

УДК 597.553.2.591.16

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НИЖНЕАМУРСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS TUGARINAE* (SALMONIFORMES: THYMALLIDAE). 3. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

© 2013 г. П. Б. Михеев, В. И. Островский, Н. Н. Семенченко,
Г. В. Новомодный, А. П. Шмигирилов, Е. И. Барабанщиков*

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского
рыбохозяйственного центра – Хф ТИНРО, Хабаровск

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

E-mail: pmikheev@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.08.2011 г.

Приводятся данные об особенностях репродуктивной биологии нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*. Соотношение полов в большинстве выборок близко к 1 : 1, но в некоторых случаях оно может быть иным по ряду причин. Среди впервые созревающих рыб преобладают самки, доля которых после 5-летнего возраста снижается. Массовое половое созревание приурочено к достижению рыбами длины тела около 20 см и, как правило, происходит на 4-м году жизни. В половине исследованных рек самцы созревают на год позже самок. Индивидуальная абсолютная плодовитость, размер и масса икринок, а также гонадосоматический индекс нижеамурского хариуса положительно коррелируют с возрастом, длиной и массой тела. Нерестится с конца апреля по последнюю декаду мая при температуре воды свыше 6°C в зоне даунвеллинга перед перекатами с мелкогалечным грунтом, глубиной до 0.8 м и скоростью течения до 0.7 м/с. Нерестовые площади в пределах основного русла и проток придаточной системы нижнего течения р. Анюй составляют $426.3 \pm 148.6 \text{ м}^2$ на 1 км реки, или $0.32 \pm 0.11\%$ площади водной поверхности.

Ключевые слова: нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae*, бассейн Амура, половая структура, размерно-половая и половозрастная структура, плодовитость, гонадосоматический индекс, нерест.

DOI: 10.7868/S0042875213020100

Нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae* является одним из наиболее многочисленных представителей рода хариусов в бассейнах среднего и нижнего Амура, рек южного побережья Охотского моря и северо-западной части о-ва Сахалин. Сведения о репродуктивной биологии этого вида, как и хариусов Амура в целом, крайне ограничены (Михеев, 2008; Михеев, Гуль, 2009), хотя важность их неоспорима.

Цель работы – анализ изменчивости размерно-половой и половозрастной структуры, плодовитости и гонадосоматического индекса (ГСИ) в разных группировках нижеамурского хариуса, а также особенностей размножения этого вида в нижнем течении р. Анюй.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

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

У отловленных рыб с точностью до 0.1 мм измеряли длину тела по Смитту (АС), с точностью до 0.1 г – массу тела и массу тела без внутренностей.

Возраст определял один оператор при помощи бинокля МБС-12 с увеличением $\times 50$ по чешуе, а у крупных особей дополнительно по отолитам и позвонкам. Стадию зрелости половых продуктов оценивали по шкале Лапицкого (1949). Пол ювенильных рыб определяли при помощи бинокля МБС-12 с увеличением $\times 50$. Массу гонад оценивали с точностью до 0.01 г. Плодовитость самок определяли в осенних или весенних уловах, когда их гонады находились на III–IV стадии зрелости. Гонады половозрелых самок, проанализированных в свежем виде, после взвешивания помещали в 4%-ный раствор формальдегида для дальнейшей обработки в лабораторных условиях. После фиксации и отмачивания гонады повторно взвешивали в лабораторных условиях, пробу брали из центральной части гонады. Массу фиксированных гонад и пробы также оценивали с точностью до 0.01 г. Масса пробы в среднем составляла $12.1 \pm 5.2\%$ массы гонад. Индивидуальную абсолютную плодовитость (АП) определяли по числу икринок в пробе и отношению её массы к массе гонад. Относительную плодовитость (ОП) и ГСИ

Таблица 1. Соотношение полов в уловах ювенильных и половозрелых особей нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*

Река	Ювенильные, экз. (%)		Половозрелые, экз. (%)	
	самцы	самки	самцы	самки
Аньюй, течение:				
– нижнее	95 (61.7)	59 (38.3)	83 (42.8)	111 (57.2)
– среднее	28 (45.9)	33 (54.1)	22 (44.9)	27 (55.1)
Бикин, км от устья:				
– 370	26 (57.8)	19 (42.2)	31 (68.9)	14 (31.1)
– 300	30 (44.1)	38 (55.9)	27 (41.5)	38 (58.5)
Кур	50 (52.6)	45 (47.4)	47 (45.2)	57 (54.8)
Лимури	36 (54.5)	30 (45.5)	20 (52.6)	18 (47.4)
Манома	–	–	20 (52.6)	18 (47.4)
Нижний Мельгин	18 (60.0)	12 (40.0)	17 (48.6)	18 (51.4)
Нижняя Патха	48 (49.0)	50 (51.0)	17 (54.8)	14 (45.2)
Таракановка	40 (55.6)	32 (44.4)	–	–
Хор	71 (46.1)	83 (53.9)	18 (29.5)	43 (70.5)

(%) рассчитывали по отношению к массе рыбы без внутренних органов.

Статистическое сравнение проводили с использованием *t*-критерия Стьюдента при стандартном уровне значимости ($p = 0.05$). Статистическую обработку проводили при помощи пакета программ Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Половая структура

Первичное соотношение полов в исследуемых выборках нижеамурского хариуса не исследовали, поэтому в работе приводятся результаты анализа вторичного и третичного соотношения полов этих рыб (табл. 1).

В большинстве выборок соотношение полов близко к 1 : 1, что является нормой для хариусовых (Зиновьев, 2005). Доминирование самцов как среди зрелых, так и ювенильных особей выявлено среди рыб р. Бикин, собранных в 370 км от устья. Численное преобладание самок характерно для хариусов, собранных в 70 км ниже по течению этой реки. Разница в соотношении полов вкпе с различиями в темпе роста рыб этих районов (Михеев и др., 2012б) свидетельствует об их оседлости, что типично для рода (Захарченко, 1973; Vuzby, Deegan, 2000; Reid et al., 2002; Nykaenen et al., 2004). На наш взгляд, в этом случае различия в соотношении полов детерминированы не столько разницей в условиях обитания рыб, сколько их численностью на исследованных участках реки. По нашим оценкам, средняя величина улова на

усилие в верхнем участке составляет 0.31 экз/м стандартной ставной сети¹ за сутки. В 300 км от устья значение этого показателя равно 0.22. Это может быть следствием чрезмерного воздействия спортивно-любительского рыболовства на хариусов данного района, свидетельством чего служит наличие в выборке из этого района рыб с травмами верхней челюсти. В 370 км от устья такие особи не отмечены, что вкпе с бóльшими величинами улова на усилие свидетельствует о меньшем антропогенном прессе и бóльшей численности рыб. Возможно, плотность популяции хариусов в этом районе находится на таком уровне, при котором включается один из естественных механизмов снижения численности – повышение доли самцов в потомстве, тогда как в зоне, подверженной интенсивному облову, срабатывает другой компенсаторный механизм – увеличение доли самок, что повышает репродуктивный потенциал облавливаемой группировки. Отметим, что подобная реакция на снижение численности особей в популяции характерна не только для рыб (Никольский, 1974), но и для наземных позвоночных (Vujalska, 1983; Одум, 1986).

Динамика соотношения полов в онтогенезе рассмотрена нами ранее (Михеев и др., 2012а). Преобладание самцов оказалось характерным для ювенильных особей и рыб старше 4+ в нижнем течении р. Аньюй. В то же время среди созревающих рыб и особей возраста первого нереста (2–3+) доминируют самки. Это противоречие

¹ Жилковая одностенная сеть “Хамелеон” длиной 30 м, высотой 1.2 м, с ячейей 30 мм.

Таблица 2. Число половозрелых самок и самцов и их доля от общего числа соответствующего пола в разных возрастных группах нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* некоторых исследованных рек, экз/%

Река	Месяц лова	Возрастная группа							
		1-1+		2-2+		3-3+		4-4+	
		Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Ануй, течение:									
– нижнее	IX–XI	1/3.5	–	37/52.1	12/27.3	26/89.6	12/52.2	5/100	14/100
– то же	V–VI	–	–	–	5/38.5	5/55.5	4/21.1	14/100	11/100
– среднее	VI–VII	–	–	–	–	11/84.6	9/90.0	2/100	3/100
Бикин, км от устья:									
– 370	VI			2/10.5	–	5/71.4	5/41.7	6/100	16/94.1
– 300	VI			1/12.5	–	22/91.7	4/40.0	14/100	17/100
Кур	X	–	–	13/28.9	12/31.6	14/100	10/100	7/100	5/100
Лимури	VI	–	–	–	1/3.6	9/100	8/100	1/100	2/100
Нижний Мельгин	X	–	–	1/25.0	1/14.3	9/81.8	7/58.3	2/100	4/100
Нижняя Патха	VII–VIII	–	–	–	2/9.1	4/80.0	5/83.3	6/100	8/100
Хор	V	–	–	–	–	20/90.9	7/100	4/100	2/100
Та же	IX–X	1/4.3	–	1/50	–	2/100	2/100	5/100	3/100

обусловлено тем, что в анализ были включены рыбы, собранные в разные сезоны. Для взрослых особей, пойманных в период нагула, как и для молоди, характерно преобладание самцов (61%), а среди зрелых рыб, собранных в период нереста, численно доминируют самки (59–61%). Отметим, что среди взрослых рыб р. Хор, отловленных в период размножения, доля самок ещё выше и составляет 70.5% (табл. 1).

Преобладание самок среди нерестующих рыб нельзя объяснить селективностью орудий лова.

Весенняя выборка р. Хор собрана на мелководном нерестилище при помощи накидной сети, а рыбы р. Ануй пойманы при помощи плавных трёхстенных сетей с ячейёй 25 мм и неводом с ячейёй 20 мм. На наш взгляд, численное доминирование самок в период размножения может определяться совокупным влиянием нескольких факторов. К ним относится раннее созревание самок (табл. 2, рис. 1), уменьшение общего числа рыб с возрастом под влиянием естественной убыли и вылова, а также способность самцов к порционному нересту. На последнюю могут указывать результаты

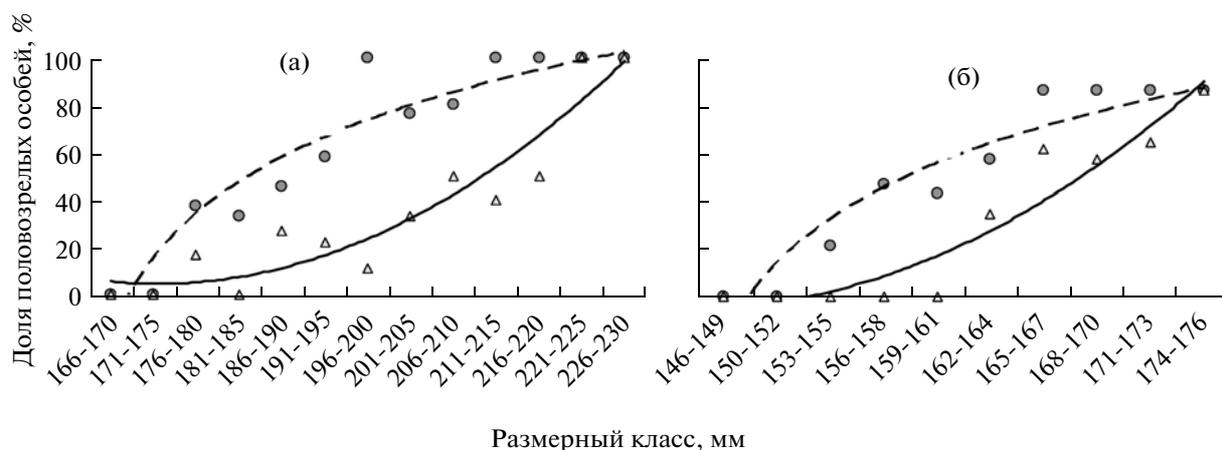


Рис. 1. Частота встречаемости половозрелых рыб в размерных группах самцов (—△—) и самок (---○---) нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*: а – р. Ануй (самки – $y = 46.61 \ln(x) - 16.94$, $R^2 = 0.89$, $n = 93$ экз.; самцы – $y = 0.79x^2 - 3.34x + 8.11$, $R^2 = 0.89$, $n = 83$); б – р. Кур (самки – $y = 52.73 \ln(x) - 20.02$, $R^2 = 0.90$, $n = 43$; самцы – $y = 1.17x^2 - 0.67x + 6.04$, $R^2 = 0.91$, $n = 44$).

Таблица 3. Средняя длина и масса ($M \pm m$) тела самцов и самок нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* в период полового созревания

Река	Месяц, год сбора	Самцы		Самки	
		АС, мм	масса, г	АС, мм	масса, г
Аньюй	X.2008	210.0 ± 2.3	114.7 ± 6.7	197.2 ± 2.7	101.9 ± 4.9
Та же	XI.2009	219.5 ± 2.9	138.8 ± 3.0	201.2 ± 1.8	111.7 ± 3.3
»	IV.2010	227.5 ± 7.0	134.4 ± 13.1	212.7 ± 5.9	118.3 ± 9.7
Бикин, км от устья:					
– 370	VI.2010	178.5 ± 4.9	77.8 ± 6.5	169.6 ± 5.1	66.4 ± 8.3
– 300	VI.2010	180.0 ± 2.7	79.7 ± 3.5	169.1 ± 9.8	56.5 ± 8.63
Кур	X.2006	172.6 ± 1.9	59.2 ± 1.8	156.6 ± 1.5	44.9 ± 1.6
Нижний Мельгин	X.2006	200.0 ± 3.8	99.6 ± 3.3	189.3 ± 1.9	90.8 ± 3.7
Урми	X.2008	203.2 ± 4.1	94.2 ± 5.7	189.5 ± 3.9	77.7 ± 4.9
Хор	V.2007	211.9 ± 7.0	109.4 ± 12.2	198.9 ± 2.7	96.8 ± 4.9

Примечание. Здесь и в табл. 4–7: $M \pm m$ – среднее значение показателя и асимптотическая стандартная ошибка.

вскрытия половозрелых рыб, собранных в нижнем течении р. Аньюй в конце апреля и начале июня 2010 г. Значительная часть самцов имела текущие половые продукты как в первом, так и во втором случае – соответственно 33 и 62% всех самцов в улове. Для самок такого отмечено не было: в конце апреля гонады всех самок находились на IV стадии зрелости, а в начале июня все самки были посленерестовыми. Способность самцов к порционного нересту может сочетаться с их территориальным поведением и участием в нерестовом акте одного самца и нескольких самок, что отмечалось для европейского хариуса *T. thymallus* водоёмов Швеции (Fabricius, Gustafson, 1955) и хариуса *T. arcticus* Северной Америки (Bishop, 1971; Tack, 1971; Kratt, Smith, 1980).

Отметим, что в соотношении полов среди ювенильных и зрелых рыб нижнего течения р. Аньюй, собранных в разные годы, достоверных различий не наблюдалось, что может указывать на относительную стабильность условий обитания хариусов в этом водотоке.

Возраст и размер полового созревания

В большинстве исследованных рек массовое половое созревание нижеамурского хариуса происходит на 4-м году жизни, что характерно для хариусовых рыб со средней продолжительностью жизни (Зиновьев, 2005). Становление репродуктивной функции в большей степени определяется размером рыб, чем возрастом. В частности, хариусы бассейна р. Аньюй, характеризующиеся наибольшим темпом роста среди рыб исследованных рек (Михеев и др., 2012б), в большинстве своём созревают раньше остальных – на 3-м году жизни (табл. 2).

В отличие от самцов некоторые быстрорастущие самки способны созревать в возрасте 1+ и нереститься на следующий год в возрасте 2 полных года. Так, половозрелая двухлетняя самка, пойманная осенью в нижнем течении р. Аньюй, была самой крупной в своей возрастной группе (АС 198 мм, масса 106 г). То же можно сказать об особи, пойманной в р. Хор (АС 140 мм, масса 31 г). Массовое половое созревание самцов происходит в том же возрасте, что и самок (реки Кур, Нижняя Патха, Лимури), либо на год позже (реки Аньюй, Нижний Мельгин, Бикин) (табл. 2).

Длина и масса половозрелых особей в период массового созревания (в репрезентативных выборках) связаны с особенностями роста хариусов. Для популяций медленно растущих рыб характерна меньшая средняя длина и масса рыб в возрасте массового полового созревания и наоборот (табл. 3, рис. 1) (Михеев и др., 2012б).

Самки созревают при меньших значениях длины и массы тела, чем самцы, причём это в равной степени характерно как для одновременно созревающих рыб, так и для самцов и самок, созревающих в разном возрасте, что может быть обусловлено большими затратами ресурсов организма самок на вителлогенез (Кошелев, 1971). Отметим, что в период становления репродуктивной функции, значимая разница в размерах самок и самцов отмечается уже у рыб с гонадами II стадии зрелости (начало протоплазматического роста). Средняя длина и масса таких самок в возрасте 2+, отловленных в р. Аньюй в октябре 2008 г., составила 183.8 ± 3.9 мм и 75.8 ± 5.2 г, самцов – 195.2 ± 2.4 мм и 88.8 ± 2.7 г. До начала становления репродуктивной функции между ювенильными самцами и самками нет значимых различий по длине тела. Кривые созревания самцов в размерных группах

Таблица 4. Абсолютная и относительная плодовитость нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae*

Река	Месяц, год сбора	Возраст, лет					
		1+	2+	3–3+	4–4+	5–5+	6
Аной, нижнее течение	IX–XI. 2007–2009	$\frac{1628}{18.0(1)}$	$\frac{1446 \pm 65.7}{15.8 \pm 0.6(37)}$	$\frac{2035 \pm 115.6}{17.7 \pm 0.6(25)}$	$\frac{2659 \pm 19.2}{19.2 \pm 2.1(5)}$		
То же	IV.2010			$\frac{1806 \pm 254.5}{18.5 \pm 0.3(2)}$	$\frac{2956 \pm 160.7}{20.0 \pm 0.8(11)}$	$\frac{4120 \pm 606.6}{20.9 \pm 0.8(3)}$	$\frac{4765 \pm 294.0}{22.1 \pm 1.4(6)}$
Кур	X.2006		$\frac{803 \pm 83.4}{18.5 \pm 1.7(9)}$	$\frac{986 \pm 62.8}{16.8 \pm 1.4(14)}$	$\frac{1564 \pm 101.0}{17.8 \pm 0.9(7)}$		
Нижний Мельгин	X.2006			$\frac{1479 \pm 63.5}{19.0 \pm 0.5(14)}$	$\frac{2685 \pm 1020.2}{24.6 \pm 5.0(2)}$	$\frac{2453 \pm 287.8}{17.6 \pm 0.1(2)}$	
Хор	X.2007	$\frac{626}{25.5(1)}$	$\frac{895 \pm 112.0}{18.4 \pm 2.6(2)}$				
То же	V.2007			$\frac{1413 \pm 102.9}{18.2 \pm 0.8(17)}$	$\frac{1767 \pm 253.2}{16.3 \pm 1.7(4)}$		

Примечание. Над чертой – абсолютная плодовитость, шт.; под чертой – относительная, шт./г массы тела; в скобках – число исследованных рыб, экз.

более пологи – процесс становления их репродуктивной функции распределён по большему числу размерных групп (рис. 1), что вкупе с более поздним временем полового созревания, отмеченным в ряде случаев, можно отнести к одному из проявлений полового диморфизма (Михеев, 2009).

Оценивая возраст массового полового созревания, предпочтительней проводить анализ осенних, а не весенних уловов. При анализе материала, собранного весной или в начале лета, определение времени первого нереста молодых рыб по состоянию их гонад (на следующий год или через год) довольно проблематично, поскольку они находятся на ранних стадиях созревания. Тогда как при анализе данных осенних уловов удаётся, как правило, надёжно оценить готовность рыбы к нересту следующего года. Скорее всего, возраст массового полового созревания хариусов, оцененный на собранном весной материале, оказывается смещённым в сторону его завышения.

Плодовитость

Как и у большинства видов рыб, индивидуальная абсолютная плодовитость (АП) нижеамурского хариуса и пределы её варьирования увеличиваются с возрастом особей (табл. 4, рис. 2). Более тесно АП связана с длиной и массой тела (табл. 5). То же отмечалось для других хариусовых (Аганови́с, 1965; Тугарина, 1981; Зиновьев, 2005). Связь плодовитости и массы выражена наиболее чётко (табл. 5, рис. 2) и носит линейный характер. Коэффициент корреляции (*r*) этих признаков со-

ставлял 0.94. Зависимость АП от длины и возраста лучше описывается степенной функцией, что, на наш взгляд, определяется тесной связью АП и массы тела. Отметим, что общая тенденция увеличения АП с перечисленными факторами присутствует во всех исследованных выборках, но у рыб разных рек может существенно различаться (рис. 2).

Наибольшие различия АП в возрастных группах хариусов отмечены между рыбами рек Кур и Аной (у последних она в два раза выше во всех возрастных группах), что связано с существенной разницей в темпе их роста. Этим же объясняются различия между АП хариусов рек Аной, Хор и Нижний Мельгин (табл. 4). Низкими значениями АП отличаются хариусы Сахалина. По данным Сафронова с соавторами (2001), в возрасте 6+ среднее значение АП рыб р. Лангры составляет 3118 шт. (2783–5005, *n* = 4 экз.), что ниже, чем у 6-годовалых хариусов р. Аной (табл. 4), и также связано с меньшими размерами особей в возрастных группах сахалинских рыб (Михеев и др., 2012б).

Средние значения АП одноразмерных хариусов нижнего течения р. Аной, собранных осенью в разные годы, не различаются значимо, что позволило нам объединить данные осенних сборов разных лет (табл. 4). Однако сравнение АП 3- и 4-годовалых рыб, собранных весной 2010 г., с таковой рыб, собранных осенью 2009 г. (соответственно возраста 2+ и 3+), показало, что АП рыб из осенних выборок значимо ниже, чем из весенних. Выявленная особенность противоречит данным Иванкова (2001), который на примере мно-

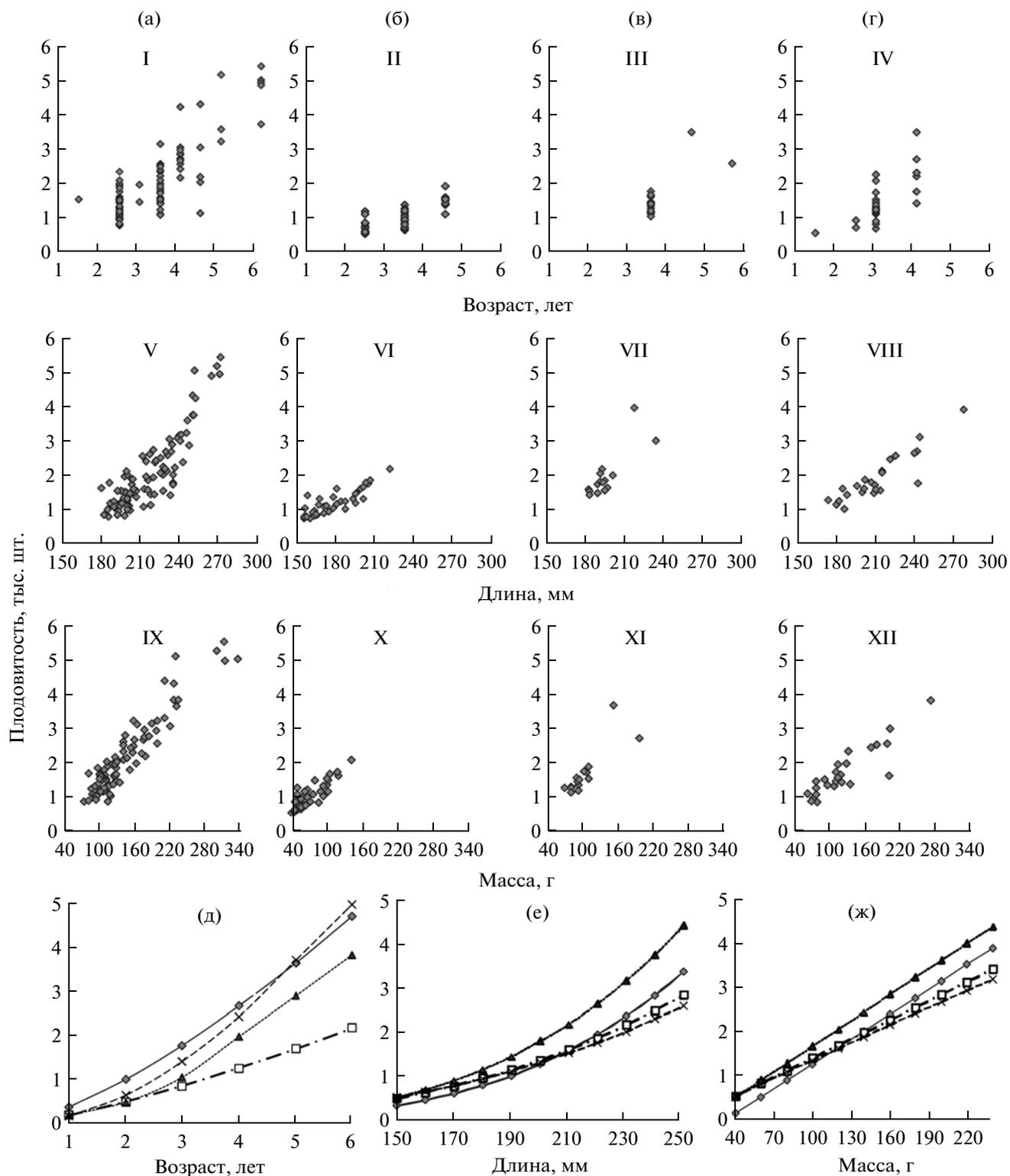


Рис. 2. Эмпирические (а–г) и теоретические (д–ж) зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от возраста (аI, бII, вIII, гIV), длины (аV, бVI, вVII, гVIII) и массы тела (аIX, бX, вXI, гXII) самок нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* рек: а – Анюй (—◆—), б – Кур (—□—), в – Нижний Мельгин (—▲—), г – Хор (—×—). Уравнения зависимостей и значения их коэффициентов см. в табл. 5.

Таблица 5. Значения параметров уравнений, описывающих зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости (АП, шт.) хариусов *Thymallus tugarinae* от возраста (T , лет), длины ($L = AC$, мм) и массы тела (Q , г)

Река	Параметр уравнения		Коэффициент детерминации
	a	b	
$АП = aT^b$			
Ануй	384.70 ± 51.19	1.40 ± 0.09	0.82
Кур	196.02 ± 53.12	1.35 ± 0.20	0.56
Нижний Мельгин	190.16 ± 94.76	1.67 ± 0.35	0.55
Хор	176.19 ± 81.9	1.89 ± 0.37	0.53
$АП = aL^b$			
Ануй	$3.13 \times 10^{-7} \pm 0.33$	4.18 ± 0.18	0.82
Кур	$7.53 \times 10^{-5} \pm 0.12$	3.16 ± 0.30	0.74
Нижний Мельгин	$1.79 \times 10^{-5} \pm 0.66$	3.92 ± 0.67	0.64
Хор	$2.32 \times 10^{-4} \pm 0.32$	2.94 ± 0.25	0.83
$АП = a + bQ$			
Ануй	-544.27 ± 114.60	18.80 ± 0.74	0.88
Кур	31.10 ± 13.24	14.41 ± 1.44	0.75
Нижний Мельгин	-203.12 ± 35.96	19.43 ± 3.51	0.70
Хор	113.29 ± 13.13	156.43 ± 1.29	0.81

гих видов рыб показал, что за период созревания гонад (со стадии II–III по стадию IV–V²) число зрелых (желтковых) ооцитов значительно сокращается. Это противоречие, скорее всего, связано с тем, что рыбы, собранные весной 2010 г., были пойманы на 15 км выше по течению от мест, на которых традиционно проводились осенние обловы. Поскольку между АП и ростом рыб существует тесная связь, мы провели сравнение расчетных значений длины и массы тела хариусов этих сборов на момент закладки 2-го и 3-го годовых колец чешуи для рыб возраста соответственно 3 (2+) и 4 (3+) года. Оказалось, что рыбы, собранные весной, отличаются от “осенних” достоверно бóльшим темпом роста, что может указывать на то, что условия нагула лучше у рыб, обитающих на 15 км выше по течению. На наш взгляд, выявленная разница может служить дополнительным подтверждением оседлости нижнеамурского хариуса, которая проявляется у рыб, обитающих на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга.

Известно, что величина АП связана с диаметром и массой икринок. Так же как и АП, диаметр и масса икринок увеличиваются с возрастом, длиной и массой тела особей (табл. 6). Связь размера икринок с этими параметрами более тесная: у хариусов нижнего течения р. Ануй коэффициенты корреляции диаметра икринок с возрастом, длиной и массой тела равны соответственно 0.72, 0.66

и 0.73. В связи с высокой дисперсией значений массы икринок зависимость её величины от возраста и размерно-весовых показателей рыб проявляется в меньшей степени – соответственно 0.69, 0.45 и 0.65. Диаметр и масса икринок в разных популяциях хариусов существенно варьируют, что связано с изменчивостью длины и массы тела рыб в возрастных группах. Так, среди одно-возрастных особей, собранных в октябре, наименьшие величины отмечены для рыб рек Кур и Нижний Мельгин, характеризующихся медленным ростом, а наибольшие – для быстрорастущих хариусов рек Ануй и Хор (табл. 6).

В отличие от АП, массы и размера икринок зависимость ОП нижнеамурского хариуса от возраста, длины и массы рыб может иметь разный характер (табл. 4). У хариусов р. Ануй ОП в процессе развития несколько увеличивается, для рыб из Хора, наоборот, характерно снижение этого параметра с возрастом и размером рыб, у особей из р. Кур он относительно стабилен.

При созревании молодых самок разных популяций величина их ОП близка, что может являться следствием существования единого для вида механизма становления репродуктивной функции. Однако в ходе онтогенеза у самок разных популяций значения ОП значительно расходятся. Это может быть связано с особенностями нагула, определяющими не столько специфику весового роста самок, сколько уровень их генеративного обмена, что отмечалось для многих видов рыб

² Обозначение стадий по: Персов, Сакун, 1962.

Таблица 6. Масса и диаметр икринок нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* разных возрастных групп

Река	Месяц, год сбора	Возраст, лет					
		1+	2+	3–3+	4–4+	5	6
Ануй, нижнее течение	IX–XI. 2007–2009	$\frac{5.7}{2.0(1)}$	$\frac{3.9 \pm 0.3}{1.6 \pm 0.1(34)}$	$\frac{4.2 \pm 0.2}{1.7 \pm 0.1(24)}$	$\frac{4.3 \pm 0.6}{1.9 \pm 0.1(5)}$		
То же	IV.2010			$\frac{7.1 \pm 0.5}{2.4 \pm 0.1(2)}$	$\frac{8.8 \pm 0.2}{2.6 \pm 0.1(11)}$	$\frac{9.8 \pm 0.3}{3.0 \pm 0.4(3)}$	$\frac{9.5 \pm 0.5}{2.7 \pm 0.1(6)}$
Кур	X.2006		$\frac{2.4 \pm 0.1}{1.6 \pm 0.1(9)}$	$\frac{3.3 \pm 0.2}{1.8 \pm 0.1(14)}$	$\frac{3.6 \pm 0.3}{2.0 \pm 0.1(7)}$		
Нижний Мельгин	X.2006			$\frac{3.0 \pm 0.1(13)}{-}$	$\frac{2.3 \pm 0.2(2)}{-}$		
Хор	X.2007	$\frac{2.7}{1.5(1)}$	$\frac{4.6 \pm 0.9}{1.9 \pm 0.1(2)}$				
То же	V.2007			$\frac{8.3 \pm 0.4}{2.4 \pm 0.0(14)}$	$\frac{9.7 \pm 1.3}{2.7 \pm 0.1(5)}$		

Примечание. Над чертой – масса, мг; под чертой – диаметр икринок, мм; в скобках – число исследованных рыб, экз.

(Спановская, Григораш, 1976; Крохалевский, 1980; Володин, 1983; Изюмов и др., 1983).

Интересно, что медленно растущие представители европейского хариуса (ручьевого экотип) отличаются высокими значениями ОП (Зиновьев, 2005). Для нижеамурского хариуса выявлено обратное. Наибольшие значения ОП характерны для рыб р. Ануй (быстрый рост), тогда как для особей из р. Кур, близких по темпу роста, возрастной структуре и значениям ОП к ручьевым европейским хариусам, типичны низкие значения ОП. Кроме этого, для рыб из р. Кур характерны другие черты репродуктивной биологии, нетипичные для короткоцикловых ручьевых представителей *T. thymallus*. К ним относится возраст полового созревания, типичный для среднецикловых рыб, и размер икринок, близкий к таковому быстрорастущих хариусов р. Ануй. Можно предположить, что первоначально хариусы р. Кур характеризовались большими величинами ОП, сравнительно высокими темпами роста, их возрастной ряд был шире. Снижение этих характеристик, приблизивших хариусов р. Кур к медленно растущим короткоцикловым рыбам, по всей видимости, произошло недавно, поскольку было вызвано направленной элиминацией рыб старших возрастных групп и быстрорастущих особей. На наш взгляд, при прекращении неконтролируемых неводных обловов данной популяции вполне возможно восстановление её исходных биологических характеристик.

Гонадосоматический индекс

Среди ювенильных хариусов (1+) нижнего течения р. Ануй средняя величина ГСИ самок со-

ставляла 0.34 ± 0.07 ($0.20–0.43$, $n = 13$), самцов – 0.17 ± 0.05 ($0.12–0.22$, $n = 12$). С возрастом у неполовозрелых особей величина ГСИ возрастает, причём среди рыб в возрасте 2+ она выше у рыб, собранных осенью (табл. 7), что особенно заметно у самок (их ооциты переходят на поздние стадии протоплазматического роста). Начало трофоплазматического роста ооцитов знаменуется резким увеличением ГСИ (Иванков, 2001). Величина этого показателя у 3-леток хариуса нижнего течения р. Ануй, гонады которых находятся на III стадии зрелости, многократно превышает ГСИ неполовозрелых ровесников. С увеличением возраста и ростом половозрелых самок (чьи гонады находятся в фазе трофоплазматического роста ооцитов) происходит дальнейшее увеличение значений ГСИ. У самцов увеличение этого индекса с размером и возрастом выражено в гораздо меньшей степени (рис. 3). Для половозрелых рыб максимальные значения ГСИ характерны в преднерестовый период, минимальные – после нереста, что закономерно (табл. 7). Как и ОП, ГСИ в большей степени зависит от размеров, чем от возраста рыбы, о чём свидетельствуют значения коэффициентов детерминации уравнений: у самок – 0.98 против 0.89, у самцов – 0.95 против 0.89.

Кроме этого величина ГСИ связана с темпом роста. Среди самок с гонадами III стадии зрелости, собранных в октябре, рыбы р. Ануй (высокий темп роста) имели значимо большие значения этого параметра, чем хариусы рек Кур и Нижний Мельгин (низкий темп роста). Среднее значение ГСИ трёх-, четырёх- и пятилетних самок р. Кур составило соответственно 4.62 ± 0.16 , 6.47 ± 0.38 и 7.91 ± 0.48 , четырёх- и пятилетних самок р. Нижний Мельгин – 5.88 ± 0.32 и $7.32 \pm$

Таблица 7. Динамика гонадосоматического индекса нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* нижнего течения р. Аной

Возраст, лет	Месяцы				
	апрель	июль	сентябрь	октябрь	ноябрь
Самки					
2+–3	$\frac{0.39 \pm 0.02(3)}{13.13 \pm 1.20(2)}$	$\frac{0.31 \pm 0.02(7)}{-}$	$\frac{0.47 \pm 0.07(4)}{4.93 \pm 0.18(8)}$	$\frac{-}{6.22 \pm 0.53(4)}$	$\frac{0.42 \pm 0.02(4)}{7.65 \pm 0.23(24)}$
3+–4	$\frac{-}{17.45 \pm 0.39(11)}$	$\frac{0.35 \pm 0.01(3)}{0.79 \pm 0.03(10)}$	$\frac{-}{5.83 \pm 0.40(3)}$	$\frac{-}{8.01 \pm 0.64(4)}$	$\frac{-}{9.94 \pm 0.99(4)}$
4+–5	$\frac{-}{20.49 \pm 0.85(3)}$	$\frac{-}{0.88 \pm 0.01(2)}$	$\frac{-}{7.20 \pm 0.51(2)}$	$\frac{-}{10.58 \pm 1.15(2)}$	
5+–6	$\frac{-}{20.80 \pm 0.86(6)}$	$\frac{-}{0.70 \pm 0.29(2)}$			
Самцы					
2+–3	$\frac{0.15 \pm 0.01(2)}{1.95 \pm 0.35(2)}$	$\frac{0.19 \pm 0.02(9)}{-}$	$\frac{0.19 \pm 0.03(6)}{2.70 \pm 0.42(3)}$	$\frac{-}{2.84 \pm 0.33(3)}$	$\frac{0.21 \pm 0.01(2)}{2.34 \pm 0.13(6)}$
3+–4	$\frac{-}{2.42 \pm 0.14(10)}$	$\frac{-}{0.22 \pm 0.02(9)}$	$\frac{-}{3.71 \pm 0.11(2)}$	$\frac{-}{2.30 \pm 0.13(3)}$	
4+–5	$\frac{-}{2.83 \pm 0.10(4)}$	$\frac{-}{0.37 \pm 0.12(3)}$	$\frac{-}{3.21 \pm 0.19(8)}$	$\frac{-}{2.3(1)}$	
5+–6	$\frac{-}{2.88 \pm 0.08(2)}$		$\frac{-}{3.9(1)}$	$\frac{-}{2.63 \pm 0.18(3)}$	

Примечание. Над чертой – ювенильные особи, под чертой – половозрелые рыбы, в скобках – число исследованных рыб, экз.

± 1.05. В отношении самцов подобная закономерность не выявлена. У 3-летних анюйских самцов ГСИ выше, чем у курских, тогда как у 4-леток, наоборот, ГСИ самцов р. Кур был наибольшим. Самцы р. Нижний Мельгин отличаются от таковых из других рек минимальным ГСИ. Отсутствие чёткой связи между темпом роста и ГСИ самцов может быть следствием того, что приоритетными для воспроизводства популяции являются репродуктивные качества самок.

Нерестилища и нерест

Нижеамурский хариус приступает к размножению раньше других весенне-нерестующих ло-

сосевидных, обитающих в бассейне Амура. В бассейнах рек Аной и Хор нерест хариуса обычно происходит в конце апреля – I декаде мая, через 2–3 недели после распаления льда. В 2010 г. из-за затяжной весны хариус приступил к размножению в этом районе 14 мая. Температура воды в это время составляла +6°C. Нерест продолжался вплоть до 23 мая – в это время он был прерван паводком, приведшим к резкому подъёму уровня воды и снижению её прозрачности. Отметим, что нерест хариуса происходит только до либо после паводка (что значительно реже). Если на начало нереста приходится период продолжительного подъёма уровня воды, который длится до её прогрева свыше 12–15°C, то большая часть рыб не

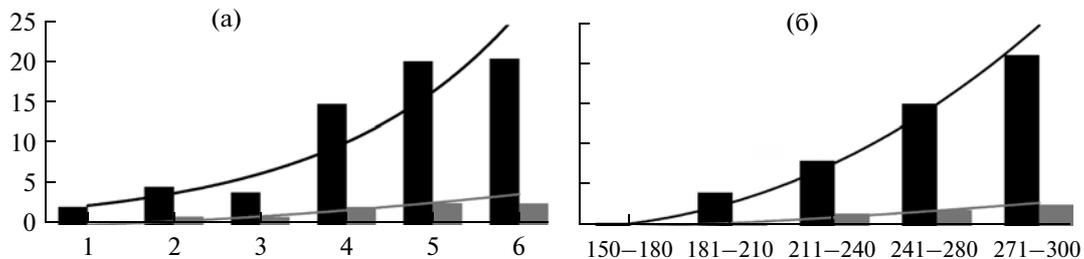


Рис. 3. Зависимость средних значений гонадосоматического индекса (%) самцов (■) и самок (■) нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* р. Аной от возраста (а, лет) и длины тела (б, мм). Самки: а – $y = 1.62 e^{0.47x}$, $R^2 = 0.89$; б – $y = 0.72 x^{2.19}$, $R^2 = 0.98$; самцы: а – $y = 0.19 x^{1.70}$, $R^2 = 0.89$; б – $y = 0.27 x^{1.54}$, $R^2 = 0.95$.

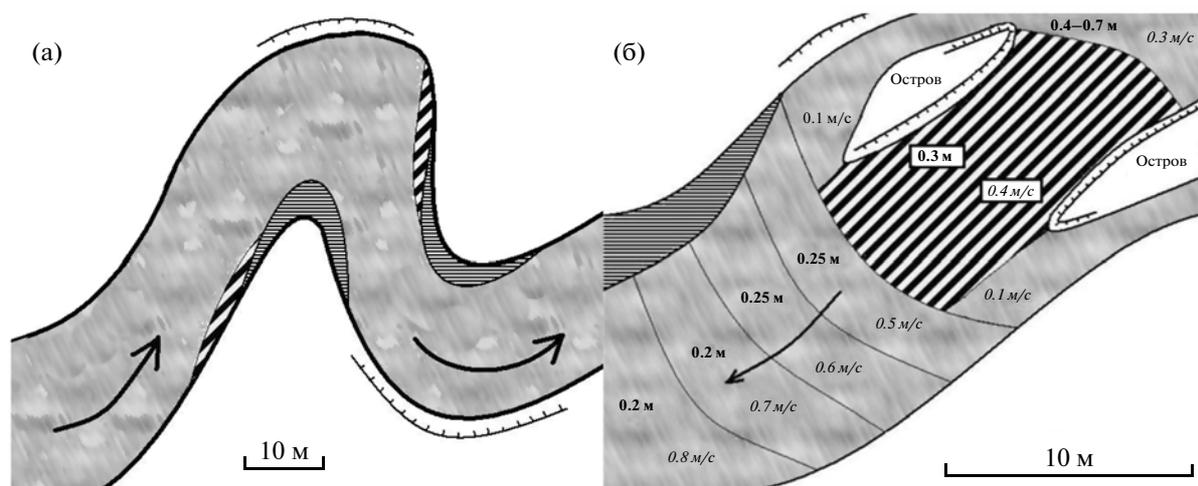


Рис. 4. Пространственное расположение нерестовых зон нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* в основном русле р. Аной (а) и схема нерестилища в протоке его придаточной системы (б): (▨) — зона нереста, (▩) — аллювиальные галечные отложения (косы), (---) — бровка подмываемого крутого берега, (→) — направление течения; полужирным шрифтом выделены значения глубины, курсивом — скорости течения.

размножается, эффективность нереста в таком случае бывает крайне низкой. В такие годы в течение июня—июля большая часть отловленных самок хариусов характеризуется “полными” гонадами. Невыметанные ооциты этих рыб в массе резорбируются, поэтому гонады тёмно-красного цвета.

В конце мая 2010 г. мы обследовали несколько нерестилищ нижеамурского хариуса в нижнем течении р. Аной (рис. 4). Места размножения этого вида были приурочены к предперекатной зоне (рис. 4б), в которой происходит инфильтрация речной воды в подрусловый поток (даунвеллинг), что приводит к идентичности температурного и газового режимов в толще грунта и на поверхности. Около 70% нерестилищ расположены в придаточной системе реки (протоках шириной 5–20 м), остальные — в русле Аной. Предпочтительное использование хариусом для нереста проток придаточной системы, по-видимому, связано с их более ранним освобождением ото льда в условиях нижнего течения р. Аной. В основном русле он также нерестится в пределах зон инфильтрации потока, расположенных вдоль берега (рис. 4а).

По экологии размножения исследуемый вид близок другим *Thymallidae*, нерест которых происходит весной при температуре воды 4–11.6°C, на мелкогалечных отмелях, в местах с медленным течением (до 1 м/с) и глубиной до 1 м (Зиновьев, 2005).

Средняя глубина на исследованных нерестилищах нижеамурского хариуса составила от 25.1 ± 1.33 до 37.2 ± 0.93 см. Отмечен нерест на глубине 10–15 см. Размножение на мелководье,

по всей видимости, связано с ранним нерестом хариуса — такие станции прогреваются первыми. Нерестовый субстрат представлен галькой размером 1–6 (в среднем 3.73 ± 0.73) см. Встречаются камни размером до 15–20 см и песок, доля которых во фракционном составе не превышает 10–15%. Средняя скорость течения перед перекатом (непосредственно на нерестилище) составляет от 0.32 ± 0.09 до 0.55 ± 0.02 м/с. В одном случае скорость течения на плёсе, расположенном перед зоной нереста, была такой же, что перед перекатом. В двух случаях она была ниже — 0.25 ± 0.02 и 0.43 ± 0.06 м/с. Скорость течения на перекатах ниже нерестовой зоны составляет от 0.71 ± 0.03 до 0.93 ± 0.01 м/с.

Нижеамурский хариус в период нереста формирует компактные гнёзда, которые легко идентифицируются по чистой (без илисто-песчаных наносов и обрастаний) гальке. Гнёзда представляют собой небольшие углубления в субстрате. Их глубина до 5 см (в среднем 2.8 ± 0.9 см), ширина варьирует в пределах — от 18 до 35 (22.3 ± 2.1) см. За некоторыми гнёздами расположены бугры высотой не более 3–4 см. Икра откладывается на поверхность и в верхний слой грунта на глубину до 5 см.

В зависимости от численности рыб, участвующих в нересте, число гнёзд на нерестилище может варьировать. Минимальное их число при низкой заполненности нерестилища составило 1–3 на 10 м². При высокой численности производителей и условиях, благоприятных для нереста, оценка числа бугров может быть неточной ввиду невозможности определения их границ. Такие случаи часто отмечаются в нижнем течении р. Аной, при

этом одни и те же гнездовые участки могут многократно использовать разные производители.

Оценку числа и площади зон, пригодных для нереста нижеамурского хариуса, проводили в нижнем течении р. Анюй. На 1 км реки (включая основное русло и придаточную систему) приходится от 1 до 6 (в среднем 4.3 ± 1.0) участков, на которых проходит нерест хариуса. Площадь нерестилищ в пределах этих участков варьирует от 20 до 200 (102.1 ± 32.3) м². Перемножив эти показатели, получаем среднее значение суммарной площади нерестилищ хариуса на 1 км нижнего течения р. Анюй (включая основное русло и придаточную систему) – 426.3 ± 148.6 м²/км реки или $0.32 \pm 0.11\%$ площади водной поверхности.

Плотность распределения половозрелых особей нижеамурского хариуса в нижнем течении р. Анюй составляет 191 ± 34 экз/га водной поверхности (Михеев, 2010). При пересчёте на 1 км реки эта величина равна 3552 ± 328 экз. При подобной численности половозрелых особей на оценённую величину нерестовых площадей приходится 8.3 ± 1.4 экз/1 м² или в среднем по 4 самца на 1 м² нерестилища. Эта оценка крайне высока для хариусовых. По литературным данным (Fabricius, Gustafson, 1955), в период нереста самцы европейского хариуса проявляют территориальное поведение, охраняя свой гнездовой участок на площади от 0.8 до 16.0 м². Для самцов североамериканского хариуса приводятся следующие величины – 6.1–15.5 м² (Kratt, Smith, 1980), 4.3–7.4 м² (Tack, 1971) и 6.6 м² (Bishop, 1971). Для самцов нижеамурского хариуса также характерно территориальное поведение. Оценку нерестовой площади, охраняемой самцами нижеамурского хариуса, мы не проводили. Однако если её размеры близки к приведённым, то при рассчитанной нами численности рыб в нижнем течении р. Анюй должна иметь место нехватка нерестовых площадей для размножения этого вида. На наш взгляд, это сглаживается преобладанием самок на нерестилищах, которое может быть связано с более поздним созреванием самцов и существенной смертностью нижеамурского хариуса (мгновенный коэффициент общей смертности самок 0.72 ± 0.25 , самцов – 0.64 ± 0.18), а также использованием одного гнездового участка группировками рыб, нерестящимися в разное время. Кроме того, оптимизации использования нерестовых площадей могут способствовать разные поведенческие стратегии самцов. Так, у европейского хариуса водотоков Бельгии одни самцы в период нереста активно охраняют территорию, а другие – нет. При этом эффективность нереста самцов, использующих разные стратегии поведения, в условиях высокой плотности производителей сходна (Persat, Zakharia, 1992; Darchambeau, Poncin, 1997). Отметим, что аналогичные закономерности

отмечены для многих видов рыб, в частности нерки *Oncorhynchus nerka* (Паренский, 1992).

ВЫВОДЫ

1. В большинстве выборок соотношение полов близко к 1 : 1. Среди впервые созревающих рыб (и на нерестилищах) преобладают самки, после пятилетнего возраста их доля снижается, что может быть обусловлено их повышенной смертностью. На основании преобладания самцов в старших возрастных группах и того, что они крупнее самок, нижеамурского хариуса следует отнести к видам III типа размерно-половых соотношений (Замахеев, 1959).

2. В большинстве исследованных популяций нижеамурского хариуса массовое половое созревание происходит на 4-м году жизни при длине тела около 20 см, что типично для среднецикловых хариусовых рыб. Быстрорастущие особи созревают на год раньше, что говорит о приуроченности начала функционирования репродуктивной системы к моменту достижения рыбами определённого размера. Отмечены единичные случаи созревания самок в возрасте 1+, массовое половое созревание самцов часто происходит на год позже, чем самок. Средние размеры и масса тела у созревающих самок меньше, чем у одновозрастных самцов.

3. Индивидуальная абсолютная плодовитость и размерно-весовые показатели икринок нижеамурского хариуса положительно коррелируют с возрастом, длиной, массой тела и темпом роста. Наиболее сильная связь отмечена между АП и размерно-весовыми характеристиками рыб. Для быстрорастущих хариусов р. Анюй отмечены наибольшие значения АП, для медленнорастущих хариусов р. Кур – наименьшие. Параметры зависимости относительной плодовитости от размерно-весовых характеристик и возраста рыб в разных выборках различны.

4. ГСИ теснее связан с размером, чем с возрастом. Для быстрорастущих самок (р. Анюй) характерны большие значения ГСИ, для медленнорастущих (р. Кур) – меньшие. Для самцов нижеамурского хариуса такая закономерность не выявлена.

5. Нерест проходит с конца апреля по последнюю декаду мая при подъёме температуры воды свыше 6°C. Используется зона даунвеллинга перед перекатами и излуцинами реки. Большая часть нерестилищ приурочена к протокам придаточной системы. Необходимыми условиями для нереста являются: наличие галечного грунта с размером фракций 1–5 см, глубина до 0.8 м и скорость течения до 0.7 м/с. Нерестовые площади в пределах нижнего течения р. Анюй составляют 426.3 ± 148.6 м²/км реки или $0.32 \pm 0.11\%$ площа-

ди водной поверхности основного русла и проток придаточной системы, что, на наш взгляд, является одним из факторов, лимитирующих численность хариусов в этом районе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.К. Кялундзюге – коренному жителю с. Арсеньево (Нанайский район Хабаровского края) – за всестороннюю помощь, оказанную при сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин В.М. 1983. Некоторые аспекты изучения плодовитости рыб // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука. С. 151–162.
- Замахаев Д.Ф. 1959. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Мос. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва. Вып. 10. С. 183–209.
- Захарченко Г.М. 1973. О миграциях хариуса *Thymallus thymallus* в верховьях Печоры // Вопр. ихтиологии. Т. 13. № 4. С. 744–745.
- Зиновьев Е.А. 2005. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь: Перм ГУ, 70 с.
- Иванков В.Н. 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 224 с.
- Изюмов Ю.Г., Володин В.М., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. 1983. О наследственной обусловленности плодовитости плотвы Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука. С. 163–169.
- Кошелев Б.В. 1971. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 186–218.
- Крохалевский В.Р. 1980. Некоторые закономерности изменения плодовитости пеляди реки Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Т. 160. С. 23–30.
- Лапицкий И.И. 1949. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol.) // Тр. Лаб. основ рыбоводства. Т. 2. С. 37–63.
- Михеев П.Б. 2008. Рост и некоторые биологические показатели нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) из рек Кур и Нижняя Патха (Хабаровский край) // Пресноводные экосистемы р. Амур. Владивосток: Дальнаука. С. 268–279.
- Михеев П.Б. 2009. Половой диморфизм нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) // Амур. зоол. журн. Т. 1. № 4. С. 386–391.
- Михеев П.Б. 2010. Численность и биомасса нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* бассейна нижнего Амура // Изв. ТИНРО. Т. 161. С. 101–119.
- Михеев П.Б., Гуль А.И. 2009. Некоторые биологические признаки нижеамурского 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. 2012а. Биологические особенности нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes: Thymallidae). 1. Возрастной состав // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 553–561.
- Михеев П.Б., Островский В.И., Семенченко Н.Н. и др. 2012б. Биологические особенности нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmoniformes: Thymallidae). 2. Рост // Там же. Т. 52. № 6. С. 689–700.
- Никольский Г.В. 1974. Экология рыб. М.: Высш. шк., 397 с.
- Одум Ю.П. 1986. Экология: В 2 т. М.: Мир, 328 + 376 с.
- Паренский В.А. 1992. Этология нереста нерки. Владивосток: Дальнаука, 113 с.
- Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д. 2001. Распространение и биология амурского хариуса (*Thymallus grubii* Dybowski, 1869) на Сахалине // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 269–276.
- Персов Г.М., Сакун О.Ф. 1962. Состояние половых желез у горбуши на ранних этапах ее жизненного цикла в связи с акклиматизацией в бассейнах Белого и Баренцева морей // Уч. зап. ЛГУ. № 311. Сер. биол. Вып. 48. С. 92–108.
- Спановская В.Д., Григораши В.А. 1976. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икротетующих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. С. 54–62.
- Тугарина П.Я. 1981. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука, 281 с.
- Aganovic' M. 1965. Komparativna istrazivanja rezima ishrane, rasta, plodnosti i structure populacija lipjena u rijekama Bosni i Plivi // Extract du Godisnjak Biološkoga instituta univerziteta u Sarajevu god XVIII. 109 s.
- Bishop F.G. 1971. Observations on spawning habits and fecundity of the Arctic grayling // Progressive Fish Culturist. V. 33. № 1. P. 12–19.
- Bujalska G. 1983. Ecological structure of the population. Sex ratio // Acta Theriol. V. 28. Suppl. 1. P. 103–111.
- 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.
- Darchambeau F., Poncin P. 1997. Field observations of the spawning behavior of European grayling // J. Fish Biol. V. 51. № 5. P. 1066–1068.
- Fabricius E., Gustafson K.J. 1955. Observations on the spawning behaviour of the grayling, *Thymallus thymallus* (L.) // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. V. 36. P. 75–103.
- Kratt F., Smith R.J.F. 1980. An analysis of the spawning behaviour of the Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas) with observations on mating success // J. Fish Biol. V. 17. Iss. 6. P. 661–666.
- 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.
- Persat H., Zakharia M.E. 1992. The detection of reproductive activity of the grayling *Thymallus thymallus* (L. 1758) by passive listening // Ibid. V. 123. № 4. P. 469–477.
- 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.
- Tack S. 1971. Distribution, abundance and natural history of the Arctic grayling in the Tanana River drainage // Alaska Dept. Fish Game. Ann. Rept. Progr. 1970–1971. № 12 (F-9-3). 35 p.