

УДК 597.553.2.591.134

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НИЖНЕАМУРСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS TUGARINAE* (SALMONIFORMES: THYMALLIDAE). 2. РОСТ

© 2012 г. П. Б. Михеев, В. И. Островский, Н. Н. Семенченко, Г. В. Новомодный,  
А. П. Шмигирилов, А. Л. Антонов\*, Е. И. Барабанщиков\*\*

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного  
центра – ХфТИНРО, Хабаровск

\* Институт водных и экологических проблем ДВО РАН – ИВЭП, Хабаровск

\*\* Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр – ТИНРО-центр, Владивосток

E-mail: pmikheev@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.08.2011 г.

Приводятся результаты анализа группового роста нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* из 18 рек бассейна нижнего Амура, притоков рек Бурея и Уссури. Используются литературные данные по рыбам о-ва Сахалин. Среди исследованных группировок данного вида не выявлены карликовые и быстрорастущие формы. Показатели роста нижеамурского хариуса в исследованных реках различаются, что определяется разницей в условиях нагула, связанной с географическим положением водотоков, их гидрологическими особенностями, плотностью популяций и другими причинами. Существенно влияние антропогенного фактора. Темп роста *T. tugarinae* ниже, чем других амурских видов хариусов.

*Ключевые слова:* нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae*, Амур, рост.

Нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae* – наиболее многочисленный вид рода *Thymallus* в бассейнах среднего и нижнего Амура, рек южного побережья Охотского моря и северо-западной части о-ва Сахалин. Сведения о росте этого вида крайне ограничены (Михеев, 2008, 2009а; Михеев, Гуль, 2009). Рост отражает биологические свойства вида и в значительной мере определяет динамику его численности (Bertalanffy, 1964; Рикер, 1979).

Цель работы – анализ группового роста нижеамурского хариуса в сравнении с другими видами хариусов Амура.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сведения о районах, времени, способах сбора и объеме материала приведены в сообщении 1 (Михеев и др., 2012).

Часть взрослых рыб обрабатывали на месте в свежем виде. Молодь и часть половозрелых особей фиксировали 4%-ным раствором формальдегида и в дальнейшем подвергали анализу в лаборатории по стандартной методике (Правдин, 1966). Оценивали длину тела по Смитту (АС) и массу тела. Возраст определял один оператор при помощи бинокля МБС-12 с увеличением  $\times 50$  по чешуе, а у крупных особей дополнительно по отолитам и позвонкам. Радиусы годовых колец измеряли в делениях окуляр-микрометра в перед-

нем диагональном направлении от центра чешуи (Зиновьев, 2005).

Ввиду разного состояния половозрелых особей, подвергшихся обработке, а также того, что при консервации происходит некоторое сокращение длины и увеличение массы тела рыбы (Parker, 1963; Барсуков, Световидов, 1966; Takizawa et al., 1994), дополнительно проводили оценку изменения длины и массы тела рыб после фиксации и отмачивания. Выяснили, что у рыб рек Хор и Анюй АС сократилась соответственно на  $0.49 \pm 0.32$  и  $0.85 \pm 0.31\%$ , что, на наш взгляд, несущественно и не может снижать объективность результатов анализа роста, поэтому корректировку длины особей, обработанных в свежем виде, мы не проводили. Масса этих хариусов увеличилась на  $9.15 \pm 3.34$  и  $12.26 \pm 4.32\%$ . Доверительные интервалы полученной разницы сильно перекрываются, различия статистически недостоверны, что позволило объединить полученные данные. Вычисленная средняя величина различия ( $10.1 \pm 1.83\%$ ) была принята как искомая поправка массы тела рыб. Так как большая часть материала была обработана после фиксации и отмачивания, корректировке были подвергнуты оценки массы свежих рыб.

Поскольку выборки собраны в разное время, для корректной оценки роста необходимо учитывать сезонную разницу длины и массы тела одно-возрастных рыб разных проб. В связи с этим про-

**Таблица 1.** Уравнения зависимости длины тела ( $L = AC$ , мм) от радиуса чешуи ( $R_q$ , мм<sup>-2</sup>), а также значения ( $M \pm m$ ) параметров этих уравнений и степенной функции, которая описывает зависимость массы тела ( $W$ , г) от длины нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* исследованных рек

Водоём	Уравнение	Параметры зависимости $L-R_q / W-L$		$R^2$
		$a$	$b$	
Акша Ануй, течение:	$L = a \times R_q^b$	$4.12 \pm 1.03$	$0.81 \pm 0.05$	$0.93$
		$7.41 \pm 2.13$	$3.11 \pm 0.05$	$0.99$
– нижнее	$L = a \times R_q^b$	$6.07 \pm 1.11$	$0.72 \pm 0.03$	$0.90$
		$5.57 \pm 2.52$	$3.18 \pm 0.08$	$0.97$
– среднее	$L = a \times R_q^b$	$6.96 \pm 0.98$	$0.69 \pm 0.02$	$0.90$
		$4.07 \pm 1.22$	$3.24 \pm 0.05$	$0.99$
Кур	$L = a \times R_q^b$	$10.73 \pm 1.04$	$0.78 \pm 0.03$	$0.81$
		$4.94 \pm 1.01$	$3.17 \pm 0.03$	$0.97$
Лимури	$L = a + b \times R_q$	$34.30 \pm 2.72$	$1.24 \pm 0.03$	$0.96$
		$7.57 \pm 1.55$	$3.11 \pm 0.04$	$0.99$
Личи	$L = a \times R_q^b$	$6.29 \pm 0.96$	$0.72 \pm 0.03$	$0.97$
		$7.00 \pm 2.01$	$3.16 \pm 0.06$	$0.99$
Манома	$L = a \times R_q^b$	$12.63 \pm 3.31$	$0.61 \pm 0.09$	$0.83$
		$58.05 \pm 53.31$	$2.72 \pm 0.18$	$0.77$
Нижняя Патха	$L = a \times R_q^b$	$5.29 \pm 0.35$	$0.83 \pm 0.02$	$0.97$
		$12.07 \pm 1.91$	$3.01 \pm 0.03$	$0.99$
Первая Вайда	$L = a \times R_q^b$	$4.49 \pm 0.68$	$0.78 \pm 0.03$	$0.94$
		$20.06 \pm 5.25$	$2.92 \pm 0.05$	$0.99$
Урми	$L = a + b \times R_q$	$75.32 \pm 8.35$	$0.70 \pm 0.05$	$0.85$
		$6.37 \pm 2.20$	$3.10 \pm 0.06$	$0.98$
Яй	$L = a \times R_q^b$	$3.92 \pm 2.61$	$1.54 \pm 0.13$	$0.90$
		$1.14 \pm 0.84$	$3.44 \pm 0.14$	$0.99$
Большая Коломи	$L = a + b \times R_q$	$41.71 \pm 5.25$	$1.14 \pm 0.07$	$0.87$
		$27.27 \pm 6.68$	$2.86 \pm 0.05$	$0.98$
Мальмальта	$L = a \times \log(R_q - b)$	$64.57 \pm 2.01$	$50.02 \pm 0.62$	$0.94$
		$568.2 \pm 520.0$	$3.22 \pm 0.37$	$0.92$
Нижний Мельгин	$L = a \times R_q^b$	$7.38 \pm 1.53$	$0.69 \pm 0.04$	$0.84$
		$2.35 \pm 0.81$	$3.32 \pm 0.06$	$0.97$

Примечание. Приведены данные по особям после фиксации и отмачивания;  $R^2$  – коэффициента детерминации; здесь и в табл. 2–4:  $M \pm m$  – среднее значение показателя и асимптотическая стандартная ошибка.

водили обратные расчисления длины и массы тела хариусов на момент закладки последнего годового кольца чешуи. Использовали связь между длиной тела рыб ( $L = AC$ ) и передним диагональным радиусом чешуи ( $R_q$ ). Для хариусов из наших уловов зависимость длины от радиуса удовлетворительно описывается уравнениями, приведёнными в табл. 1. Массу на момент закладки последнего годового кольца чешуи определяли на основе расчисленных значений длины тела (табл. 2) по зависимости массы тела ( $W$ , г) от длины ( $L =$

$AC$ , мм). Последняя хорошо описывается степенной функцией:  $W = a \times L^b$ , где  $a$  и  $b$  – параметры (Мина, Клевезаль, 1976), значения которых приведены в табл. 1. Были расчислены длина и масса тела особей, у которых на чешуе после зоны сближенных склеритов, или зимней зоны роста, присутствовала зона летнего роста, где склериты располагались на большем расстоянии друг от друга. Линейно-массовые характеристики рыб, по краю чешуи которых было сформировано зим-

**Таблица 2.** Средняя длина (АС, мм) и масса (г) нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* исследованных водоемов на момент закладки последнего годового кольца чешуи

Река	Возраст, лет					
	1	2	3	4	5	6
Акша	<u>84.3 ± 2.1</u> —	<u>137.0 ± 0.5</u> —				
Анхой, течение:	<u>94.6 ± 2.6</u>	<u>152.9 ± 1.8</u>	<u>183.8 ± 4.6</u>	<u>219.2 ± 4.9</u>	<u>247.3 ± 22.7</u>	<u>267.0</u>
— нижнее	<u>11.1 ± 0.9</u>	<u>46.1 ± 1.5</u>	<u>79.6 ± 5.5</u>	<u>135.2 ± 10.1</u>	<u>194.5 ± 52.1</u>	<u>238.5</u>
— среднее	<u>101.1 ± 2.5</u>	<u>163.0 ± 2.1</u>	<u>200.0 ± 3.5</u>	<u>236.1 ± 5.3</u>	<u>254.8 ± 7.1</u>	<u>302.5 ± 22.5</u>
	<u>13.1 ± 1.0</u>	<u>61.4 ± 2.5</u>	<u>120.6 ± 6.9</u>	<u>206.3 ± 15.1</u>	<u>260.7 ± 22.3</u>	<u>458.8 ± 108.7</u>
Гера	<u>98.4 ± 19.6</u>	<u>149.2 ± 4.3</u>	<u>183.3 ± 6.2</u>	<u>194.2 ± 5.9</u>		
	<u>10.6 ± 6.4</u>	<u>36.9 ± 2.8</u>	<u>71.0 ± 5.1</u>	<u>83.0 ± 7.2</u>		
Кур	<u>71.0 ± 1.7</u>	<u>114.7 ± 1.1</u>	<u>145.8 ± 2.3</u>	<u>178.8 ± 4.1</u>	<u>194.7 ± 7.4</u>	
	<u>4.5 ± 0.3</u>	<u>18.9 ± 1.2</u>	<u>43.7 ± 3.9</u>	<u>91.6 ± 6.9</u>	<u>102.5 ± 6.0</u>	
Лимури	<u>76.1 ± 1.8</u>	<u>136.2 ± 1.4</u>	<u>179.0 ± 2.5</u>	<u>183.4 ± 9.9</u>	<u>211.0 ± 5.1</u>	<u>232.1 ± 5.6</u>
	<u>5.5 ± 0.4</u>	<u>33.0 ± 0.9</u>	<u>76.9 ± 3.2</u>	<u>83.7 ± 13.7</u>	<u>128.3 ± 9.9</u>	<u>172.5 ± 12.5</u>
Личи	<u>65.1 ± 1.8</u> —	<u>131.0 ± 5.1</u> —				
Манома		<u>165.0 ± 2.5</u>	<u>191.5 ± 2.7</u>	<u>219.3 ± 4.1</u>		
		—	—	—		
Мачтовая	<u>97.3 ± 0.9</u> —	<u>141.6 ± 3.9</u> —	<u>153.2 ± 4.8</u> —			
Нижняя Патха	<u>62.6 ± 1.2</u>	<u>128.6 ± 2.6</u>	<u>163.6 ± 2.8</u>	<u>205.7 ± 4.2</u>	<u>223.5 ± 8.7</u>	<u>241.8</u>
	<u>3.1 ± 0.2</u>	<u>24.4 ± 0.9</u>	<u>57.3 ± 3.0</u>	<u>91.2 ± 1.5</u>	<u>137.7 ± 5.7</u>	<u>181.4</u>
Первая Вайда	<u>75.9 ± 1.9</u> —	<u>121.8 ± 4.2</u> —	<u>180.0 ± 9.8</u> —			
Таракановка	<u>65.9 ± 1.4</u>	<u>132.8 ± 7.8</u>	<u>180.2 ± 15.9</u>	<u>213.6 ± 12.2</u>		
	<u>3.5 ± 0.2</u>	<u>31.4 ± 6.1</u>	<u>75.2 ± 19.7</u>	<u>123.1 ± 13.0</u>		
Урми		<u>141.2 ± 1.9</u>	<u>176.7 ± 2.4</u>	<u>197.0 ± 3.5</u>		
		—	—	—		
Яй	<u>88.8 ± 3.9</u> —	<u>141.2 ± 2.3</u> —	<u>157.5 ± 4.3</u> —			
Бикин, км от устья:						
—370	<u>57.4 ± 2.4</u>	<u>122.5 ± 1.9</u>	<u>177.3 ± 4.0</u>	<u>216.1 ± 3.0</u>	<u>240.5 ± 3.0</u>	<u>274.0</u>
	<u>2.9 ± 0.5</u>	<u>23.6 ± 1.2</u>	<u>77.2 ± 5.8</u>	<u>129.1 ± 5.5</u>	<u>180.6 ± 5.9</u>	<u>250.0</u>
—300	<u>66.7 ± 0.9</u>	<u>131.0 ± 3.8</u>	<u>191.4 ± 2.3</u>	<u>207.0 ± 2.1</u>	<u>215.5 ± 4.5</u>	
	<u>3.7 ± 0.2</u>	<u>39.3 ± 9.4</u>	<u>91.5 ± 3.2</u>	<u>112.4 ± 4.1</u>	<u>136.5 ± 0.5</u>	
—230	<u>80.5 ± 2.0</u>	<u>149.4 ± 4.5</u>	<u>163.5 ± 12.1</u>	<u>220.7 ± 7.0</u>		
	<u>6.3 ± 0.5</u>	<u>45.0 ± 4.2</u>	<u>56.8 ± 12.4</u>	<u>119.1 ± 8.7</u>		
Большая Коломи	<u>89.3 ± 1.4</u> —	<u>149.7 ± 5.3</u> —	<u>171.8</u> —			
Хор	<u>79.1 ± 1.9</u>	<u>149.2 ± 2.9</u>	<u>202.6 ± 2.9</u>	<u>229.8 ± 5.4</u>		
	<u>5.7 ± 0.6</u>	<u>36.9 ± 2.9</u>	<u>96.4 ± 5.4</u>	<u>167.9 ± 21.0</u>		
Мальмальга		<u>141.0 ± 2.9</u>	<u>179.3 ± 4.3</u>		<u>214.6 ± 8.9</u>	
		—	—		—	
Нижний Мельгин	<u>78.2 ± 3.1</u>	<u>124.3 ± 2.3</u>	<u>167.8 ± 2.6</u>	<u>203.2 ± 5.8</u>	<u>209.9 ± 1.1</u>	
	<u>4.7 ± 0.7</u>	<u>21.4 ± 1.3</u>	<u>58.5 ± 3.4</u>	<u>108.7 ± 10.3</u>	<u>120.1 ± 2.0</u>	
Лангры*		<u>133.1</u>	<u>176.4</u>	<u>204.9</u>	<u>223.9</u>	<u>243.1</u>
		—	—	—	—	—

Примечание. Над чертой — расчисленные и фактические значения длины тела, под чертой — массы; \*данные по: Сафронов и др., 2001.

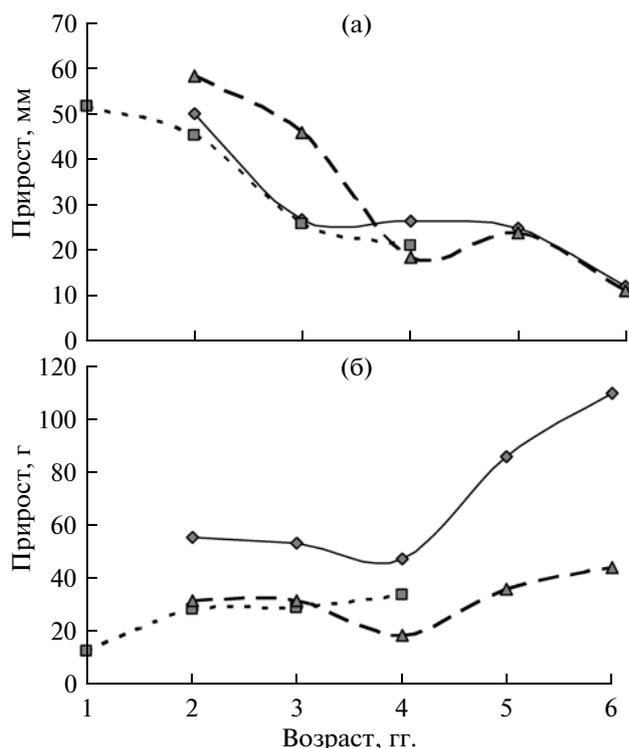


Рис. 1. Приросты длины (а) и массы (б) тела нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* нижнего течения р. Анной (—◆—) и рек Кур (-■-) и Лимури (-▲-), вычисленные по эмпирическим данным.

нее кольцо, использовали для анализа роста без изменений.

При описании зависимости массы тела от длины рыб (табл. 1) некоторых выборок были получены низкие значения коэффициента детерминации  $R^2$  (р. Манома), большие величины ошибок (р. Мальмальта) либо явно завышенные значения показателя степени  $b$  (р. Яй) или  $a$  (реки Большая Коломи и Первая Вайда), что связано с неполным возрастным рядом хариусов в этих пробах. Поэтому расчисление массы тела было проведено для выборок, в которых молодь и взрослые особи представлены наиболее полно (реки Анной, Кур, Лимури, Нижняя Пахта, Нижний Мельгин).

Рост рыб описывали при помощи уравнения Берталанффи (Мина, Клевезаль, 1976). Для этого использовали данные о расчисленной длине рыб в возрастных группах:

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

где  $L_\infty$  — асимптотическая длина,  $K$  — константа, характеризующая скорость достижения  $L_\infty$ ,  $t_0$  — теоретический возраст, в котором рыба имела бы

нулевую длину, если бы всегда росла в соответствии с этой зависимостью (Рикер, 1979).

Достоверность различий размерно-весовых показателей рыб в возрастных группах оценивали по  $t$ -критерию Стьюдента. Статистическую обработку данных проводили с использованием модулей пакета программ Statistica 6.0 с 5%-ным уровнем значимости ( $p = 0.05$ ). Для оценки зависимости темпа роста хариусов от географического положения рек использовали дисперсионный анализ (ANOVA) (Боровиков, Боровиков, 1998).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Внутривидовая изменчивость группового роста нижеамурского хариуса

Как и у большинства рыб, у нижеамурского хариуса с возрастом происходит увеличение весовых и снижение линейных приростов. При этом как линейные, так и весовые приросты характеризуются заметным снижением в период полового созревания (в возрасте 3–4 лет) (рис. 1), что отмечалось рядом авторов для многих видов рыб при активизации их репродуктивной функции (Мина, Клевезаль, 1976). Периодичность роста, подобную этой, отметила Сытина (1964), исследовав особенности раннего онтогенеза хариусов р. Мы (впадает в лиман Амура). Были отмечены задержки в росте и морфологической дифференцировке молоди в периоды интенсивного развития того или иного органа.

Средние значения длины и массы тела у половозрелых самцов нижеамурского хариуса больше, чем у самок того же возраста (табл. 3), что является одним из проявлений полового диморфизма (Михеев, 2009б). Другие исследователи также отмечали меньшие длину и массу самок хариусов рек Хор, Амгунь и водотоков северо-западного Сахалина по сравнению с одновозрастными самцами (Тугарина, Храмова, 1981; Сафронов и др., 2001). По мнению Кошелева (1971), это может быть обусловлено большими затратами ресурсов организма самок на гаметогенез. С возрастом рыба различается, что указывает на значительное расхождение в уровнях соматического и генеративного обмена самок и самцов. Непрерывное увеличение доли последнего в метаболизме самок в ходе онтогенеза может являться одним из факторов, определяющих половой диморфизм в росте и, возможно, более высокий уровень естественной смертности самок (Михеев и др., 2012).

Поскольку существуют различия в длине и массе тела одновозрастных самцов и самок, при сравнении темпа роста хариусов разных рек необходимо учитывать соотношение полов у взрослых особей в уловах. Во всех выборках, где присутствуют взрослые рыбы, соотношение полов близко 1 : 1. Исключение составила весенняя выборка

**Таблица 3.** Средние значения длины и массы тела половозрелых самцов и самок нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*

Река	Возраст, лет	Самцы			Самки		
		Длина, мм	Масса, г	Число рыб, экз.	Длина, мм	Масса, г	Число рыб, экз.
Бикин	3	179.0 ± 3.4	76.7 ± 4.2	23	177.6 ± 3.4	74.3 ± 4.3	32
Кур	3+	187.9 ± 3.1	75.5 ± 3.7	10	179.9 ± 2.9	66.4 ± 3.5	11
Лимури	3+	189.7 ± 3.9	91.7 ± 6.3	8	185.0 ± 1.5	87.1 ± 3.5	9
Нижний Мельгин	3+	197.7 ± 2.8	91.7 ± 4.9	11	184.8 ± 3.2	86.9 ± 3.8	11
Урми	3+	205.0 ± 3.8	95.9 ± 5.8	8	190.0 ± 4.2	77.5 ± 5.4	7
Хор	3+	212.0 ± 6.5	109.4 ± 11.3	7	199.0 ± 2.6	96.8 ± 4.8	18
Аной, среднее течение	3+	214.8 ± 2.9	145.3 ± 7.7	10	209.2 ± 3.5	132.9 ± 7.0	14
Манома	3+	226.4 ± 4.7	153.8 ± 8.3	7	228.2 ± 3.5	134.3 ± 11.7	14
Аной, нижнее течение	3+	229.8 ± 3.2	137.5 ± 3.5	4	218.2 ± 5.3	138.3 ± 5.4	8
Кур	4+	207.4 ± 4.4	108.5 ± 7.8	5	204.1 ± 2.6	103.0 ± 4.5	7
Лимури	4+	214.7 ± 8.0	130.0 ± 11.3	2	198.0	102.1	1
Бикин	4	216.0 ± 1.9	130.5 ± 3.6	30	202.3 ± 2.8	102.4 ± 4.6	19
Нижняя Патха	4+	228.6 ± 5.3	152.0 ± 11.9	7	215.5 ± 1.8	124.1 ± 1.0	6
Урми	4+	230.0 ± 7.0	135.0 ± 10.0	2	215.0	112.0	1
Аной, среднее течение	4+	248.8 ± 7.2	230.5 ± 26.7	3	234.2 ± 9.9	197.2 ± 29.0	2
Аной, нижнее течение	4+	252.7 ± 5.6	200.5 ± 7.0	10	241.0 ± 4.7	168.7 ± 12.2	4
Лимури	5+	230.5 ± 8.7	162.5 ± 15.3	5	233.0 ± 4.5	161.3 ± 7.9	5
Бикин	5	237.2 ± 7.2	175.2 ± 10.6	5	223.8 ± 3.8	149.9 ± 12.9	2
Лимури	6+	253.5 ± 8.7	229.0 ± 16.0	4	232.6 ± 2.3	165.7 ± 6.8	3

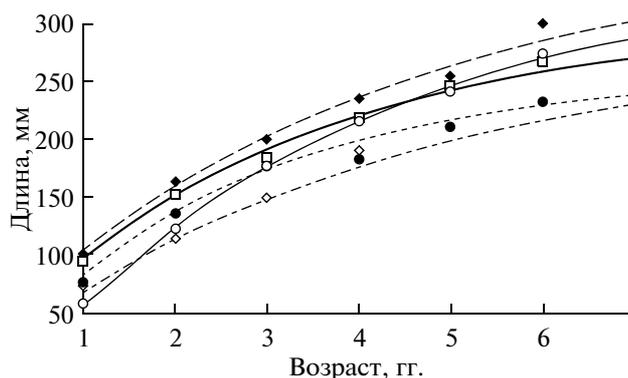
**Таблица 4.** Значения параметров уравнения Берталанффи, использованного при описании зависимости длины тела от возраста нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*

Река	$L_{\infty}$	$K$	$t_0$	$R^2$
Аной, течение:				
– среднее	364.4 ± 39.1	0.23 ± 0.05	-0.43 ± 0.21	0.90
– нижнее	304.8 ± 26.1	0.30 ± 0.06	-0.28 ± 0.19	0.91
Бикин (370 км от устья)	346.3 ± 28.4	0.26 ± 0.04	-0.07 ± 0.06	0.94
Лимури	257.8 ± 7.5	0.36 ± 0.02	-0.07 ± 0.05	0.96
Кур	287.8 ± 26.6	0.22 ± 0.03	-0.21 ± 0.07	0.89

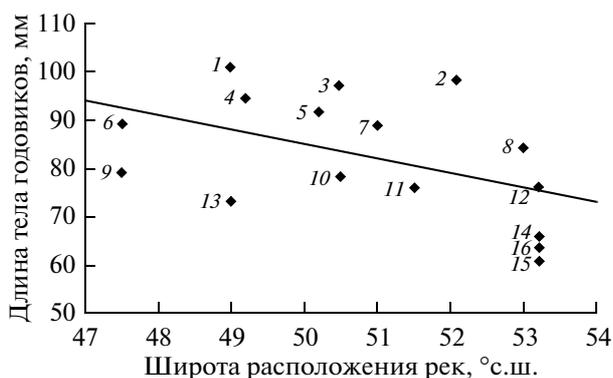
хариусов из р. Хор, в которой доля половозрелых самок была существенно выше (73%), в связи с чем полученные нами оценки длины и массы тела взрослых рыб из этого водоёма могут быть несколько ниже среднепопуляционных. В табл. 2 приводятся расчисленные и фактические данные о длине и массе хариусов исследованных водоёмов на момент закладки последнего годового кольца. Заметно, что одновозрастные хариусы из

разных рек, как правило, хорошо отличимы друг от друга по длине и массе тела.

В связи с отсутствием в нашем распоряжении достаточных сведений о массе хариусов из всех исследованных рек, для выяснения общей картины проводили анализ только линейного роста рыб (табл. 4). Для визуализации данных использовали выборки хариусов, хорошо отличных друг от друга по характеру кривых роста, с наиболь-



**Рис. 2.** Зависимости длины тела от возраста нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* из разных рек: (---♦---) – Анюй, среднее течение; (-□-) Анюй, нижнее течение; (-○-) – Бикин, 370 км выше устья; (---●---) – Лимури; (-◇---) Кур. Зависимости сглажены уравнением Бергаланффи ( $L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$ ); значения его параметров см. в табл. 4.



**Рис. 3.** Зависимость длины годовиков нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* разных рек от географической широты мест обитания –  $y = -2.57x + 213.52$ ,  $R^2 = 0.38$ . Реки: 1 – Анюй, среднее течение; 2 – Гера, 3 – Мачтовая, 4 – Анюй, нижнее течение; 5 – Мальмалта, 6 – Большая Коломи, 7 – Яй, 8 – Акша, 9 – Хор, 10 – Нижний Мельгин, 11 – Лимури, 12 – Первая Вайда, 13 – Кур, 14 – Таракановка, 15 – Нижняя Патха, 16 – Личи.

шим числом возрастных групп и особей в них (рис. 2).

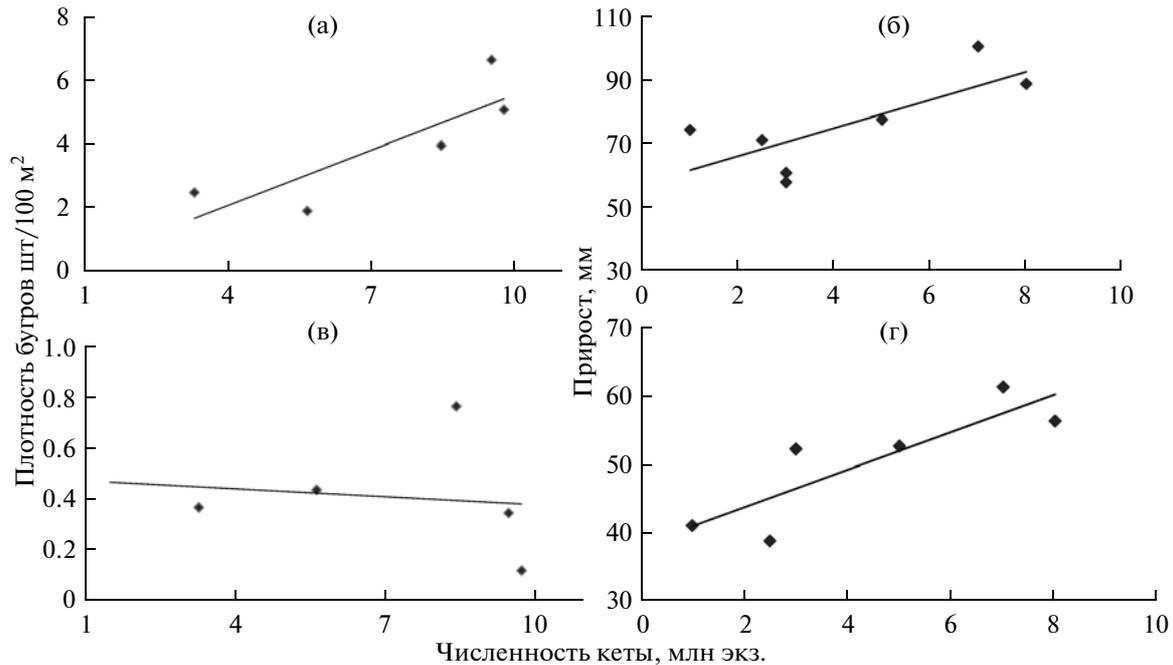
На основании характера линейного роста (рис. 2; табл. 2, 4) исследованные выборки можно разделить на совокупности с высоким (реки Маном и Анюй), низким (реки Кур, Нижний Мельгин, реки бассейна лимана и эстуария Амура) и промежуточным темпом роста рыб (реки Лимури, Хор, Бикин и др.). Следует заметить, что хариусы, рост которых представлен на рис. 2, собраны в крупных водотоках и на участках этих рек, гидрологически сходных между собой. В работах авторов,

анализировавших рост хариусовых (Скопец, 1991, 1993; Черешнев и др., 2002; Коротаева, 2003; Зиновьев, 2005), указывается, что наибольшие различия по росту отмечены между выборками из рек разного типа. В исследованных нами выборках этого не наблюдается. Объединяются выборки из абсолютно разных по характеру водоёмов (табл. 2). Поэтому интересно проанализировать причины установленных различий в росте хариусов.

Помимо наследственности одним из основных факторов, определяющих рост рыб, является их обеспеченность пищей. Известно, что разные реки бассейна Амура, пригодные для обитания хариусов, заметно различаются как по качественному, так и по количественному составу организмов зообентоса (Богатов, 1994) – основному компоненту их питания (Зиновьев, 2005). Состояние кормовой базы мы не оценивали. Однако, по данным Борущкого с соавторами (1952), биомасса бентических организмов амурских водотоков варьирует в значительных пределах – 0.44–29.16 г/м<sup>2</sup>. Из числа исследованных нами рек бассейна Амура имеются литературные данные о бентосе двух его притоков – р. Хор (Леванидова, 1982) и р. Буря (Богатов, 1994). В р. Хор биомасса бентоса в прибрежье гипоритрали в среднем составляет 2.9–9.2 г/м<sup>2</sup>, а в аналогичных биотопах р. Буря она ниже – 0.83–1.19 г/м<sup>2</sup>, что может являться одной из причин низкого темпа роста хариусов в бассейне этой реки.

Существенным фактором, влияющим на рост рыб в естественных условиях, являются климатические условия зоны их обитания. Хариусы, собранные в южных частях ареала (р. Хор), растут заметно быстрее, чем рыбы, обитающие на севере (притоки Буреи и эстуария Амура). Подобная географическая изменчивость роста хорошо известна для других представителей хариусовых Палеарктики (Скопец 1993; Northcote, 1995; Черешнев и др., 2002; Зиновьев, 2005) и является ещё одним подтверждением правомерности правила Бергмана (Мина, Клевезаль, 1976). Кроме того, особенности климата определяют время начала нереста и продолжительность инкубационного периода икры хариусовых (Carmie et al., 1985; Зиновьев, 2005), что впоследствии определяет размеры молоди (Коротаева, 2003).

Для оценки географической изменчивости роста мы исследовали зависимость длины тела годовиков нижеамурского хариуса от широты мест их обитания (рис. 3). В связи со значительной дисперсией проводили анализ ANOVA, который выявил статистически значимое ( $F = 3.27$ ,  $p = 0.042$ ) влияние географической широты расположения рек на длину годовиков хариусов разных популяций. На невысокое значение достоверности аппроксимации  $R^2$  (рис. 3) и величину  $F$ ,



**Рис. 4.** Зависимость плотности бугров на нерестилищах осенней кеты *Oncorhynchus keta* в р. Анюй (а) и р. Хор (в), а также приростов длины нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* в р. Анюй за первый (б) и второй (г) годы жизни от численности амурской осенней кеты: а –  $y = 0.59x - 0.23$ ,  $R^2 = 0.70$ ; б –  $y = 4.40x + 57.21$ ,  $R^2 = 0.56$ ; в –  $y = -0.01x + 0.48$ ,  $R^2 = 0.02$ ; г –  $y = 2.74x + 38.28$ ,  $R^2 = 0.73$ .

близкую к критической при 5%-ном уровне значимости, существенно повлияли невысокие значения длины тела годовиков нижеамурского хариуса из рек Хор, Кур и Большая Коломи (низкие широты). Наиболее вероятной причиной, влияющей на размерный состав особей в последних двух реках, на наш взгляд, является перелов (Михеев, 2008, 2010). Систематическое изъятие крупных и быстрорастущих особей приводит к сокращению возрастного ряда и преобладанию в популяции медленнорастущих рыб, что неоднократно отмечалось для представителей рода *Thymallus* (Никольский и др., 1947; Зиновьев, 1992; Nordwall et al., 2002; Коротаева, 2003; Вокин, 2008). Кроме того, систематический облов влечёт за собой увеличение доли впервые нерестующих особей в половозрелой части облавливаемой группировки, что приводит к снижению среднепопуляционных размеров вымётываемых икринок и, как следствие, личинок, молоди и в конечном счёте взрослых особей, что было показано для европейского хариуса (Carmie et al., 1985; Nordwall et al., 2002).

Однако объяснить чрезмерным выловом низкие приросты годовиков хариусов р. Хор нельзя. Бассейн этой реки является самым южным из всех исследованных, явных признаков перелова нет, средние показатели биомассы бентоса довольно высоки (см. выше) и в некоторых биото-

пах достигают 57 г/м<sup>2</sup> (Леванидова, 1982). По нашему мнению, вероятная причина отмечаемых различий может заключаться в численности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, нерестящихся в исследованных реках. Положительное влияние этого фактора на условия нагула жилых лососевидных рыб отмечалось неоднократно (Гриценко, 1969; Kline et al., 1997; Minakawa, Gara, 1999; Scheuerell et al., 2007). Это влияние может осуществляться как непосредственно – через увеличение эффективности питания (во время нереста лососей жилые формы потребляют их икру и вымываемые “энергетически выгодные” крупные формы бентоса), так и опосредованно – через повышение биомассы водных беспозвоночных, отмечаемое в районах лососевых нерестилищ (Леванидов, 1969; Lessard, Merritt, 2006). Судя по результатам обследований нерестилищ тихоокеанских лососей р. Амур, ежегодно проводимых сотрудниками ХФТИНРО, а также по данным Рослого (2002), в бассейне р. Хор нерестится 1–2%, а в бассейне р. Анюй – 16–24% общей численности стада амурской осенней кеты *O. keta* (рис. 4). Дополнительным проявлением большого значения р. Анюй в воспроизводстве амурской осенней кеты является положительная корреляция её численности при заходе в Амур с заполнением нерестилищ в бассейне р. Анюй (рис. 4а). Для р. Хор это нехарактерно (рис. 4в). Отметим,

что среди популяций всех исследованных рек хариусы бассейна р. Анюй отличаются наибольшим темпом роста.

Положительная связь между численностью тихоокеанских лососей и ростом хариусов подтверждается анализом зависимости приростов хариусов р. Анюй, отловленных в 2001, 2004 и 2006–2009 гг. в районе нерестилищ осенней кеты, от численности её стада, зашедшего в Амур. Прирост длины тела анюйских хариусов положительно коррелирует с численностью кеты, что лучше прослеживается у молоди (рис. 4б, 4г). Подобная связь отмечалась и для жилых рыб р. Анадырь, в том числе камчатского хариуса *T. arcticus mertensi* (Скопец, Прокопьев, 1990; Черешнев, Шестаков, 2003).

Очевидно, что влияние перечисленных факторов на рост хариусов существенно, однако на него могут воздействовать и другие факторы. Так, в малых реках бассейна эстуария Амура (Личи, Нижняя Патха, Таракановка), очень схожих между собой по гидрологическим характеристикам, хариусы заметно различаются по показателям роста (табл. 3). На наш взгляд, это может быть связано с численностью нижеамурского хариуса в этих реках. Наименьшие темпы роста особей отмечены для рыб р. Нижняя Патха, в которой плотность популяции хариуса наиболее велика и составляет  $5288 \pm 305$  экз/га. В реках Таракановка и Личи значение этого показателя ниже и составляет соответственно  $4042 \pm 404$  и  $3691 \pm 636$  экз/га. Различия в численности могут быть вызваны разницей в условиях зимовки, нагула, нереста, эмбриогенеза, уровне конкуренции и степени воздействия хищников. Положительное влияние снижения численности на увеличение темпа роста рыб отмечено для сибирского хариуса *T. arcticus* (Скопец, Прокопьев, 1990; Черешнев и др., 2002; Шадрин, 2006).

Следует учитывать, что выявленные различия в темпе линейного роста хариусов могут являться следствием межгодовой изменчивости, в основе которой лежит разница абиотических условий разных лет. Так, средние значения длины тела двухлеток и трёхлеток хариусов, отловленных в р. Нижняя Патха 28.07.2007 г., составили соответственно  $84.1 \pm 1.3$  и  $150.1 \pm 2.9$  мм, собранных 01.08.2008 г. –  $82.1 \pm 2.0$  и  $147.0 \pm 1.4$  мм.

Различия в росте у нижеамурского хариуса отмечаются и у особей вида из разных участков одной реки. Хариусы из нижнего течения р. Анюй заметно уступают в росте рыбам среднего течения (табл. 2; рис. 2). Причиной этого может быть отмечаемый у хариусов высокий уровень оседлости (Скопец, Прокопьев, 1990; Vuzby, Deegan, 2000; Reid et al., 2002; Nykaenen et al., 2004), а также больший уклон русла и скорость потока в среднем течении реки, увеличение которых до определённых

пределов благоприятно сказывается на росте. Скорость течения имеет большое значение в питании хариусовых, поскольку они в основном потребляют дрейфующих беспозвоночных, обнаруживая их с помощью зрения (Hughes, 1992; O'Brien et al., 2001; Зиновьев, 2005). Интересно, что для молоди хариусов, собранной в среднем течении крупного притока р. Уссури – р. Бикин протяжённостью 560 км, была выявлена обратная закономерность. Рыбы, собранные на границе метаритрали и эпитритрали (370 км от устья), растут медленнее, чем особи, обитающие ниже по течению (табл. 2). Это может указывать на то, что в крупных горных реках Амурского бассейна условия зоны мета- и гипоритрали ближе к экологическому оптимуму исследуемого вида, чем условия эпитритрали. В последней условия обитания более благоприятны для желтопятнистого хариуса *T. flavomaculatus* (Михеев и др., 2012).

Клиноватый характер изменчивости роста молоди хариусов р. Бикин (табл. 2) и морфологическая дифференцированность хариусов в пределах крупных горных рек (Михеев, 2011), связанные с различиями в условиях обитания на отдельных участках их бассейна, позволяют предположить существование локальных популяций вида в таких водотоках. Однако это не так. В крупных реках нижеамурский хариус рассредоточен диффузно в пределах своего ареала, выделение отдельных группировок практически невозможно, клиноватая изменчивость проявляется лишь благодаря оседлости, типичной для хариусовых.

#### Сравнение нижеамурского хариуса с другими видами амурских хариусов по групповому линейному росту

Сведения о росте других амурских хариусов приводятся в ряде публикаций (Карасев, 1987; Книжин и др., 2004; Семенченко, 2005). Расчисление длины тела хариусов в исследованных авторами выборках не проводилось. В работах представлены эмпирические данные о росте рыб (табл. 5). Мы выполнили обратное расчисление линейного роста верхнеамурского хариуса *T. grubii* р. Нижний Мельгин (уравнение зависимости  $L = 0.86 \pm 0.23 R_q^{0.79 \pm 0.13}$ ,  $R^2 = 0.86$ ), бурейнского хариуса *T. burejensis* из этого водотока ( $L = 1.18 \pm 0.22 R_q^{0.71 \pm 0.11}$ ,  $R^2 = 0.95$ ) и р. Левая Буря ( $L = 0.79 \pm 0.23 R_q^{0.78 \pm 0.03}$ ,  $R^2 = 0.93$ ), байкалоленского хариуса *T. baikalolenensis* р. Курайгагна ( $L = 0.85 \pm 0.33 R_q^{0.81 \pm 0.06}$ ,  $R^2 = 0.89$ ), а также жёлтопятнистого хариуса рек Анюй ( $L = 4.50 \pm 0.59 R_q^{0.80 \pm 0.03}$ ,  $R^2 = 0.92$ ), Гобилли ( $L = 1.56 \pm 0.18 R_q^{0.71 \pm 0.15}$ ,  $R^2 =$

**Таблица 5.** Пределы варьирования (над чертой) и средние значения (под чертой) длины (AC, мм) хариусов *Thymallus* бассейна р. Амур

Место, время сборов*	n, экз.	Возраст, лет						
		1-1+	2-2+	3-3+	4-4+	5-5+	6-6+	7-7+
<i>T. grubii</i>								
1	66		$\frac{135-186}{160.2}$	$\frac{170-260}{201.4}$	$\frac{202-300}{266.7}$	$\frac{216-335}{285.3}$	$\frac{286-362}{302.8}$	
2	22	$\frac{-}{123.3}$	$\frac{-}{148.7}$	$\frac{-}{165.1}$	$\frac{-}{194.8}$	$\frac{-}{212.5}$		
3	17	$\frac{59-102}{77.9}$	$\frac{107-182}{136.7}$	$\frac{161-198}{179.6}$	$\frac{-}{215.9}$			
4	34	$\frac{132-143}{136.9}$	$\frac{154-198}{169.8}$	$\frac{202-227}{216.4}$	$\frac{229-253}{242.3}$	$\frac{-}{264.5}$	$\frac{279-303}{291.5}$	
<i>T. burejensis</i>								
3	19	$\frac{86-116}{101.0}$	$\frac{133-188}{165.2}$		$\frac{231-298}{264.1}$	$\frac{311-324}{316.3}$		$\frac{-}{361.6}$
4	28		$\frac{153-195}{179.9}$	$\frac{200-246}{218.2}$	$\frac{235-293}{257.6}$	$\frac{281-294}{288.3}$	$\frac{-}{304.0}$	
5	20			$\frac{175-225}{203.0}$	$\frac{-}{231.0}$	$\frac{282-305}{291.8}$	$\frac{324-374}{347.4}$	$\frac{337-361}{349.3}$
6	48	$\frac{-}{67.4}$	$\frac{-}{126.3}$	$\frac{176-197}{187.1}$	$\frac{206-263}{224.9}$	$\frac{265-307}{286.1}$	$\frac{251-359}{301.5}$	$\frac{310-342}{326.5}$
<i>T. baikalolenensis</i>								
7	78	$\frac{61-79}{72.7}$	$\frac{100-143}{119.4}$	$\frac{143-210}{170.7}$	$\frac{199-241}{219.1}$	$\frac{214-264}{234.7}$	$\frac{246-269}{260.4}$	$\frac{-}{273.0}$
<i>T. flavomaculatus</i>								
8	115	$\frac{69-137}{94.9}$	$\frac{121-184}{154.3}$	$\frac{192-225}{208.3}$	$\frac{222-268}{245.9}$	$\frac{267-310}{293.8}$	$\frac{296-325}{314.0}$	$\frac{339-350}{344.7}$
9	148		$\frac{107-197}{159.6}$	$\frac{139-251}{204.3}$	$\frac{209-298}{246.4}$	$\frac{238-290}{258.8}$	$\frac{260-315}{295.6}$	$\frac{-}{315.5}$
10	102	$\frac{63-71}{66.8}$	$\frac{101-129}{119.4}$	$\frac{170-176}{173.6}$	$\frac{221-245}{226.8}$			
11	45			$\frac{164-214}{189.8}$	$\frac{212-253}{226.1}$	$\frac{-}{272.7}$	$\frac{-}{292.7}$	
12	127		$\frac{-}{216.0}$	$\frac{-}{253.7}$	$\frac{-}{290.0}$	$\frac{-}{315.2}$	$\frac{-}{343.1}$	
<i>T. tugarinae</i>								
13	1657	$\frac{63-101}{-}$	$\frac{122-165}{-}$	$\frac{153-203}{-}$	$\frac{183-236}{-}$	$\frac{210-255}{-}$	$\frac{242-303}{-}$	
14	305	$\frac{-}{71.0}$	$\frac{-}{114.7}$	$\frac{-}{145.8}$	$\frac{-}{178.8}$	$\frac{-}{194.7}$		

Примечания. \*1 – Забайкалье, р. Ингода, время сборов не приводится, фактические данные (Карасев, 1987); 2 – Забайкалье, р. Онон, август, фактические данные (Книжин и др., 2004); 3 – р. Нижний Мельгин (бассейн р. Буряя), октябрь 2006 г., расчисленные данные; 4 – р. Умалта-Макит (бассейн р. Буряя), август 2008 г., фактические данные; 5 – р. Правая Буряя (бассейн р. Буряя), июнь–август 2004–2008 гг., фактические данные; 6 – р. Левая Буряя (бассейн р. Буряя), июнь–август 2004–2011 гг., расчисленные данные; 7 – р. Курайгагна (бассейн р. Буряя), июль 2011 г., расчисленные данные (ввиду отсутствия в сборах 3-леток (2+), использована расчисленная длина тела 3-годовиков (3.) и 4-леток (3+) на момент закладки 2-го годового кольца их чешуи, что отразилось в числе экз.); 8 – р. Анюй (бассейн нижнего Амура), июль 2009 г., расчисленные данные; 9 – р. Гобилли (бассейн нижнего Амура), август–октябрь 2001–2009 гг., расчисленные данные; 10 – р. Нимелен (бассейн нижнего Амура), октябрь 2008 г., расчисленные данные; 11 – р. Керби (бассейн нижнего Амура), октябрь 2009 г., расчисленные данные; 12 – Приморье, р. Самарга, июнь–июль (Семенченко, 2005); 13 – бассейн нижнего Амура, апрель–октябрь 2006–2009 гг., межпопуляционные средние расчисленные значения (за исключением р. Кур); 14 – р. Кур (бассейн нижнего Амура), октябрь 2006 г., расчисленные значения. Латинские названия даны по: Bogutskaya et al., 2008.

= 0.83), Керби ( $L = 2.15 \pm 0.15 R_q^{0.15 \pm 0.03}$ ,  $R^2 = 0.87$ ) и Нимелен ( $L = 4.64 \pm 0.97 R_q^{0.80 \pm 0.04}$ ,  $R^2 = 0.96$ ).

Для исключения возможного влияния межпопуляционной изменчивости на результаты сравнительного анализа роста разных видов амурских хариусов его проводили с использованием материалов, собранных в зонах совместного обитания видов. Оказалось, что наиболее высоким темпом роста характеризуется бурейнский хариус (табл. 5). В зонах его симпатрии с верхнеамурским и байкалоленским хариусами в водотоках верхнего течения р. Бурей он значимо превосходит эти виды по темпу роста. То же отмечено в зоне совместного обитания *T. burejensis*, *T. tugarinae* и *T. grubii* в р. Нижний Мельгин: бурейнский хариус достоверно превосходит нижнеамурского и верхнеамурского хариусов по значениям расчисленной длины тела во всех возрастных группах. Темп роста нижнеамурского хариуса относительно бурейнского и верхнеамурского, наоборот, наименьший (табл. 2, 5). В зонах симпатрии *T. tugarinae* с жёлтопятнистым хариусом в реках Нимелен и Керби его темп роста ниже, чем у *T. flavomaculatus*.

Интересны результаты сравнения расчисленных значений длины одновозрастных нижнеамурских и жёлтопятнистых хариусов, собранных в зоне их симпатрии в среднем течении р. Анюй. Оказалось, что первый характеризуется достоверно большими размерами в момент закладки 1-го и 2-го годовых колец, а в последующие годы жизни темп его роста становится заметно ниже, чем у жёлтопятнистого хариуса (табл. 2, 5), что может указывать на существенные различия в экологии этих видов.

В целом по сравнению с другими видами рода *Thymallus* (Скопец, Прокопьев, 1990; Скопец, 1991, 1993; Northcote, 1995; Черешнев и др., 2002; Зиновьев, 2005; Шадрин, 2006; Вокин, 2008) для нижнеамурского хариуса отмечается низкий уровень межпопуляционной изменчивости роста. Популяции карликовых рыб, как и группировки быстрорастущих рыб, отмечаемые у некоторых *Thymallidae* (Зиновьев, 2005), для этого вида не выявлены. Относительно других хариусов его можно отнести к рыбам со средним темпом роста. Однако, как было показано выше, при определённых обстоятельствах темп его роста может изменяться.

В заключение можно сделать следующие обобщения. Результаты анализа группового роста нижнеамурского хариуса в исследованных водотоках показали, что рыбы разных рек существенно отличаются друг от друга по темпу как линейного, так и весового роста. Различия связаны с условиями нагула хариусов, определяемыми состоянием кормовой базы, географической широтой районов обитания, средообразующей дея-

тельностью тихоокеанских лососей, уровнем внутривидовой конкуренции и т.д. Существенно влияние антропогенного фактора. В отличие от большинства видов хариусовых в исследованных популяциях *T. tugarinae* отсутствуют карликовые рыбы и особи, рост которых сопоставим с таким быстрорастущих рыб некоторых популяций других *Thymallidae*. По сравнению с другими представителями рода, населяющими бассейн р. Амур, нижнеамурский хариус отличается самым низким темпом роста. Наиболее быстрый рост характерен для бурейнского хариуса. Выявленные различия в темпе роста разных видов амурских хариусов, собранных в зонах их симпатрии, свидетельствуют о различиях в экологии этих рыб.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность администрации заповедника “Бурейнский” за помощь, оказанную при проведении сборов в бассейне верхнего течения р. Бурей.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсуков В.В., Световидов А.Н. 1966. Изменения длины и пропорций тела рыб при фиксации // Вопр. ихтиологии Т. 6. Вып. 4 (41). С. 468–476.
- Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 210 с.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П. 1998. Statistica — статистический анализ и обработка данных в среде Windows®. М.: Филинь, 608 с.
- Боруцкий Е.В., Ключарева О.А., Никольский Г.В. 1952. Донные беспозвоночные (зообентос) Амура и их роль в питании рыб // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Т. III. М.: МОИП. С. 5–139.
- Вокин А.И. 2008. Экология хариусовых рыб (*Thymallidae*) горных водоемов Байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: БГУ, 25 с.
- Гриценко О.Ф. 1969. Экологические взаимоотношения гольцов рода *Salvelinus* и лососей рода *Oncorhynchus* в реках Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград: АтлантНИРО, 20 с.
- Зиновьев Е.А. 1992. Ручевой экотип хариуса *Thymallus thymallus* (L.) в бассейне р. Камы // Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. Сб. науч. тр. ПермГУ. С. 69–108.
- Зиновьев Е.А. 2005. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь: Перм ГУ, 20 с.
- Карасев Г.Л. 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.
- Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э. 2004. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 59–76.

- Кортаева С.Э. 2003. Эколого-популяционные особенности хариусов Приуралья: Дис. ... канд. биол. наук. Пермь: ПермГУ, 250 с.
- Кошелев Б.В. 1971. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 186–218.
- Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. С. 1–242.
- Леванидова И.М. 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 214 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Михеев П.Б. 2008. Рост и некоторые биологические показатели нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) из рек Кур и Нижняя Патха (Хабаровский край) // Пресноводные экосистемы р. Амур. Владивосток: Дальнаука. С. 268–279.
- Михеев П.Б. 2009а. Рост трех видов хариусов *Thymallus* в зоне перекрывания их ареалов в бассейне Бурейского водохранилища // Тр. Междунар. науч.-практ. конф. «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов». Пермь. С. 322–327.
- Михеев П.Б. 2009б. Половой диморфизм нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Амур. зоол. журн. Т. 1(4). С. 386–391.
- Михеев П.Б. 2010. Численность и биомасса нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* бассейна нижнего Амура // Изв. ТИНРО. Т. 161. С. 101–119.
- Михеев П.Б. 2011. Нижнеамурский хариус *Thymallus tugarinae*: экология, морфологическая изменчивость, рыбохозяйственные аспекты. Saarbrücken: Lambert Acad. Publ., 294 с.
- Михеев П.Б., Гуль А.И. 2009. Некоторые биологические признаки нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) рек Кур и Анюй // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 3 (39). С. 518–529.
- Михеев П.Б., Островский В.И., Семенченко Н.Н. и др. 2012. Биологические особенности нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes: Thymallidae). 1. Возрастной состав // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 553–561.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пиккулева В.А. 1947. Рыбы бассейна верхней Печоры // Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Отд. зоол. Вып. 6 (21). М.: Изд-во МОИП. С. 5–202.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Рослый Ю.С. 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаров. книж. изд-во, 210 с.
- Сафронов С.Н., Жулков А.И., Никитин В.Д. 2001. Распространение и биология амурского хариуса (*Thymallus grubii* Dybowski, 1869) на Сахалине // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. С. 269–276.
- Семенченко А.А. 2005. Особенности биологии амурского хариуса *Thymallus arcticus grubii* Dybowski реки Самарга // Там же. С. 217–228.
- Скопец М.Б. 1991. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на северо-востоке Азии. II. Аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer* // Вопр. ихтиологии. Т. 31. Вып. 1. С. 46–57.
- Скопец М.Б. 1993. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на северо-востоке Азии. Восточно-сибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi* // Там же. Т. 33. № 4. С. 469–474.
- Скопец М.Б., Прокотьев Н.М. 1990. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. 1. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* // Там же. Т. 30. Вып. 4. С. 469–474.
- Сытина Л.А. 1964. О биологии молоди амурского хариуса // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 11. С. 1659–1667.
- Тугарина П.Я., Храмова В.С. 1981. К экологии амурского хариуса *Thymallus grubii* Dyb. // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 2(127). С. 209–222.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В. 2003. Влияние величины подходов кеты на рост жилых сиговых рыб р. Анадырь (Чукотка) // Тез. докл. Междунар. молодеж. конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек». Тольятти. С. 304.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шадрин Е.Н. 2006. Эколого-трофическая характеристика сибирского хариуса (*Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)) бассейна р. Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: Краснояр. гос. аграр. ун-т., 18 с.
- Bertalanffy L., fon. 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgol. Wiss. Meeresuntersuch. Bd. 9. № 1. S. 5–34.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwaters. V. 19. № 4. P. 301–366.
- Buzby K.M., Deegan L.A. 2000. Inter-annual fidelity to summer feeding sites in Arctic grayling // Environ. Biol. Fish. V. 59. № 3. P. 319–327.
- Carmie H., Morelet B., Maisse G. et al. 1985. Observation sur la reproduction artificielle de l'Ombre commun (*Thymallus thymallus*) // Bull. Fr. Pech. Pisc. № 296. P. 2–16.
- Hughes N.F. 1992. Ranking of feeding positions by drift-feeding Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in dominance hierarchies // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 49. № 10. P. 1994–1998.
- Kline T.C., Goering J.J., Piorkowski R.J. 1997. The effect of salmon carcasses on Alaskan freshwaters // Freshwaters of Alaska, ecological syntheses / Eds. Milner A.M., Oswood M.W. N.Y.: Springer-Verlag. P. 179–204.
- Lessard J.L., Merritt R.W. 2006. Influence of marine-derived nutrients from spawning salmon on aquatic insect communities in southeast Alaskan streams // Oikos. V. 113. P. 334–343.
- Minakawa N., Gara R.I. 1999. Ecological effects of a chum salmon (*Oncorhynchus keta*) spawning salmon run in a small stream of the Pacific Northwest // J. Fresh. Ecol. V. 14. P. 327–335.

- Northcote T.G.* 1995. Comparative biology and management of Arctic grayling and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*) // *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 5. P. 141–194.
- Nykaenen M., Huusko A., Lahti M.* 2004. Movements and habitat preferences of adult grayling (*Thymallus thymallus* L.) from late winter to summer in a boreal river // *Arch. Hydrobiol.* V. 161. № 3. P. 417–432.
- Nordwall F., Eriksson T., Eriksson L.O., Näslund I.* 2002. Ekologi och skötselprinciper för strömlevande harr (*Thymallus thymallus* L.). Vattenbruksinstitutionen, Umeå. Rapt. 33. 48 p.
- O'Brien W.J., Barfield M., Sigler K.* 2001. The functional response of drift-feeding Arctic grayling: the effects of prey density, water velocity, and location efficiency // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 58. № 10. P. 1957–1963.
- Parker R.P.* 1963. Effects of formalin on length and weight of fishes // *J. Fish. Res. Board Can.* V. 20. P. 1441–1455.
- Reid S.M., Metikosh S., Evans J.* 2002. Movement of Arctic grayling and mountain whitefish during an open-cut pipeline water crossing of the Wildhay River, Alberta // *J. Freshwat. Ecol.* V. 17. № 3. P. 363–368.
- Scheuerell M.D., Moore J.W., Schindler D.E., Harvey C.J.* 2007. Varying effects of anadromous sockeye salmon on the trophic ecology of two species of resident salmonids in southwest Alaska // *Freshwat. Biol.* V. 52. № 10. P. 1944–1956.
- Takizawa K., Fujita Y., Ogushi Y., Matsuno S.* 1994. Relative change in body length and weight in several fish larvae due to formalin fixation and preservation // *Fish. Sci. (Jpn.)*. V. 60. P. 355–359.