

На правах рукописи



Михеев Павел Борисович

**НИЖНЕАМУРСКИЙ ХАРИУС *THYMALLUS TUGARINAE*:
МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА**

03.02.06 – ихтиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2010

Работа выполнена в лаборатории биоресурсов р. Амур Хабаровского филиала ФГУП «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр» (ХФТИНРО)

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Шунтов Вячеслав Петрович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Поздняков Сергей Ефимович

кандидат биологических наук
Шедько Сергей Владимирович

Ведущая организация: **Институт водных и экологических проблем ДВО РАН**

Защита диссертации состоится «28» декабря 2010 г. в 10⁰⁰ ч. на заседании диссертационного совета Д 307.012.01 при Федеральном государственном унитарном предприятии «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр» (ФГУП «ТИНРО-Центр») по адресу: 690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4. Факс: (4232) 300-751; E-mail: cheblukova@tinro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГУП «ТИНРО-Центр».

Автореферат разослан «26» ноября 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Лукьянова О.Н.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Нижнеамурский хариус *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov & Weiss, 2007 является одним из самых характерных и многочисленных представителей ихтиофауны полугорных и горных рек бассейна Нижнего Амура. Его систематический статус, как и всех хариусов Амура, вплоть до недавнего времени не был ясен. Считалось, что Амурский бассейн населяет подвид сибирского хариуса *Th. arcticus grubii*, либо отдельный вид *Th. grubii*, хотя авторы, исследовавшие хариусов Амура (Тугарина, Храмцова, 1980, 1981; Макоедов, 1999; Костицын, Зиновьев, 2003), отмечали их существенную морфологическую и биологическую разнокачественность в пределах бассейна. В связи с этим, в последние годы интерес к амурским хариусам значительно возрос, что отразилось в появлении большого числа публикаций (Антонов, 1995, 1999, 2001; Шедько, 2001; Froufe et al., 2003; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006, 2007; Bogutskaya et al., 2008). На сегодняшний день установлено, что в Амурском бассейне обитает пять видов хариусов, один из которых является объектом наших исследований.

Большинство публикаций, посвященных амурским хариусам, создавались с целью выяснения таксономического положения этих рыб. Изучению биологии и популяционных особенностей хариусов Амура практически не уделялось внимания. Из-за высокой межпопуляционной изменчивости хариусовых, у некоторых исследователей (Дорофеева, 2002; Костицын, Зиновьев, 2003; Зиновьев, 2005) возникают сомнения по поводу валидности новых таксонов хариусов Амура.

Из диагностических признаков амурских хариусов хорошо описаны только пластические, меристические и некоторые генетические признаки, а также особенности окраски. При этом отсутствуют сведения об их онтогенетической изменчивости, особенностях полового диморфизма, межпопуляционной динамике. Не изучена сейсмочувствительная система. Остеологические параметры *Th. tugarinae* приводятся только в одной работе, посвященной рыбам р. Хор (Тугарина, Храмцова, 1980). Сравнительный анализ биологических признаков разных таксонов амурских хариусов, собранных в зоне их симпатрии, в литературе отсутствует.

Актуальность работы продиктована необходимостью углубления знаний о популяционной структуре хариусов Амура, что может быть достигнуто путем выявления особенностей морфотипа и биологии этих рыб, а также их динамики. Эти знания необходимы для разработки стратегии рациональной эксплуатации и охраны нижнеамурского хариуса в условиях возрастающего антропогенного пресса на экосистемы горных и полугорных рек бассейна Амура.

Цель работы – исследовать биологию и морфотип нижнеамурского хариуса в пределах Амурского бассейна и охарактеризовать изменчивость этих показателей, сравнить некоторые биологические параметры этого и других видов хариусов Амура, собранных в зоне их симпатрии.

Для достижения цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Описать онтогенетическую, половую, сезонную и межгодовую изменчивость биологических и морфологических признаков нижнеамурского хариуса.

2. Исследовать популяционные особенности биологии и морфотипа нижнеамурского хариуса для оценки внутривидовых пределов варьирования этих параметров и причин разнокачественности рыб разных рек.

3. Оценить степень различия и сходства разных таксонов хариусов Амура по морфологическим и биологическим признакам.



4. Оценить численность и состояние ресурсов нижеамурского хариуса, а также дать характеристику его эксплуатации.

Научная новизна. Впервые получена характеристика биологических и морфологических признаков нижеамурского хариуса на протяжении большей части его ареала (бассейн Усури, Нижнего и Среднего Амура). Выявлены пределы изменчивости этих признаков. Оценена численность и биомасса нижеамурского хариуса в пределах бассейна Нижнего Амура, что сделано впервые для жилых лососевидных амурских рыб. Впервые выявлен ряд отличий в биологии разных видов хариусов, собранных в зоне их симпатрии. Установлено увеличение пределов варьирования морфологических признаков, являющихся диагностическими для исследуемого вида. Впервые для амурских хариусовых описана сейсмочувствительная система и изменчивость строения его невробранхиума в постэмбриональном периоде. Оценено влияние различных факторов, определяющих особенности морфологических и биологических признаков.

Практическая значимость. Данные о популяционной структуре, росте, репродуктивной биологии, численности и биомассе нижеамурского хариуса, а также сведения об их динамике и регулирующих механизмах необходимы для оптимального подхода к прогнозированию объемов общих допустимых уловов (ОДУ) данного вида, совершенствования контроля за его эксплуатацией, принятия мер охраны отдельных популяций и организации последующих исследований.

Основные положения, выносимые на защиту. Нижеамурский хариус – один из самых многочисленных и массовых промысловых жилых лососевидных бассейна Усури, Нижнего и Среднего Амура, характеризуется значительной внутривидовой изменчивостью морфобиологических признаков, что свидетельствует о существенной экологической пластичности вида. Рыбы, обитающие в разных водотоках, наряду с размерно-возрастной, половой, сезонной и межгодовой изменчивостью характеризуются специфичными чертами биологии и морфотипа, адаптированными к сочетанию различных факторов, специфичных для мест их обитания.

Несмотря на увеличение пределов варьирования индексов морфологических признаков, считающихся диагностическими для вида, полного их перекрытия с таковыми других таксонов амурских хариусов не наблюдается. Выявлены достоверные отличия в биологии разных видов амурских хариусов в зонах их симпатрии.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на отчетных сессиях ХФТИНРО в 2007-2010 гг., а также на следующих конференциях: научная конференция посвященная 70-летию С.М. Коновалова «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, ТИНРО-Центр, 2008 г.); четвертая конференция «Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова» (Владивосток, БПИ, 2008 г.); 2-я международная конференция «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Пермь, ПГУ, 2008); X Съезд Гидробиологического общества при РАН (Владивосток, БПИ, 2008 г.); Межрегиональная конференция III Дружининские чтения «Комплексные исследования природной среды в бассейне р. Амур» (Хабаровск, ИВЭП, 2009); Всероссийская конференция «Чтения памяти академика К. В. Симакова» (Магадан, ИБПС, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура диссертации. Работа изложена на 271 странице, состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложений. Содержит 51 таблицу, 50 рисунков и 13 приложений. Список литературы состоит из 333 источников, в том числе 93 на иностранных языках.

Благодарности. Автор искренне благодарен своему научному руководителю д.б.н. В.П. Шунтову (ТИНРО-Центр, г. Владивосток) за ценные замечания и советы, полученные в процессе создания данной работы. Особую признательность автор выражает директору Хабаровского филиала ТИНРО-Центра Г.В. Новомодному и сотрудникам этого института: к.б.н. В.И. Островскому, к.б.н. Н.Н. Семенченко, А.П. Шмигирилову, к.б.н. Д.В. Кошоку и другим за посильную помощь, оказанную при создании настоящей работы. Отдельная благодарность выражается коренному жителю с. Арсеньеву А.К. Кялундзюга за всестороннюю помощь, оказанную при сборе материала. За помощь в обработке трофологических проб автор глубоко признателен сотрудникам БПИ ДВО РАН (г. Владивосток) д.б.н. Т.М. Тиуновой, д.б.н. В.А. Тесленко и д.б.н. Е.А. Макаренко. Автор искренне благодарен д.б.н. Е.А. Зиновьеву (ПГУ, г. Пермь), к.б.н. С.В. Шедько (БПИ ДВО РАН г. Владивосток), д.б.н. О.С. Темных, к.б.н. Е.И. Барабанникову, Л.В. Чеблуковой (ТИНРО-Центр, г. Владивосток) за ценные советы, полученные при работе над рукописью.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения хариусов Амура

В главе приводятся сведения по истории исследований хариусовых рыб Амурского бассейна начиная с первых упоминаний о них в работах И.Г. Георги (1775) и Б.И. Дыбовского (1869) до публикаций, вышедших в свет в последние годы.

Глава 2. Материал и методика

Большая часть материалов собрана автором в 2007-2010 гг. Использованы также материалы, собранные сотрудниками ХфТИНРО в 2001-2006 гг. и литературные данные (Тугарина, Храмцова, 1981; Сафронов и др., 2001, 2003). Было исследовано девятнадцать рек бассейна Нижнего Амура, Усури и Бурен.

Таблица. 2.1

Место лова и объем материала



Рис. 2.1. Карта-схема района сбора

материала (обозначения точек сбора в таблице 2.1)

№	Река	км от устья	№	Река	км от устья
1	Катзи	1	21-22	Нижняя Патха	7
2	Большая Коломи	6	23-25	Таракановка	8-15
3-6	Хор	30-165	26	Первая Вайда	4
7	Оло	4	27	Лича	5
8	Урми	132	28	Гера	2
9	Кур	180	29	Акша	20
10	Нимелен	182	30	Яй	75
11	Манома	83	31	Лимури	25
12	Поды	2	32	Мальмальта	1
13-19	Анвой	65-202	33	Ниж. Мельгин	1
20	Мачтовая	18	-	Бикни	350
Возраст, рост, структура популяций		Питание	Плодо-витость	Морфология	
1853 экз.		518 экз.	176 экз.	525 экз.	

При отлове рыб использовали различные орудия: накидную сеть (шаг ячеи 5 мм, средняя площадь раскрытия 3 м²), невод двух типов – длиной 50 м (ячея 20 мм) и длиной 14 м (ячея 8 мм), ставные и плавные сети (ячея 25-40 мм), крючковые снасти.

После поймки большую часть рыб фиксировали 4% раствором формальдегида для дальнейшей камеральной обработки. Часть взрослых особей анализировали в свежем виде. В обоих случаях (при анализе свежего и фиксированного материала) процедура анализа была идентичной. При помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм измеряли длину по Смитту. Определяли полную массу тела рыб и массу тела без внутренностей (с точностью до 0,1 г), пол, стадию зрелости гонад и их массу (с точностью до 0,01 г). С левого бока рыбы отбирали чешую. Использовали первые три ряда над боковой линией в районе задней части основания спинного плавника. Возраст определяли с использованием бинокуляра МБС-12 при 50-кратном увеличении. Измеряли передние диагональные радиусы годовых зон чешуи, подсчитывали в них число склеритов, и измеряли величину расстояний между ними.

Для описания роста рыб, собранных в разное время, использовали значения длины и массы тела, рассчитанные на момент закладки последнего годового кольца. При этом использовали зависимость длины от радиуса чешуи и зависимость длины от массы тела (Мина, Клевезаль, 1976). Линейный и весовой рост описывали уравнением Бергаланфи (Beverton, 1994). У рыб, собранных весной (на чешуе которых не отмечено нового прироста) использовали фактические длину и массу тела. Из-за разницы в массе тела фиксированных и свежих рыб, анализ весового роста хариусов анализируемых выборок проводили после соответствующей корректировки. Вычисляли коэффициенты упитанности по Фультону и Кларк.

Подсчитывали индивидуальную абсолютную плодовитость (АП). Индивидуальную относительную плодовитость (ОП) выражали через 1 г массы тела рыбы без внутренностей. Икринки измеряли с точностью до 0,01 мм и взвешивали с точностью до 0,1 мг. Связь между АП и линейно-весовыми приростами анализировали при помощи методов пошагового регрессионного анализа.

При трофическом анализе оценивали уровень наполнения пищеварительных трактов по шкале Лебедева (Павловский, 1961). Анализировали качественный состав содержимого желудка с использованием бинокуляра МБС-12. Для характеристики таксономического разнообразия трофических спектров рассчитывали индексы Симпсона (Simpson, 1949), Шеннона (Shannon, Weaver, 1949) и Пилоу (Pielou, 1966). Для статистического сравнения качественного состава рационов использовали G-тест (Sokal, Rolf, 1995). Оценивали сходство спектров питания по индексу Мориситы-Хорна (J_h) (Morisita, 1959; Horn, 1966). При определении компонентов пищи хариусов разных размерно-возрастных классов животных подсчитывали, обсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали с точностью до 0,1 мг. Определяли индекс наполнения желудка (Методическое пособие..., 1974). Степень сходства рационов хариусов разных размерно-возрастных групп (%) определяли при помощи индекса Шорыгина-Шенера (Шорыгин, 1952; Schoener, 1970).

Для оценки численности исследуемого таксона в бассейне Нижнего Амура применяли метод экстраполяции числа рыб в уловах на площадь водной поверхности зоны их обитания (Аксютин, 1968). Использовали данные об уловах накидной сетью, (коэффициент уловистости был принят 1), которые усредняли и приводили к плотности рыб на 1 м². Количество молоди в уловах, улавливаемость которой низка, рассчитывали по экспоненциальной зависимости. В связи с неравномерностью распределения рыб по разным местообитаниям, площадь водной поверхности рек разбили на три типа биотопов – перекаат, яма, плес. Поскольку соотношение разных типов биотопов в реках различной протяженности обычно отличается, исследованные водотоки разделили на три класса. Данные о соотношении биотопов и плотности хариусов в них для каждой группы рек экстраполировали на площадь водной

поверхности соответствующих водотоков нижеамурского бассейна, используемых этим видом для нагула. Биомассу хариусов в реках разных категорий получали умножением значений плотности хариусов на среднепопуляционные величины массы тела рыб. Запас оценивали с использованием данных по уловам особой промыслового размера в биотопах исследованных рек и средних значений массы их тела.

Морфологический анализ выполняли по схеме Смита, представленной в работе И.Ф. Правдина (1966). В отличие от традиционной схемы промеров хариусов (Световидов, 1936), измерение пластических признаков вели не от начала maxillare, а от конца рыла. Анализировали 34 пластических и 13 меристических признаков.

Анализ размерно-возрастной изменчивости морфологических признаков проводили на рыбах р. Лимури, которых разбили на три группы: < 100 мм – 15 экз. (1+ лет), 140-160 мм – 25 экз. (2+ лет), > 200 мм – 19 экз. (3+- 6+ лет). Половой диморфизм исследовали на хариусах р. Анной. Использовали зрелых рыб – 18 самок и 13 самцов. Межпопуляционную изменчивость морфологических признаков исследовали на 16 выборках (20-31 экз.) ювенальных рыб одного размерного класса из рек: Акша, Анной, Гера, Лимури, Личи, Мачтовая, Нижняя Патха, Первая Вайда, Таракановка, Яй, Большая Коломи, Хор. В ряде случаев проводили сравнение отдельных выборок с применением коэффициента CD (Майр, 1971). Близость исследуемых выборок оценивали в процессе дискриминантного анализа. Результаты отображали графически методом канонического анализа в пространстве главных дискриминирующих корней, а также методами кластерного анализа.

У рыб р. Анной исследовали изменения окраски спинного плавника в онтогенезе (137 экз.) и особенности сейсмочувствительной системы (51 экз.). Из-за возможной корреляции последних с размером, возрастом и полом, использовали ювенальных рыб одного размерного класса и возраста. Окрашивание, описание и обозначения сейсмочувствительной системы приводили согласно литературным данным (Черешнев, 1991; Зиновьев, Мандрица, 2003). По числу отверстий в каналах сейсмочувствительной системы выделили 63 фена, по которым рассчитывали показатель внутривидовой изменчивости и критерий идентичности Л.А. Животовского (1982). Помимо этого, вычисляли фенетические MMD -дистанции (Sjøvold, 1977) и оценивали уровень флуктуирующей асимметрии (FA).

Особенности неврокраниума анализировали на основе хариусов рр. Хор (19 экз.) и Нижняя Патха (15 экз.). Обработку проводили по методике, изложенной в работе Г.Х. Шапошниковой и В.А. Клюканова (1974). Были сделаны промеры 14 костей черепа, часто использующихся в систематике. Для оценки степени сходства хариусов по остеологическим параметрам использовали анализ главных компонент (PCA).

Во всех случаях, кроме анализа состава рационов хариусов (а также тогда, когда это оговаривается отдельно), статистическое сравнение проводили с использованием t -критерия Стьюдента. Везде, кроме анализа особенностей морфотипа, использован стандартный уровень значимости ($p=0,05$). Для обработки части данных применяли методы дисперсионного (ANOVA) и иерархического кластерного анализа. Кластеризацию проводили методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA). В качестве количественного показателя сходства использовали расстояние Эвклида. Статистическую обработку проводили при помощи пакетов прикладных программ Statistica 6.0., NCSS (NCSS PASS GESS Statistical And Data Analysis v 2006.06.14.) и SYSTAT (Wilkinson et al., 1988).

Глава 3. Физико-географическая характеристика районов исследований

В разделе приводятся данные о физико-географических особенностях районов проведения работ, гидрологических особенностях водотоков, в которых был собран

материал, а также состав их ихтиофауны. Использованы литературные (Леванидова, 1964; Гидрологическая изученность..., 1966; Леванидова, 1982; Хабаровский..., 1995; Мордвин, 1996) и собственные данные.

Глава 4. Биологическая характеристика нижеамурского хариуса бассейна р. Амур

Возраст и рост. В большинстве выборов максимальный возраст нижеамурских хариусов составил 4+-5+ лет. У рыб рек Анюй, Лимури и Нижняя Патха предельный возраст составил 6+ лет. Доля таких рыб была наибольшей в р. Лимури и составила 6,3% от выборки. В остальных пробах доля рыб с предельной продолжительностью жизни, как правило, ниже 1%. С.Н. Сафронов с соавторами (2001) приводит максимальный возраст хариусов северо-западного Сахалина в 12+ лет. Доля рыб в возрастных группах от 7+ до 10+ лет составляет соответственно от 9 до 2 % от объема выборки (456 экз.). То есть, по продолжительности жизни нижеамурский хариус является короткоцикловым видом, но по ряду причин некоторые популяции могут становиться среднeciкловыми.

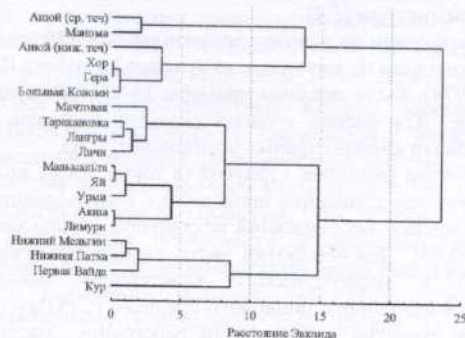
Хариусы разных рек часто отличаются по росту, при этом их можно разделить на рыб, отличных друг от друга относительно высоким, средним и низким темпом роста, который может значительно варьировать в течение жизни (табл. 4.1, рис. 4.1).

Таблица 4.1.

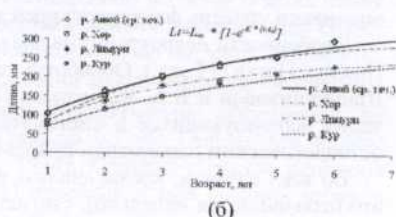
Средняя длина (мм) и масса (г) тела особей в возрастных группах нижеамурских хариусов некоторых рек, рассчитанные на момент закладки последнего годового кольца их чешуи

Река	Возраст, полных лет жизни					
	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Анюй	<u>101,1</u> <u>13,1</u> <u>10</u>	<u>163,0</u> <u>61,4</u> <u>22</u>	<u>200,0</u> <u>120,6</u> <u>69</u>	<u>236,1</u> <u>206,3</u> <u>20</u>	<u>254,8</u> <u>260,7</u>	<u>5302,5</u> <u>458,8</u> <u>2</u>
Хор	<u>79,1</u> <u>5,7</u> <u>44</u>	<u>149,2</u> <u>36,9</u> <u>20</u>	<u>202,6</u> <u>96,4</u> <u>25</u>	<u>229,8</u> <u>167,9</u> <u>5</u>		
Лимури	<u>76,1</u> <u>5,5</u> <u>15</u>	<u>136,2</u> <u>33,0</u> <u>53</u>	<u>179,0</u> <u>76,9</u> <u>21</u>	<u>183,4</u> <u>83,7</u> <u>3</u>	<u>211,0</u> <u>128,3</u> <u>11</u>	<u>232,1</u> <u>172,5</u> <u>7</u>
Нижняя Патха	<u>62,6</u> <u>3,1</u> <u>80</u>	<u>128,6</u> <u>24,4</u> <u>67</u>	<u>163,6</u> <u>57,3</u> <u>11</u>	<u>205,7</u> <u>91,2</u> <u>14</u>	<u>223,5</u> <u>137,7</u> <u>2</u>	<u>241,8</u> <u>181,4</u> <u>1</u>
Нижний Мельгин	<u>78,2</u> <u>4,7</u> <u>7</u>	<u>124,3</u> <u>21,4</u> <u>15</u>	<u>167,8</u> <u>58,5</u> <u>29</u>	<u>203,2</u> <u>108,7</u> <u>5</u>	<u>209,9</u> <u>120,1</u> <u>3</u>	
Гера	<u>98,4</u> <u>10,6</u> <u>2</u>	<u>149,2</u> <u>36,9</u> <u>18</u>	<u>183,3</u> <u>71,0</u> <u>9</u>	<u>194,2</u> <u>83,0</u> <u>5</u>		
Кур	<u>71,0</u> <u>4,5</u> <u>42</u>	<u>114,7</u> <u>18,9</u> <u>176</u>	<u>145,8</u> <u>43,7</u> <u>58</u>	<u>178,8</u> <u>91,6</u> <u>20</u>	<u>194,7</u> <u>90,5</u> <u>3</u>	

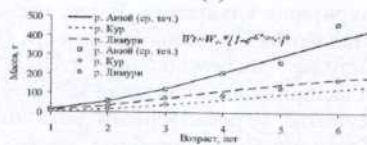
Примечание: подчеркнутым шрифтом выделены значения длины, курсивом – массы, полужирным – число экз.



(а)



(б)



(в)

Рис. 4.1. Дендрограмма различий нижеамурского хариуса исследованных водоемов по характеру линейного роста (а), и зависимость длины (б) и массы (в) тела от возраста хариусов разных кластеров (зависимости сглажены уравнением Бергаланфи)

Помимо наследственности, одними из основных факторов, определяющих рост рыб, является состояние кормовой базы, условия и продолжительность периода нагула. Например, в водоемах северной части ареала, хариусы растут медленнее, чем в южной. Темп их роста выше в реках – местах массового нереста тихоокеанских лососей *Oncorhynchus*. Нами была выявлена положительная связь между годовыми приростами длины тела хариусов р. Анной в 2000-2009 гг. и численностью осенней кеты *O. keta*, заходившей в Амур в эти годы (рис. 4.2).

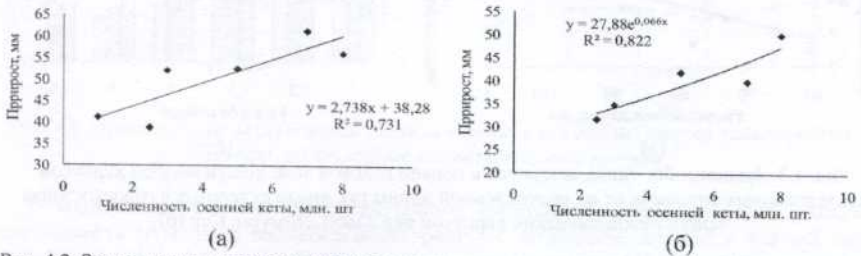


Рис. 4.2. Зависимость приростов длины тела нижеамурских хариусов р. Анной за второй (а) и третий (б) годы жизни от численности осенней кеты, заходящей в Амур

Часто хариусы, обитающие в пределах одного водотока, могут существенно отличаться друг от друга по росту. Так, особи из нижнего течения р. Анной отстают в росте от хариусов среднего течения, что может быть связано с высоким уровнем оседлости хариусовых (Егоров, 1956; Захарченко, 1973; Reid, 2002; Nykaenen, 2004), и свидетельствуют о более благоприятных условиях для роста рыб в среднем течении реки, где выше уклон русла и скорость течения. Отметим, что среди рек, исследованных в период нагула хариусов, плотность рыб на перекатах среднего течения реки растет параллельно увеличению ее длины и снижению средней скорости течения (табл. 4.11). Кроме условий нагула на рост хариусов воздействуют другие причины. Одна из них – чрезмерный вылов. Так, яркое негативное воздействие частых неводных обловов на темп группового роста рыб отмечено для хариусов р. Кур (Михеев, Гуль, 2009). Существенно влияние плотностного фактора. Так, для рыб р. Лимури характерна высокая плотность особей старших возрастных групп и низкие темпы их роста. Тоже отмечено для всех возрастных групп рыб р. Нижняя Патха, которые по сравнению с хариусами других рек устьевой части Амура, отличаются максимальной численностью (табл. 4.11) и минимальными темпами роста. Кроме того, в связи со сбором материала в разные годы, на отличия в росте рыб разных рек может накладываться межгодовая изменчивость абиотических (и в первую очередь климатических) факторов, определяющая разницу в условиях питания и нагула, численности поколений разных популяций хариусов, эффективности нереста, роста и выживаемости молоди на первом году жизни и т.д.

Отметим, что для нижеамурского хариуса, как и для большинства других *Thymallidae* (Зиновьев, 2005) характерны различия в росте самцов и самок. Половозрелые самцы отличаются от самок большими размерами и массой. Но из-за перекрытия доверительных интервалов различия были достоверны лишь в нескольких случаях.

Сравнение темпа роста нижеамурского хариуса и других *Thymallidae* Амурского бассейна показало, что в зонах их симпатрии (р. Анной, притоки рек Бурея и Амгунь), данный вид растет достоверно медленнее верхнеамурского *Th. grubii*, бураинского *Th. burejensis* и желтопятнистого *Th. flavomaculatus* хариусов.

Со скоростью роста хариусов связано число склеритов в годовых зонах их чешуи. Чем она выше, тем больше значения данного признака и наоборот. Наиболее ярко эта зависимость прослеживается у молоди хариусов исследованных водоемов (рис. 4.3.а).

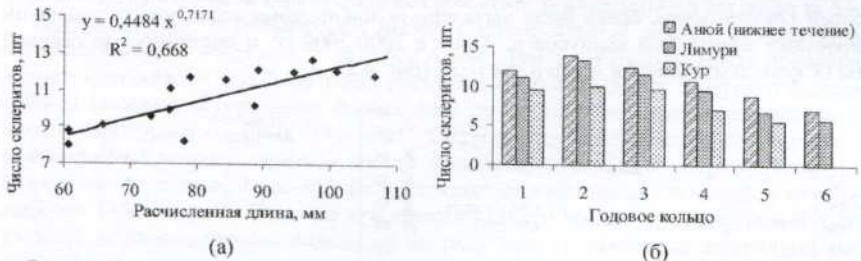


Рис. 4.3. Зависимость числа склеритов в первой годовой зоне чешуи молоди хариусов исследованных водоемов от их расчисленной длины (а); число склеритов в годовых зонах чешуи нижеамурских хариусов рек Анной, Лимури, Кур (б)

У исследованных рыб наибольшее число склеритов закладывается во второй год жизни – их среднее количество колеблется от 10,0 до 14,9.¹ С возрастом их количество снижается (рис. 4.3.б). Также отмечено для межсклеритных расстояний.

Интересно отсутствие связи между темпом роста и величиной коэффициента упитанности (по Фульстону и Кларк). Максимальные значения последнего характерны для хариусов рр. Анной (соответственно 1,68 и 1,41), Нижний Мельгин (1,63; 1,46) и Лимури (1,63; 1,35). Наименьшие значения коэффициентов упитанности отмечены у рыб рр. Кур (1,44; 1,26), Мальмалга (1,48; 1,30) и Гера (1,41; 1,19).

Репродуктивная биология. В большинстве выборок соотношение полов близко 1:1. Однако среди зрелых хариусов рек Анной и Хор, собранных в период нереста, отмечена диспропорция этого показателя – на самок приходилось соответственно по 61 и 70,5% объема выборки, что может быть связано со способностью самцов хариусов к порционному нересту, либо участием в нерестовом акте одного самца и нескольких самок. В онтогенезе соотношение полов меняется следующим образом: среди молоди доминируют самцы, с началом половозрелости – самки, среди старших рыб – самцы (установлено на рыбах р. Анной). Аналогичные закономерности отмечали другие авторы (Тугарина, Храмова, 1981; Сафронов и др., 2001) для рыб рек Хор, Амгунь и сахалинских водотоков. Вероятная причина – повышенная смертность зрелых самок.

В большинстве рек массовое половое созревание нижеамурского хариуса происходит на четвертом году жизни (в нижнем течении р. Анной в возрасте 2+ лет). Некоторые быстрорастущие самки могут созревать в возрасте 1+ лет и нереститься на следующий год, чего не отмечено для самцов. Массовое половое созревание последних происходит в одно время с самками (рр. Кур, Нижняя Патха, Лимури), либо смещено на год позже (рр. Анной, Нижний Мельгин). Средние размеры и масса созревающих самцов варьируют в пределах 186,7–227,5 мм и 75,5–138,8 г, самок – соответственно 178,6–212,7 мм и 66,4–118,3 г. Быстрорастущие особи созревают при

¹ Начало формирования чешуйного покрова отмечено у сеголеток хариусов р. Первая Вайда (приток устьевой части Амура), собранных 3 августа 2007. У рыб длиной 33-39 (37,7±0,7) мм вдоль боковой линии и на хвостовом стебле были отмечены базальные пластинки. Время закладки нового годового кольца на чешуе происходит в течение июня (приурочено к окончанию нереста и началу нагула) и варьирует в зависимости от климатических особенностей и их межгодовой динамики.

большей длине и массе и наоборот. Во время полового созревания рыб линейный рост рыб замедляется, весовой наоборот ускоряется. Заметим, что в этот период происходит снижение не только линейных, но и весовых приростов (рис. 4.4).

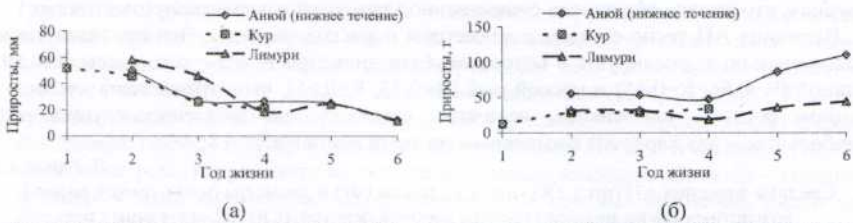


Рис. 4.4. Приросты длины (а) и массы (б) тела хариусов рек Анной (нижнее течение), Кур, Лимури, вычисленные по эмпирическим данным

В изученных выборках нижнеамурского хариуса абсолютная индивидуальная плодовитость (АП) и ее вариабельность растут с возрастом, длиной и массой тела особей (табл. 4.2, 4.3; рис. 4.5а, б, в). Анализ зависимости АП от приростов массы тела, проведенный с использованием методов множественного регрессионного анализа, показал присутствие слабой, но достоверной положительной связи между этими показателями. Такой зависимости АП от линейных приростов не выявлено.

Таблица 4.2.

Уравнения и значения их коэффициентов, использованные для описания зависимости АП хариусов от возраста (лет), длины (мм) и массы (г) тела

Зависимость	АП-возраст	АП-длина тела	АП-масса тела	АП-приросты массы
Уравнение	$АП = a * T^b$	$АП = a * L_{mm}^b$	$АП = a + b * Q$	$АП = a * exp * (-b * W)$
a (средняя ± ошибка)	384,7 ± 51,2	$3,1 * 10^{-7} ± 3,3 * 10^{-8}$	-544,3 ± 114,6	1240,1 ± 133,8
b (средняя ± ошибка)	1,4 ± 0,1	4,2 ± 0,2	18,8 ± 0,7	-0,007 ± 0,002
R^2	0,82	0,82	0,88	0,42

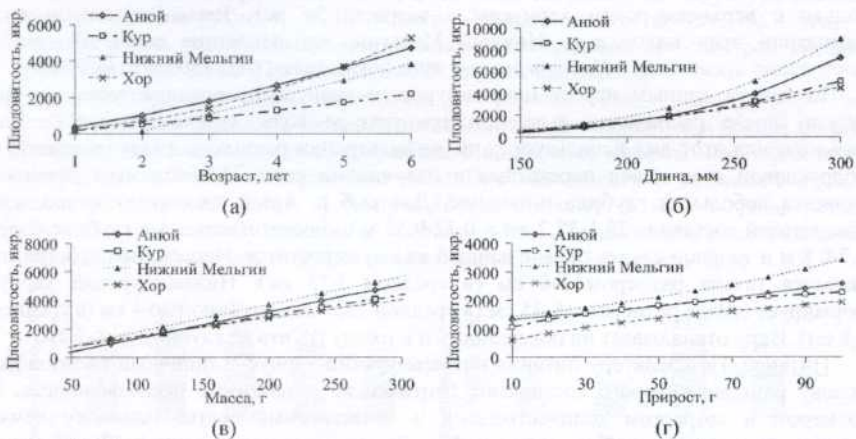


Рис. 4.5. Теоретические кривые, описывающие зависимость абсолютной плодовитости нижнеамурских хариусов исследованных рек от возраста (а), длины (б), массы (в) и приростов массы тела (г) за последний год

Заметно, что АП нижеамурских хариусов исследованных водоемов в большинстве случаев хорошо различается. Наиболее яркие различия по этому показателю отмечены между возрастными группами хариусов рек Кур и Анной. У «курских» рыб АП в два раза ниже, чем у особой р. Анной во всех возрастных группах, что вполне объяснимо существенной разницей в росте хариусов этих рек.

Величина АП тесно связана с диаметром и массой икринок. Эти признаки также положительно коррелируют с возрастом (для диаметра $R=0,72$; для массы $R=0,69$), длиной ($R=0,66$; $R=0,45$) и массой рыб ($R=0,73$; $R=0,65$), что отражается в их связи с темпом роста – наименьшие величины отмечены для медленно растущих рыб, наибольшие – для хариусов с высокими темпами роста (табл. 4.1, 4.3).

Таблица 4.3.

Средние значения АП (шт.), ОП (шт./1 г), массы (мг) и диаметра (мм) икринок разных возрастных групп нижеамурского хариуса некоторых из исследованных рек

Река	Возраст 2+ лет	Возраст 3+ лет	Возраст 4+ лет	Возраст 5+ лет
Анной	1574 18,4 (3,1) 1,6 12	2190 19,2 (4,2) 1,7 8	3020 21,4 (4,3) 1,9 4	
Кур	802 18,5 (2,4) 1,6 9	986 16,8 (3,3) 1,8 14	1564 17,2 (3,6) 2,0 7	
Нижний Мельгин		1479 19,0 (3,0) 14	2685 24,6 (2,3) 2	2453 17,5 (4,0) 2
Хор		1413 18,2 (8,3) 2,4 17	1767 16,3 (9,7) 2,7 4	

Примечание: значения АП подчеркнуты, величины ОП перед скобками, значения массы в скобках, диаметра – после скобок (кроме рыб р. Нижний Мельгин); число особей выделено полужирным шрифтом; приводятся данные осенних (рр. Анной, Кур и Нижний Мельгин) и весенних (р. Хор) сборов.

В отличие от АП, диаметра и массы икринок, величина относительной индивидуальной плодовитости (ОП) не подвержена столь однозначной корреляции с возрастом и линейно-весовыми особенностями рыб (табл. 4.3). Среди рыб разных рек величина ОП близка у впервые созревающих особей, но с возрастом у самок разных популяций расходится. Интересно, что онтогенетическое изменение ОП хариусов разных рек связано с коэффициентом упитанности (по Фульстону и Кларк), а не с темпом роста, о чем говорят близкие значения ОП рыб рек Анной и Нижний Мельгин, а также хариусов рек Хор и Кур.

Сравнение *Th. tugarinae* с другими хариусами Амура по АП и ОП было возможно только с верхнеамурским хариусом в возрасте 3+ лет. Выявлено, что в зоне симпатрии этих видов в р. Нижний Мельгин, четырехлетние особи *Th. grubii* достоверно превосходят *Th. tugarinae* по этим показателям (АП 1800 шт., ОП 24,6).

По нашим данным нерест нижеамурского хариуса происходит через две-три недели после распаления льда при температуре воды свыше плюс 6°C. Для размножения этот вид использует зоны инфильтрации речных вод (даунвеллинга) в подрусловой сток перед перекатами и излучинами реки. Необходимым условием является небольшая глубина и течение. Для рыб р. Анной средняя величина этих показателей составила 25,1-37,2 см и 0,32-0,55 м/с соответственно. На глубине более 0,7-0,8 м и течениях свыше 0,7 м/с данный вид не нерестится. Нерестовым субстратом является галька размером 1-6 см (в среднем 3,73 см). Нижеамурский хариус формирует гнезда размером 18-35 см (в среднем 22,3 см), глубиной до 4 см (в среднем 2,8 см). Икру откладывает на поверхность и в толщу грунта на глубину до 4-5 см.

Питание. По характеру питания нижеамурский хариус – типичный полизоофаг, основу рациона которого составляют бентические и наземные беспозвоночные. С размером и возрастом количественный и качественный состав пищевого комка данного вида меняется. Так, среди рыб р. Лимури двухлетки длиной 72,3-97 мм (I размерно-возрастная группа) предпочитали потреблять бентос (отмечен у 100% рыб), характеризовались высокими значениями индекса наполнения желудка – 2,67 и среднего числа жертв – 48,7 экз., но низкой массой последних – 0,21 мг. В питании

этих рыб чаще встречались личинки блефароцерид *Blepharoceridae* и хирономид *Chironomidae* (отмечены в 86,7% желудков), но редко встречались наземные организмы, а также личинки веснянок *Plecoptera* и ручейников *Trichoptera* (рис. 4.6). В отличие от годовиков трехлетки длиной 140,3-156,6 мм (II размерно-возрастная группа) чаще поедали личинок и имаго веснянок и ручейников, а также сублимаго поденок *Ephemeroptera* (рис. 4.6б). В их рационе возрастает доля наземных членистоногих, а также средняя масса жертв (0,89 мг), но несколько снижается их среднее число (46,9) и индекс наполнения желудка (2,16). Свыше 30% массы пищевого комка рыб III размерно-возрастной группы (половозрелые особи старше 3+ лет длиной 181,9-243,5 мм) приходится на ручейников (14,7%) и веснянок (16,5%). В их рационе резко сокращается встречаемость мелких пищевых объектов – хирономид, водяных клещей *Hydascarina*, что сказывается на средних величинах массы жертв (2,94 мг) и некотором сокращении их среднего числа (44,7). Индекс наполнения желудка оказался близок таковому трехлеток – 2,18. В питании этих рыб преобладали воздушные фазы амфибиотических и наземных насекомых.

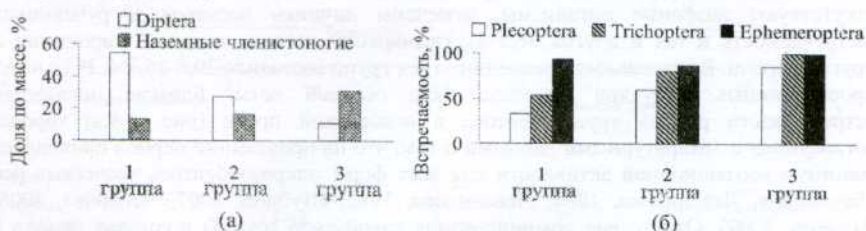


Рис. 4.6. Доля (%) двукрылых и наземных членистоногих в массе пищевого комка (а), а также встречаемость (%) веснянок, ручейников и поденок (б) в питании разных размерно-возрастных групп нижнеамурского хариуса р. Лимури

Отметим, что разница в рационах является статистически достоверной. Согласно значениям индекса Шорыгина-Шенера наиболее близкими по структуре пищевого комка являются рыбы II и III размерно-возрастных групп (29,1%), тогда как обособленность рационов двухлеток выше – перекрывание их спектров питания с трехлетками составило 27,6%, с рыбами III группы 22,6%.

Состав пищевого комка изменяется по сезонам. Так, у хариусов р. Анюй наибольшая наполненность пищеварительных трактов (оцененная в баллах по шкале Лебедева) характерна для рыб, собранных в конце мая, минимальная – для особей, отловленных в апреле и ноябре (рис. 4.7а). Вне зависимости от времени сборов, все желудки содержали пищу – бентосных (личиночные формы амфибиотических насекомых, гаммарусы) и наземных членистоногих. Первые были отмечены в 100% желудков, встречаемость вторых в рационе варьировала по сезонам (рис. 4.7б).

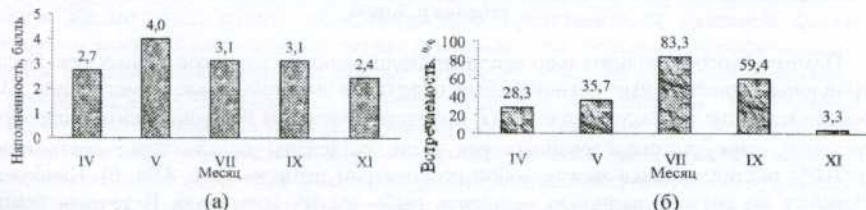


Рис. 4.7. Средние значения наполненности желудка (а) и встречаемость наземных объектов в питании (б) нижнеамурского хариуса р. Анюй в разные месяцы

В апреле, большая часть хариусов (90,6%) потребляла в пищу личинок веснянок. Субдоминантами по встречаемости были личинки поденок (66%), ручейников (50,9%) и хирономид (49,1%). В мае встречаемость личинок веснянок в пищевом комке снижается до 35,7%, личинки поденок и хирономид были отмечены единично, тогда как личинки ручейников были найдены в питании 64,3% особей. Отмечена икра весеннерестующих рыб. Возрастает роль представителей наземной энтомофауны (имаго Coleoptera и личинок Muscidae). В питании этих рыб и хариусов, собранных в апреле была отмечена икра кеты. В июле и сентябре спектры питания хариусов близки. По встречаемости в рационе доминируют личинки веснянок (95,8%) и поденок (100%). Высока доля гаммарусов (68,8%) и личинок блефароцерид (45,8%). В эти месяцы хариусы гораздо активнее потребляли аллохтонные организмы (имаго Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Heteroptera) и имагинальные стадии амфибиотических насекомых. Наиболее активно хариусы питались этими животными в июле (рис. 4.7б). У хариусов, собранных в ноябре встречаемость всех групп организмов в желудках снижена (рис. 4.8б). В питании этих рыб практически отсутствуют наземные организмы, отмечены личинки веснянок и ручейников (встречаемость и тех и других 36,7%), гаммарусы, личинки поденок, хирономид и других Diptera. Встречаемость последних трех групп составила 20,0-26,7%. В 12 из 45 просмотренных желудков отмечена икра осенней кеты. Близкие показатели встречаемости разных групп бентоса в ноябрьской пробе (рис. 4.8.а) хорошо согласуются с литературными данными о том, что на предзимний период приходится минимум миграционной активности для всех форм макрозообентоса лососевых рек (Леванидов, Леванидова, 1981; Леванидова, 1982; Шубина, 2007; Чебанова, 2008; Астахов, 2009). Отсутствие доминирования какой-либо группы в составе дрифта в ноябре вполне могло привести к значительному сокращению разницы в доступности разных организмов бентоса для питания хариусов в это время.

Значения индекса Шеннона, использованного для оценки разнообразия состава пищевых спектров у исследованных рыб ниже в ноябре и апреле, наибольшие показатели отмечены у хариусов, кормящихся в течение периода активной вегетации.

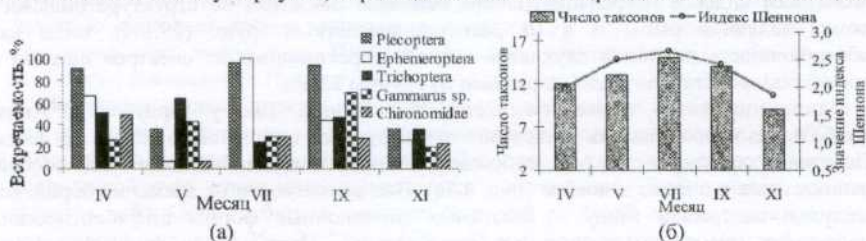


Рис. 4.8. Сезонная динамика встречаемости (%) основных групп организмов бентоса (а), а также индекса Шеннона и числа таксонов (б) в питании нижнеамурского хариуса нижнего течения р. Анной

Помимо этого дополнительно анализировали рационы хариусов разных рек. Были выявлены существенные региональные отличия в питании исследуемого вида. На основе матрицы индексов сходства (I_d) рационов методом невзвешенного попарного среднего, хариусы исследованных рек были разделены на кластеры, достоверно ($p < 0,05$) различающиеся между собой по спектрам питания (рис. 4.9а, б). Наиболее схожими по составу рационов оказались рыбы малых водотоков. В течение всего периода открытой воды они чаще потребляли имаго амфибиотических насекомых (встречаемость до 63%) и наземных беспозвоночных (до 64%). Спектры их питания

шире, чем у рыб крупных рек, массовая встречаемость отдельных групп организмов отмечена редко, состав рационов более выровнен (рис. 4.9в, г). Рационы хариусов крупных рек уступают таковым малых водотоков по встречаемости наземных беспозвоночных (не более 45,8%). Хариусы рек Анной, Хор и Лимури чаще потребляли личинок амфибиотических насекомых (встречаемость до 100%). Разнообразие спектров питания хариусов крупных рек ниже, чем у рыб малых водотоков. При этом их рационы различаются в гораздо большей степени.

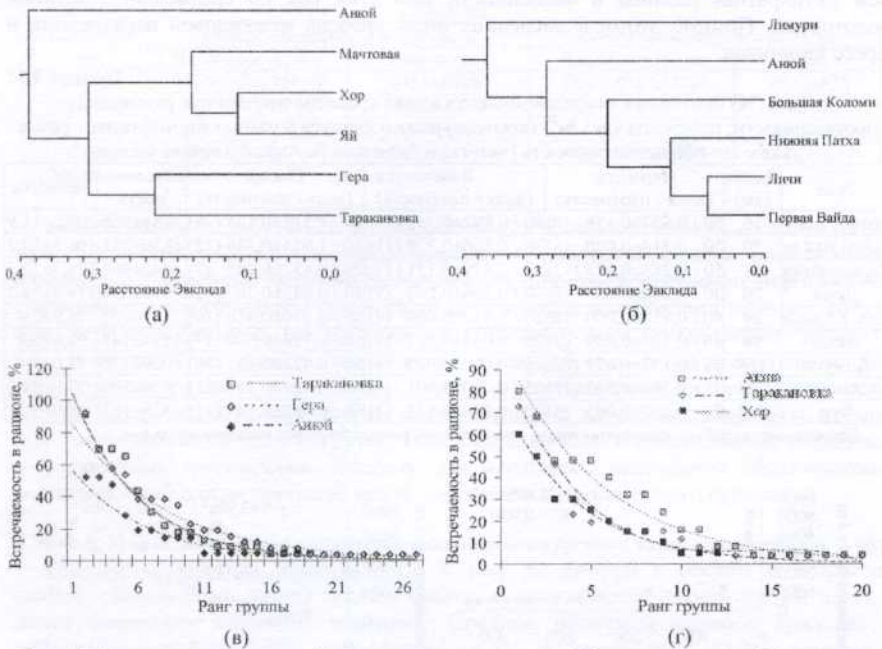


Рис. 4.9 Дендрограмма различий рационов хариусов в мае (а) и июне-августе (б); кривые доминирования-разнообразия пищевых спектров в мае (в) и сентябре (г)

Интересным является ряд половых отличий в питании нижеамурского хариуса. В составе пищевого комка самок олигохеты и гаммарусы встречаются реже, чем у самцов. Тоже характерно для личинок двукрылых, в том числе хирономид (однако их куколок самки потребляли в два раза чаще). Самки не употребляли личинок блефароцерид, тогда как они были обнаружены в желудках 28,6% исследованных самцов. Кроме этого самцы чаще потребляли представителей наземной фауны беспозвоночных. Вышесказанное может указывать на большую «реофильность» самцов, тогда как самки, вероятно, стараются избегать участков с быстрым течением.

Численность и биомасса. В разных водотоках численность и биомасса нижеамурского хариуса в период нагула варьирует. Значения этих показателей (в среднем течении) максимальны в реках протяженностью до 20 км и падают с увеличением длины водотока и снижением уклона водной поверхности его русла (рис. 4.10). Распределение хариусов по биотопам в разных реках также отличается (табл. 4.11). В малых водотоках (до 50 км длиной) плотность хариусов в период нагула максимальна в ямах и на плесах. В средних реках (длиной от 51 до 199 км) плотность

хариуса тоже максимальна на песках, но снижается в ямах и возрастает на перекатах. В крупных реках (длиной свыше 200 км) она минимальна в ямах и максимальна на перекатах, что может быть связано с низкими значениями уклонов русла и средней скорости течения этих водотоков по сравнению с двумя другими типами рек. Сниженная скорость течения в совокупности с высокими летними температурами воды в средних и, особенно, крупных реках (по сравнению с этими параметрами малых водотоков) неблагоприятны для нагула хариуса, о чем свидетельствует более чем пятикратная разница в численности рыб этих рек по сравнению с малыми водотоками. Помимо этого, в последних ниже уровень межвидовой конкуренции и пресс хищников.

Таблица 4.11

Доля (%) биотопов в исследованных участках среднего течения рек различной протяженности; плотность (экз./м²) нижеамурского хариуса в разных биотопах этих рек, а также его общая численность (экз./га) и биомасса (кг/га) по данным уловов

Река	Длина (км)	Перекаты (доля / плотность)	Ямы (доля / плотность)	Плесь (доля / плотность)	Численность	Биомасса
Ниж. Патха	16	50 / 0,527±0,156 (9)	40 / 0,892±0,351 (15)	10 / 1,513±0,145 (18)	5288±305	206,2±11,9
Перв. Вайда	20	30 / 0,214±0,070 (6)	30 / 0,566±0,278 (11)	40 / 1,054±0,338 (13)	4830±555	106,3±12,2
Гаракановка	21	50 / 0,263±0,085 (12)	30 / 0,479±0,151 (17)	20 / 0,452±0,145 (7)	4042±404	125,3±12,5
Личи	20	30 / 0,200±0,065 (6)	30 / 0,306±0,092 (9)	40 / 0,632±0,203 (12)	3691±636	114,4±19,7
Бол. Коломи	39	40 / 0,410±0,090 (8)	20 / 0,410±0,090 (4)	40 / 0,030±0,010 (10)	2747±103	76,9±2,9
Акса	58	30 / 0,120±0,059 (3)	20 / 0,054±0,017 (5)	60 / 0,120±0,039 (7)	1234±142	50,6±5,8
Лимури	168	35 / 0,177±0,071 (22)	15 / 0,060±0,019 (8)	50 / 0,422±0,135 (36)	1029±178	72,0±3,4
Аной	393	15 / 0,206±0,083 (5)	25 / 0,010±0,001 (6)	55 / 0,438±0,141 (21)	670±192	73,0±21,0
Кур	434	20 / 0,200±0,065 (15)	20 / 0,060±0,025 (3)	60 / 0,452±0,145 (15)	428±123	18,0±5,2

Примечание: в скобках приводится число серий обловов разных биотопов исследованных рек.

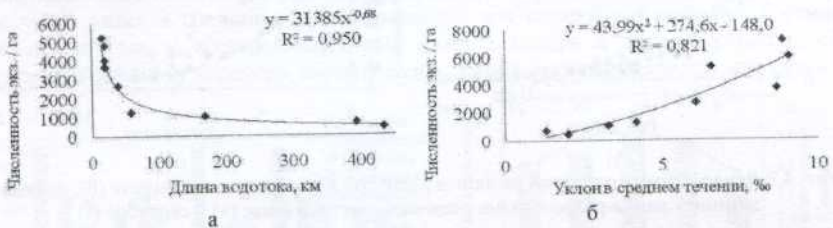


Рис. 4.10. Зависимость плотности распределения нижеамурского хариуса в период нагула в среднем течении различных водотоков от их длины (а) и уклона водной поверхности (б)

Для оценки численности и биомассы исследуемого вида в бассейне Нижнего Амура, водотоки, входящие в его состав разделили на три категории: малые, средние и крупные (см. выше). При расчетах учитывали, что признаки малых рек характерны для верховий средних и крупных водотоков. Далее, умножением суммарной длины рек разных категорий на их среднюю ширину, находили площадь водной поверхности водотоков, используемых исследуемым видом для нагула. При этом не учитывали реки или их участки, в которых нижеамурский хариус не обитает или не нагуливается. К ним отнесли равнинные, прогреваемые и загрязненные водотоки, а также реки бассейна верхнего течения крупных притоков Нижнего Амура, который населяет другой вид – желтопятнистый хариус *Th. flavomaculatus*. Затем вычисляли общую площадь трех категорий биотопов выделяемых типов рек исследуемого бассейна. Использовали средние доли каждого из трех типов биотопов, оцененные на модельных реках. В дальнейшем, проводили восстановление значений плотности и

биомассы молоди, улавливаемость которой крайне низка. Для восстановления плотности использовали уравнение экспоненциальной регрессии, массы – степенную функцию зависимости массы тела от длины. Величину запаса нижеамурского хариуса в бассейне Нижнего Амура находили умножением числа рыб промыслового размера в реках выделяемых категорий на среднюю массу тела особей промысловой длины из уловов модельных рек соответствующего типа.

Таблица 4.12.

Численность и биомасса нижеамурского хариуса в период нагула в бассейне Нижнего Амура

Категория рек	Общая численность и биомасса		Особь промыслового размера	
	Численность, экз.	Биомасса, т	Численность, экз	Запас, т
Малые	$2410 \cdot 10^6 \pm 275 \cdot 10^6$	43676±4985	$88,4 \cdot 10^6 \pm 7,5 \cdot 10^6$	9837±839
Средние	$425 \cdot 10^6 \pm 148 \cdot 10^6$	7702±2684	$16,9 \cdot 10^6 \pm 2,4 \cdot 10^6$	1881±264
Крупные	$208 \cdot 10^6 \pm 71 \cdot 10^6$	3768±1291	$2,4 \cdot 10^6 \pm 0,7 \cdot 10^6$	351±105
Итого	$3202 \cdot 10^6 \pm 326 \cdot 10^6$	58024±8359	$107,7 \cdot 10^6 \pm 7,6 \cdot 10^6$	12069±857

Примечание: приводится средняя ± ошибка средней.

Можно заметить (табл. 4.12), что численность и биомасса нижеамурского хариуса в рассматриваемом бассейне довольно высокая, но его основной вылов ведется только в реках, расположенных недалеко от населенных пунктов, пресекаемых дорогами или судоходных для маломерных судов. Доля этих водотоков составляет не более 10% от всех мест нагула вида и, как правило, численность особей промыслового размера в них снижена. При этом в интенсивно облавливаемых водоемах процент рыб промыслового размера в популяции падает с уменьшением протяженности реки. Низкая резистентность хариусов малых водотоков к антропогенному воздействию, при значительной степени нагрузки, способна привести к исчезновению отдельных изолированных группировок. Поэтому, для некоторых, интенсивно облавливаемых водотоков, необходимо принятие мер по снижению антропогенного пресса.

Глава 5. Морфологическая характеристика нижеамурского хариуса бассейна р. Амур

Размерно-возрастная изменчивость. У рыб р. Лимури с ростом и возрастом особей, относительно длины тела по Смитту, увеличивается высота задней части и длина основания спинного плавника. Средние величины первого признака у двухлеток составили 9,9%, у трехлеток 14,4%, у зрелых рыб 19,2%, второго – соответственно 26,8, 27,4 и 29,6%. Кроме этого, положительная аллометрия отмечена для длины основания анального плавника (8,9; 9,6; 10,1%), его высоты (12,0; 12,1; 13%) и высоты парных плавников (грудные – 15,0, 16,2 и 16,2%; брюшные – 14,4, 16,4 и 17,3%), а также пектоцентрального (25,7, 27,0 и 28,0%), постдорсального (36,7, 38,3 и 38,6%) и антеанального (67,8, 69,0 и 69,6%) расстояний, наибольшей высоты (20,1, 20,9 и 21,3%) и стандартной длины тела (92,8, 93,4 и 94,3%). Относительно длины головы увеличивается длина заглазничного отдела (43,5, 44,4 и 47,4%), высота головы у затылка (67,6, 72,0 и 73,9%) и через глаз (48,3, 50,0 и 51,6%), а также длина наибольшей жаберной тычинки (8,2, 11,1 и 10,2%). С увеличением размера рыб индексы некоторых признаков наоборот сокращаются. К ним относятся: длина головы (22,5, 21,0 и 19,9%), антедорсальное расстояние (31,2, 30,4 и 29,3%), длина средних лучей хвостового плавника (8,2, 6,3 и 6,2%). Уменьшается индекс диаметра глаза (33,9, 32,1 и 29,4%), ширина (10,3, 9,4 и 9,1%) и длина верхней челюсти (34,6, 34,3 и 33,6%). Не смотря на то, что становление счетных признаков происходит в 2-3 месячном возрасте, было обнаружено увеличение с возрастом числа жаберных тычинок (16,3, 16,8 и 17,4) и чешуй в боковой линии (78,3, 78,0 и 82,0). По мнению

Е.А. Зиновьева (2005) подобные изменения могут быть связаны с дифференцированным воздействием естественного отбора.

Интересна онтогенетическая изменчивость окраски спинного плавника. Плавник сеголеток однотонный. В течение первого-второго года жизни по краю плавника закладывается ряд темно-вишневых пятен, отливающих у живых рыб бирюзовым цветом (очевидно благодаря особым хромофорам, быстро отмирающим после смерти рыбы). С возрастом этот ряд смещается к основанию плавника. У половозрелых особей он проходит параллельно основанию спинного плавника в $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{4}$ его высоты, при этом по краю плавника формируется окантовка темно-вишневого цвета (не отликает бирюзовым цветом). Ее ширина у рыб старше 4+ лет в два-три раза превышает высоту нижележащей полосы (рис. 5.1).

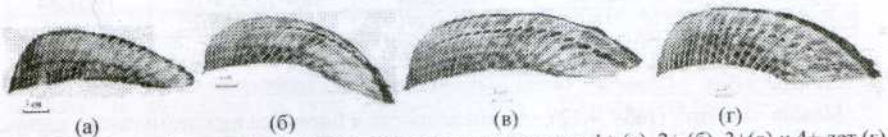


Рис. 5.1. Спинной плавник нижнеамурского хариуса возраста 1+ (а), 2+ (б), 3+(в) и 4+ лет (г)

Половой диморфизм. У самок короче спинной и парные плавники, но длиннее анальный, ярко выражен мочеполовой сосочек (рис. 5.2). Самцы ярче окрашены, у них меньше антеанальное и пектоventральное расстояние (табл. 5.1, рис. 5.3).

Таблица 5.1.

Морфологические признаки самцов и самок нижнеамурского хариуса р. Аной
(в % длины тела по Смитту)

Признак	♂♂	♀♀	<i>t</i>
Длина по Смитту, мм	222,7±4,90 (198,5-263,0)	218,1±4,48 (187,7-255,2)	0,68
Высота передней части спинного плавника, %	14,5±0,21 (13,1-16,0)	12,7±0,12 (12,0-13,7)	5,15
Высота задней части спинного плавника, %	17,7±0,54 (14,9-21,5)	14,3±0,40 (11,3-17,2)	7,74
Длина брюшного плавника, %	17,6±0,28 (16,0-19,4)	16,3±0,19 (14,9-17,5)	3,85
Длина грудного плавника, %	16,5±0,17 (15,7-18,0)	15,8±0,18 (15,0-17,5)	2,71
Наибольшая высота анального плавника, %	12,0±0,15 (11,3-13,0)	12,8±0,15 (12,0-13,8)	-3,98
Антеанальное расстояние, %	70,2±0,51 (66,5-72,2)	72,1±0,18 (70,6-73,1)	-3,65
Пектоventральное расстояние, %	28,5±0,56 (25,4-32,0)	30,0±0,25 (27,6-31,0)	-2,46

Примечание: перед скобками – средняя ± ошибка, в скобках – пределы; полужирным шрифтом выделены значения *t*-критерия Стьюдента, при которых различия достоверны.



Рис. 5.2. Внешний вид прианальной области самца и самки нижнеамурского хариуса р. Аной (длина самца 263 мм, самки – 244 мм)

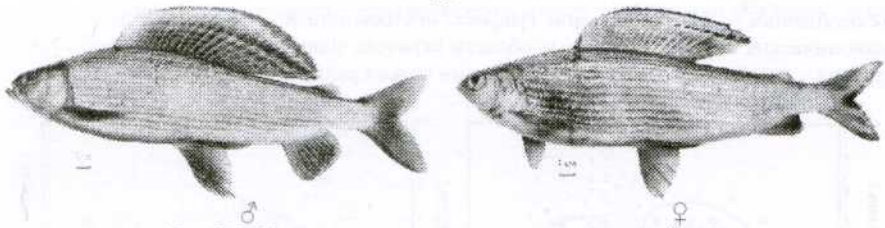


Рис. 5.3. Самец и самка нижеамурского хариуса р. Анной

Интересно, что в половом диморфизме «сахалинских» (Сафронов и др., 2003), «хорских» (Тугарина, Храмова, 1980) и «аннойских» хариусов выявлен ряд отличий. Также отмечено для размерно-возрастной изменчивости морфологических признаков.

Межпопуляционные различия. Сравнение хариусов исследованных выборок по пластическим признакам показало, что наиболее изменчивыми являются высота (H , h) и толщина тела, длина парных плавников и лопастей хвостового плавника, а также высота головы у затылка, ширина лба и длина жаберной дужки. По этим признакам исследованные выборки достоверно ($p < 0,001$) различаются в 22–45 из 78 возможных пар сравнений. Наиболее изменчивые счетные признаки: количество жаберных лучей и жаберных тычинок, число лучей в брюшном и спинном плавнике (неветвистых). Число достоверных различий по этим признакам составило от 9 до 14.

Выявлено увеличение (смещение) пределов варьирования индексов некоторых морфологических признаков, считающихся диагностическими (табл. 5.2).

Таблица 5.2.

Некоторые морфологические признаки амурских Thymallidae, используемые в диагнозе нижеамурского хариуса (в % длины тела по Смитту)

Признак	<i>Th. tugarinae</i>		<i>Th. grubii</i>	<i>Th. flavomaculatus</i>	<i>Th. burejensis</i>
	Книжкин и др., 2007	Наши данные	(Книжкин и др., 2007)	(Книжкин и др., 2007)	(Книжкин и др., 2007)
$nD2$	14,1-15,5	13,5-15,9	12,6	13,3	14,6
ID	28,4-29,8	26,7-28,7	22,0	24,6	26,0
aD	27,3-28,7	28,8-30,6	31,7	29,3	31,9
hcz	14,7-16,0	14,1-17,0	14,7	14,8	14,7
hco	10,6-11,1	9,9-12,1	10,5	10,5	9,8

Примечание: $nD2$ – число ветвистых лучей в спинном плавнике, ID – длина его основания, aD – антедорсальное расстояние, hcz – высота головы через затылок, hco – высота головы через глаз; для нижеамурского хариуса приводятся средние межпопуляционные значения.

Выявленные отличия по длине основания спинного плавника и антедорсального расстояния, скорее всего, определяются размерной изменчивостью, обусловленной принадлежностью рыб, проанализированных нами и И.Б. Книжкиным с соавторами (2007), к разным размерным классам. В первом случае средняя длина рыб составила 130,7–155,0 мм, во втором – 178,0–250,5 мм. Однако пределы варьирования индексов остальных признаков шире, чем приводится в работе данных исследователей, что может указывать на немного большую трансгрессию индексов этих признаков *Th. tugarinae* с таковыми других амурских Thymallidae. Но, не смотря на это, отмеченные диагностические признаки явно остаются таковыми (табл. 5.2).

В результате многофакторного разделения молоди хариусов исследованных водоемов в функцию многомерной дискриминации включилось 42 признака из 47. По совокупности анализируемых признаков объекты включаются в состав выборок со средней вероятностью 95,8%, что указывает на их высокую морфологическую

обособленность. На двумерном графике, построенном в пространстве первых двух канонических корней, факторные области хариусов одних выборок трансgressируют, других – нет. Причем степень трансgressии весьма различна (рис. 5.4).

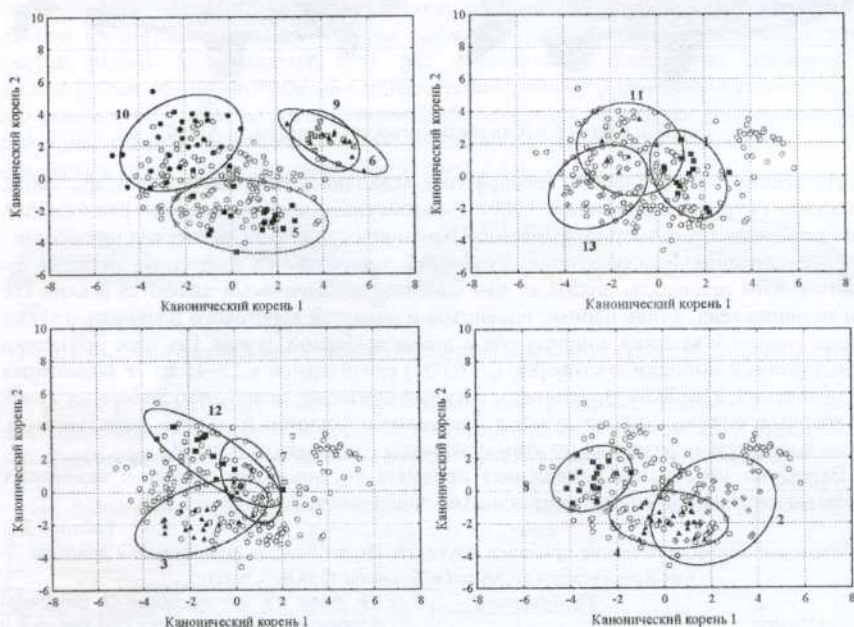


Рис. 5.4. Диаграмма рассеяния хариусов исследованных водоемов в пространстве первых двух канонических корней по 42 морфологическим признакам: 1 – р. Акша, 2 – р. Анюй (нижнее течение), 3 – р. Анюй (среднее течение), 4 – р. Гера, 5 – р. Лимури, 6 – р. Личи, 7 – р. Мачтовая, 8 – р. Нижняя Патха, 9 – р. Первая Вайда, 10 – р. Таракановка, 11 – р. Яй, 12 – р. Большая Коломи, 13 – р. Хор

Сходная картина морфологической обособленности хариусов исследованных водотоков была выяснена в ходе кластерного анализа. Морфологически близкими оказались хариусы нижнего течения р. Анюй, рек Мачтовая и Акша, характеризующихся преобладанием плесов, невысокими значениями уклонов русла (3,5-7%) и скорости течения (0,4-0,8 м/с). Особенности локомоции в таких условиях определили наличие удлинённой головы, парных плавников и лопастей хвостового плавника. У них увеличено число мягких лучей в анальном плавнике и количество жаберных тычинок. Рыбы рек Гера и Яй (быстрые водотоки со средним уклоном свыше 10%) были объединены в отдельный кластер из-за одинаково низкого числа пилорических придатков, низких индексов высоты и толщины тела, антедорсального расстояния, коротких парных и непарных плавников, челюстей, рыла и головы. В другой кластер вошли хариусы рек устьевой части Амура. Несмотря на схожесть этих водотоков, отмеченную во время обследования и их приуроченность к одному, сравнительно небольшому району, хариусы, в них обитающие (кроме рыб рек Первая Вайда и Личи), достаточно хорошо различимы по фенооблику.

Интересно, что рыбы нижнего и среднего течения р. Анюй, также как и хариусы р. Хор, собранные в разных частях реки (30, 103 и 165 км от устья), морфологически

хорошо отличимы друг от друга – зон перекрытия между факторными областями этих рыб, не отмечено (рис. 5.5).

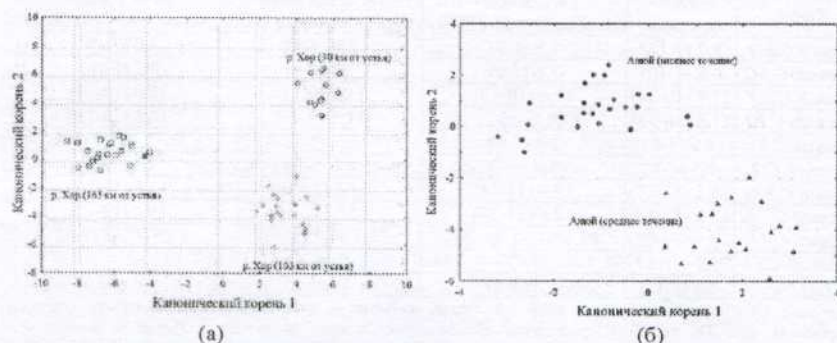


Рис. 5.5. Диаграмма рассеяния хариусов рек Хор (а) и Анюй (б) в пространстве первых двух канонических корней по 47 морфологическим признакам

Сеймосенсорная система. По числу пор в каналах сеймосенсорной системы хариусы из среднего течения р. Анюй достоверно отличаются от рыб нижнего течения высокими показателями флуктуирующей асимметрии и внутривидового разнообразия (табл. 5.3). По критерию сходства популяций и фенетическим *MMD*-дистанциям статистически достоверных различий между сравниваемыми выборками не отмечено.

Таблица 5.3

Количество пор в каналах сеймосенсорной системы нижеамурского хариуса р. Анюй

Канал (количество фенотипов по числу пор)	Среднее течение N=31	Нижнее течение N=20	MMD (MSD)
Надглазничный <i>C.SO</i> (13)	8,9±0,16 (7-11) 11,01 8,8±0,16 (7-10) 1,16	8,5±0,17 (7-10) 5,58 8,9±0,15 (8-10) 0,63	0,05 (0,44)
Подглазничный <i>C.JO</i> (11)	11,8±0,18 (10-14) 9,65 11,6±0,16 (10-13) 1,10	11,9±0,15 (11-13) 4,54 11,8±0,18 (10-13) 0,63	0,14 (0,31)
Заглазничный <i>C.T</i> (6)	6,7±0,13 (6-8) 5,21 6,7±0,12 (6-8) 0,58	6,3±0,19 (5-8) 3,80 6,3±0,16 (5-7) 0,27	0,07 (0,35)
Предкрышечно-нижнечелюстной <i>C.PM</i> (8)	13,4±0,19 (11-15) 7,40 13,1±0,20 (12-15) 1,21	13,7±0,20 (12-15) 3,44 13,6±0,20 (12-15) 0,53	0,02 (0,37)
Туловищный <i>C.LI</i> (20)	78,9±0,63 (74-83) 19,28 79,3±0,57 (73-84) 1,80	80,2±0,55 (75-88) 6,51 79,3±0,83 (76-87) 1,51	0,06 (0,31)
Затылочная комиссура <i>CM.OC</i> (5)	8,4±0,19 (7-11) 3,89	8,2±0,28 (7-11) 4,49	0,12 (0,10)

Примечание: над чертой количество пор в левом канале, под чертой количество пор в правом канале; перед скобками – среднее значение ± стандартная ошибка среднего значения; в скобках – пределы варьирования; после скобок курсивом выделены показатели внутривидового разнообразия (μ), выраженные в числе морф; полужирным шрифтом выделены значения флуктуирующей асимметрии.

Нижеамурский хариус хорошо отличается от восточносибирского, камчатского и аляскинского хариусов по количеству отверстий в каналах сеймосенсорной системы. Наиболее сильно анализируемый вид отличается от восточносибирского хариуса, меньше всего – от камчатского хариуса.

Количество пор в каналах сейсмосенсорной системы хариусов *Thymallus*

Канал	<i>Th. tugarinae</i>	<i>Th. a. pallasi</i> (Черешнев и др., 2002)	<i>Th. a. mertensii</i> (Черешнев и др., 2002)	<i>Th. a. signifer</i> (Черешнев и др., 2002)
Левый <i>C.SO</i>	8,7 (7-11)	7,8 (5-9)	7,6 (6-9)	8,6 (7-10)
Правый <i>C.SO</i>	8,8 (7-10)	7,6 (5-9)	7,5 (5-9)	8,5 (7-10)
Левый <i>C.IO</i>	11,8 (10-14)	11,0 (10-12)	11,0 (9-13)	12,0 (10-14)
Правый <i>C.IO</i>	11,6 (10-13)	11,0 (9-13)	11,1 (9-13)	12,1 (10-15)
Левый <i>C.T</i>	6,5 (5-8)	5,8 (5-7)	6,7 (6-7)	6,1 (5-7)
Правый <i>C.T</i>	6,5 (5-8)	5,8 (5-7)	6,6 (6-7)	6,0 (5-8)
Левый <i>C.PM</i>	13,5 (11-15)	12,9 (11-14)	13,5 (12-16)	14,9 (13-16)
Правый <i>C.PM</i>	13,3 (12-15)	12,6 (11-14)	13,5 (11-16)	15,0 (12-17)
Левый <i>C.LI</i>	79,4 (74-88)	87,4-91,5 (76-103)	75,3-84,7 (69-94)	85,5-90,4 (77-98)
Правый <i>C.LI</i>	79,3 (73-87)	-	-	-
<i>СМОС</i>	8,3 (7-11)	6,5 (5-9)	7,9 (6-9)	8,4 (7-10)

Примечание. Обозначения каналов в табл. 5.3. Перед скобками – среднее значение, в скобках – пределы варьирования. Для *Th. tugarinae* приводятся объединенные данные по рыбам р. Аноей. В данных И.А. Черешнева с соавторами (2002) по числу пор в туловищном канале перед скобками пределы изменчивости среднепопуляционных значений этого признака, в скобках межпопуляционные пределы варьирования.

Остеологические особенности. Нижнеамурский хариус хорошо отличим от европейского, монгольского, западносибирского и восточносибирского хариуса по форме видоспецифичных костей - *vomer* и *lacrimale* (рис. 5.5).

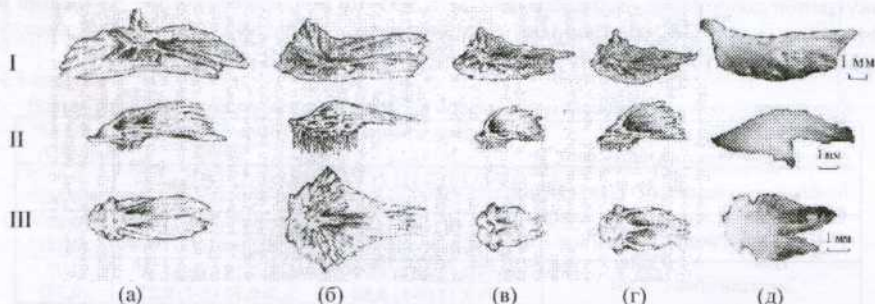


Рис. 5.5. *Lacrimale* (I) и *vomer* (II - вид сбоку, III - вид сверху) европейского (а), монгольского (б), западносибирского (в), восточносибирского (г) и нижнеамурского (д) хариусов. Рисунки (а)-(г) заимствованы из работы Е.А. Зиновьева (2005).

Отмечена онтогенетическая и пространственная изменчивость некоторых параметров костей жаберной крышки и других краниологических признаков: длины основания *frontale* и *articulare*, ширины обонятельного отдела черепа и *vomer*.

ВЫВОДЫ

1. Нижнеамурский хариус *Thymallus tugarinae*, населяющий бассейн Нижнего и Среднего Амура, а также Усури, ряд рек Сахалина, Прихотья и Приморья, отличается от других амурских видов р. *Thymallus* длинным основанием спинного плавника (26,7–28,7% от *FL*) и большим числом ветвистых лучей в нем (13,5–15,9). У него короче антедорсальное расстояние (28,8–30,6% от *FL*), выше голова у затылка

- (14,1–17,0% от *FL*), больше глаза (9,9–12,1% от *FL*), ниже темп роста и плодовитость. Отличительными признаками являются окраска тела и спинного плавника.
2. Предельный возраст нижеамурского хариуса исследованных водотоков составляет 4+–6+ лет. Промысловой длины (20 см) достигает на третьем-пятом годах жизни при массе тела 85–130 г. Темп роста напрямую зависит от условий нагула рыб и обратно коррелирует с географической широтой расположения водотоков.
 3. Средние значения абсолютной индивидуальной плодовитости впервые созревающих рыб (возраст 1+–3+ лет) в разных реках составляют 626–1982 шт., в следующем году жизни они увеличиваются до 1767–2956 шт., еще через год составляют 2452–4120 шт. Помимо корреляции с возрастом, данный показатель тесно связан с длиной ($R^2 = 0,82$) и массой тела ($R^2 = 0,88$).
 4. Самцы растут быстрее самок, но позже созревают. Зрелые самки отличаются повышенной естественной смертностью и предпочитают условия с пониженной скоростью течения, самцы ярче окрашены, у них крупнее плавники, короче антеанальное и пектоцентральное расстояние.
 5. Для исследуемого вида характерен полиморфизм, проявляющийся в пространственной и онтогенетической изменчивости многих фенотипических признаков, в том числе и диагностических. Однако, несмотря на это, признаки, используемые в диагнозе, сохраняются таковыми.
 6. Нерестится в мае, через 15–20 дней после ледохода при температуре воды выше плюс 6 °С. Для размножения использует мелководные (до 0,7 м) зоны инфильтрации речных вод перед перекатами и излучинами реки со скоростью течения до 0,7 м/с. Субстрат — галька с размером фракций 1–5 см.
 7. Нижеамурский хариус — полизоофаг, предпочитающий потреблять организмы бентоса и наземных членистоногих. Состав спектров его питания подвержен существенной пространственно-временной и онтогенетической изменчивости, что обусловлено разницей в условиях нагула рыб разных рек, сезонной динамикой состояния кормовой базы и экологической спецификацией особей различного возраста, пола и размера.
 8. Нижеамурский хариус, являясь консументом второго и третьего порядков, занимает важное место в ценозах горных и предгорных рек бассейна Амура. В период нагула численность и биомасса данного вида максимальны в реках до 20 км длины (до 5288±305 экз./га и 206,2±11,9 кг/га в среднем течении) и падают с увеличением длины водотока и снижением уклона русла. В это время плотность хариусов в малых реках максимальна в ямах и на плесах. С увеличением длины реки она возрастает на перекатах и уменьшается в ямах.
 9. Среди жилых промысловых лососевидных рыб бассейна Нижнего Амура нижеамурский хариус лидирует по численности, которая составляет около 110 млн. экз. общей массой 12 тыс. т. Большая часть запаса этого вида приурочена к труднодоступным рекам Амурского бассейна. Является важнейшим объектом спортивно-любительского рыболовства, основной вылов которого происходит в период открытой воды. При чрезмерном вылове у данного вида снижается темп группового роста и сокращается доля особей старших возрастных групп.

Основные работы, опубликованные по теме диссертации
Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Михеев П.Б.** Сравнительный морфологический анализ четырех популяций нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* бассейна р. Амур // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 159. С. 191–201.
2. Коцюк Д.В., **Михеев П.Б.** Видовая структура и некоторые черты биологии рыб из зоны переменного подпора рек Тымра и Гилой в зимнее время года // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 156. С. 117–124.
3. **Михеев П.Б.**, Вдовиченко М.Г. Состав ихтиофауны и биологические показатели представителей ихтиоценозов верхнего течения реки Нимелен // Вопр. рыболовства. 2009. Т. 10, №3 (39). С. 510–517.
4. **Михеев П.Б.**, Гуль А.И. Некоторые биологические признаки нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* рек Кур и Анюй // Вопр. рыболовства. 2009. Т. 10, № 3 (39). С. 518–529.
5. **Михеев П.Б.** Численность и биомасса нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* бассейна нижнего Амура // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 101–119.

Статьи, опубликованные в других изданиях:

6. **Михеев П.Б.** Состав ихтиофауны малых притоков низовьев Амура // Бюллетень № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 170–173.
7. **Михеев П.Б.** Рост и некоторые *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) из р. Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008а. С.
8. **Михеев П.Б.** Размерно-возраст нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) из р. Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008б. С.
9. **Михеев П.Б.** Половой диморфизм хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) из р. Амур // Зоол. журн. 2009. № 1 (4). С. 386–391.

Труды

10. **Михеев П.Б.** Рост и некоторые *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) р. Кур // Мат. «Современное состояние водных биоресурсов и проблемы их рационального использования». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 170–173.
11. **Михеев П.Б.** Рост трех видов хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) в бассейне Бурейского водохранилища // Проблемы водохранилищ и их водосборных бассейнов. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 170–173.
12. **Михеев П.Б.** Морфологические особенности хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) из двух разных популяций (Дружининские и Курские) // Мат. конф., III Дружининские чтения «Современное состояние водных биоресурсов и проблемы их рационального использования». Кн. 2. Хабаровск: ДВГУПС, 2008. С. 170–173.
13. **Михеев П.Б.** Шишмакова О.А. Биология хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) в бассейне р. Амур // Мат. телеконф.: «Проблемы и перспективы изучения хариуса *Thymallus tugarinae* (Thymallidae) в бассейне р. Амур». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. С. 146–147.

М

НИЖНЕАМУРСКИ
МОРФОБИОЛ

Автореферат диссертации на соискание

Уч. изд. л. 1,0
Тираж 100 экз.

б/н-1