

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ
CULTRINAE (УКЛЕЕПОДОБНЫЕ) В БАССЕЙНЕ Р. АМУР**

М.Е. Шаповалов

*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр
(ФГУП ТИНРО-Центр), тупик Шевченко, 4, Владивосток, 690950, Россия.
E-mail: shapmax@yandex.ru*

Приведено описание биологических характеристик рыб подсемейства Cultrinae из бассейна Амура. Показан широкий спектр экологических типов рыб в подсемействе. Оценена роль рыб этого подсемейства в жизни ихтиофауны Амура. Рассматриваются пути экологических адаптаций видов этого подсемейства.

**M ECOLOGICAL ADAPTATIONS IN SUBFAMILY CULTRINAE
IN AMUR RIVER BASIN**

M.E. Shapovalov

*Pacific Research Fisheries Centre (TINRO-centre), all. Schevchenko, 4,
Vladivostok, 690950, Russia. E-mail: shapmax@yandex.ru*

Biological characteristics of the fishes subfamily Cultrinae from Amur basin is described. Broad spectrum of ecological types in the subfamily is shown. The role of fishes from this subfamily in the life of Amur ichthyofauna is evaluated. The ways of ecological adaptations of the species of this subfamily are examined.

Карповые рыбы в бассейне р. Амур составляют почти половину ихтиофауны (Никольский, 1956). Виды карповых Амура систематиками группируются в несколько подсемейств. В этом ряду подсемейство Cultrinae (уклееподобные) по числу видов не является лидирующим, однако занимает особое положение. Эта группа рыб ведет свое происхождение из юго-восточной Азии и относится к рыбам автохтонного китайского равнинного фаунистического комплекса, составляющего основу ихтиофауны Амура.

Г.В. Никольским (1971) в это подсемейство объединены рыбы, не имеющие усиков, с трехрядными зубами, почти все имеют гладкие колючки в спинном плавнике, у многих имеется непокрытый или покрытый чешуей киль на брюхе. Представители этой группы эндемичны для вод Восточной Азии от бассейна Амура на севере до южного Китая, р. Янцзы и о-ва Тайвань (Никольский, 1956). В состав подсемейства, по его мнению, входит до 14 видов рыб, отнесенных к 9 родам.

Н.Г. Богущая и А.М. Насека (1997) провели недавнюю ревизию этого подсемейства. Они отнесли желтощека к подсемейству Leuciscinae, мелкочешуйного желтопера и подуста-чернобрюшку – к подсемейству Xenosyrpininae, а амурского троегуба – к подсемейству Rasborinae.

Мы полагаем, что вопрос о выведении указанных видов из подсемейства Cultrinae, по-видимому, еще не решен окончательно и должен учитывать различные аспекты оценки родства. Одними из определяющих признаков, возможно, могут служить морфологи-

ческие признаки внутреннего строения яйцевых клеток организма (Расс, 1953; Иванков, 1987). Рядом работ (Иванков, Курдяева, 1973; Курдяева, 1982, 1998, 2000; Курдяева, Шкарина, 1998), в частности, показана близость строения вторичных яйцевых оболочек у видов, обладающих димерсальной икрой? – горбушки, уклея, монгольского краснопера, черного леща, корейской востробрюшки и мелкочешуйного желтопера.

Необходимо также отметить, что взгляд китайских систематиков на рыб этого подсемейства в бассейне Амура несколько отличается от нашего. По их мнению (И Бе-лу, Чжу Цзи-жун, 1959; Рыбы провинции Хэйлунцзян, 1981), верхогляд озера Ханка *E. Tishaeformis* Bleeker, 1871 в Амуре представлен подвидом *E. Tishaeformis sungarinensis* Yih et Chu, 1959, горбушка – тремя таксонами, лещи – тремя, уклея двумя. В приведенной ниже таблице представлена система уклееподобных по нашим и по китайским представлениям.

Особенностью этого подсемейства является то, что ни в одном из других подсемейств карповых рыб Амура не наблюдается такого спектра разнообразных по своей экологии видов.

Первое, что можно отметить, – это разнообразие размеров. Самые мелкие рыбы – востробрюшки – достигают 20 см длины. Желтошек достигает длины 2 м и является самой крупной карповой рыбой Амура.

Разнообразна также и форма тела этих рыб (рис. 1) – от прогонистой торпедообразной у желтощека до уплощенной и высокотелой у черного леща.

Виды подсемейства Cultrinae весьма разнообразны по типу питания и строению ротового аппарата. Самые мелкие – востробрюшки, а также молодь остальных – фито-зоопланктофаги (Никольский, 1956; Марковцев, 1977). Рот конечный или полуверхний.

Типичными хищниками являются желтошек и троегуб, который чуть крупнее востробрюшек. У первого рот конечный, а у троегуба рот в виде замка, что, видимо, служит для увеличения размеров жертвы.

Основная масса рыб этого подсемейства – уклея, горбушка, монгольский краснопер и верхогляд – имеет смешанное питание – нектобентос (в основном креветки), воздушные насекомые и рыба. Причем рыба преобладает в рационе верхогляда. Среди рыбы одним из основных объектов являются востробрюшки (Никольский, 1956; Лишев, 1950). Ротовой аппарат у них верхний (верхогляд) и полуверхний.

Другая часть видов уклееподобных питается детритом и растительностью. Наиболее узкоспецифичными детритофагами являются подуст-чернобрюшка (Боруцкий, 1950) и мелкочешуйный желтопер. Причем в пище первого вида, кроме детрита, заметную роль играют диатомовые водоросли, а в пище второго – водяной мох (Никольский, 1956). Ротовой аппарат у них полунижний.

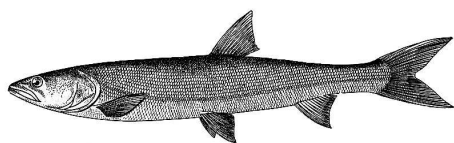
Более разнообразен рацион черного леща: в первую очередь это бентос, а также рыба. Растительность почти не присутствует (Никольский, 1956). Белый лещ, напротив, является типичным фитофагом. Причем основу его питания составляет высшая водная растительность. Рот конечный. Однако исследователями ТИНРО-Центра в 50-х годах (Базарова, Филатова, 1956–1959 гг., неопубликованные данные) отмечалось, что в оз. Ханка как у белого, так и у черного леща в пище наблюдалась в основном растительность. Надо отметить почти полное отсутствие бентоса в питании уклееподобных.

Половозрелыми востробрюшки и троегуб становятся в возрасте 2+ лет при длине около 10 см. Это короткоцикловые рыбы, максимальный возраст которых 4 – 6 лет. Основная часть видов созревает на 5–6-м году жизни при длине 20 – 40 см и живет до 10–14 лет. Желтошек созревает на 7–9-м году при длине около 80 см (Крыхтин, Горбач, 1997) и живет свыше 20 лет. Интересно отметить, что верхогляд в Амуре, по некоторым данным (Макеева и др., 1965), созревает в возрасте 6+ – 8+ лет, а в оз. Ханка – 4+ – 5+ лет.

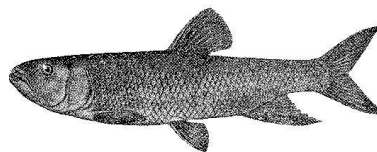
Разнообразна и численность, которой достигают уклееподобные. В Амуре первой половине XX века уловы верхогляда достигали 120 т, желтощека – 430 т, белого леща – свыше 1000 т. Величина запаса такого массового непромыслового вида, как востробрюшка, не оценивалась, но, по-видимому, может быть сравнима с запасом промысловых

Систематика рыб подсемейства Cultrinae, обитающих в бассейне Амура, по данным китайских и отечественных авторов

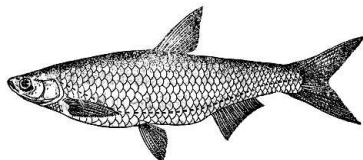
Отечественные данные		Данные ученых КНР	
Никольский, 1956; Богуцкая, Насека, 1997		Рыбы провинции Хэйлуцзян, 1981	
Вид	Ареал	Вид	Ареал
Верхогляд <i>Chanodichthys erythropterus</i> (Basilewsky, 1855)	Бассейн Амура – Северный Вьетнам, о-в Тайвань	Верхогляд <i>E. ilishaeformis</i> (Bleeker, 1871)	Озера Ханка, Цзинбоху, Ухань, Лянцзыху
Монгольский краснопер <i>C. mongolicus</i> (Basilewsky, 1855)	Бассейн амура – р. Янцзы	Дунбэйский верхогляд <i>E. ilishaeformis sungarinensis</i> (Yih et Chu, 1959)	Амур, Сунгари, Усури, Вэйцзян
Горбушка <i>C. dabryi</i> (Bleeker, 1871)	Южная часть бассейна Амура – р. Янцзы	Монгольский краснопер <i>C. mongolicus</i> (Basilewsky, 1855)	Бассейн амура – р. Янцзы
		Темнохвостая горбушка <i>E. dabryi</i> (Bleeker, 1871)	Система 5 Больших прудов, оз. Лянцзыхуань
		Темнохвостая горбушка оз. Ханка <i>E. dabryi sinkainensis</i> (Yih et Chu, 1959)	Оз. Ханка
		Остроголовая горбушка <i>E. oxucephalus</i> (Bleeker, 1871)	Озера Малая Ханка, Учан
Уклей <i>Culter alburnus basilewsky</i> , 1855	Бассейн Амура	Красноперый уклея <i>Culter erythropterus</i>	Р. Амур, р. Усури, бассейн 5 Больших прудов
		Плоскотелый уклея <i>C. compressocorpus</i> (Yih et Chu, 1959)	Озера Малая Ханка и Цзинбоху
Черный амурский лещ <i>Megalobrama terminalis</i> (Richardson, 1846)	—«—	Черный амурский лещ <i>Megalobrama terminalis</i> (Richardson, 1846)	Бассейн Амура
Амурский белый лещ <i>Parabramis pekinensis</i> (Basilewsky, 1855)	—«—	Белый амурский лещ <i>Parabramis pekinensis</i> (Basilewsky, 1855)	—«—
		<i>Parabramis pekinensis strenosoma</i> Yih. She. et. Yih	Средний Амур, Сунгари, Вэйцзян
Корейская востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)	—«—	Корейская востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)	Бассейн Амура
Усурийская (ханкайская) востробрюшка <i>Hemiculter lucidus</i> (Dybowski, 1872)	—«—	Усурийская (ханкайская) востробрюшка <i>Hemiculter lucidus</i> (Dybowski, 1872)	—«—
Буирнурская востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus wargachowskii</i> A. nikolsky	Оз. Буир-Нур	Буирнурская востробрюшка <i>Hemiculter bleekeri wargachowskii</i> (Nikolsky)	Озера Далай-Ху, Ляньхуань
Обыкновенная востробрюшка <i>Hemiculter leucisculus leucisculus</i> (Bas.)	Бассейн Амура	<i>Hemiculter bleekeri bleekeri wargachowsky</i>	Бассейн Амура
Желтощек <i>Elopichthys bambusa</i> (Richardson, 1845)	—«—	Желтощек <i>Elopichthys bambusa</i> (Richardson, 1845)	—«—
Мелкочешуйный желтопер <i>Plagiognatops microlepis</i> (Bleeker, 1871)	—«—	Мелкочешуйный желтопер <i>Plagiognatops microlepis</i> (Bleeker, 1871)	Вэйцзян, озера Цзинбоху, Ляньхуань
Подуст-чернобрюшка <i>Xenocypris argentea</i> (Basilewsky, 1855)	—«—	Подуст-чернобрюшка <i>Xenocypris makrolepis</i> Gunter	Бассейн Амура
Трогуб <i>Opsariichthys unicrostris amurensis</i> (Dybowski) Berg	—«—	Трогуб <i>Opsariichthys unicrostris amurensis</i> (Dybowski) Berg	—«—



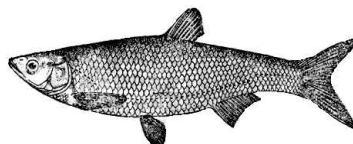
Elopichthys bambusa – желтощек



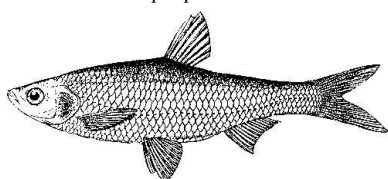
Opsarriichthys uncirostris amurensis – троугуб



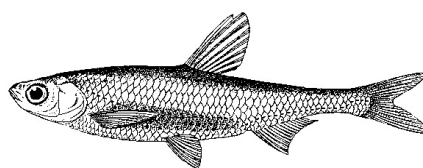
Hemiculter lucidus – уссурйская (ханкайская) востробрюшка



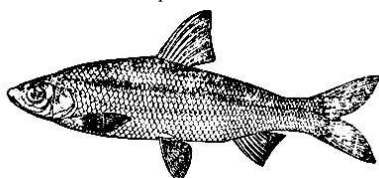
H. leucisculus – корейская востробрюшка



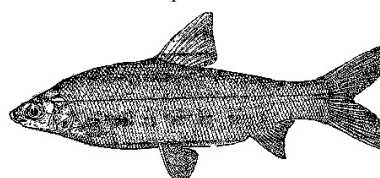
H. leucisculus leucisculus – обыкновенная востробрюшка



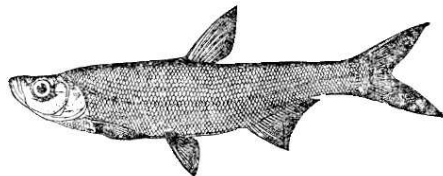
H. leucisculus warpachowskii – буирнурская востробрюшка



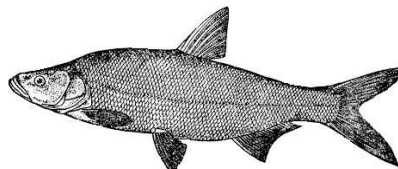
Xenocypris argentea – подуст-чернобрюшка



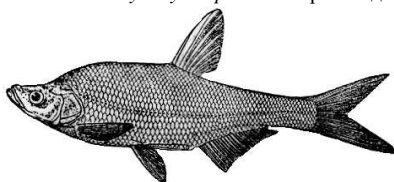
Plagiognathops microlepis – мелкочешуйный желтопер



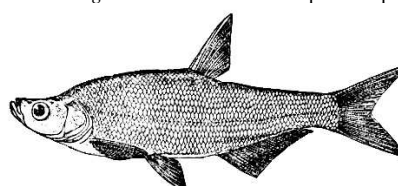
Chanodichthys erythropterus – верхогляд



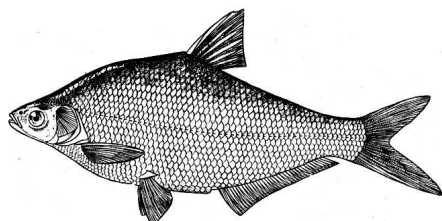
C. mongolicus – монгольский краснопер



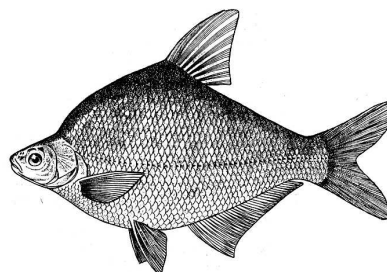
Chanodichthys dabryi – горбушка ханкайская



Culter alburnus – уклей



Parabramis pekinensis – белый амурский лещ



Megalobrama terminalis – черный амурский лещ

Рис. 1. Виды рыб подсемейства Cultrinae

рыб. Однако нигде в бассейне р. Амур уклееподобные не достигают такой высокой численности, как в озере Ханка, являющемся самой южной частью бассейна. В начале прошлого века исследователи так и называли это озеро «верхогляжье» (Каневец, Розов, 1934). Очень высокую численность в озере имеют верхогляд, монгольский краснопер и в особенности эндемики – горбушка и ханкайская востробрюшка. В этом озере, самом крупном пресноводном водоеме на Дальнем Востоке, доля уклееподобных рыб в промысле составляет от 22 до 89% от общего улова (Таразанов, 2001). Уловы верхогляда в отдельные годы достигали 120 т, монгольского краснопера – до 30 т, горбушки – свыше 130 т. Запасы ханкайской востробрюшки в озере по разным оценкам могут быть сравнимы с запасом горбушки или даже с запасом всех уклееподобных озера.

Важно отметить, что вопрос о таксономическом статусе верхогляда озера Ханка еще не решен окончательно. Китайские систематики считают амурского верхогляда подвидом ханкайского. В наших последних работах (Курдяева, 1998; Шаповалов, 1999) высказываются предположения о неоднородности структуры популяции верхогляда озера и необходимости уточнения его статуса в бассейне Амура.

Однако есть среди них и немногочисленные и редкие виды. Так, уклея и подуст-чернобрюшка не обладают большой численностью, а черный амурский лещ и желтопер вообще занесены в Красную книгу.

Однако кроме различий есть некоторые черты биологии, объединяющие эту филогенетическую группу рыб. Это в первую очередь касается особенностей размножения.

Так, в частности, в литературе еще нет единого мнения о том, порционно или единовременно он происходит. В.Н. Ивановым (1985) установлено, что у уклееподобных отмечаются общие закономерности формирования конечной плодовитости. Им свойственно постоянное пополнение количества желтковых ооцитов за счет резервного фонда ооцитов (протоплазматический рост) вплоть до достижения яичниками IV завершённой стадии зрелости. Причем у всех изученных пяти видов рыб (уклея, горбушка, верхогляд, монгольский краснопер, уссурийская востробрюшка), по данным В.Н. Иванова (1985), пополняется в основном первая группа ооцитов (наиболее крупных). Таким образом, максимальный уровень потенциальной плодовитости у них устанавливается лишь к IV стадии зрелости. На преднерестовой IV – V стадии зрелости им отмечено снижение потенциальной плодовитости у этих видов рыб за счет резорбции части овоцитов. Особенности формирования плодовитости у уклееподобных В.Н. Иванов (1985) связывает с южным происхождением, отмечая, что эволюция репродуктивных адаптаций у них шла таким образом, что основные энергетические ресурсы организма идут на ускоренный рост и значительное увеличение количества ооцитов. Однако эти ресурсы не обеспечивают завершения роста всех ооцитов, поэтому большая часть их, резорбируясь, используется на завершающих этапах как резерв питательных веществ. Данная картина формирования плодовитости характерна также для черного (Курдяева, 2000) и белого леща, желтощека (Макеева и др., 1965), мелкочешуйного желтопера и, отчасти, для подуста-чернобрюшки (Курдяева, Шкарина, 1998). Индивидуальный нерест проходит в сжатые сроки, и единовременно выметывается до 85 % ооцитов, составляющих первую порцию. Наиболее ярко единовременность нереста выражена у верхогляда и подуста-чернобрюшки, причем у последнего почти полностью осуществлен переход к единовременному икрометанию (Курдяева, 1998; Курдяева, Шкарина, 1998).

Таким образом, они представляют собой некую промежуточную группу, у которой в ходе оогенеза образуется не одна порция ооцитов, но индивидуальный нерест протекает практически единовременно с выметом первой, самой большой порции (Макеева и др., 1965). Таким образом, механизм становления абсолютной плодовитости у *Cultrinae* значительно отличается от такового как у моноциклических, так и у остальных изученных полициклических рыб (как с единовременным, так и с порционным икрометанием) (Иванов, 1985).

Нерест всех исследуемых рыб происходит в летние месяцы – июнь–июль. Растянутасть нереста связана с неодновременным созреванием особей. По мнению авторов, изу-

чавших экологию нереста уклееподобных рыб бассейна Амура (Крыжановский и др., 1951; Никольский, 1956), основная масса видов этой группы – пелагофилы. Некоторые (монгольский краснопер, горбушка) обладают слабосклеиваемой икрой, но развитие личинок пелагическое (Попова, 1951; Крыжановский и др., 1951). В.П. Курдяева (2000) отмечает, что зачастую разработка экологической классификации рыб Амура основывалась на визуальных наблюдениях и опросных данных.

С учетом данных последних лет, касающихся вопросов размножения, классификацию уклееподобных по экологии нереста можно представить следующим образом. Вреохляд, белый лещ, ханкайская и обыкновенная востробрюшки, желтощек, подуст-чернобрюшка и троегуб имеют неклеиваемую икру, у которой отсутствует вторичная оболочка. Эта икра неклеиваемая и типично пелагическая. Эти рыбы ведут преимущественно пелагический образ жизни как в реках, так и в озерах.

Такие представители подсемейства, как черный лещ, монгольский краснопер, горбушка, уклея, желтопер и корейская востробрюшка имеют клейкую (димерсальную) икру, снабженную вторичной оболочкой (хорионом), что характерно для субстратофильных рыб. Известно (Никольский, 1956; наши данные), что уклея нерестится в зарослях рдеста, а остальные рыбы также для нереста предпочитают места на течении вблизи берегов, заросших растительностью, и ведут в основном придонно-пелагический образ жизни, предпочитая речные биотопы. Личинки их также, по-видимому, пелагические (Таразанов, 2001).

Таким образом, мы видим, что особенностями этой группы рыб является широкий спектр экологических типов:

- большое разнообразие размеров и формы тела;
- большое разнообразие типов питания – практически все основные, характерные для рыб китайского равнинного комплекса, кроме бентофагов. С этим же связано и то, что они в основном ведут пелагический и придонно-пелагический образ жизни.

Однако для всех рыб подсемейства характерны общие особенности формирования плодовитости и экологии нереста. Нерест их в основном связан с пелагиалью, и даже у рыб с димерсальной икрой развитие личинок полупелагическое.

Общеизвестно, что большое видовое разнообразие является одним из признаков прогрессивного развития филогенетических групп. По-видимому, группа рыб подсемейства уклееподобных в настоящее время представляет собой прогрессивно эволюционирующую группу рыб, формирование которой было связано с некоторыми особенностями биогеоценотической среды обитания.

Известно (Никольский, 1956, 1971, 1980), что рыбы китайского равнинного комплекса произошли от какой-то разновидности усачей Южной Азии типа рыб рода *Rothe* и близких к ним. Им же отмечено (Никольский, 1980), что рыбы, входящие в один фаунистический комплекс, характеризуются сходством ареала распространения и приспособления к абиотическим условиям. Приспособления к биотическим условиям связаны с выходом из противоречий из-за пищи с другими видами, слагающими комплекс, с определенным типом динамики стада, а также с воздействием хищников и паразитов, свойственных этому комплексу. При этом приспособления для выхода из противоречий из-за пищи заключаются в расхождении в характере питания разных видов в пределах одного комплекса, что обеспечивает меньшую напряженность пищевых отношений.

Таким образом, в отношении формирования подсемейства *Cultrinae* мы можем сказать следующее. По типу питания основная масса рыб китайского равнинного комплекса – бентофаги (Никольский, 1980). В то же время среди *Cultrinae* чистых бентофагов нет (рис. 2). По-видимому, в результате борьбы за существование, и в первую очередь из-за конкуренции на основе питания бентосом, какие-то слабо специализированные предковые формы усачей стали переходить к пелагическому образу жизни. Дальнейшая их эволюция шла по пути наиболее глубокого и эффективного использования этой среды (Тимофеев-Рессовский и др., 1977).

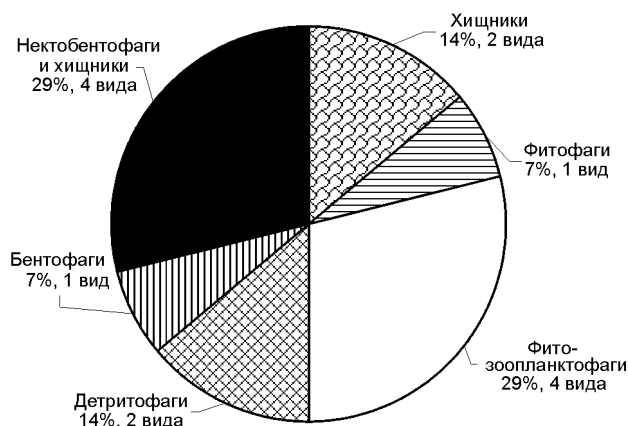


Рис. 2. Соотношение видов (%) уклеподобных рыб Амура по типу питания

В результате возникновения ряда адаптаций, связанных с более глубоким приспособлением видов к наиболее полному освоению этой зоны, на фоне, по-видимому, слабой конкуренции с другими представителями этого комплекса возник этот своеобразный «комплекс внутри комплекса», характеризующийся практически всеми признаками фаунистического (Никольский, 1980).

Помимо сходства ареала распространения и приспособленности к его абиотическим условиям, для него характерны

свои внутренние отношения хищник – жертва и связанные с ними различные типы динамики стада. Весьма специфичны и присущи только этой группе рыб закономерности формирования плодовитости. Близка у них и экология нереста и развития личинок. Так же, как и в «настоящих» фаунистических комплексах, в нем наблюдается расхождение в характере питания разных видов в целях снижения пищевой конкуренции.

Таким образом, подсемейство *Cultrinae* представляется нам как прогрессирующая филогенетическая группа, которая в настоящее время находится в расцвете своей эволюции, особенно в условиях, близких к исходным для всего комплекса. Подобные условия в пределах бассейна Амура существуют в бассейне озера Ханка, которое можно назвать «царством *Cultrinae*».

Литература

- Богущая Н.Г., Насека А.М. Круглоротые и рыбы озера Ханка. СПб.: Госниорх, 1997. 89 с.
- Боруцкий Е.В. Материалы о питании амурского подуста (*Xenocypris macrolepis* Bleeker) // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945 – 1949 гг. М.: МОИП, 1950. Т. 1. С. 318–330.
- И Бе-лу, Чжу Цзи-жун. К изучению родов *Culter* и *Erythroculter* в Китае // Acta hydrobiologica Sinica. 1959. № 2. С. 170–197.
- Иванков В.Н. Плодовитость рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1985. 87 с.
- Иванков В.Н. Строение яйцеклеток и систематика рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1987. 158 с.
- Иванков В.Н., Курдяева В.П. Систематические различия и экологическое значение строения оболочек яйцеклеток рыб // Вопр. ихтиол. 1973. Т. 13, вып. 6 (83). С. 1035–1045.
- Каневец Д.А., Розов В.Е. Озеро Ханка как рыбохозяйственная единица // Рыбн. хоз-во Дальнего Востока. 1934. Вып. 1–2. С. 71–79.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. Материалы по развитию рыб реки Амура // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. М.: МОИП, 1951. Т. 2. С. 5–222.
- Крыхтин М.Л., Горбач Э.И. Темп полового созревания и плодовитость желтошека *Elopichthys bambusa* в бассейне Амура // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37, № 4. С. 506–511.
- Курдяева В.П. Оогенез горбушки *Erythroculter oxycerphalus* (Bleeker) оз. Ханка // Биологические науки. 1982. № 11. С. 42–49.
- Курдяева В.П. Закономерности размножения верхогляда *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky) и уклея *Culter alburnus* (Basilewsky) в озере Ханка // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 319–342.
- Курдяева В.П. Некоторые данные о гаметогенезе и половом цикле черного амурского леща (*Megalobrama terminalis* (Rich.)) // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 440–452.
- Курдяева В.П., Шкарина Т.В. К биологии мелкочешуйного желтопера *Plagiognathops microlepis* (Bleeker) и подуста-чернобрюшки *Xenocypris macrolepis* Bleeker озера Ханка // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 299–318.

- Лишев М.Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. М.: МОИП, 1950. Т. 1. С. 19–146.
- Макеева А.П., Попова Т.В., Потапова Т.Л. Созревание и размножение некоторых промысловых пелагофильных рыб Амура // Вопр. ихтиол. 1965. Т. 5, вып. 1 (34). С. 97–110.
- Марковцев В.Г. Питание и пищевые отношения рыб подсемейства Cultrinae в южной части озера Ханка: Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 1977. 26 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: АН СССР, 1956. 552 с.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 470 с.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 183 с.
- Попова К.С. Некоторые данные о развитии укля *Culter alburnus* Basilewsky // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. М.: МОИП, 1951. Т. 2. С. 240–250.
- Расс Т.С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: АН СССР, 1953. С. 183–198.
- Рыбы провинции Хэйлунцзян / Сост. Жень Мулянь. Харбин; Хэйлунцзян; Жеминь; Чубаньше; 1981. 187 с.
- Таразанов В.И. Динамика численности и особенности распределения молоди рыб пелагического комплекса озера Ханка в раннем онтогенезе // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып.1. С. 205–216.
- Тимофеев-Рессовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
- Шаповалов М.Е. Размерно-возрастная структура нерестового стада верхогляда *Chanodichthys (Erythroculter) erythropterus* в районе острова Сосновый (Ханкайский заповедник) // Тез. докл. IV Дальневост. конф. по заповедному делу. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 108–109.