на участках рек с хорошо выраженным подрусловым потоком. Что касается отношений летней поздней и осенней кеты р. Коль, то эти темпоральные группировки, судя по приведенным выше данным, относятся к осенней форме лосося на уровне ходов, аналогичных ходам осенней кеты рек Амур, Тугур и некоторых других североохотского побережья. Их различия в биологических показателях можно объяснить размножением на различной удаленности от устья реки и некоторыми особенностями гидрологического и термического режима на нерестилищах.

Очевидно, следует кратко остановиться на терминологии, которая используется при характеристике форм кеты, размножающейся в разное время и при различных условиях. Дело в том, что термины “летняя” и “осенняя” формы (расы) кеты впервые были употреблены Л.С. Бергом (1934, 1953) для обозначения сезонных рас кеты р. Амур. Летняя мигрирует в р. Амур в основном в середине лета, а осенняя — преимущественно в конце августа — сентябре. По аналогии с амурской кетой кету ряда регионов, мигрирующую в летние месяцы, относили к летней форме, а мигрирующую позже — к осенней. Однако в характеристику летней кеты входит также признак, отличающий ее от осенней формы, а именно расположение ее нерестилищ на участках реки, где икра омывается подрусловым потоком воды. У осенней же формы лосося нерест происходит на участках, где хорошо выражен выход грунтовых вод. Ранее (Смирнов, 1975) уже было отмечено, что в разных регионах, крупных речных системах, изолированных с древнейших времен, в один и тот же сезон размножаются различные экологические формы. В дальнейшем было выяснено, что кета р. Анадырь, северного побережья Охотского моря, некоторых рек Камчатки, ранее относившаяся, исходя из сроков нерестовой миграции, к летней форме, нерестится на участках рек с хорошо выраженным выходом грунтовых вод. Следовательно, эта кета по биологии размножения является аналогом амурской осенней кеты. Отсюда следует, что сроки захода в реки из моря кеты, размножающейся на выходах грунтовых вод, могут быть самые различные. На севере это июнь-июль, южнее — июль-август, далее на юг — август-сентябрь, на самом юге ареала (о. Хоккайдо) — вплоть до декабря-января (Sano and Nagasava, 1959; Sano, 1966; Salo, 1991), т.е. чем выше температура в реке, тем позже происходят заходы в реки на нерест.

Следовательно, сроки захода лосося в реки на нерест не могут служить достаточным (обязательным) условием отнесения его к той или другой экологической (сезонной) расе. Это, кстати, относится и к амурским сезонным расам кеты. В лимане Амура ход летней кеты начинается с первых чисел июля, массовый ход длится около месяца и заканчивается в середине-конце августа. Первые экземпляры осенней кеты появляются уже в июле-начале августа, рунный ход отмечается в конце августа — начале сентября, последние производители заходят в середине сентября. Как видим, в августе отмечается перекрытие сроков ходов летней и осенней кеты. В реках северного побережья Охотского моря также нет временного перерыва между ходами ранней и поздней кеты. В середине нерестовой миграции отмечаются смешанные скопления из

рыб раннего и начала позднего хода (Волобуев и др., 2005). Аналогичная картина наблюдается и в бассейне р. Тугур, в частности в его притоке первого порядка — в р. Ассини (Кульбачный, Иванков, 2010). Как правило, биологические показатели (размеры тела, плодовитость, зрелость гонад при заходе в реки, упитанность) летней и осенней кеты различны. Однако нередко эти различия не столь существенны, особенно когда сезонные формы размножаются симпатрически (табл. 2). В этих случаях отнесение кеты к той или другой экологической (сезонной) форме возможно только посредством выяснения особенностей (мест) ее размножения (размножение на выходах грунтовых вод, в ключах или в подрусловом потоке).

Поскольку во многих районах (реки северного побережья Охотского моря, Камчатки, Анадырь, Тугур) кета, нерестящаяся на выходе грунтовых вод (в ключах), заходит в реки в летнее время (июль-август), то возникает вопрос, к какой расе относить эти популяции — к летней или осенней? Ранее, до выяснения экологии их размножения, они относились к летней расе (см.: Смирнов, 1975; и др.). Позже, когда было выяснено, что эта кета по биологии размножения фактически не отличается от амурской, ее стали называть поздней или осенней кетой (Волобуев, 1984; Волобуев и др., 1992, 2005; Путивкин, 1989, 1999; и др.). Некоторые авторы называют ее летней поздней, наряду с осенней кетой (Кузищин и др., 2010).

Часто симпатрически размножается кета, откладывающая икру в основном русле реки на участках с хорошо выраженным подрусловым потоком. Ее миграция в реки начинается раньше, поэтому ее часто называют ранней или летней. Однако, как правило, сроки захода первой и второй формы перекрываются. Очевидно, чтобы избежать путаницы в названиях (отнесении кеты к той или иной экологической расе), целесообразно рыбу, размножающуюся на нерестилищах, где хорошо выражен подрусловый поток, называть “русловой” формой, а размножающуюся в ключах, на выходе грунтовых вод, называть “ключевой” формой (расой). Это позволит избежать путаницы с обозначением рас кеты, которых к настоящему времени насчитывается уже более четырех (см. выше).

По сути, экологических (биотопических) рас кеты всего две: русловая и ключевая. Что же касается других внутривидовых темпоральных группировок, то они имеют скорее всего ранг темпоральных популяций или групп популяций (ходов), которые отмечены как у амурской осенней, так и у летней кеты (Световидова, 1961; Бирман, 1977; Иванков, 2008). Это же наблюдается, как отмечалось выше, и у поздней североохотской кеты, а также кеты рек Анадырь и Тугур. Такие темпоральные популяции являются единицами запаса (см.: Иванков и др., 2008).

Примером внутривидовой экологической дифференциации кеты могут служить экотипы, которые отмечаются у лососей крупных (протяженных) и небольших (коротких) рек (Иванков, 1985). Кроме того, как выяснено сравнительно недавно, у осенней (ключевой) кеты наряду с речными обнаруживаются озерные популяции (Иванков, Броневский, 1974, 1975; Каев, Ардавичус, 1984; Каев, Ромасенко, 2003), представляющие собой особый экотип ключевой расы кеты.

Из вышеизложенного следует, что упомянутые в литературе несколько форм (рас) кеты (весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя, осенняя, ранняя, поздняя, амурская летняя, камчатская летняя, амурская осенняя и камчатская осенняя) представлены двумя эколого-темпоральными расами — русловой и ключевой. Русловая (летняя) раса кеты, как следует из имеющихся к настоящему времени данных, распространена по ареалу заметно уже в сравнении с ключевой расой. Она обитает в бассейне Амура, реках северного и северо-западного побережья Охотского моря, Камчатки, в небольшом количестве на Сахалине. В этих районах симпатрично с русловой размножается и ключевая кета (Берг, 1934; Бирман, 1964; Смирнов, 1975; Волобуев, 1984; Гриценко, 2002). Что касается ос-

Биологическая характеристика ранней (первый ход) и поздней (второй и третий ходы) кеты *Oncorhynchus keta* р. Тугур, 2009 г. Таблица 2
 Biological characteristics of the early (the first run) and the later (the second and third runs) groups of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Tugur River, 2009 Table 2

Возраст	Длина тела по Смитту, см		Масса тела, кг		ГСИ, % от массы тела		Относительная плодовитость, шт./см АС	Доля самок, %	Число рыб Экз. %	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки				
Ранняя кета										
3+	62,9±0,8	60,3±0,4	61,1±0,4	3,40±0,18	3,0±0,07	3,10±0,07	6,10±0,17	11,25±0,22	72,0±2,0	91
	54,0-70,5	54,0-68,0	54,0-70,5	2,2-5,0	2,1-4,2	2,1-5,0	4,4-7,8	7,7-15,1	43,0-111,0	81
4+	63,6±2,0	60,9±0,5	61,8±0,8	3,50±0,43	3,20±0,08	3,30±0,15	6,40±0,36	10,90±0,40	76,0±4,0	21
	58,0-71,0	57,0-65,0	57,0-71,0	2,4-5,4	2,7-3,8	2,4-5,4	5,3-7,5	8,5-13,8	50,0-99,0	19
3+-4+	63,0±0,7	60,4±0,3	61,2±0,3	3,40±0,14	3,10±0,06	3,20±0,06	6,10±0,15	11,20±0,19	73,0±2,0	112
	54,0-71,0	54,0-68,0	54,0-71,0	2,2-5,4	2,1-4,2	2,1-5,4	4,4-7,8	7,7-15,1	43,0-111,0	100
Поздняя кета										
2+	59,0±4,0	57,5±1,7	58,0±1,5	3,0±0,81	2,40±0,21	2,60±0,28	6,90±0,16	9,90±0,60	55,0±4,0	6
	55,0-63,0	53,0-60,0	53,0-63,0	2,2-3,8	1,86-2,86	1,9-3,9	6,8-7,1	8,1-10,6	48,0-63,0	4
3+	64,1±0,4	61,7±0,6	63,4±0,4	3,80±0,09	3,10±0,09	3,50±0,08	6,60±0,16	10,30±0,27	66,0±2,0	81
	56,0-74,0	53,5-70,0	53,5-74,0	2,3-6,0	1,8-4,4	1,8-6,0	3,7-13,2	6,9-12,9	44,0-63,0	121
4+	64,6±1,3	62,7±0,7	64,2±1,1	3,90±0,29	3,30±0,09	3,70±0,24	7,20±0,84	10,30±0,75	76,0±6,0	23
	54,0-75,0	61,0-65,0	54,0-75,0	2,1-6,5	3,1-3,6	2,1-6,5	4,6-20,8	7,6-11,9	60,0-91,0	15
2+-4+	64,1±0,4	61,4±0,5	63,3±0,4	3,80±0,09	3,02±0,09	3,50±0,07	6,70±0,19	10,30±0,23	66,0±2,0	150
	54,0-75,0	53,0-70,0	53,0-75,0	2,1-6,5	1,8-4,4	1,8-6,5	3,7-20,8	6,9-12,9	44,0-95,0	100

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и его стандартная ошибка, под чертой — пределы варьирования.

тальных районов обитания кеты (бассейн р. Анадырь, большинство рек Сахалина, Приморья, южных Курильских островов, о-вов Хоккайдо и Хонсю, п-ова Корея), то здесь размножается практически только осенняя форма (ключевая кета) (Двинин, 1952; Sano, 1966; Воловик, Ландышевская, 1968; Иванков, 1968; Смирнов, 1975; Путивкин, 1989, 1999; Salo, 1991; и др.).

Несомненно, как отмечает ряд исследователей (Медников и др., 1988; Волобуев и др., 1990; Бачевская, 1992; Макоедов, Бачевская, 1992; Макоедов, Овчинников, 1992; и др.), конкретные сезонные расы в разных районах не обязательно являются аналогичными друг другу, они могли развиваться на разной генетической основе под влиянием самых различных факторов (см.: Шунтов, Темных, 2008). Однако более четкая картина отношений рас кеты вырисовывается, если расы будут выделяться не только и не столько по сезонам года (весенняя, ранняя летняя, поздняя летняя, осенняя), а прежде всего по биотопам и экологии размножения. В этом случае, как было показано выше, количество экологических (биотопических рас) выделяется всего две: русловая и ключевая. В результате мы уже с бóльшим основанием найдем аналоги этих рас в самых различных районах размножения кеты.

Следует отметить, что экологическая и темпоральная дифференциация, обнаруженная у кеты, в той или иной степени может проявляться и у других лососей.

Заключение

Анализ сроков нерестовой миграции, нереста и экологии размножения кеты в различных районах ее обитания, а также сведений о морфо-биологических и генетических особенностях популяций кеты, различающихся временем нереста и экологией размножения, позволил выяснить, что для выделения экологических (сезонных) рас недостаточно ограничиваться лишь сроками нерестовой миграции.

Очень часто летняя кета (заходящая в реки в летнее время) размножается на выходах грунтовых вод, в ключах (бассейн р. Анадырь, реки северного побережья Охотского моря, Камчатки, р. Тугур), т.е. по биологии размножения является аналогом осенней кеты р. Амур, а также большинства рек Сахалина, Приморья, южных Курильских островов, Японии, п-ова Корея.

На основе анализа имеющихся к настоящему времени сведений разнообразие известных форм (рас) кеты (весенняя, летняя ранняя, летняя поздняя, осенняя, ранняя, поздняя и др.) целесообразно свести к двум экологическим (биотопическим) расам: русловой и ключевой. Русловая размножается на нерестилищах с хорошо выраженным русловым потоком, ключевая — в ключах, на выходе грунтовых вод. В случаях симпатрического обитания этих рас (в бассейне одной реки) русловая кета приходит на нерест в более ранние, ключевая — в более поздние сроки, хотя часто отмечается перекрывание их хода.

В бассейнах крупных рек, как правило, внутри ключевой или русловой расы выделяются отдельные темпоральные популяции (ходы), характеризующиеся нерестом на различном расстоянии от устья реки, сроками прихода на нерестилища, местами нереста или температурным режимом на местах размножения. Такие темпоральные популяции рассматриваются не только как часть единого целого, но и в большой степени в качестве самостоятельных популяций, связанных с определенными местами и условиями размножения. По сути, они являются самостоятельными не только темпоральными, но и локальными популяциями, т.е. при организации промысла представляют собой единицы запаса со всеми вытекающими отсюда следствиями.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов ГК 02.740.11.0678 и ГК 02.552.11.7043.

Список литературы

- Афифи А., Эйзен С.** Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ : монография. — М. : Мир, 1982. — 488 с.
- Бачевская Л.Т.** Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии (Биологические проблемы Севера). — Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. — С. 42–52.
- Берг Л.С.** Избранные труды. Т. 4: Ихтиология : монография. — М.; Л. : АН СССР, 1961. — 746 с.
- Берг Л.С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1 : монография. — Л. : АН СССР, 1948. — 466 с.
- Берг Л.С.** Яровые и озимые расы у проходных рыб // Изв. АН СССР. — 1934. — № 5. — С. 711–732.
- Берг Л.С.** Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М. : АН СССР, 1953. — С. 242–260.
- Бирман И.Б.** Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // Вопр. ихтиол. — 1956. — Вып. 7. — С. 158–173.
- Бирман И.Б.** Некоторые данные к исследованию локальных стад и расового состава камчатской кеты // Вопросы географии Камчатки. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1964. — Вып. 2. — С. 82–87.
- Бирман И.Б.** О внутривидовых группировках амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1977. — Т. 17, вып. 5. — С. 879–889.
- Вецлер И.И., Горшков С.А.** Морфобиологические особенности сезонных рас нерки озера Дальнего (Камчатка) // Морфология и систематика лососевидных рыб. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — С. 37–42.
- Волобуев В.В.** Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии 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.** Условия воспроизводства лососей рода *Oncorhynchus* материкового побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 5. — С. 612–618.
- 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.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузищин К.В., Царев Ю.И.** Морфологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Тауй // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии (Биологические проблемы Севера). — Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. — С. 72–80.
- 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.** Некоторые вопросы биологии осенней кеты Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 108–118.
- Глубоковский М.К.** Эволюционная биология лососевых рыб : монография. — М. : Наука, 1995. — 343 с.
- Грибанов В.И.** Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* Walb.) // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 28. — С. 45–101.
- Гриценко О.Ф.** Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел : монография. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши : монография. — М. : Агропромиздат, 1987. — 168 с.
- Двинин П.А.** Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.
- Дубровский С.А.** Прикладной многомерный статистический анализ : монография. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 216 с.
- Жамбю М.** Иерархический кластер-анализ и соответствия : монография. — М. : Финансы и статистика, 1982. — 342 с.

Заварина А.О. Морфобиологическое описание “весенней” формы кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна реки Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб западнокамчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1995. — Вып. 3. — С. 120–124.

Зорбиди Ж.Х. Динамика численности камчатского кижуча и экология его молоди в пресных водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1974. — 20 с.

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. Тихоокеанские лососи о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 49–74.

Иванков В.Н. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — С. 47–54.

Иванков В.Н., Броневский А.М. Кета размножается на озерных нерестилищах // Природа. — 1975. — № 2. — С. 97–98.

Иванков В.Н., Броневский А.М. Особенности биологии кеты, размножающейся на озерных нерестилищах // Управление и информация. — Владивосток, 1974. — Вып. 10. — С. 265–268.

Иванков В.Н., Иванкова Е.В., Кульбачный С.Е. Популяционная организация тихоокеанских лососей: иерархия темпоральных рас и популяций // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 366–371.

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

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

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

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

Каев А.М., Ардавичус А.И. Топография нерестилищ южных Курильских островов. Сообщение 2. Речные и озерные нерестилища в водоемах островов Итуруп и Кунашир // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов. — Южно-Сахалинск : Сахалин. отд-ние геогр. о-ва СССР, 1984. — С. 114–117.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Сравнительная характеристика кеты в речной и озерно-речной системе острова Кунашир (Курильские острова) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — Вып. 2. — С. 478–483.

Коновалов С.М. Популяционная генетика тихоокеанских лососей : монография. — Л. : Наука, 1980. — 237 с.

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

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Результаты исследований биологии нерки (красной), состояние ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1956. — Т. 7, № 5. — С. 3–20.

Кузищин К.В., Груздева В.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. Кета и ее воспроизводство : монография. — Хабаровск : Дальгиз, 1937. — 175 с.

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

Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. Темпоральная дифференциация и структура популяций лососевых рыб // Природные ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока. — Хабаровск : ДВГУ, 2007. — С. 104–108.

Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. Темпоральная дифференциация и условия размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Salmoniformes: Salmonidae) бассейна реки Тугур (Хабаровский край) // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 6 (в печати).

Кульбачный С.Е., Иванков В.Н. Темпоральные субпопуляции тихоокеанских лососей // Региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии : тез. докл. — Владивосток : ДВГУ, 2004. — С. 78–79.

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

Леванидов В.Я. Материалы по биологии размножения осенней кеты р. Хор // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 231–251.

Ловецкая Е.А. Материалы по биологии амурской кеты // Изв. ТИНРО. — 1948. — Т. 27. — С. 115–138.

Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т. Генетическая и фенетическая особенности кеты разного времени нерестового хода // Биол. моря. — 1992. — № 3–4. — С. 62–68.

Макоедов А.Н., Овчинников К.А. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* р. Хайрюзова (охотоморское побережье Камчатки) // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии (Биологические проблемы Севера). — Владивосток : ДВО АН СССР, 1992. — С. 53–71.

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

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

Миркин Б.Г. Факторный анализ: концептуальные схемы // Факторный анализ с обобщениями. — М. : Финансы и статистика, 1989. — С. 5–13.

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

Остроумов А.Г. Некоторые материалы по биологии кеты р. Анадырь // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 80–88.

Путивкин С.В. Биология и динамика численности анадырской кеты : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1999. — 24 с.

Путивкин С.В. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 1. — С. 96–103.

Расс Т.С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей : монография. — М. : Моск. о-во испыт. природы, 1941.

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

Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биол. — 1986. — Т. 47. — С. 529–549.

Световидова А.А. Локальные стада летней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) бассейна Амура // Вопр. ихтиол. — 1961. — Вып. 17. — С. 14–23.

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

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России : монография. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.

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

Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Evolution. — 1967. — Vol. 21. — P. 550–570.

Ivankova E.V. Morphogenetic analysis of temporal populations of chum salmon of Kamchatka River // Proceeding of the Northeast Pacific pink and chum salmon workshop. — Wash. : Univ. of Washington, 2001. — P. 137–146.

Neave F. Chum salmon in British Columbia // Bull. Internat. North Pacific Fish. Commiss. — 1966. — № 18. — P. 81–85.

Salo E.O. Life history of chum salmon *Oncorhynchus keta* // Pacific salmon life histories. — Vancouver, 1991. — P. 233–309.

Sano S. and Nagasava A. Natural propagation of chum salmon *Oncorhynchus keta* in Memu river Tokachi // Scifentis Report of the Hokkaido salmon Hatchery. — 1959. — № 12. — P. 21–27.

Sano S. Salmon of the North Pacific ocean. Part III // A review of the life history of North. Pacif. Fish. Commiss. — 1966. — № 18. — P. 37–41.

Tanaka S. Salmon of the Pacific Ocean. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // Bull. Intern. North. Pacif. Fish. Comm. — 1965. — № 16. — P. 75–133.

Wilmot R.L., Everett R.J., Spearman W.J. et al. Genetic stock structure of western Alaska chum salmon and comparison with Russian Far East stock // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, suppl. 1. — P. 84–94.

Winans G.A., Aebersold P.B., Urawa S., Varnavskaya N.V. Determining continent of origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using genetic stock identification techniques: Status of allozyme baseline in Asia // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — Vol. 51, suppl. 1. — P. 95–113.

Поступила в редакцию 14.09.10 г.