

УДК 597.554.3(282.257.5)

Н.Н. Семенченко, Е.В. Островская\*

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

### ХАРАКТЕР НЕРЕСТА И ПЛОДОВИТОСТЬ АМУРСКОГО БЕЛОГО ЛЕЩА *PARABRAMIS PEKINENSIS* P. АМУР

Использованы собственные и архивные данные по динамике нерестовой миграции, нересту, плодовитости и росту ооцитов на III–IV—VI–V стадиях зрелости, а также по размерному составу ооцитов на V–VI и VI стадиях зрелости гонад. Несмотря на асинхронность развития половых клеток в яичниках амурского белого леща, по характеру нереста он относится к рыбам с единовременным икрометанием, что подтверждается формированием к началу нереста одной порции созревших ооцитов, кратковременностью нерестового периода и существованием всего одной нерестовой миграции. Нерест может проходить на разных нерестилищах и в разные годы с конца мая до начала августа. Продолжительность нереста рыб на одном нерестилище не более 29 дней, в среднем 18 дней. Сроки наступления нереста обусловлены гидрологическими условиями в год нереста. С помощью дисперсионного анализа установлено, что на формирование плодовитости амурского леща оказывает влияние большое число факторов, в том числе гидрологические условия в год, предшествующий нересту, и условия, при которых происходит рост ооцитов на последних стадиях зрелости гонад.

**Ключевые слова:** плодовитость, нерестовая миграция, рост ооцитов, порционное икрометание, единовременный нерест, гидрологические условия.

**Semenchenko N.N., Ostrovskaya E.V.** Spawning and fecundity of white amur bream *Parabramis pekinensis* in the Amur River // *Izv. TINRO*. — 2010. — Vol. 162. — P. 166–178.

Native and archive data on the dynamics of spawning migration and spawning of white amur bream, its fecundity, growth of oocytes on maturity stages III–IV and VI–V, and size of oocytes on maturity stages V–VI and VI are analyzed. In spite of asynchronism of the sex cells growth in roe of white amur bream, it has a single spawning that is proved by a single portion of mature oocytes formation on the time of spawning, single spawning migration, and a short term of spawning period. On different spawning grounds and in different years, its spawning occurs from late May to early August, but length of spawning on a certain spawning ground is 18 days on average and never exceeds 29 days. The beginning of spawning is conditioned by current hydrological conditions. A number of factors influencing on the white amur bream fecundity are revealed by dispersive analysis, including the hydrological conditions in the year preceding the spawning and the conditions of oocytes growth on late stages.

**Key words:** fecundity, spawning migration, oocyte growth, spawning, hydrological conditions.

---

\* Семенченко Надежда Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: N.Semenchenko@mail.ru; Островская Елена Владимировна, инженер.

## Введение

Амурский белый лещ (*Parabramis pekinensis*) принадлежит к числу основных промысловых пресноводных видов рыб р. Амур. Однако до сих пор нет единого мнения о характере его нереста. Так, Г.В. Никольский (1956) предполагал на основе двух подходов одинакового размера молоди белого леща в прибрежную зону Амура, что он откладывает икру отдельными порциями (минимум две). А.П. Макеева с соавторами (1965) на основе изучения размерного состава икринок по диаметру, а также гистологических исследований яичников сделали вывод, что у амурского леща формируется только одна порция икры и в связи с этим нерест единовременный. В последней работе, посвященной изучению плодовитости и порционности икрометания амурского белого леща (Горбач, Крыхтин, 1975), авторы делают вывод, что часть особей амурского белого леща может откладывать две порции икры в один нерестовый сезон, а часть — одну. Сведения о плодовитости амурского леща представлены в двух работах: А.П. Макеева с соавторами (1965) приводят данные о плодовитости только одной самки амурского леща, а Э.И. Горбач и М.Л. Крыхтин (1975) детально изучили плодовитость леща.

Величина плодовитости — видовое приспособление, обеспечивающее существование вида или популяции в определенных условиях среды (Никольский, 1974). Плодовитость является одной из характеристик изучаемого вида или популяции, отражает уровень ее воспроизводительных возможностей в тех специфических условиях, в которых живут особи. С середины прошлого века на Амуре произошли довольно большие изменения. Значительно вырос антропогенный пресс на водоемы. В первую очередь строительство ГЭС повлекло за собой изменение динамики гидрологического режима, а распад колхозов — изменение промысловой нагрузки и пр.

В связи с этим цель настоящей работы — дать современную оценку плодовитости, описать динамику созревания ооцитов амурского белого леща на последних стадиях зрелости гонад и определить, является ли его нерест порционным.

## Материалы и методы

Материал был собран в период нерестовой миграции и нереста амурского белого леща (май-август 2003–2008 гг.) в русле р. Амур в районе о. Большой Уссурийский (русло р. Амур от пос. Владимировка до пос. Нижне-Спасское). Всего поймано 1263 рыбы. Плодовитость определена у 68 самок (имеющих яичники от III–IV до VI стадий зрелости). Стадии зрелости гонад устанавливали по Киселевичу (Правдин, 1966). Плодовитость определяли по методике, разработанной для рыб с порционным икрометанием (Спановская, Григораш, 1976). Под биноклем (увеличение 2x8) с помощью камеры Богорова подсчитывали число и измеряли диаметр ооцитов (по 200 ооцитов у каждой рыбы).

В работе также использованы архивные материалы лаборатории биоресурсов Амура (журналы биологического анализа рыб, пойманных в р. Амур на участке от пос. Казакевичево до пос. Венцелево; журналы определения плодовитости и промеров диаметра икринок самок амурского белого леща, пойманных в районе пос. Ленинское в 1969, 1970, 1971 и 1975 гг.). В 1969 г. промерен диаметр икринок и установлена плодовитость у 20 самок, в 1970 г. — у 45, в 1971 г. — у 43 и в 1975 г. — у 40 рыб. Плодовитость леща в 1969, 1970 и 1971 гг. была определена Э.И. Горбач (Горбач, Крыхтин, 1975). Автор, определявший плодовитость в 1975 г., не установлен. Всего в разные годы была определена плодовитость 216 рыб.

## Результаты и их обсуждение

Основные нерестилища белого амурского леща расположены на участке р. Амур ниже устья р. Сунгари и в нижнем участке р. Сунгари (Крыхтин, Гор-

бач, 1987). Участок реки, на котором рыбаки ловили рыбу для сдачи ее на Ленинский рыбозавод, расположен приблизительно на 200 км выше о. Большой Уссурийский. Таким образом, белый амурский лещ, проходящий на нерест мимо о. Большой Уссурийский, и лещ, который попадал на Ленинский рыбозавод, возможно, имеют одни и те же места нереста.

В яичниках амурского белого леща на всех стадиях зрелости гонад наблюдалась асинхронность развития ооцитов. Асинхронность вителлогенеза присуща рыбам с порционным икрометанием, но встречается и у некоторых рыб с единовременным нерестом (Макеева и др., 1965). Диаметр ооцитов амурского леща изменялся от 0,20 до 1,65 мм. Размерный состав ооцитов у рыб, находящихся на разных стадиях зрелости, различен (рис. 1).

Нерестовая миграция леща начинается в конце мая — середине июня. Первыми в местах нереста появляются самки с гонадами на III–IV стадии зрелости. Средний диаметр ооцитов — 0,70 мм, максимальный — не более 1,35 мм. Крупных икринок очень мало. Распределение одновершинное. Порция более крупных ооцитов (первая) только начинает незначительно выделяться (рис. 1, А).

А.П. Макеева с соавторами (1965) приводят график размерного состава икринок белого леща в гонадах IV стадии зрелости. Распределение одновершинное. Диаметр икринок приблизительно от 0,40 до 0,86 мм. На основании построенного распределения этими авторами был сделан вывод, что нерест белого амурского леща проходит единовременно, а не порционно, так как в яичниках выделяется всего одна группа ооцитов. Однако средний диаметр ооцитов на приведенном графике — 0,64 мм. Такой размер икринок и одновершинное распределение, по нашим данным, характерно для III–IV стадии зрелости (рис. 1, А).

По мере созревания гонад в яичниках самок леща начинает увеличиваться общее число икринок, выделяется первая группа ооцитов. На IV стадии зрелости гонад уже хорошо видны две группы икринок (рис. 1, В). Механизм становления индивидуальной плодовитости у рыб подсемейства *Cultrinae* значительно отличается от такового как у моноциклических, так и у остальных полициклических рыб (не только с единовременным, но и с порционным икрометанием) (Иванков, 2001). Обычно у рыб по мере созревания яичников (от III до IV–V стадии зрелости гонад) количество желтковых ооцитов уменьшается, что приводит к тому, что конечная плодовитость ниже потенциальной. В.Н. Иванков (1982), изучив изменение количества ооцитов по мере созревания яичников у пяти видов рыб подсемейства *Cultrinae* оз. Ханка: укляя (*Culter alburnus*), монгольского краснопера (*Erythroculter mongolicus*), горбушки (*E. oxycephalus*), верхогляда (*E. erythropterys*) и ханкайской востробрюшки (*Hemiculter leucisculus*), отметил, что в яичниках всех пяти видов рыб количество ооцитов увеличивается по мере созревания гонад вплоть до IV стадии зрелости, а затем к стадии IV–V снижается. Полученный нами материал, характеризующий созревание яичников у самок амурского леща, подтверждает, что становление конечной плодовитости у амурского белого леща проходит так же, как и у других представителей подсемейства (рис. 1, В, табл. 1). Максимальная плодовитость у амурского леща отмечается на IV стадии зрелости гонад. К пятой стадии зрелости (перед самым нерестом) у него, как и у других представителей подсемейства *Cultrinae*, плодовитость снижается.

Результаты дисперсионного анализа показали, что полученные различия значений индивидуальной плодовитости, ГСИ, среднего диаметра икринок, доли и числа икринок первой порции икры меняются по мере созревания гонад, тогда как различия массы тела и относительной плодовитости рыб, у которых гонады были на разной стадии зрелости, статистически недостоверны (табл. 2).

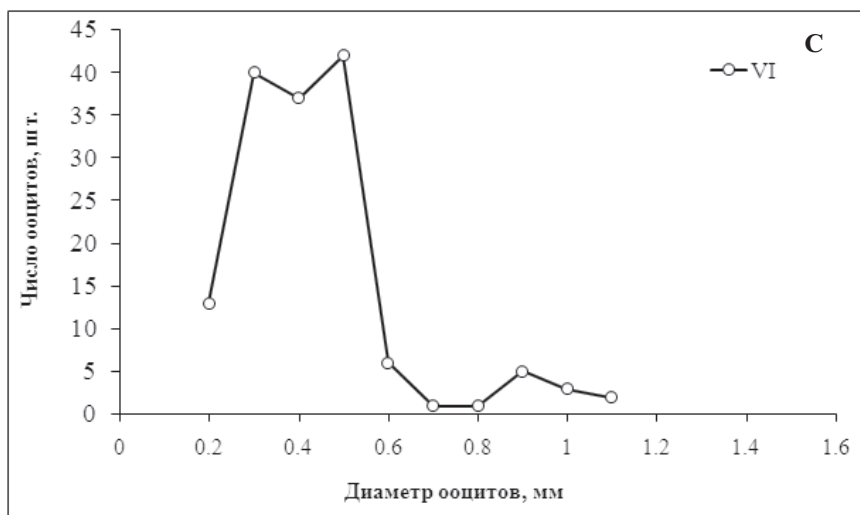
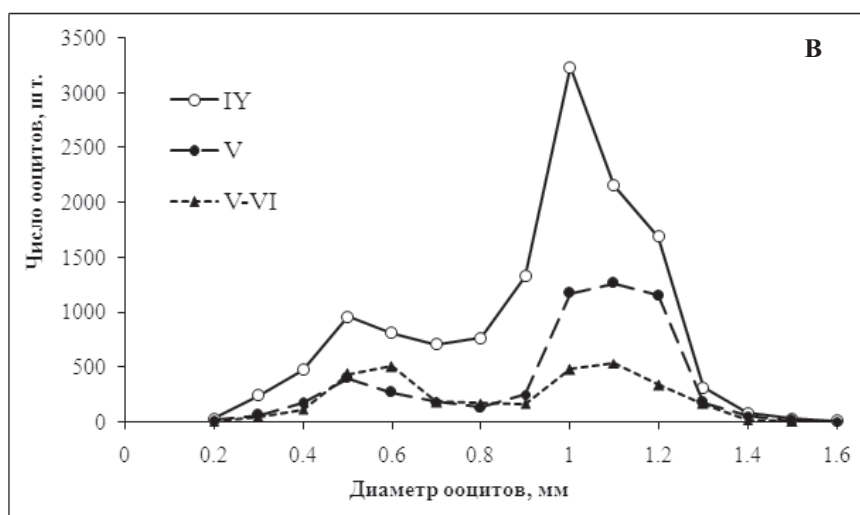
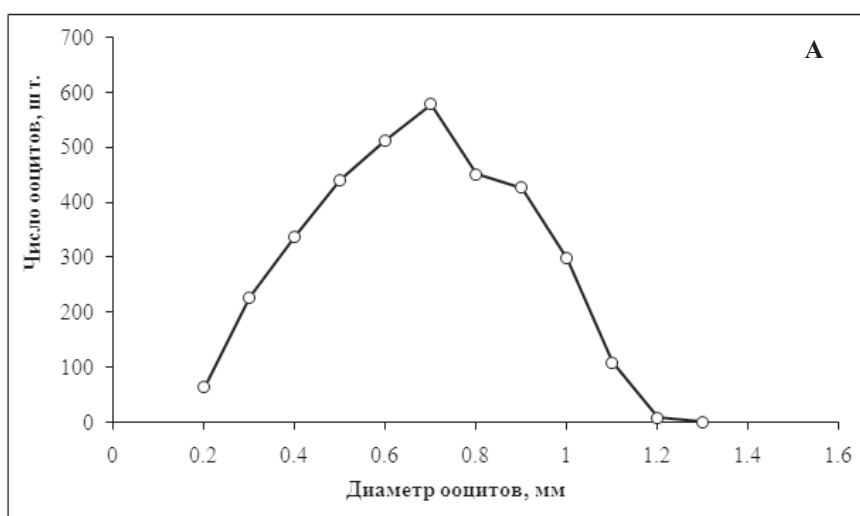


Рис. 1. Размерный состав ооцитов самок амурского белого леща на разных стадиях зрелости: **A** — III-IV; **B** — IV, V, V-VI; **C** — VI (средние значения, n = 216 рыб)

Fig. 1. Size composition of oocytes in roe of white amur bream (averaged from 216 samples): **A** — maturity stage III-IV; **B** — maturity stages IV, V, V-VI; **C** — maturity stage VI

Таблица 1  
Плодовитость и некоторые биологические показатели амурского белого леща  
на разных стадиях зрелости гонад

Table 1

Fecundity and some biological parameters of white amur bream  
on certain stages of gonad maturity

Показатель	Средние значения $\pm$ ошибка среднего (min—max)			
	III–IV n = 31	IV n = 112	IV–V n = 43	V–VI n = 30
Индивидуальная плодовитость (ИАП), тыс. икринок	188,9 $\pm$ 13,4 (64,2–350,9)	168,3 $\pm$ 6,5 (48,0–382,5)	161,3 $\pm$ 11,7 (47,4–394,9)	107,9 $\pm$ 8,6 (19,9–218,4)
Относительная плодовитость (ОП), икринки	264,4 $\pm$ 17,9 (87,1–506,8)	262,9 $\pm$ 9,1 (113,8–570,8)	252,2 $\pm$ 12,5 (117,7–426,2)	196,5 $\pm$ 16,8 (41,1–407,5)
Гонадо-соматический индекс, ГСИ	7,0 $\pm$ 0,6 (2,2–15,1)	13,8 $\pm$ 0,5 (5,3–28,8)	16,4 $\pm$ 0,8 (7,5–28,2)	13,1 $\pm$ 1,3 (1,1–26,8)
Доля икринок 1-й порции, %	57,5 $\pm$ 2,3 (34,0–92,2)	76,8 $\pm$ 1,1 (50,0–97,9)	79,1 $\pm$ 1,8 (52,7–98,0)	54,4 $\pm$ 2,7 (7,3–94,0)
Средний диаметр икринки, мм	0,7 $\pm$ 0,02 (0,5–1,0)	0,9 $\pm$ 0,01 (0,7–1,2)	1,0 $\pm$ 0,01 (0,8–1,2)	0,8 $\pm$ 0,02 (0,5–1,2)
Масса тела, г	876,6 $\pm$ 49,9 (366–1566)	798,5 $\pm$ 19,9 (405–1468)	789,7 $\pm$ 33,1 (450–1324)	704,1 $\pm$ 33,3 (335–1180)
Первая порция, тыс. икринок	102,7 $\pm$ 8,7 (22,0–184,4)	125,4 $\pm$ 4,5 (38,8–244,8)	123,0 $\pm$ 7,8 (46,4–260,6)	59,0 $\pm$ 5,8 (8,6–128,7)

Таблица 2  
Различия показателей самок и размеров ооцитов на разных стадиях  
зрелости гонад (результаты дисперсионного анализа)

Table 2

Some parameters of white amur bream females and size of their oocytes  
on certain stages of gonad maturity (results of variance analysis)

Показатель	F-критерий	p
Индивидуальная абсолютная плодовитость	1,775	0,044
Относительная плодовитость	0,859	0,604
ГСИ	3,930	0,0
Доля первой порции икры, %	9,406	0,0
Средний диаметр икринок	11,292	0,0
Число икринок 1-й порции	3,367	0,001
Масса тела рыб	0,643	0,827

По мнению В.Н. Иванкова (1982), увеличение числа желтковых ооцитов по мере созревания яичников от III к IV стадии у рыб этого подсемейства объясняется тем, что скорость пополнения ооцитов за счет перехода половых клеток от прото- к трофоплазматическому росту выше, чем скорость резорбции ооцитов в это время. Однако по достижении гонадами IV стадии зрелости резорбция половых клеток становится более интенсивной, в то время как переход ооцитов из периода троплазматического роста замедляется или прекращается совсем. В связи с этим число половых клеток при переходе от IV к V стадии снижается.

Ооциты первой группы (порции) икры имеют диаметр от 0,80 до 1,65 мм (рис. 1, В). На IV стадии зрелости гонад хорошо выделяются две группы икринок. Как отметили А.П. Макеева с соавторами (1965), это не является признаком порционного нереста, так как незадолго до вымета мелкие икринки способны довольно быстро увеличивать размеры. И действительно, к концу IV стадии хорошо выделяется одна порция икринок, доля которой в среднем составляет 77 % численности (см. табл. 1). Однако на IV–V стадии зрелости опять выделя-

ются 2 группы икринок. Число ооцитов в каждой порции уменьшается. К рыбам IV–V стадии зрелости гонад относили тех самок, у которых при разрезании яичника и при надавливании на брюшко выпадают отдельные крупные икринки. Вероятно, как в первом, так и во втором случае рыб с таким распределением ооцитов в гонадах относили к рыбам с порционным нерестом.

Амурский белый лещ на нерест выходит в протоки и русло р. Амур, где его ловят плавными сетями. Рыбы, пойманные в июне-июле в русле Амура, находились в основном на нерестилищах. Нерест рыб с единовременным нерестом проходит также в несколько этапов, каждый раз происходит вымет некоторой порции ооцитов. При изменении условий среды (например при снижении уровня или температуры воды) нерест леща прекращается и продолжается только тогда, когда условия изменятся (Крыхтин, Горбач, 1987), однако рыбы остаются на нерестилищах или рядом с ними. Таким образом, на анализ рыб брали на разных стадиях зрелости, и, возможно, у некоторой части рыб в яичниках уже не хватало какого-то небольшого количества ооцитов. Визуально определить, начался ли вымет икры или яичники полные, трудно. Только учитывая максимальный диаметр ооцитов, ГСИ и индивидуальную плодовитость, можно сказать, начался ли вымет икры.

Э.И. Горбач и М.Л. Крыхтин (1975) отмечали, что в конце нерестового сезона плодовитость рыб снижается. Они считали, что уменьшение количества ооцитов в яичниках лещей в конце нереста является подтверждением порционности их нереста. Однако они ни разу не отмечали нескольких подходов лещей к нерестилищам или нескольких массовых выметов икры с перерывом в несколько дней на одном нерестилище. Исследовав архивные материалы по размерному составу икринок белого леща, мы получили такое же распределение, что и в наших данных, т.е. основное число рыб, которых ловили в конце нереста, имели плодовитость более низкую, чем в начале нереста, и двухвершинное распределение ооцитов по диаметру. Однако, как видно на рис. 1 (В), на IV–V стадиях зрелости в гонадах присутствуют две равноценные группы ооцитов, равномерно распределенные по яичнику, тогда как у рыб с порционным нерестом после вымета первой порции икры остается лишь небольшое число ооцитов первой порции в некоторых местах яичника (Дрягин, 1949). В нашем случае распределение ооцитов разных размеров в яичниках равномерное, а плодовитость значительно снижена (рис. 2). Таких рыб естественнее отнести к рыбам V–VI стадии зрелости.

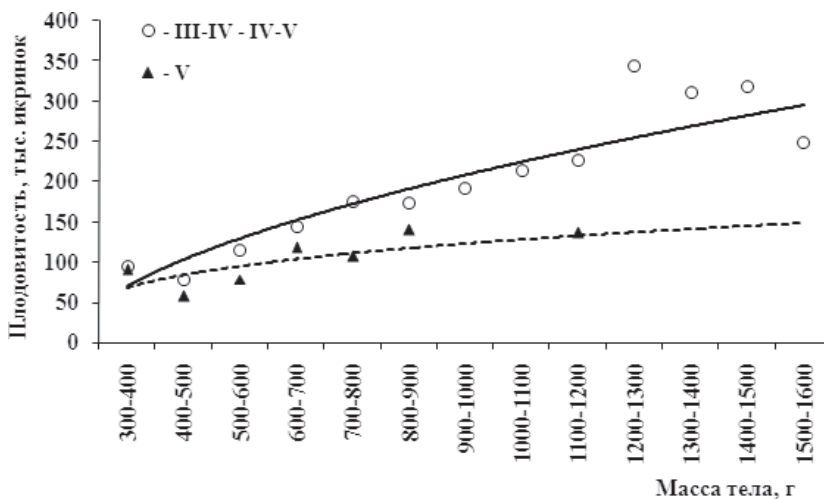


Рис. 2. Зависимость индивидуальной плодовитости от массы тела амурского белого леща на разных стадиях зрелости гонад (до начала нереста и в период нереста)

Fig. 2. Dependence of the white amur bream individual fecundity on its body weight for certain stages of gonad maturity (before spawning and during spawning)

В результате исследования яичников самок на VI стадии зрелости было показано, что сразу после нереста у самок белого леща в яичниках остается некоторое количество икринок в разных фазах вакуолизации. В основном это икринки второй группы. Ооцитов первой группы очень мало или вообще нет (см. рис. 1, С). По нашим наблюдениям, остаточные икринки довольно быстро резорбируются, так как после нереста гонады самок через короткое время переходят во II стадию зрелости (рис. 3).

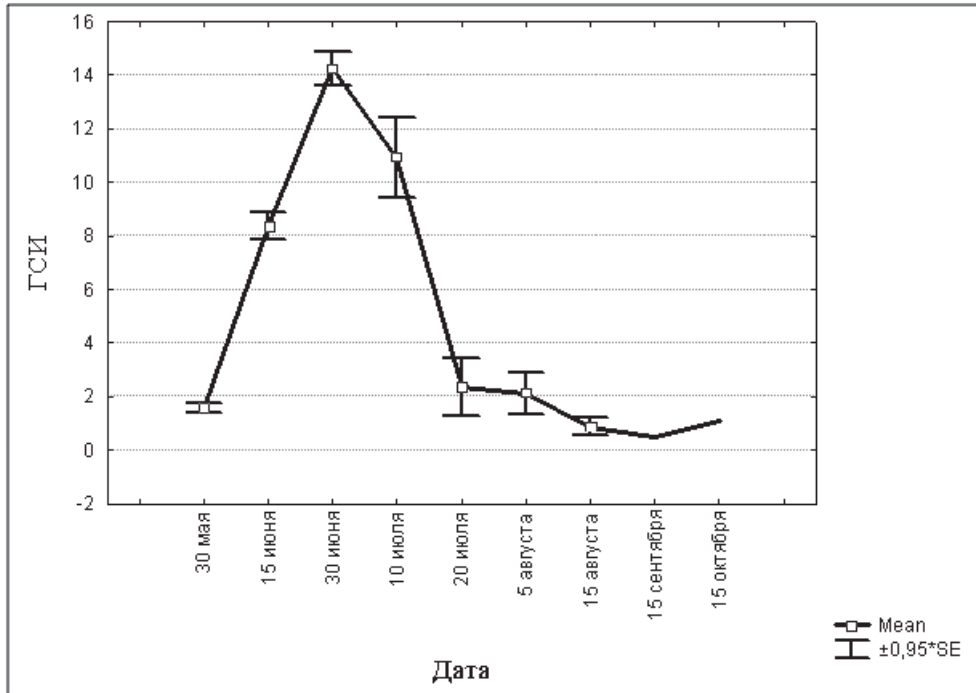


Рис. 3. Динамика гонадо-соматического индекса самок амурского белого леща в 2004 г.

Fig. 3. Dynamics of gonad-somatic index for the white amur bream females in 2004

Одним из признаков порционного нереста является то, что рыбы, откладывающие икру порциями, имеют длительный нерестовый период и возвращаются на нерестилища несколько раз за лето (в зависимости от числа порций икры) (Дрягин, 1949). У амурского белого леща одна нерестовая миграция, один подход к нерестилищам. В конце мая — середине июня белый амурский лещ после зимовки выходит в русло Амура на нерест. В это время показатель ГСИ самок очень низкий, фактически гонады находятся в начале III–IV стадии зрелости (рис. 3). Затем, в течение 15–20 дней, происходит быстрый рост ооцитов, и ГСИ самок амурского белого леща достигает максимальной величины приблизительно к последней декаде июня — началу июля. Нерест довольно кратковременный. В 2004 г. нерест амурского леща в районе г. Хабаровск (р. Амур) начался в конце июня и закончился в первой декаде июля. Определить окончание нереста можно по уловам леща в русле р. Амур. Сразу после нереста белый лещ перестает попадать в плавные сети, так как уходит в придаточную систему Амура на нагул.

Обычно время нереста рыб-пелагофилов определяли по времени начала и конца лова икры и личинок. Продолжительность нереста белого амурского леща, оцененная по скату личинок, составляла от 5 до 29 дней, в среднем — 18 дней (Егорова, 1951; Крыжановский и др., 1951; Никольский, 1956; Макеева, Соин, 1963; Крыхтин, Горбач, 1987). Сроки нереста леща различаются по годам и районам (с 20 июня по 28 июля). Определение продолжительности нереста по числу скатывающихся личинок может давать искаженную картину. По нашим данным,

нерест белого амурского леща проходит в протоках, вытекающих из озер (средняя плотность производителей 0,119 экз. в объеме воды 1000 м<sup>3</sup>), в протоках (плотность — 0,020) и в основном русле реки (0,014). Таким образом, в русло реки могут попадать личинки леща сначала из озер, которые прогреваются быстрее, потом из проток, а затем уже с нерестилищ, расположенных в русле. В результате продолжительность нереста леща, оцененная по скату личинок, может быть значительно больше, чем у рыб с каждого отдельного нерестилища. У рыб с порционным нерестом продолжительность нереста от одного до двух-трех месяцев (Дрягин, 1949).

В разные годы в одних и тех же местах нерест белого амурского леща может проходить в разные календарные сроки. Так, самки на IV стадии зрелости гонад в бассейне Амура могут встречаться с конца мая до середины августа (рис. 4). В среднем за период с 1952 по 2008 г. нерест белого леща проходил в последнюю пятидневку июня. Около 50 % отнерестившихся рыб приходится на 21–30 июня (рис. 4).

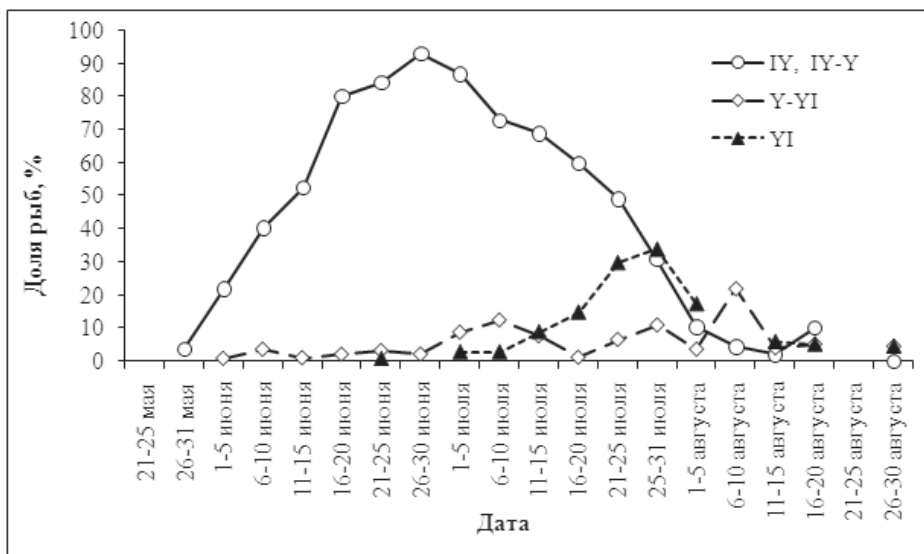


Рис. 4. Многолетняя динамика сроков созревания гонад и нереста белого амурского леща р. Амур (1952–2008 гг.)

Fig. 4. Long-term dynamics of the terms of gonad maturing and spawning for white amur bream in the Amur (1952–2008)

Как было установлено ранее (Крыхтин, Горбач, 1987), амурский лещ выметывает икру во время подъемов уровня воды и прекращает икрометание в период спада воды, независимо от водности сезона. Для нереста леща необходимы скорость течения воды 0,7–1,4 м/с и температура воды 21–26 °С, прекращает нерест лещ при снижении температуры воды ниже 18 °С.

Начало нереста зависит от готовности половых продуктов. Чем раньше начнется рост ооцитов, тем раньше производители амурского белого леща будут готовы к нересту. Первые созревшие самки могут появляться уже в мае (рис. 4). Для того чтобы определить, какие факторы являются толчком к началу созревания гонад, провели регрессионный анализ. Было определено, что на величину гонад самок в мае влияет как температура, так и уровень воды в этом месяце (табл. 3).

Основным фактором, который вызывает рост ооцитов в гонадах леща, является температура воды уже в мае. Чем выше температура воды в мае, тем больше величина ГСИ самок в этом месяце. Величина майской температуры воды оказывает влияние и на величину ГСИ рыб в июне и июле. Однако эта связь



постепенно ослабевает. Величина уровня Амура в мае оказывает обратное влияние на рост гонад. Первый паводок на р. Амур обусловлен таянием снегов и льда, таким образом, чем выше уровень воды, тем больше холодной воды поступает в Амур с притоков. Температура воды при этом снижается, замедляется и развитие гонад, что подтверждается существованием обратной зависимости значений температуры воды от величины уровня воды в мае (табл. 3). В июне, июле и августе такая зависимость не выражена.

Таблица 3  
Уравнения зависимости ГСИ самок амурского белого леща в мае от уровня ( $ur_5$ ) и температуры ( $T_5$ ) воды в р. Амур в этом же месяце

Table 3  
Dependence of gonad-somatic index (GSI) of white amur bream females in May on water level ( $ur_5$ ) and water temperature ( $T_5$ ) in the Amur

Уравнение	Коэффициенты, ошибка	N	R <sup>2</sup>	F-критерий	Уровень значимости, p
$GSI_5 = a - b/T_5$	$a = 9,680 \pm 0,814$ $b = 81,945 \pm 8,767$	126	0,413	87,37	< 0,01
$GSI_5 = \exp(a - b \cdot ur_5)$	$a = 1,078 \pm 0,054$ $b = 0,002 \pm 0,000$	126	0,232	37,51	< 0,01
$T_5 = a \cdot ur_5^b + c$	$a = -0,000 \pm 0,000$ $b = 1,703 \pm 0,466$ $c = 11,333 \pm 0,145$	129	0,252	21,20	< 0,01

Таким образом, сроки начала нереста амурского белого леща зависят от температуры воды. Начало нереста леща в разных районах Амура в один и тот же год также может различаться (Крыхтин, Горбач, 1987), что, вероятно, связано с различиями температуры воды в разных местах нереста.

На основе собственных сборов и архивных материалов были определены плодовитость, средние значения показателей самок и ооцитов амурского белого леща, пойманного в 1969–1975 и 2003–2008 гг. (табл. 4).

Таблица 4  
Средние значения биологических показателей самок и ооцитов амурского белого леща на IV стадии зрелости гонад в 1969–1975 и 2003–2008 гг.

Table 4  
Mean biological parameters of white amur bream females and their oocytes on IV stage of maturity in 1969–1975 and 2003–2008

Показатель	Средние значения показателей и их ошибки, годы исследований, число рыб			Уровень значимости, p
	2003–2008 (n = 35)	1969–1975 (n = 77)	t-критерий	
Абсолютная плодовитость, тыс. икринок	$214,8 \pm 12,7$ (89,9–382,5)	$147,1 \pm 6,1$ (48,0–286,0)	5,41	0,0
Относительная плодовитость, икринки	$331,9 \pm 19,9$ (129,8–570,8)	$231,5 \pm 7,2$ (113,8–384,3)	5,87	0,0
ГСИ	$14,4 \pm 0,9$ (7,3–28,8)	$13,65 \pm 0,6$ (5,3–28,7)	0,74	0,463
Доля икринок 1-й порции, %	$67,6 \pm 1,2$ (50,0–81,0)	$81,2 \pm 1,18$ (50,0–97,9)	7,31	0,0
Средний диаметр икринки, мм	$0,86 \pm 0,01$ (0,71–0,99)	$0,99 \pm 0,01$ (0,75–1,24)	5,72	0,0
Первая порция, тыс. икринок	$142,8 \pm 7,7$ (63,8–244,8)	$116,9 \pm 5,2$ (38,8–228,1)	2,81	0,006
Масса тела, г	$847,1 \pm 41,4$ (506–1468)	$776,4 \pm 21,8$ (405–1200)	1,66	0,100

При сравнении средних значений показателей самок за два периода (1969–1975 и 2003–2008 гг.) выяснено, что средняя масса тела, ГСИ на IV стадии зрелости гонад не различаются. А плодовитость, как абсолютная, так и относительная, различна (табл. 4).

Зависимость абсолютной плодовитости (ИАП) амурского леща от массы тела (Q) (IV и IV–V стадии зрелости гонад) описывается степенным уравнением:

$$\text{ИАП} = \exp(a) \cdot Q^b.$$

Коэффициенты уравнений приведены в табл. 5.

Таблица 5

Коэффициенты уравнения зависимости индивидуальной плодовитости от массы тела амурского белого леща в периоды 2003–2008 гг. и 1969–1975 гг.

Table 5

Dependences (equation coefficients) of the white amur bream individual fecundity on its body weight in 2003–2008 and 1969–1975

Период	Коэффициенты и средняя ошибка		Коэффициент детерминации, R <sup>2</sup>	F-критерий	p	N
	a	b				
2003–2008	7,621 ± 1,159	0,689 ± 0,169	0,268	16,92	< 0,0	49
1969–1975	5,091 ± 0,746	1,023 ± 0,111	0,469	91,73	< 0,0	106

Различия в плодовитости леща, жившего в конце 60-х — начале 70-х гг. прошлого века, и леща, нерест которого проходил в начале XXI века, показаны на рис. 5. Таким образом, плодовитость амурского леща в настоящее время выше, чем она была в середине прошлого века.

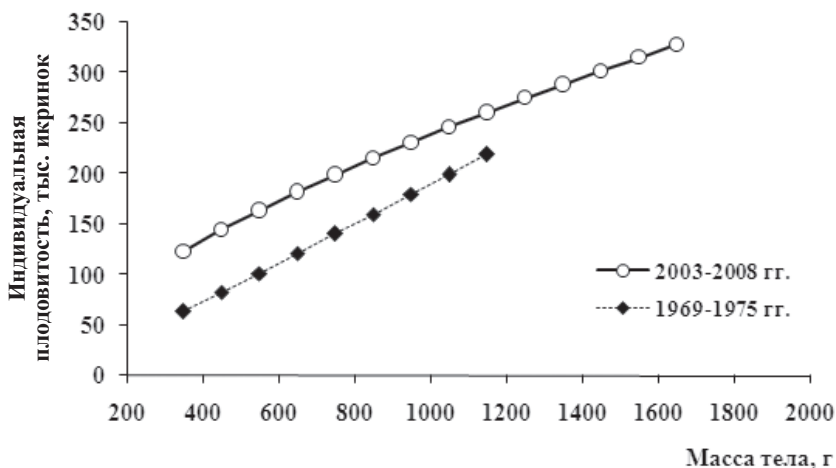


Рис. 5. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости амурского белого леща от массы тела в разные периоды

Fig. 5. Dependence of the white amur bream absolute fecundity on its body weight in certain years

Индивидуальная абсолютная плодовитость рыб зависит от большого числа факторов, различается по стадиям зрелости гонад, у рыб с разной массой и длиной тела, разного возраста, упитанности и пр. (Горбач, Крыхтин, 1975; Иванов, 1982, 2001; Семенченко, Переводчикова, 2005). На плодовитость могут оказывать влияние условия роста самок в год, предшествующий нересту (Поляков, 1968). С помощью однофакторного дисперсионного анализа было определено, что величина индивидуальной плодовитости амурского белого леща, а также величина первой порции икры (конечная плодовитость) зависят от уровня и температуры воды в р. Амур как за год до нереста, так и в год нереста (табл. 6).

Таблица 6

Дисперсионный анализ влияния гидрологических факторов  
(уровня и температуры воды р. Амур) на величину абсолютной  
и конечной плодовитости амурского белого леща

Table 6

Variance analysis of the white amur bream individual absolute fecundity  
and number of eggs dependence on water level and water temperature in the Amur

Факторы		Индивидуальная абсолютная плодовитость		Доля икринок первой порции, %	
		Уровень значимости, р	Сила влияния, %	Уровень значимости, р	Сила влияния, %
Уровень воды за год до нереста	Средний, с мая по октябрь	< 0,001	12,8	< 0,001	32,8
	В мае	< 0,001	20,3	< 0,001	34,3
	В июне	< 0,001	21,7	< 0,001	36,3
	В июле	> 0,005	Не выявлено	< 0,001	15,6
	В августе	< 0,005	21,3	< 0,005	5,6
	В сентябре	> 0,005	Не выявлено	< 0,001	9,4
Температура воды за год до нереста	Средняя, с мая по октябрь	< 0,001	18,5	< 0,005	8,4
	В мае	< 0,001	17,2	< 0,001	37,0
	В июне	< 0,005	7,4	< 0,001	16,6
	В июле	< 0,005	6,4	< 0,001	26,3
	В августе	< 0,001	18,2	< 0,001	26,9
	В сентябре	< 0,001	29,5	< 0,001	32,9
Уровень воды в год нереста	Средний, с мая по июль	< 0,005	7,7	> 0,005	Не выявлено
	В мае	< 0,001	8,8	< 0,001	25,8
	В июне	< 0,005	5,2	< 0,005	6,0
	В июле	< 0,001	10,6	< 0,001	10,7
Температура воды в год нереста	Средняя, с мая по июль	< 0,001	10,1	< 0,001	21,3
	В мае	< 0,001	12,0	< 0,005	Не выявлено
	В июне	< 0,001	16,7	< 0,001	18,0
	В июле	< 0,001	13,9	< 0,001	19,8

Если величина индивидуальной плодовитости амурского белого леща различается у рыб с разной массой и длиной тела, то доля икринок первой порции (в процентах от общего количества икринок в гонаде) от этих показателей рыб не зависит. Статистически достоверные изменения доли икринок первой порции (конечной плодовитости) найдены от следующих показателей: потенциальной, или индивидуальной, плодовитости; среднего диаметра икринок; коэффициента упитанности по Кларк. Самая высокая потенциальная плодовитость амурского белого леща в год нереста (как и у других представителей подсемейства Cultrinae) формируется к концу IV стадии зрелости гонад. Разные особи имеют и разную потенциальную плодовитость. Рыбы с низкой потенциальной плодовитостью будут иметь и низкую конечную плодовитость к моменту созревания (Иванков, 2001). Таким образом, чем выше потенциальная плодовитость леща (определяемая нами как ИАП), тем выше конечная плодовитость, или число икринок первой порции. Кроме этого, конечная плодовитость особи, так же как и потенциальная, зависит от среднего диаметра икринок, продуцируемых ею в год нереста.

Регуляция величины плодовитости рыб осуществляется эндокринной системой под действием факторов среды и на основе высокого уровня потенциальной плодовитости (Макеева, 1992). Абсолютная плодовитость амурского белого леща, нерест которого проходил в период с 1969 по 1975 г., ниже, чем плодовитость леща в настоящее время. Однако, в связи с тем что на формирование плодовитости амурского леща оказывает влияние большое число факторов, в том числе условия нагула в год, предшествующий нересту, и условия, в которых происходит рост ооцитов на последних стадиях зрелости гонад, ежегодные колебания плодовитости даже у рыб одного размера неизбежны. В настоящее время плодовитость леща высокая, что вызвано лучшими условиями его нагула и нереста. Подтверждением того, что нерест амурского леща проходил в лучших условиях, может являться увеличение уловов амурского леща с 2001 г. (0,9 т) по 2008 г. (20,9 т). С 1969 до 1975 г. уловы леща уменьшились с 6,0–7,0 до 2,0–3,0 т в год, а к началу 1980-х гг. — до 0,45 т.

### Заключение

Несмотря на асинхронность развития половых клеток в яичниках амурского белого леща, нерест его единовременный, что подтверждается кратковременностью нерестового периода и существованием всего одной нерестовой миграции. Нерест может проходить на разных нерестилищах и в разные годы начиная с конца мая до начала августа. Однако продолжительность нереста рыб на одном нерестилище — не более 29 дней, в среднем — 18 дней. Начало нереста обусловлено гидрологическими условиями в местах нереста и прежде всего температурой воды. Чем раньше прогревается вода на нерестилищах, тем раньше начинается рост ооцитов и раньше начинается нерест.

В настоящее время абсолютная плодовитость амурского белого леща выше, чем в 1969–1975 гг. Эти различия, вероятнее всего, вызваны различиями в условиях нагула и нереста рыб. В связи с большой динамичностью уровня и температурного режима р. Амур ежегодные колебания плодовитости рыб даже одного размера неизбежны.

### Список литературы

- Горбач Э.И., Крыхтин М.Л.** Плодовитость белого толстолобика и белого амурского леща // Изв. ТИНРО. — 1975. — Т. 98. — С. 137–147.
- Дрягин П.А.** Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИИПРХ. — 1949. — Т. 28. — С. 3–113.
- Егорова Т.В.** Скаты эмбрионов и личинок пелагофильных рыб в Амуре у Елабуги летом 1948 г. // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МГУ, 1951. — Т. 2. — С. 2–222.
- Иванков В.Н.** Особенности формирования плодовитости рыб подсемейства Cultrinae // Биол. науки. — 1982. — № 8. — С. 38–40.
- Иванков В.Н.** Репродуктивная биология рыб : монография. — Владивосток : ДВГУ, 2001. — 224 с.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г.** Материалы по развитию рыб в Амуре // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МГУ, 1951. — Т. 2. — С. 231–239.
- Крыхтин М.Л., Горбач Э.И.** Экология размножения некоторых пелагофильных рыб Амура // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 147–164.
- Макеева А.П.** Эмбриология рыб : монография. — М. : МГУ, 1992. — 216 с.
- Макеева А.П., Попова Г.В., Потапова Т.Л.** Созревание и размножение некоторых промысловых пелагофильных рыб Амура // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, вып. 1(34). — С. 97–110.
- Макеева А.П., Соин С.Г.** Значение Верхнего и Среднего Амура в воспроизводстве промысловых пелагофильных рыб (по материалам изучения ската икры) // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, вып. 4(29). — С. 688–697.

**Никольский Г.В.** Рыбы бассейна Амура : монография. — М. : АН СССР, 1956. — 551 с.

**Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

**Поляков Г.Д.** Взаимосвязь изменчивости плодовитости рыб с численностью, структурой и условиями питания популяции // Вопр. ихтиол. — 1968. — Т. 8, вып. 1(48). — С. 66–81.

**Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.

**Семенченко Н.Н., Переводчикова Т.О.** Абсолютная плодовитость и характер созревания яичников верхогляда р. Амур // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 557–565.

**Спановская В.Д., Григораш В.А.** К методике определения плодовитости одновременно и порционно икромечущих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс : Мокслас, 1976. — Т. 2. — С. 54–62.

*Поступила в редакцию 2.03.10 г.*