

УДК 597.551.2–113.4

Н.Н. Семенченко\*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),  
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а**РОСТ АМУРСКОГО ПЛОСКОГОЛОВОГО ЖЕРЕХА  
*PSEUDASPIUS LEPTOCEPHALUS* (PALLAS, 1776)**

Приведена характеристика линейного и весового роста амурского плоскоголового жереха. Рост описан с помощью уравнений Бергаланфи. Использован материал, собранный в р. Амур от устья до пос. Нижнеленинское с 2004 по 2018 г. Определен возраст у 2240 рыб, из них 1061 самки и 528 самцов. Основные характеристики роста амурского плоскоголового жереха — отсутствие полового диморфизма в показателях удельной скорости роста, а также отсутствие различий в длине тела самок и самцов (за исключением рыб старших возрастных групп). Половой диморфизм проявился только в характеристиках весового роста. Отмечено наличие у амурского плоскоголового жереха компенсационного роста и географической изменчивости роста.

**Ключевые слова:** рост, удельная скорость роста, уравнения роста Бергаланфи, половой диморфизм, компенсационный рост, амурский плоскоголовый жерех.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-118-130.

**Semenchenko N.N.** Growth of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776) // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 1. — P. 118–130.

Linear and weight growth of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* is described on the base of the measurements data collected on the lower Amur (from Nizhneleninskoe village to the mouth) in 2004–2018, using von Bertalanffy growth equation. Age was determined for 2240 fish including 1061 females and 528 males. The main specific features of the amur flathead asp growth are the absence of sexual dimorphism in linear growth rate and the absence of the body length differences between females and males, except of the eldest fish. However, the sexual dimorphism is found for the weight growth. A compensatory growth is noted for the amur flathead asp. The amur flathead asp parameters have some geographical variability.

**Key words:** growth, growth rate, von Bertalanffy growth equation, sexual dimorphism, compensatory growth, amur flathead asp.

**Введение**

Амурский плоскоголовый, или красноперый, жерех *Pseudaspius leptocephalus* — один из самых малоизученных промысловых пресноводных видов рыб р. Амур. Прежде всего это связано с тем, что за многие годы существования промысла пресноводных рыб на р. Амур (с 1937 вплоть до 1998 г.) амурского плоскоголового жереха и монгольского краснопера *Chanodichthys mongolicus* в уловах не различали, оба вида в промысловой статистике учитывали под одним названием «красноперка или краснопер». Это стало причиной того, что и в настоящее время рыбаки часто путают, какого вида рыбу они

\* Семенченко Надежда Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: n.semenchenko@mail.ru.

Semenchenko Nadezhda N., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (Khabarovsk-NIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680028, Russia, e-mail: n.semenchenko@mail.ru.

поймали. Путали названия этих видов рыб и некоторые исследователи. Так, в работе А.Н. Пробатова [1935] данные по темпу роста, приводимые для жереха (или часть из них), на самом деле относятся к монгольскому красноперу [Никольский, 1956; Сви́дерская, 1958]. Кроме этого, на территории Хабаровского края и Еврейской автономной области амурский плоскоголовый жерех считается малоценным и не востребованным населением промысловым видом рыб [Никольский, 1956; Новиков и др., 2002], в связи с чем изучению его биологии уделяли мало внимания. Недостаточно полно изучен и рост этого вида рыб. В настоящее время существует работа А.К. Сви́дерской [1958], в которой описан рост амурских плоскоголовых жерехов, которые встречались в уловах в конце 40-х гг. прошлого века. Есть некоторые сведения о росте амурского жереха и в работе Г.В. Никольского [1956], на которую в основном ссылается при определении возраста жереха А.К. Сви́дерская [1958], а также в работе Э.И. Горбач [1962] проанализирован возраст 67 рыб из трех районов р. Амур. Известно, что рост рыб зависит от условий их существования и его темпы определяются абиотическими и биотическими факторами среды [Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2001; и др.]. С 40-х гг. прошлого века произошли значительные изменения в гидрологическом режиме р. Амур [Семенченко, 2008], изменилась интенсивность промысла пресноводных рыб, что могло повлиять на темп роста жереха. Возраст и характер роста — основные характеристики промысловых видов рыб, так как определяют продолжительность их жизни, время наступления половой зрелости. Для определения коэффициентов общей и естественной смертности необходимы знания возрастной структуры эксплуатируемой популяции рыб [Зыков, 2005; и др.]. Таким образом, исследования возраста и роста необходимы при изучении динамики численности рыб, прогнозировании ее будущих уловов. Знание закономерностей роста популяции позволяет подойти к оценке ее продуктивности. В связи с этим цель настоящей работы — дать характеристику роста амурского плоскоголового жереха.

### Материалы и методы

Для описания роста амурского плоскоголового жереха был определен возраст у 2240 рыб (1061 самки и 528 самцов, у остальных рыб пол не определен). Материал собран с 2004 по 2018 г. в пойменной системе Нижнего и Среднего Амура от г. Николаевск-на-Амуре до пос. Нижнеленинское. Для определения наличия или отсутствия у амурского плоскоголового жереха географической изменчивости роста сбор материала проводили в следующих районах пойменной системы р. Амур: русло р. Анжуй в районе автомобильного моста дороги г. Хабаровск — г. Комсомольск-на-Амуре; русло р. Амур в районе г. Николаевск-на-Амуре (устье); в озерах Орель-Чля, Удыль, Большой и Малый Кизи; оз. Хаванда. Для определения различий в темпе роста амурских плоскоголовых жерехов в разных районах р. Амур использовали следующие показатели роста самок: длина тела рыб каждого возраста, удельная скорость роста самок за период от одного до четырех лет (возможный возраст массового созревания), асимптотическая длина у рыб каждого района обитания, рассчитанная по уравнению роста Бергаланфи.

Методика определения возраста рыб по чешуе описана в работах Н.И. Чугуновой [1959], И.Ф. Правдина [1966] и др. Чешую брали с левого бока рыбы под началом спинного плавника в 1–2-м ряду над боковой линией. За годовое кольцо на чешуе амурского плоскоголового жереха принимали наружную границу узких склеритов. При определении возраста измеряли передний радиус чешуи и радиус каждого годового кольца. Всего использовано 9125 расчисленных значений длины тела рыб. Определение возраста и измерение радиусов чешуи рыб проведены автором под бинокляром МБС-10 с помощью цифровой камеры-окуляра для микроскопа, модель DCM500. В работе рассматривалась длина тела рыб без хвостового плавника *Ad*, см [Правдин, 1966] и полная масса тела, г.

Для описания линейного роста рыб использовали значения длин тела, реконструированные на время закладки каждого годового кольца. У каждой рыбы промеряли

по 2–3 чешуйки. Зависимость длины и массы тела рыб от возраста описывали уравнениями Бергаланфи [Мина, Клевезаль, 1976; Зыков, 2005; и др.]. Значения констант уравнений линейного и весового роста получили методом наименьших квадратов по фактическим и рассчитанным значениям длины и массы тела рыб в разных возрастах. Для расчетов использовали пакеты прикладных программ STATISTICA 10 (лицензия AXAR406G379112) и Microsoft Excel.

### Результаты и их обсуждение

Для описания линейного роста амурского плоскоголового жереха была использована длина тела рыб разного возраста, полученная методом обратного расчисления по длине переднего радиуса чешуи. Этот метод основан на том, что чешуя рыбы растет вместе с ростом ее тела [Lea, 1910]. Для проведения обратных расчислений линейного роста самок и самцов амурского плоскоголового жереха по чешуе определили зависимость между длиной тела рыб и длиной переднего радиуса чешуи, которая описывается уравнением

$$Ad = aR^b,$$

где  $Ad$  — длина тела, см;  $R$  — радиус чешуи, мм;  $a$  и  $b$  — коэффициенты (табл. 1).

Таблица 1

Коэффициенты уравнения зависимости длины тела (см) от радиуса чешуи (мм) амурского плоскоголового жереха

Table 1

Coefficients of the equation for the body length (cm) dependence on the scale radius (mm) for amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*

Пол	Коэффициент	Среднее	Ошибка	R <sup>2</sup>	n
Самки	$a$	18,266	0,091	0,960	1380
	$b$	0,807	0,006		
Самцы	$a$	18,379	0,106	0,964	860
	$b$	0,802	0,007		

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5, 10 R<sup>2</sup> — коэффициент детерминации.

На основании полученных зависимостей был проведен обратный расчет длины тела рыб на время закладки каждого годового кольца (рис. 1).

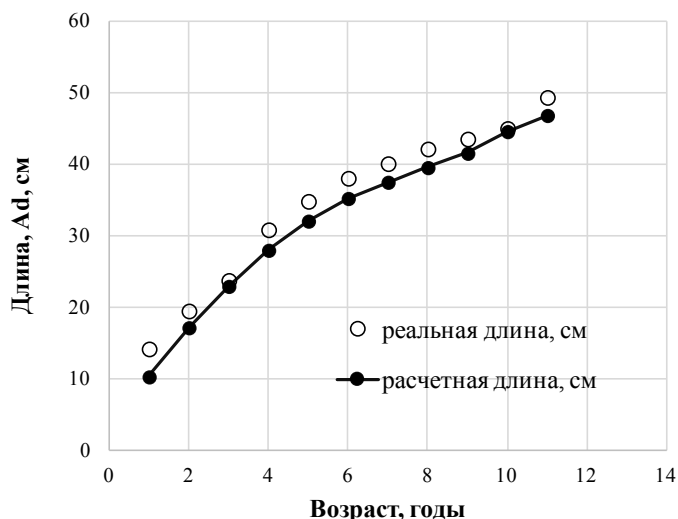


Рис. 1. Расчетные значения длины тела (9125 значений) рыб обоих полов и средние значения фактической длины тела 1853 экз. амурского плоскоголового жереха

Fig. 1. Calculated (N = 9125) and actual (N = 1853) body length for males and females of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*

Средние значения фактической длины тела амурских плоскоголовых жерехов несколько выше расчетной за счет прироста длины тела жерехов в течение года, поскольку размер рыб рассчитывали на момент закладки годового кольца, без учета прироста краевой зоны чешуи. Коэффициент корреляции Пирсона между фактической и расчетной длиной амурского плоскоголового жереха — 0,997 — подтверждает почти полное соответствие расчетной и фактической длины тела рыб.

Различия в средних значениях фактической и расчетной длин тела амурского плоскоголового жереха зависят от времени сбора рыб и времени закладки годового кольца. По данным А.К. Свидерской [1958] начало нового прироста длины тела и прироста на чешуе после «зимней» зоны склеритов совпадает с концом мая — началом или серединой июня. По нашим наблюдениям половозрелые рыбы с закрытым годовым кольцом у плоскоголового жереха встречаются с мая по июль, тогда как у неполовозрелых особей амурского плоскоголового жереха, так же как и у неполовозрелых особей амурского белого леща [Семенченко, 2018], весеннее возобновление роста начинается раньше, чем у половозрелых (рис. 2). Так, в апреле на чешуе 37 % неполовозрелых рыб все еще не было нового прироста.

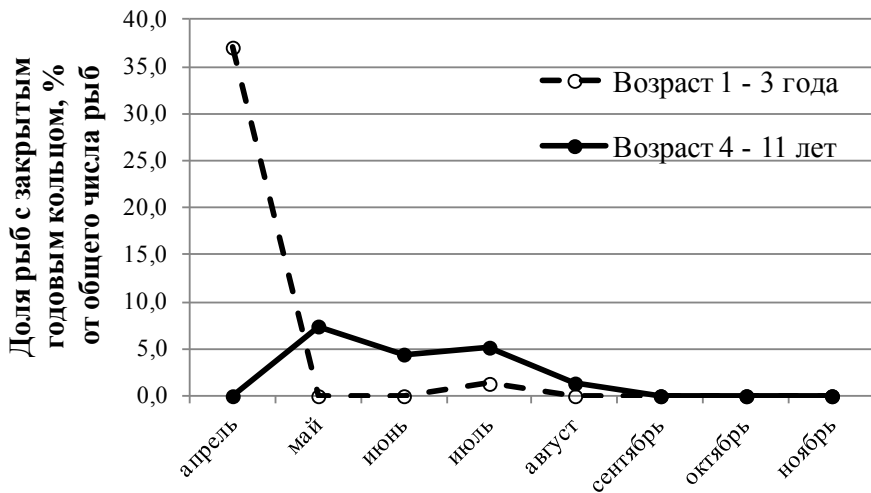


Рис. 2. Доля амурских плоскоголовых жерехов с закрытым «зимним» годовым кольцом на чешуе (возраст 1–3 года — неполовозрелые и 4–11 лет — половозрелые рыбы)

Fig. 2. Percentage of fish with the closed «winter» annual ring on the scale for immature (age 1–3 years) and mature (age 4–11 years) amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*

У многих видов рыб семейства карповых Cyprinidae темпы роста самок и самцов различаются [Никольский, 1974]. Однако в характере линейного роста амурского плоскоголового жереха половой диморфизм выражен слабо. Статистически значимые различия в длине тела найдены только для рыб старших возрастных групп, т.е. для длины тела самок и самцов в возрасте 9, 10 и 11 лет (табл. 2). Максимальный возраст как самок, так и самцов в наших уловах составил 11 лет.

Максимальный коэффициент вариации отмечен для длины тела рыб в возрасте одного года, далее изменчивость размера рыб в каждом последующем возрастном классе снижается.

Линейный рост самок и самцов амурского плоскоголового жереха описали уравнением Берталанфи [Мина, Клевезаль, 1976]:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}],$$

где  $L_t$  — длина рыб в возрасте  $t$ ;  $L_\infty$  — предельное (асимптотическое) значение  $L$  при  $t \rightarrow \infty$  (асимптотическая длина);  $K$  — коэффициент замедления роста;  $t_0$  — теоретический возраст, в котором рыба имела бы нулевую длину (табл. 3).

Таблица 2

Сравнение средних значений расчетной длины тела (см) самок и самцов амурского плоскоголового жереха разного возраста

Table 2

Average body length (cm, calculated values) of females and males for amur flathead asp *Pseudaspius leptcephalus*, by age groups

Возраст, годы	Самки			Самцы			t-критерий	p-уровень
	Среднее ± ст. откл.	n	Коэф. вар.	Среднее ± ст. откл.	n	Коэф. вар.		
1	10,20 ± 1,47	1061	14,370	10,40 ± 1,55	528	14,91	-1,81	≥ 0,05
2	17,20 ± 1,93	1055	11,250	17,20 ± 1,86	511	10,79	-0,41	≥ 0,05
3	22,90 ± 2,39	908	10,430	23,10 ± 2,25	466	9,77	-0,93	≥ 0,05
4	28,00 ± 2,67	755	9,550	28,10 ± 2,58	423	9,18	-0,82	≥ 0,05
5	32,10 ± 2,99	670	9,330	32,20 ± 2,75	387	8,55	-0,68	≥ 0,05
6	35,30 ± 3,15	527	8,930	35,20 ± 2,78	286	7,89	0,33	≥ 0,05
7	37,60 ± 3,09	357	8,200	37,30 ± 2,55	156	6,84	1,17	≥ 0,05
8	39,70 ± 3,12	228	7,870	39,50 ± 2,69	99	6,82	0,63	≥ 0,05
9	41,90 ± 3,18	117	7,590	40,60 ± 2,82	38	6,95	2,27	< 0,03
10	44,90 ± 2,26	43	5,019	43,10 ± 3,24	10	7,54	2,18	< 0,03
11	46,40 ± 1,72	15	3,690	49,80 ± 1,06	2	2,13	-2,62	< 0,02

Примечание. Здесь и в табл. 6, 9, 10 t-критерий — расчетные значения t-критерия Стьюдента; p-уровень — уровень значимости для t-критерия.

Таблица 3

Коэффициенты уравнений Бергаланфи, описывающих линейный рост (см) самок и самцов амурского плоскоголового жереха

Table 3

Coefficients of von Bertalanffy equation of linear growth for females and males of amur flathead asp *Pseudaspius leptcephalus*

Пол	Коэффициент	Среднее ± ошибка	R <sup>2</sup>	n
Самки	$L_{\infty}$	50,974 ± 0,407	0,940	5716
	$K$	0,189 ± 0,003		
	$t_0$	-0,180 ± 0,017		
Самцы	$L_{\infty}$	48,882 ± 0,523	0,943	2906
	$K$	0,203 ± 0,003		
	$t_0$	-0,146 ± 0,023		
Оба пола	$L_{\infty}$	50,505 ± 0,322	0,942	9125
	$K$	0,192 ± 0,003		
	$t_0$	-0,177 ± 0,013		

Один из основных показателей, характеризующих рост, — удельная скорость роста. Удельную скорость роста ( $c$ ) амурского плоскоголового жереха рассчитывали по формуле Шмальгаузена и Броди [Мина, Клевезаль, 1976] (табл. 4)

$$c = (\lg L_n - \lg L_0) / 0,4343(t_n - t_0),$$

где  $L_n$  — размер рыбы в конечный момент времени  $t_n$ ;  $L_0$  — размер рыбы в начальный момент времени  $t_0$ .

В связи с тем что при сравнении удельной скорости роста самок и самцов статистически значимых различий не найдено, в табл. 4 приведена скорость роста амурского плоскоголового жереха для рыб обоих полов.

Для пересчета данных линейного роста на показатели массы было использовано уравнение зависимости между длиной и массой тела самцов и самок амурского плоскоголового жереха. Зависимость массы тела от длины тела у рыб описывается уравнением степенной функции  $W_t = aL_t^b$  [Шмальгаузен, 1935; Константинов, 1969; Винберг, 1971; и др.], где  $W_t$  — полная масса тела рыб в возрасте  $t$ , г;  $L_t$  — длина рыб ( $Ad$ ) в возрасте  $t$ , см;  $a$  и  $b$  — коэффициенты (табл. 5).

Таблица 4  
Удельные скорости линейного роста (с) амурского плоскоголового жереха у рыб разного возраста

Linear growth rate (c) of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*, by age groups

Table 4

Год роста	Среднее ± ошибка	Минимум	Максимум	n
1	2,320 ± 0,004	1,580	2,870	1853
2	0,523 ± 0,002	0,225	0,962	1719
3	0,290 ± 0,001	0,017	0,477	1408
4	0,194 ± 0,001	0,108	0,425	1192
5	0,141 ± 0,001	0,022	0,284	1064
6	0,107 ± 0,001	0,049	0,287	819
7	0,083 ± 0,001	0,011	0,154	516
8	0,067 ± 0,001	0,012	0,103	329
9	0,054 ± 0,001	0,017	0,102	155
10	0,045 ± 0,001	0,028	0,072	53
11	0,035 ± 0,003	0,016	0,059	17

Таблица 5  
Коэффициенты уравнений зависимости полной массы тела от длины тела самок и самцов амурского плоскоголового жереха

Coefficients of the equations for the total body weight dependence on the body length for males and females of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*

Table 5

Пол	Коэффициент	Среднее ± ошибка	R <sup>2</sup>	n
Самки	a	0,009 ± 0,001	0,973	345
	b	3,071 ± 0,038		
Самцы	a	0,012 ± 0,003	0,969	201
	b	2,997 ± 0,057		

На основе полученных уравнений зависимости массы тела от длины рассчитали средние значения массы тела самок и самцов амурского плоскоголового жереха (табл. 6).

Таблица 6  
Сравнение средних расчетных значений массы тела (г) самок и самцов амурского плоскоголового жереха разного возраста

Average body weight (g, calculated values) of females and males for amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*, by age groups

Table 6

Возраст, годы	Самки			Самцы			t-критерий	p-уровень
	Среднее ± ст. откл.	n	Коэф. вар.	Среднее ± ст. откл.	n	Коэф. вар.		
1	12,30 ± 5,43	1061	44,20	14,50 ± 6,61	528	45,63	-7,05	< 0,01
2	59,20 ± 20,34	1055	34,33	64,10 ± 19,95	511	31,11	-4,48	< 0,01
3	143,00 ± 45,46	908	31,79	152,90 ± 43,45	466	28,42	-3,89	< 0,01
4	261,60 ± 76,10	756	29,09	276,10 ± 73,89	423	26,76	-3,18	< 0,01
5	396,40 ± 112,27	670	28,32	413,60 ± 104,56	387	25,28	-2,46	< 0,01
6	531,30 ± 144,74	527	27,24	539,60 ± 125,29	286	23,22	-0,82	0,41
7	643,80 ± 162,73	357	25,28	639,60 ± 132,25	156	20,68	0,28	0,78
8	755,00 ± 184,20	228	24,40	756,90 ± 156,94	99	20,73	-0,09	0,93
9	890,30 ± 201,65	117	22,65	824,30 ± 170,40	38	20,67	1,82	0,07
10	1096,00 ± 170,74	43	15,58	985,10 ± 229,18	10	23,27	1,73	0,09
11	1208,50 ± 141,83	15	11,74	1497,50 ± 6,37	2	6,37	-2,76	< 0,01



Половой диморфизм проявился только в характеристиках весового роста амурского плоскоголового жереха. До возраста 6 лет масса тела самцов больше, чем у самок этого же возраста. Начиная с шестилетнего возраста масса тела самок догоняет и постепенно начинает превышать массу тела самцов, однако статистически значимых различий в массе тела самцов и самок в возрасте от 6 до 10 лет не найдено (табл. 6). Представление о том, что самцы мельче самок [Никольский, 1956; Атлас..., 2002] ошибочно, так как по длине тела самцы и самки одного возраста не различаются, а масса тела самцов младших возрастных групп больше, чем самок.

Один из основных показателей, от которых зависит динамика численности вида, — предельные размеры рыб, так как они отражают характеристику его роста в определенных условиях среды. Их знание необходимо для определения возраста полового созревания и коэффициентов естественной смертности [Зыков, 2005].

Оценку максимальных размеров амурских плоскоголовых жерехов провели с помощью нахождения асимптотической длины и максимальной массы тела рыб по уравнениям роста Берталяни:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}] \text{ и } W_t = W_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]^b,$$

где  $L_t$  и  $W_t$  — длина и масса рыб в возрасте  $t$ ;  $L_\infty$  и  $W_\infty$  — предельное (асимптотическое) значение  $L$  и  $W$  при  $t \rightarrow \infty$  (асимптотические длина и масса тела);  $K$  — коэффициент замедления роста;  $t_0$  — теоретический возраст, в котором рыба имела бы нулевую длину и массу;  $b$  — коэффициент в уравнении  $W_t = aL_t^b$  (см. табл. 3, 7).

Таблица 7

Предельная масса тела ( $W_\infty$ ) самок и самцов амурского плоскоголового жереха, рассчитанная по уравнению Берталяни, г

Table 7

Critical body weight ( $W_\infty$ , g) of females and males for amur flathead asp *Pseudaspius leptcephalus* calculated with von Bertalanffy equation

Пол	Среднее	Ошибка	R <sup>2</sup>	n
Самки	1792,6	6,211	0,874	5716
Самцы	1443,8	6,276	0,888	2906

В среднем предельная (асимптотическая) длина амурского плоскоголового жереха, определенная по уравнению Берталяни, равна 51,0 см (см. табл. 2), а рассчитанная по методу Форда-Уолфорда — 55,8 см. Предельная (асимптотическая) масса тела — 1793 г. В наших уловах (с 2003 по 2018 г.) самые крупные самки амурского плоскоголового жереха были пойманы 24.08.2008 г. в оз. Удыль и 27.07.2012 г. в оз. Хаванда. Обе рыбы имели длину тела 52,5 см и массу тела соответственно 1854 и 1684 г. В р. Амур у г. Николаевск-на-Амуре 2.07.2006 г. и у пос. Нижняя Гавань 27.07.2008 г. пойманы самки длиной соответственно 51,5 и 51,0 см и массой тела 1854 и 1360 г. В районе пос. Тахта в р. Амур 30.06.2004 г. был пойман самец амурского плоскоголового жереха, имевший длину тела 50 см и массу тела 1880 г. Таким образом, максимальные значения расчетной длины и массы тела амурского плоскоголового жереха соответствуют реальным.

Максимальный возраст рыб в наших уловах — 11 лет. Максимальный возраст амурского плоскоголового жереха в работах Г.В. Никольского [1956] и А.К. Свицерской [1958] — 8 лет. Рыбы в возрасте 8 лет по расчетам А.К. Свицерской [1958] имели длину 43–45 см, что значительно меньше, чем максимальная длина жерехов. Эти рыбы были пойманы в конце 40-х гг. прошлого века. В период Великой Отечественной войны интенсивность промысла пресноводных рыб на р. Амур была настолько высокой, что привела к значительному падению запасов пресноводных рыб. Возможно, в результате перелома в эти годы рыб более старшего возраста в р. Амур просто не было или их было настолько мало, что они не встречались в уловах.

Еще один показатель роста рыб — длина тела в возрасте одного года. По данным А.К. Свицерской [1958] средняя расчетная длина годовика составляла от 7,0 до 8,0 см, по

нашим данным — 10,2–10,4 см (см. табл. 2), так же как и в работе Э.И. Горбач [1962]. В наших уловах средняя длина тела сеголеток амурского плоскоголового жереха в августе-сентябре была 8,9 см (от 8,0 до 11,2 см, 57 экз.). Рост годовиков амурского плоскоголового жереха начинается в апреле (рис. 2), а в июне длина тела годовиков в среднем достигает до 11 см. Двухлетки быстро растут до августа включительно, а в сентябре с падением температуры воды рост их замедляется. Зимний прирост длины тела молоди к началу нового роста, т.е. к апрелю, незначителен (рис. 3).

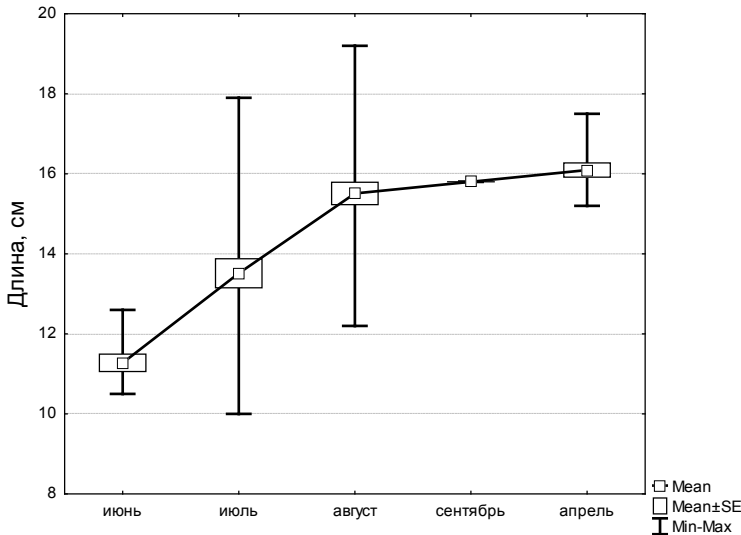


Рис. 3. Рост молоди амурского плоскоголового жереха в возрасте 1+ в течение года (наблюденные данные)

Fig. 3. Growth of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* juveniles (age 1+) during a year (measurements)

Максимальные коэффициенты вариации значений длины тела отмечены для рыб в возрасте одного года. Изменчивость в скорости роста молоди в первый год жизни характерна для всех видов рыб. Известно, что изменчивость мальков после выклева увеличивается. Крупные личинки раньше переходят к самостоятельному питанию и обгоняют по скорости роста своих сверстников [Кирпичников, 1987]. Причиной разной длины годовиков амурского плоскоголового жереха к началу апреля могут быть различия в сроках нереста, в условиях питания молоди в разных местах обитания и в разные годы.

Известно, что условия роста рыб в первый год жизни существенно влияют в целом на темп роста рыбы в последующие годы. Интенсивный рост в первые 2–3 года ускоряет созревание всего поколения. Крупные годовики в последующие годы растут медленнее, чем мелкие [Замахав, 1964; Земская, 1964]. У амурского плоскоголового жереха удельная скорость роста особи (средняя для рыб от года до четырех лет) зависит от размеров годовика (рис. 4). Чем крупнее годовик, тем меньше его удельная скорость роста в последующие 4 года жизни. Обратное соотношение между размерами годовиков и удельной скоростью роста в период онтогенеза говорит о наличии у амурского плоскоголового жереха компенсационного роста. В результате компенсационного роста происходит снижение возрастной изменчивости по длине тела амурского плоскоголового жереха к возрасту полового созревания (табл. 2).

Исследователи, изучая рост амурского плоскоголового жереха, отмечали, что значительных различий в темпе роста плоскоголовых жерехов, пойманных в разных районах р. Амур, ранее обнаружено не было [Никольский, 1956; Свицерская, 1958].

Для определения наличия или отсутствия у амурского плоскоголового жереха географической изменчивости роста сравнили средние значения длины тела рыб (табл. 8) из разных районов обитания (всего 146 пар сравнений). Статистически значимые



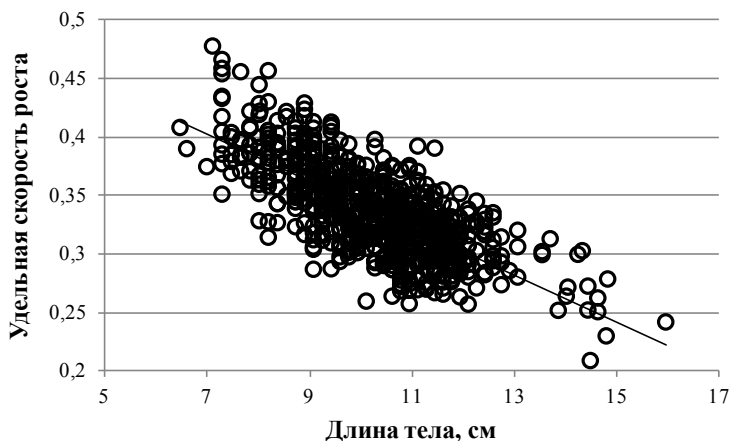


Рис. 4. Зависимость удельной скорости роста амурского плоскоголового жереха от 1 до 4 лет жизни от длины тела годовиков ( $p \leq 0,001$ ,  $R^2 = 0,535$ )

Fig. 4. Growth rate dependence on the yearlings body length for amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* in the age 1–4 years ( $p \leq 0.001$ ,  $R^2 = 0.535$ )

Таблица 8

Средняя длина тела самок амурского плоскоголового жереха разного возраста в 6 районах пойменной системы р. Амур, см

Table 8

Average body length (*Ad*, cm) of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* females at various age in 6 areas of the floodplain system of the Amur River

Возраст, годы	Р. Анной	Устье р. Амур	Оз. Орель	Оз. Удыль	Оз. Кизи	Оз. Хаванда
1	$10,300 \pm 0,157$ 68	$10,400 \pm 0,185$ 79	$10,100 \pm 0,111$ 140	$10,000 \pm 0,097$ 237	$10,500 \pm 0,081$ 317	$9,700 \pm 0,137$ 90
2	$17,600 \pm 0,219$ 68	$17,900 \pm 0,241$ 79	$17,100 \pm 0,141$ 140	$16,600 \pm 0,118$ 231	$17,700 \pm 0,106$ 317	$16,200 \pm 0,178$ 90
3	$23,800 \pm 0,264$ 68	$24,200 \pm 0,368$ 62	$22,700 \pm 0,186$ 135	$21,900 \pm 0,177$ 168	$23,700 \pm 0,128$ 289	$21,800 \pm 0,212$ 90
4	$29,200 \pm 0,322$ 68	$28,900 \pm 0,471$ 40	$27,400 \pm 0,232$ 120	$27,100 \pm 0,210$ 119	$28,900 \pm 0,161$ 245	$26,600 \pm 0,261$ 87
5	$33,800 \pm 0,368$ 68	$33,100 \pm 0,551$ 33	$31,500 \pm 0,264$ 111	$31,100 \pm 0,210$ 115	$33,000 \pm 0,208$ 202	$30,300 \pm 0,282$ 77
6	$36,900 \pm 0,432$ 54	$35,900 \pm 0,729$ 21	$34,600 \pm 0,303$ 97	$34,600 \pm 0,253$ 87	$36,300 \pm 0,260$ 152	$33,800 \pm 0,324$ 68
7	$38,900 \pm 0,545$ 36	$37,500 \pm 0,795$ 12	$36,800 \pm 0,399$ 59	$37,200 \pm 0,316$ 62	$38,700 \pm 0,301$ 101	$36,400 \pm 0,358$ 57
8	$40,700 \pm 0,806$ 19	$39,100 \pm 0,987$ 8	$39,000 \pm 0,558$ 41	$39,900 \pm 0,384$ 44	$40,700 \pm 0,396$ 55	$38,700 \pm 0,472$ 41
9	$42,300 \pm 1,023$ 11	$43,000 \pm 2,229$ 2	$39,200 \pm 1,207$ 13	$42,800 \pm 0,424$ 34	$41,600 \pm 0,570$ 22	$42,100 \pm 0,521$ 22
10	$42,900 \pm 1,972$ 2	$45,500 \pm 2,664$ 2	–	$45,100 \pm 0,514$ 22	$44,600 \pm 1,274$ 3	$44,200 \pm 0,456$ 9
11	–	–	–	$46,300 \pm 0,636$ 10	–	$46,600 \pm 0,530$ 2

Примечание. Над чертой — среднее  $\pm$  ошибка среднего; под чертой — число экземпляров.

различия найдены в 70 парах сравнений. В некоторых сравниваемых районах различаются длина тела рыб младших возрастных групп, в других — старших. Средняя длина тела рыб, обитающих в районе оз. Хаванда, отличается от длины тела почти всех возрастных групп рыб, обитающих в озерах Орель и Кизи, а также в р. Анной и в устье

р. Амур. Длина тела самок жереха, обитающих в оз. Кизи, отличается от длины тела рыб этих же возрастных групп, обитающих в других озерах — Хаванда, Орель и Удыль.

Удельная скорость роста ( $c$ ) самок жереха в возрасте от одного до четырех лет статистически значимо различается у рыб р. Анюй и озер Удыль, Орель, Кизи и Хаванда, а также у рыб оз. Кизи и устья р. Амур (табл. 9).

Таблица 9

Сравнение удельной скорости роста ( $c$ ) самок амурского плоскоголового жереха, обитающего в разных участках р. Амур (статистически значимые различия)

Table 9

Growth rate ( $c$ ) of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* females at various age from different parts of the Amur River (statistically significant differences)

Место обитания	$c$ , среднее $\pm$ ст. откл.	n	Место обитания	$c$ , среднее $\pm$ ст. откл.	n	t- критерий	p- уровень
Р. Анюй	0,349 $\pm$ 0,042	68	Оз. Удыль	0,334 $\pm$ 0,037	119	2,456	< 0,01
Р. Анюй	0,349 $\pm$ 0,042	68	Оз. Орель	0,335 $\pm$ 0,040	120	2,209	< 0,02
Р. Анюй	0,349 $\pm$ 0,042	68	Оз. Кизи	0,333 $\pm$ 0,037	245	3,115	< 0,01
Р. Анюй	0,349 $\pm$ 0,042	68	Оз. Хаванда	0,334 $\pm$ 0,037	87	2,404	< 0,02
Устье р. Амур	0,346 $\pm$ 0,039	40	Оз. Кизи	0,333 $\pm$ 0,037	245	2,050	< 0,05

Длина тела самок жереха в возрасте одного года статистически значимо различается у рыб р. Анюй и оз. Хаванда, оз. Удыль и оз. Кизи, оз. Орель и озер Кизи и Хаванда, а также оз. Кизи и оз. Хаванда, оз. Хаванда и устья р. Амур (табл. 10).

Таблица 10

Сравнение длин тела ( $Ad$ , см) годовиков самок амурского плоскоголового жереха, обитающих в разных участках р. Амур (статистически значимые различия)

Table 10

Body length ( $Ad$ , cm) of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* yearlings from different parts of the Amur River (statistically significant differences)

Место обитания	Среднее $\pm$ ст. откл.	n	Место обитания	Среднее $\pm$ ст. откл.	n	t- критерий	p- уровень
Р. Анюй	10,300 $\pm$ 1,290	68	Оз. Хаванда	9,700 $\pm$ 1,295	90	2,6194	< 0,01
Оз. Удыль	10,0 $\pm$ 1,493	237	Оз. Кизи	10,500 $\pm$ 1,443	317	-4,3640	< 0,01
Оз. Орель	10,0 $\pm$ 1,493	237	Оз. Кизи	10,500 $\pm$ 1,443	317	-3,1080	< 0,01
Оз. Орель	10,0 $\pm$ 1,493	237	Оз. Хаванда	9,700 $\pm$ 1,295	90	2,0050	< 0,05
Оз. Кизи	10,500 $\pm$ 1,443	237	Оз. Хаванда	9,700 $\pm$ 1,295	90	4,7230	< 0,01
Оз. Хаванда	9,700 $\pm$ 1,295	90	Устье р. Амур	10,400 $\pm$ 1,641	79	-2,8150	< 0,01

В результате того, что в каждом районе обитания характеристики роста рыб имеют статистически значимые различия, максимальная длина рыб на каждом участке р. Амур также различается (табл. 11).

Таблица 11

Максимальные (асимптотические) длины тела ( $Ad$ , см) самок амурского плоскоголового жереха в разных районах обитания, рассчитанные с помощью уравнений роста Бергаланфи

Table 11

Maximum (asymptotic) body length ( $Ad$ , cm) of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* females in different habitats calculated with von Bertalanffy growth equation

Место обитания	Максимальная длина $L_{\infty}$ , см			n	R <sup>2</sup>
	Среднее $\pm$ ошибка	Мин.	Макс.		
Р. Анюй	49,300 $\pm$ 1,157	47,0	51,6	462	0,938
Оз. Орель	47,500 $\pm$ 0,958	45,6	49,4	856	0,936
Оз. Кизи	50,500 $\pm$ 0,717	49,0	51,9	1703	0,943
Оз. Хаванда	54,200 $\pm$ 1,398	51,5	56,9	633	0,951
Устье р. Амур	47,600 $\pm$ 1,499	44,6	50,5	338	0,931
Оз. Удыль	56,900 $\pm$ 1,001	54,9	58,8	1129	0,962

## Заключение

Основные характеристики роста амурского плоскоголового жереха — отсутствие полового диморфизма в показателях удельной скорости роста и отсутствие различий в длине тела самок и самцов (за исключением рыб старших возрастных групп). Половой диморфизм проявился только в характеристиках весового роста. Отмечено наличие у амурского плоскоголового жереха компенсационного роста и географической изменчивости роста. Максимальный коэффициент вариации значений длины тела отмечен для рыб в возрасте одного года. Расчетная длина тела годовиков жереха в разных районах обитания колеблется от 9,7 до 10,5 см. Рост амурского плоскоголового жереха характеризуется также тем, что предельная длина тела самок жереха ( $Ad$ ), полученная на основании расчетов в разных районах р. Амур, варьирует от 47,5 до 57,0 см (максимальная наблюденная длина тела 52,5). Предельная наблюденная масса тела рыб — 1,85 кг, расчетная — 1,80 кг.

## Благодарности

Автор искренне признателен всем сотрудникам Хабаровского филиала ВНИРО (ХабаровскНИРО), принимавшим участие в сборе первичного материала.

## Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

## Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация о всех пойманных рыбах была включена в статью.

## Список литературы

- Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. — М. : Наука, 2002. — Т. 1. — 379 с.
- Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных // Журн. общ. биол. — 1971. — Т. 32, № 6. — С. 714–723.
- Горбач Э.И. Возрастной состав, рост и скорость созревания некоторых хищных рыб Амура // Изв. ТИНРО. — 1962. — Т. 48. — С. 164–178.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб : моногр. — М. : Наука, 2001. — 276 с.
- Замахаяев Д.Ф. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на последующий ее рост // Тр. ВНИРО. — 1964. — Т. 50. — С. 109–142.
- Земская К.А. Методика изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений // Тр. ВНИРО. — 1964. — Т. 50. — С. 39–44.
- Зыков Л.А. Биоэкологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб : моногр. — Астрахань : Астрах. ун-тет, 2005. — 373 с.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб : моногр. — Л. : Наука, 1987. — 519 с.
- Константинов А.С. Вес животных как функция их линейных размеров // Журн. общ. биол. — 1969. — Т. 30, № 3. — С. 265–272.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура : моногр. — М. : АН СССР, 1956. — 551 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.

**Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

**Пробатов А.Н.** О частичковых рыбах Амура // Изв. Пермск. биол. науч.-исслед. ин-та. — 1935. — Т. 10, вып. 1–2. — С. 53–64.

**Свидерская А.К.** Возраст и рост амурского жереха *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas) // Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. — 1958. — Т. 4. — С. 83–101.

**Семенченко Н.Н.** Гидрологический режим р. Амур и численность промысловых пресноводных рыб // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 246–250.

**Семенченко Н.Н.** Групповой рост, естественная смертность, возраст созревания и промысловый размер амурского белого леща *Parabramis pekinensis* (Basilewsky, 1855) в р. Амур // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 89–102. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-89-102.

**Чугунова Н.И.** Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). — М. : АН СССР, 1959. — 164 с.

**Шмальгаузен И.И.** Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. — С. 8–60.

**Lea E.** On the methods used in the herring investigations // Publ. circonst. Conseil perman. Internat. Eplorat. Mer. — Copenhagen, 1910. — № 53. — P. 7–174.

## References

*Atlas presnovodnykh ryb Rossii* (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.

**Vinberg, G.G.**, Linear dimensions and body weight of animals, *Zh. Obshch. Biol.*, 1971, vol. 32, no. 6, pp. 714–723.

**Gorbach, E.I.**, The age composition, growth and maturation rate of some predatory fish of the Amur, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1962, vol. 48, pp. 164–178.

**Dgebuadze, Yu.Yu.**, *Ekologicheskkiye zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb* (Ecological aspects of fish growth variability), Moscow: Nauka, 2001.

**Zamahaev, D.F.**, On the influence of the growth in the first years of life on further growth in fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1964, vol. 50, pp. 109–142.

**Zemskaya, K.A.**, Methods of stading the biological beatures of the fish populations and their changes, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1964, vol. 50, pp. 39–44.

**Zykov, L.A.**, *Bioekologicheskkiye i rybohozyajstvennyye aspekty teorii estestvennoj smertnosti ryb* (Bioecological and fisheries aspects of the theory of natural mortality of fish), Astrahan': Astrakhan Univ, 2005.

**Kirpichnikov, V.S.**, *Genetika i selekciya ryb* (Genetics and fish breeding), Leningrad: Nauka, 1987.

**Konstantinov, A.S.**, Animal weight as a function of linear dimensions, *Zh. Obshch. Biol.*, 1969, vol. 30, no. 3, pp. 265–272.

**Mina, M.V. and Klevezal', G.A.**, *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.

**Nikolsky, G.V.**, *Ryby bassejna Amura* (Amur basin fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1956.

**Nikolsky, G.V.**, *Teoriya dinamiki stada ryb* (The Theory of Fish Stock Dynamics), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974.

**Novikov, N.P., Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M.**, *Ryby Primorya* (Fishes of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'rybvvtuz, 2002.

**Pravdin, I.F.**, *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

**Probatov, A.N.**, On the fresh-water fish of the Amur, *Izv. Permsk. Biol. Nauchno-Issled. Inst.*, 1935, vol. 10, no. 1–2, pp. 53–64.

**Sviderskaya, A.K.**, Age and growth of the Amur asp, *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas), *Tr. Amursk. Ihtiol. Ekspedicii 1945–1949 gg.*, 1958, vol. 4, pp. 83–101.

**Semenchenko, N.N.**, The hydrological regime of the Amur river and the number of commercial freshwater fish, in *Mater. nauchn. konf., posvyashch. 70-letiyu S.M. Konovalova "Sovremennoe sostoyanie vodnykh bioresursov"* (Proc. Sci. Conf. 70<sup>th</sup> anniversary of S.M. Konovalova "Current state of aquatic biological resources"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 246–250.

**Semenchenko, N.N.**, Group growth, natural mortality, age of maturation, and commercial size of white amur bream *Parabramis pekinensis* (Basilewsky, 1855) in the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 89–102. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-89-102

**Chugunova, N.I.**, *Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb (metodicheskoye posobiye po ikhtiologii)* (Guidelines for studying the age and growth of fish (a manual on ichthyology)), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1959.

**Schmalhausen, I.I.**, Definition of basic concepts and methods of growth research, in *Rost zhivotnykh* (Animal Growth), Moscow: Biomedgiz, 1935, pp. 8–60.

**Lea, E.**, On the methods used in the herring investigations, *Publ. circonst. Conseil perman. Internat. Eplorat. Mer.*, Copenhagen, 1910, no. 53, pp. 7–174.

*Поступила в редакцию 30.12.2019 г.*

*После доработки 30.01.2020 г.*

*Принята к публикации 20.02.2020 г.*