

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ НИЖНЕАМУРСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS TUGARINAE*  
(THYMALLIDAE)

П.Б. Михеев

[Mikheev P.B. Sexual dimorphism of Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* (Thymallidae)]

Хабаровский филиал ТИНРО-центра (ХфТИНРО), Амурский бульвар 13А, Хабаровск, 680028, Россия. E-mail: pmikheev@yandex.ru

Pacific Research Fisheries Center, Khabarovsk Branch. 13A, Amursky Blvd., Khabarovsk, 680028, Russia. E-mail: pmikheev@yandex.ru

**Ключевые слова:** Нижнеамурский хариус, *Thymallus tugarinae*, Thymallidae, половой диморфизм.**Key words:** Lower Amur grayling, *Thymallus tugarinae*, Thymallidae, sexual dimorphism.**Резюме.** Приводятся данные о половом диморфизме нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* р. Анюй (приток Нижнего Амура) по биологическим и морфологическим признакам. Половозрелые самцы крупнее одновозрастных самок, характеризуются более интенсивной окраской тела и плавников. Отмечены отличия в размерах плавников, некоторых пропорциях тела и длине нижней челюсти. В особенностях полового диморфизма нижнеамурских хариусов о-ва Сахалин, р. Анюй и р. Хор выявлен ряд отличий, что, возможно, свидетельствует о географической изменчивости этого явления.**Summary.** Data on sexual dimorphism in morphology and biology of Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* from Anyui River (right tributary of Lower Amur) are presented. Mature males are larger than even-aged females and have more intensive body and fins coloration. Differences in fins size, in several body proportions and lower jaw length are detected. Sexual dimorphism of Lower Amur graylings from Anyui and Khor Rivers and from Sakhalin Island is characterized with a number of variations probably indicating geographical variability of this phenomenon.

## ВВЕДЕНИЕ

Таксономическое положение хариусов *Thymallus* реки Амур долгое время было спорным. На настоящий момент выяснено, что в амурском бассейне обитает пять видов хариусов, одним из которых является нижнеамурский хариус *Th. tugarinae* [Антонов, 2001; Шедько, 2001; Книжин и др., 2004, 2007; Bogutskaya et al., 2008 и др.]. Как и другие представители рода, он характеризуется отличиями особенностей биологии и морфологических параметров самцов и самок. Некоторые данные о половом диморфизме этого хариуса имеются в работах П.Я. Тугариной и В.С. Храмовой [1980, 1981], а также С.Н. Сафронова с соавторами [2001, 2003]. Однако детально авторами этот вопрос не рассматривается. Цель работы – проанализировать отличия биологических и морфологических особенностей самок и самцов нижнеамурского хариуса, обобщить полученные результаты с литературными данными.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили сборы нижнеамурского хариуса проводившиеся в июле 2009 года в среднем течении р. Анюй. Длина реки 393 км, впадает в Амур в 794 км от его устья. Лов проводили ставными и сплавными сетями сечением ячеи 25 мм. Были отловлены и зафиксированы в 4% растворе формальдегида 31 самка и 32 самца нижнеамурского хариуса. Материал обрабатывали после фиксации в лабораторных условиях по стандартным методикам [Правдин, 1966]. Возраст определяли по чешуе с использованием бинокуляра МБС-12 при увеличении 50х. В работе приводится только длина по Смитту и полная масса тела. Рост описывали уравнением Бергаланфи. В основу расчетов

взяты абсолютные значения длины и массы тела каждой рыбы. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами, реализованными в пакете прикладных программ SYSTAT [Wilkinson, 1988]. В связи с тем, что половой диморфизм морфологических признаков у нижнеамурского хариуса начинает проявляться с наступлением полового созревания [Зиновьев, 2005; Михеев, 2009], для сравнительного анализа морфологических параметров нами были отобраны только половозрелые особи – 18 самок и 13 самцов. Промеры хариусов выполняли по общепринятым в ихтиологической практике методикам [Световидов, 1936; Правдин, 1966], с той разницей, что измерение пластических признаков велось не от начала maxillare, а от конца рыла. Различия считали статистически достоверными при значениях *t*-критерия Стьюдента превышающих пороговые на 5% уровне значимости ( $p = 0,05$ ).

При оценке зависимости массы тела от длины, дополнительно были использованы данные по хариусам р. Хор (26 самцов, 43 самки), отловленным в мае 2007 года. Для сравнения числа склеритов, формирующихся в годовой зоне чешуи самцов и самок, в дополнение к имеющимся были использованы материалы по нижнеамурскому хариусу р. Анюй, собранные в течение 2008 года (34 самца, 35 самок).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возраст хариусов в анализируемой выборке от 1+ до 5+ лет. Двухлетки и трехлетние (1+ и 2+ лет) особи ювенальные, тогда как рыбы возраста 3+ лет и старше половозрелые. Распределение рыб по возрастным группам выборок хариусов разного пола имеет одновершинный характер (табл. I). Выборка самцов нижнеамурских хариусов состоит из рыб возраста от 1+ до

Таблица I

## Длина, масса тела и возрастной состав выборок самцов и самок нижеамурского хариуса р. Анюй

Возраст, лет	Самцы	N, экз	Самки	N, экз
2+	$115,7 \pm 1,76$ (111,9-123,0) $20,0 \pm 1,19$ (17,8-25,3)	6	$115,7 \pm 4,00$ (107,0-126,1) $20,9 \pm 2,98$ (16,4-29,6)	4
3+	$177,1 \pm 2,70$ (150,8-190,0) $78,1 \pm 3,41$ (46,9-92,3)	13	$172,1 \pm 3,44$ (154,7-186,5) $70,6 \pm 5,17$ (49,7-96,8)	9
4+	$214,8 \pm 2,92$ (198,5-230,4) $145,3 \pm 7,77$ (119,0-194,8)	10	$209,2 \pm 3,55$ (187,7-224,8) $132,9 \pm 7,08$ (96,0-166,2)	14
5+	$248,8 \pm 7,16$ (240,0-263,0) $230,5 \pm 26,79$ (189,3-280,8)	3	$234,2 \pm 9,90$ (224,3-244,1) $197,2 \pm 29,00$ (168,2-226,2)	2
			$246,6 \pm 8,60$ (238,0-255,2) $224,4 \pm 24,83$ (199,5-249,2)	2

**Примечание:** над чертой длина тела (мм), под чертой масса тела (гр); перед скобками среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка, в скобках - пределы варьирования.

4+ лет. Преобладают незрелые двухлетние (18,7%) и трехлетние (40,6%) экземпляры. Возрастной ряд самок шире, включает особей возраста до 5+ лет включительно. Преобладают незрелые трехлетки (2+ - 29,0%) и половозрелые четырехлетние особи (3+ - 45,2%).

В литературе предельный возраст хариуса бассейна р. Амур составляет 6+ лет для рыб реки Хор (бассейн р. Усури), 7+ лет для хариусов р. Амгунь [Тугарина, Храмова, 1981] и 12+ лет для водоемов северо-западного Сахалина [Сафронов и др., 2001]. Особенности морфотипа и окраски хариусов этих водотоков [Сафронов и др., 2003], а также районы сбора материала [Тугарина, Храмова, 1981] указывают на то, что в работах приводятся данные именно о *Th. tugarinae*. В уловах хариусов рек Хор и Амгунь в возрасте 3+ и 4+ лет доминируют самки. Причем среди рыб р. Амгунь количество самок в этих возрастных группах превосходило число самцов примерно в два раза. В старших возрастных (от 5+ лет и старше) группах хариусов этих рек преобладают самцы. Однако данное утверждение может быть спорным из-за малочисленности старшевозрастных рыб. Выборка нижеамурских хариусов северо-западной части о. Сахалин [Сафронов и др., 2001] составляет 495 экз., среди которых значительная доля приходится на старшевозрастных особей. В популяциях хариусов водоемов этого региона отмечается заметное доминирование самок в возрастных группах младше 6+ лет. Самцы начинают численно преобладать с восьмилетнего (7+) возраста. Самок старше 9+ лет в уловах из этих водотоков нет. Вероятной причиной этого явления авторы [Сафронов и др., 2001] считают более высокую смертность самок в половозрелый период жизни. Е.А. Зиновьев [2005] также говорит о меньшей жизнеспособности взрослых самок у хариусовых *Thymallidae*, проявляющейся в численном доминировании самцов на поздних стадиях жизненного цикла рыб и преобладании самок на ранних. Возможно, что данный факт является причиной доминирования половозрелых самок над самцами в анализируемой нами выборке нижеамурского хариуса р. Анюй.

Заметно отличие средних значений длины и массы тела половозрелых самцов и самок нижеамурского хариуса р. Анюй. Самки характеризуются достоверно

меньшими средними величинами линейных и весовых характеристик в возрастных группах 3+ и 4+ лет (табл. I).

Зависимости длины и массы тела от возраста описаны уравнением Бергаланфи, значения коэффициентов которого для самцов и самок отличаются (табл. II).

Данное уравнение, используемое при описании линейного роста, имеет вид:

$$Lt = L_{\infty} \times [1 - e^{-Kx(t-t_0)}],$$

где  $L_{\infty}$  - асимптотическая длина,  $K$  - коэффициент роста Броуди,  $t_0$  - теоретический возраст в котором рыба имела бы нулевую длину, если бы всегда росла в соответствии с этой зависимостью [Рикер, 1979].

Уравнение Бергаланфи, применяемое для описания зависимости массы тела от возраста, имеет на один коэффициент больше, чем модель, используемая при описании линейного роста. Данная функция, используемая для описания весового роста, имеет вид:

$$Wt = W_{\infty} \times [1 - e^{-Kx(t-t_0)}]^b,$$

где  $W_{\infty}$  - асимптотическая масса,  $K$  и  $t_0$  - коэффициенты уравнения Бергаланфи, используемого для описания линейного роста,  $b$  - коэффициент степени из зависимости массы тела ( $W$ , кг) от его длины ( $L$ , см) [Beverton, 1994]. Последняя описывается степенной функцией (уравнением аллометрического роста):

$$W = a \times L^b,$$

где  $a$  и  $b$  - коэффициенты [Мина, Клевезаль, 1976].

Уравнения, использованные нами, относительно хорошо описывают связь линейных и весовых характеристик рыб с возрастом, о чем свидетельствуют приемлемые величины ошибок и высокие значения коэффициентов детерминации (табл. II). Большие значения коэффициентов  $L_{\infty}$  и  $W_{\infty}$  самцов, при меньшем значении  $K$  и  $t_0$ , являются следствием большей интенсивности их линейного и весового роста (табл. I, рис. 1). Полученные значения показателя  $b$  у самок и самцов близки, что является следствием того, что в одинаковых размерных классах средние значения массы тела половозрелых особей разного пола, в анализируемой нами выборке, отличаются незначительно. Отметим, что последнее, скорее всего, является следствием физиологического состояния рыб в период сбора материала. Все половозрелые самцы и самки, собранные нами, характеризовались посленерестовым состоянием,

ем гонад (шестая стадия зрелости). Поэтому в дополнение к имеющимся результатам была проанализирована зависимость массы тела от длины хариусов р. Хор (26 самцов, 43 самки), которые были отловлены в мае 2007 года. Среди отловленных рыб (как самцов, так и самок) соотношение ювенальных и половозрелых особей было близко 1:1. Гонады зрелых самцов и самок находились на четвертой стадии зрелости гонад. Значения коэффициента  $b$  уравнения степенной функции, использованного для описания зависимости массы тела от длины самок, было равным  $3,33 \pm 0,07$ , самцов –  $3,15 \pm 0,12$ . Такая разница значений коэффициента  $b$  является следствием различий по массе тела рыб разного пола в одном размерном классе. Половозрелые самки, находящиеся в преднерестовом состоянии, тяжелее самцов одного с ними размера. Таким образом, при анализе зависимости массы тела от длины самцов и самок нижеамурского хариуса необходимо учитывать физиологическое состояние рыб, которое напрямую зависит от периода сбора материала.

и линейных характеристиках производителей (более крупные размеры самцов), а также закапывание самками икры, с формированием нерестовых бугров, являются известными особенностями всех представителей этого рода. По данным Е.А. Зиновьева [2005], в период размножения хариусовые бугры не формируют, но у самок часто отмечаются «копательные» движения, что в совокупности с более крупными размерами самцов свидетельствует о наследственной детерминированности и древности этих явлений.

Поскольку формирование числа склеритов в годовой зоне чешуи нижеамурского хариуса происходит параллельно его линейным приростам [Михеев, Гуль, 2009], сравнение половозрелых самцов и самок по этому признаку представляется интересным. Однако количество особей разного пола старше 3+ лет в нашей выборке крайне мало. Поэтому было проведено объединение имеющихся в нашем распоряжении выборок нижеамурских хариусов р. Анюй старше 4+ лет. В анализ не включены особи, которые сильно отличались

Таблица II

Значения коэффициентов уравнения Бергаланфи использованного при описании линейного и весового роста самцов и самок нижеамурского хариуса р. Анюй

Пол	Коэффициент $\pm$ стандартная ошибка				R2
	$L_{\infty} / W_{\infty}$	K	$t_0$	b	
Самцы	$314,91 \pm 22,28 / 501,3 \pm 47,05$	$0,35 \pm 0,05$	$-0,12 \pm 0,10$	$3,23 \pm 0,08$	$0,97 / 0,98$
Самки	$279,22 \pm 15,43 / 333,1 \pm 25,71$	$0,42 \pm 0,06$	$-0,09 \pm 0,11$	$3,21 \pm 0,10$	$0,95 / 0,99$

Примечание: перед косой чертой приводятся значения коэффициентов уравнения Бергаланфи, использованного для описания линейного роста; после косой черты – значения коэффициентов данной функции, применяемой для описания весового роста.

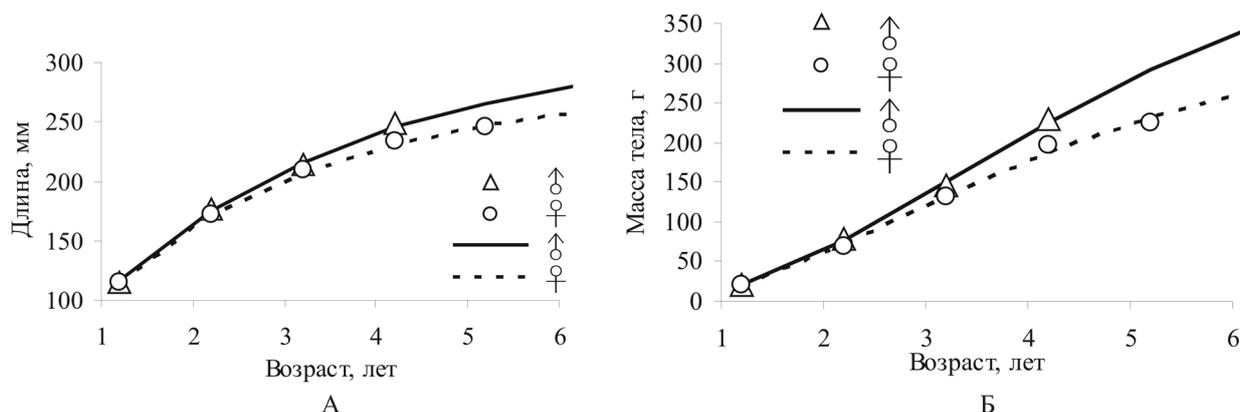


Рис.1 Зависимость длины (А) и массы (Б) тела самцов и самок нижеамурского хариуса р. Анюй от возраста. Зависимости сглажены уравнением Бергаланфи (см. текст)

Более интенсивный линейный и весовой рост самцов хариусов отмечали П.Я. Тугарина и В.С. Храмова [1981] для рыб рек Хор и Амгунь, а также С.Н. Сафронов с соавторами [2001] для хариусов северо-западного Сахалина. По мнению Е.А. Зиновьева [2005], более крупные размеры самцов характерны для большинства хариусовых, что также отмечено у многих лососевидных рыб-литофилов. Например, весьма заметные различия размеров одновозрастных самок и самцов характерны для тихоокеанских лососей *Oncorhynchus*. Яркий половой диморфизм в морфологических особенностях

по росту от хариусов анализируемой нами выборки. Таким образом, было проанализировано число склеритов в третьей, четвертой и пятой годовых зонах чешуи самок и самцов нижеамурского хариуса р. Анюй, собранных в 2008-2009 гг. (число склеритов в несформировавшейся годовой зоне не учитывали). Было выявлено, что средние значения количества склеритов во всех проанализированных годовых зонах половозрелых самцов и самок хариуса заметно отличаются. Половозрелые самки характеризуются меньшими средними величинами этого признака (табл. III). Однако, в связи с широкими пре-

делами варьирования количества склеритов в годовых зонах, не удалось выявить статистически достоверных различий с использованием *t*-критерия Стьюдента.

Помимо исследования биологических особенно-

словлена спецификой нерестового поведения хариусов и частью носит атавистичный характер.

У всех самок хорошо развит мочеполовой сосочек, что не отмечено у самцов (рис. 2). Е.А. Зиновьев [2005]

Таблица III

**Количество склеритов в годовых зонах чешуи половозрелых самцов и самок нижеамурского хариуса р. Анюй**

Годовая зона чешуи	Число склеритов в зоне $M \pm m$ (lim) ♂	Число просмотренных зон ♂	Число склеритов в зоне $M \pm m$ (lim) ♀	Число просмотренных зон ♀	t
Третья	13,5±0,36 (8-17)	34	12,7±0,32 (9-17)	34	1,61
Четвертая	11,0±0,28 (8-14)	22	10,2±0,32 (8-15)	22	1,63
Пятая	9,8±0,77 (7-11)	13	8,4±0,24 (7-9)	10	1,52

стей нижеамурского хариуса р. Анюй проводился сравнительный анализ морфологических параметров самцов и самок. Были выявлены достоверные отличия особей разного пола по 9 из 34 проанализированных пластических признаков (табл. IV). В основном половой диморфизм проявляется в отличиях параметров плавников. Пропорции тела и признаки головы подвержены этому явлению в меньшей степени. По меристическим признакам достоверных отличий не отмечено.

Наиболее яркие отличия отмечаются по высоте передней и задней части спинного плавника, отнесенной к длине тела. Самцы характеризуются достоверно большими значениями индексов высоты передней и, особенно, задней части спинного плавника. У трех самцов, из всего числа проанализированных, гипертрофия задней части спинного плавника привела к тому, что последний в сложенном состоянии достигает основания жирового плавника. Помимо этого, самцы характеризуются достоверно большими средними значениями индексов длины парных плавников, а также основания анального плавника. Для самок характерны большие величины индексов антеанального и пекто-вентрального расстояний, высоты анального плавника и длины нижней челюсти.

Как правило, отличия в особенностях строения ротового аппарата свидетельствуют об отличиях в питании. Следовательно, большая длина нижней челюсти самок, возможно, связана с различиями в питании нижеамурских хариусов разного пола. Однако как количественный, так и качественный состав содержимого желудка самцов и самок существенно не различались. По количеству жира, отложившегося на поверхности внутренних органов, достоверных отличий также отмечено не было.

Большие относительные величины антеанального и пекто-вентрального расстояний самок, скорее всего, связаны с тем, что для них характерен больший изгиб нижней стороны тела либо приблизительно равные очертания верхнего и нижнего профиля тела. Самцы, напротив, характеризуются немного большим изгибом дорсальной половины тела.

Самцы, как правило, характеризуются более интенсивной окраской. По данным Е.А. Зиновьева [2005], отличия в окраске тела и в особенности плавников у хариусов становятся наиболее заметными во время нереста. Вполне вероятно, что эта особенность в совокупности с более крупными размерами тела и плавников самцов, а также с большей длиной анального плавника самок обу-

указывает на то, что мочеполовой сосочек характерен для всех половозрелых самок хариусовых, с возрастом он становится крупнее и прилегает к анальному плавнику. Эта особенность является наиболее надежным отличительным внешним признаком хариусов разного пола, поскольку позволяет различать половозрелых самцов и самок в 100% случаев.

В литературе имеются сведения о половых различиях морфологических признаков хариусов сахалинской реки Лангры [Сафронов и др., 2003] и р. Хор [Тугарина, Храмцова, 1980]. Большинство признаков, по которым отмечается половой диморфизм, у рыб из этих водоемов и хариусов р. Анюй совпадают, но имеется и ряд отличий. В отличие от рыб рек Анюй и Хор, для хариусов, населяющих р. Лангры, характерно присутствие достоверных различий самцов и самок по антедорсальному, постдорсальному расстоянию, ширине верхней челюсти и длине жаберной дуги, но отсутствие разницы по антеанальному расстоянию. Хариусы р. Хор, в отличие от рыб рек Анюй и Лангры, характеризуются половыми различиями по одному из счетных признаков. У самцов достоверно больше число ветвистых лучей в анальном плавнике, чем у самок. Вероятно, что последнее связано с наибольшими отличиями этих рыб по длине основания анального плавника, по сравнению с таковыми особей из рек Анюй и Лангры. Помимо этого, в отличие от хариусов этих водоемов, для «хорских» рыб не характерен половой диморфизм по пекто-вентральному основанию, длине грудных плавников и высоте передней части спинного плавника. Полагаем, что выявленные различия в половом диморфизме нижеамурских хариусов из разных частей ареала говорят о географической изменчивости этого явления.

**ВЫВОДЫ**

Для нижеамурского хариуса характерны отличия некоторых биологических и морфологических особенностей самок и самцов, которые становятся заметны с возраста массового полового созревания (3+ лет).

Самки численно преобладают на ранних фазах жизненного цикла, самцы доминируют на его поздних стадиях, что, возможно, вызвано высокой смертностью старшевозрастных самок.

Для половозрелых самцов характерен более интенсивный линейный и весовой рост. Перед нерестом самки, при одинаковой с самцами длине, характеризуются большими значениями массы тела. После нереста

Таблица IV

## Морфологические признаки самцов и самок нижнеамурского хариуса р. Анюй

Признак	Самцы	Самки	t
Lsm, мм	222,7±4,90 (198,5-263,0)	218,1±4,48 (187,7-255,2)	0,68
Пластические признаки в % длины тела по Смитту			
L	94,5±0,16 (93,1-95,0)	94,6±0,14 (93,6-95,7)	-0,45
c	19,9±0,12 (19,0-20,5)	19,6±0,11 (19,0-20,5)	1,31
H	22,7±0,27 (20,7-24,1)	22,9±0,41 (20,4-27,4)	-0,46
h	7,7±0,08 (7,2-8,2)	7,7±0,10 (7,0-8,5)	-0,44
w	14,6±0,19 (13,4-15,8)	14,5±0,16 (13,2-15,4)	0,70
aD	29,3±0,17 (28,4-30,4)	30,0±0,31 (27,7-32,2)	-1,86
pD	39,6±0,20 (38,3-40,8)	39,2±0,38 (36,1-41,7)	0,90
aV	45,9±0,37 (43,8-48,2)	46,8±0,32 (43,3-48,7)	-1,76
aA	70,2±0,51 (66,5-72,2)	72,1±0,18 (70,6-73,1)	<b>-3,65</b>
P-V	28,5±0,56 (25,4-32,0)	30,0±0,25 (27,6-31,0)	<b>-2,46</b>
V-A	26,9±0,28 (25,4-28,9)	27,5±0,22 (26,2-28,6)	-1,85
pl	16,1±0,29 (14,1-17,7)	16,2±0,16 (15,2-17,6)	-0,57
ID	29,1±0,49 (24,6-31,4)	28,9±0,15 (28,0-29,8)	0,45
hD1	14,5±0,21 (13,1-16,0)	12,7±0,12 (12,0-13,7)	<b>5,15</b>
hD2	17,7±0,54 (14,9-21,5)	14,3±0,40 (11,3-17,2)	<b>7,74</b>
IA	10,0±0,22 (8,9-11,7)	9,5±0,13 (8,6-10,7)	<b>2,01</b>
hA	12,0±0,15 (11,3-13,0)	12,8±0,15 (12,0-13,8)	<b>-3,98</b>
IP	16,5±0,17 (15,7-18,0)	15,8±0,18 (15,0-17,5)	<b>2,71</b>
IV	17,6±0,28 (16,0-19,4)	16,3±0,19 (14,9-17,5)	<b>3,85</b>
lc1	17,5±0,15 (16,7-18,5)	17,4±0,14 (16,3-18,3)	0,61
lc2	5,6±0,13 (5,0-6,5)	5,6±0,13 (4,7-6,1)	0,23
lc3	18,1±0,26 (16,8-20,4)	17,7±0,23 (16,5-19,7)	1,12
Пластические признаки в % длины головы			
lo	72,7±0,52 (70,0-76,5)	73,0±0,38 (71,1-75,7)	-0,43
r	27,7±0,28 (26,3-30,1)	27,4±0,43 (24,5-30,4)	0,58
op	49,2±0,39 (46,8-51,4)	48,9±0,22 (47,4-50,3)	0,78
lmx	30,4±0,29 (28,4-32,2)	29,8±0,29 (27,9-32,0)	1,38
hmx	9,8±0,15 (8,9-10,7)	9,7±0,22 (7,7-11,3)	0,37
lmd	48,4±0,52 (44,6-50,8)	49,8±0,41 (46,4-52,3)	<b>-2,04</b>
o	27,4±0,38 (25,3-29,6)	27,6±0,30 (25,4-29,6)	-0,44
io	27,3±0,35 (25,5-29,9)	27,2±0,23 (25,5-28,6)	0,34
Hc	79,2±0,93 (74,8-87,1)	80,6±0,93 (74,8-86,8)	-1,09
hc	57,4±0,84 (51,9-62,5)	57,1±0,86 (51,7-63,6)	0,27
l.arc.br	67,0±0,69 (63,2-69,9)	68,3±0,88 (60,5-75,1)	-1,06
l.sp.	10,2±0,30 (7,8-11,3)	10,3±0,19 (8,9-11,7)	-0,27
Меристические признаки			
sb	17,9±0,26 (17-20)	17,7±0,22 (17-20)	0,69
rb	10,7±0,26 (9-12)	10,5±0,13 (10-11)	0,69
ll	83,2±1,22 (75-90)	82,2±0,71 (78-88)	0,77
D1	8,8±0,22 (8-10)	8,9±0,18 (8-10)	-0,10
D2	15,2±0,30 (13-17)	15,1±0,19 (14-16)	0,26
D	24,0±0,30 (22-26)	23,9±0,17 (23-25)	0,19
A1	3,1±0,18 (2-4)	3,1±0,15 (2-4)	-0,20
A2	9,5±0,22 (9-11)	9,1±0,18 (8-10)	1,21
A	12,5±0,18 (12-14)	12,3±0,28 (10-14)	0,81
P	14,7±0,13 (14-15)	15,0±0,18 (14-16)	-1,30
V	10,8±0,15 (10-12)	10,8±0,14 (10-12)	0,16
vert.	57,2±0,36 (55-59)	57,3±0,25 (56-59)	-0,21
pc	14,3±0,43 (13-17)	14,1±0,54 (12-19)	0,37

Примечание. Обозначения признаков: *Lsm* – длина тела по Смитту, *L* – длина без хвостового плавника, *c* – длина головы, *H* – наибольшая и *h* – наименьшая высота тела, *w* – максимальная толщина тела, *aD*, *pD*, *aV*, *aA*, *P-V* и *V-A* – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное, антеанальное, пектоанальное и вентроанальное расстояния, *pl* – длина хвостового стебля, *ID* – длина основания спинного плавника, *hD1* – высота передней части спинного плавника, *hD2* – высота задней части спинного плавника, *IA* и *hA* – длина и высота анального плавника, *IP* и *IV* – длина грудного и брюшного плавников, *lc1* – длина верхней лопасти хвостового плавника, *lc2* – длина средних лучей хвостового плавника, *lc3* – длина нижней лопасти хвостового плавника, *lo* – длина средней части головы, *r* – длина рыла, *op* – заглазничное расстояние, *lmx* – длина верхней челюсти, *hmx* – ширина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *io* – ширина лба, *Hc* – высота головы у затылка, *hc* – высота головы через глаз, *l.arc.br* – длина жаберной дужки, *l.sp.* – длина наибольшей жаберной тычинки, *sb* – число жаберных тычинок на первой левой жаберной дуге, *rb* – число жаберных лучей слева, *ll* – число чешуй в боковой линии, *D1* – число неразветвленных лучей в спинном плавнике, *D2* – число ветвистых лучей в спинном плавнике, *D* – общее число лучей в спинном плавнике, *A1* – неразветвленных лучей в анальном плавнике, *A2* – ветвистых лучей в анальном плавнике, *A* – общее число лучей в анальном плавнике, *P* – в грудном и *V* – в брюшном плавниках, *vert.* – число позвонков, *pc* – число пилорических придатков. Перед скобками – средняя ± ошибка, в скобках – пределы; полужирным шрифтом выделены значения *t*, при которых различия достоверны.

рыбы одинакового размера не отличаются по массе вне зависимости от пола особей.

В связи с отличиями в росте, средние значения количества склеритов в третьей, четвертой и пятой годовых

зонах чешуи самок ниже, чем у самцов. Однако, в связи с широкими пределами варьирования значений этого признака, все различия статистически не достоверны.

Самцы характеризуются большей высотой перед-

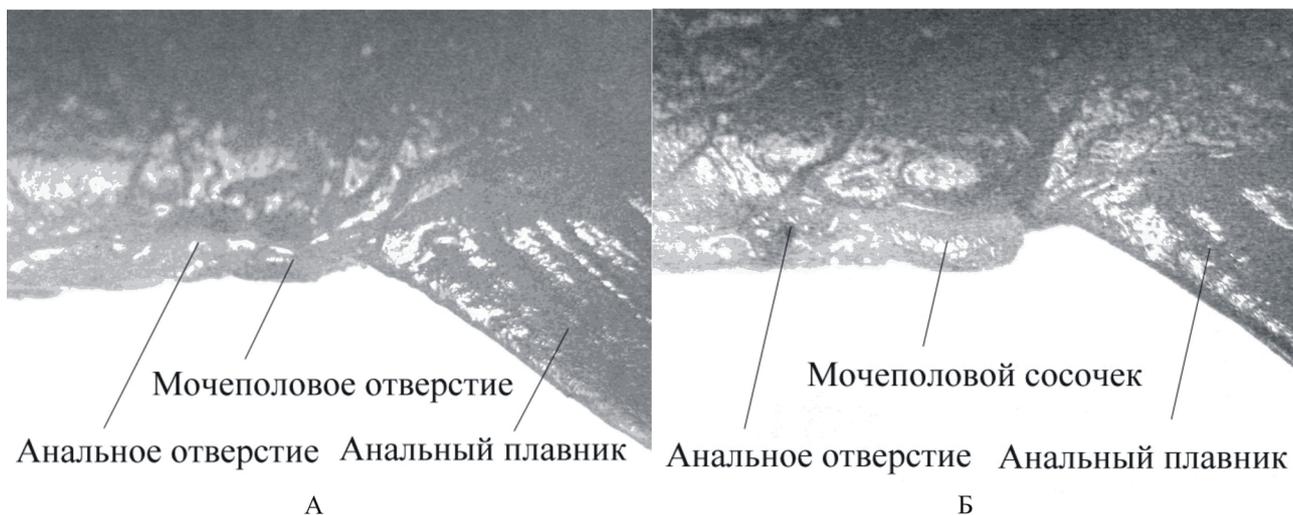


Рис. 2. Внешний вид преанальной области самцов (а) и самок (б) нижеамурского хариуса р. Анюй (длина самца 263 мм, самки 244 мм).

ней и задней части спинного плавника, большими величинами длины парных плавников, а также большей длиной основания анального плавника. У самок больше антеанальное и пектоцентрально-анальное расстояния, длиннее нижняя челюсть и выше анальный плавник. У всех половозрелых самок хорошо развит мочеполовой сосочек, что не отмечено у самцов.

Более интенсивная окраска, а также крупные размеры тела и плавников (спинного и парных) самцов, в совокупности с большей высотой анального плавника самок, возможно, обусловлены особенностями нерестового поведения хариусов и частично несут атавистичный характер.

В особенностях полового диморфизма нижеамурских хариусов о-ва Сахалин, р. Анюй и р. Хор выявлен ряд отличий, что, скорее всего, указывает на географическую изменчивость этого явления.

## ЛИТЕРАТУРА

Антонов А.Л. Материалы о новых лососевидных рыбах из притоков амурского хариуса // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1 Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 264-268.

Зиновьев Е.А. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: автореф. дис. докт... биол. наук. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2005. 70 с.

Книжин И.Б., Вайс С. Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 4. С. 59-76.

Книжин И.Б., Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С. Дж. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (*Thymallidae*) из бассейна Амурского хариуса // Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47. № 2. С. 139-156.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Михеев П.Б. К вопросу о половом диморфизме молоди нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (*Thymallidae*) // Мат. Всеросс. науч. конф., посвящ. памяти акад. К.В. Симакова. Магадан, 2009. в печати.

Михеев П.Б., Гуль А.И. Некоторые биологические признаки нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*

(*Thymallidae*) рек Кур и Анюй // Вопросы рыболовства. 2009 Т.10. № 3(39) С. 518-529.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-ть, 1966. 376 с.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. Пер. с англ. М.: Пищевая пром-ть, 1979. 408 с.

Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д. Распространение и биология амурского хариуса (*Thymallus grubii* Dybowski, 1869) на Сахалине // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 269-276.

Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д., Лежинский С.Н. Таксономическое положение хариуса (род *Thymallus*) Сахалина и правобережных притоков Нижнего Амурского хариуса // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 355-367.

Световидов А. Н. Европейско-азиатские хариусы (Genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. / Зоол. ин-т АН СССР. 1936. Т. 3. С. 183-301.

Тугарина П.Я., Храмова В.С. Морфофизиологическая характеристика амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb. // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 4(123). С. 590-605.

Тугарина П.Я., Храмова В.С. К экологии амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb. // Вопросы ихтиологии, 1981. Т. 21. Вып. 2(127). С. 209-222.

Шедько С.В. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 229-249.

Beverton R. J. H. Notes of the theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish populations // Marine Fisheries Section, American Fisheries Society, Special Publication 1. Beaufort, North Carolina. 1994. 154 p.

Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V., Vasil'eva E.D., Chereshev I.A. The fishes of the Amur river: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwaters. 2008. Vol. 19, No 4, pp. 301-366.

Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P. Birkenbeuel G.K. Systat for windows: Statistics. Version. Evanston: Systat. inc., 1992. 750 p.