

УДК 597.554.3–116

Н.Н. Семенченко, Е.В. Островская*Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ
АМУРСКОГО ПЛОСКОГОЛОВОГО ЖЕРЕХА
PSEUDASPIUS LEPTOCEPHALUS (PALLAS, 1776)**

Рассмотрены некоторые особенности репродуктивной биологии амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776), в частности нерест, плодовитость, годовая динамика роста ооцитов и динамика гонадосоматического индекса самок. Установлено, что амурский плоскоголовый жерех относится к рыбам с единовременным типом икрометания. Нерест жереха проходит в нижних участках горных рек в конце мая — начале июня. Как в период нереста, так и в нагульных скоплениях на 1 самца в среднем приходится 2 самки. Приведены уравнения зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от возраста, длины и массы тела самок жереха. Связь плодовитости с вышеперечисленными показателями самок носит линейный характер. Возраст полового созревания жереха в разных районах обитания от 3+ до 5+ лет. В основном районе промысла возраст массового созревания самок жереха 5+ лет при длине тела 31 см.

Ключевые слова: амурский плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptocephalus*, нерест, тип икрометания, гонадосоматический индекс, плодовитость, соотношение полов, возраст созревания.

DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-308-320.

Semenchenko N.N., Ostrovskaya E.V. Reproductive biology of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776) // Izv. TINRO. — 2020. — Vol. 200, Iss. 2. — P. 308–320.

Some characteristics of reproductive biology are considered for amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776), as features of its spawning, reproduction capability, annual dynamics of oocyte growth and females gonadosomatic index. This is the species with a single batch spawning. Age of maturity for the asps living in different areas ranges from 3+ to 5+, mostly 5+ with the body length of 31 cm for the key fishing grounds. They spawn in the lower sections of mountain rivers from late May till early June. Females prevail in ratio 2 : 1, on average, both in the spawning and feeding aggregations. The individual absolute fecundity of amur flathead asp females depends linearly on their body length and weight.

Key words: amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus*, spawning, type of spawning, gonad-somatic index, fecundity, sex ratio, age of maturity.

* Семенченко Надежда Николаевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: n.semenchenko@mail.ru; Островская Елена Владимировна, научный сотрудник, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru.

Semenchenko Nadezhda N., Ph.D., leading researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: n.semenchenko@mail.ru.; Ostrovskaya Elena V., researcher, Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO), 13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia, e-mail: ostrovkhv@rambler.ru.

Введение

Амурский плоскоголовый, или красноперый, жерех *Pseudaspius leptcephalus* (Pallas, 1776) — один из промысловых пресноводных видов рыб р. Амур. Но сведения о его репродуктивной биологии до настоящего времени или ограничены отдельными наблюдениями, или носят противоречивый характер [Крыжановский и др., 1951; Никольский, 1956; Свидерская, 1958; Макеева, 1960; Атлас..., 2002; и др.]. Вместе с тем сведения о таких важных биологических характеристиках, как плодовитость, возраст полового созревания и другие особенности размножения промысловых пресноводных рыб, необходимы при расчетах нерестового и общего запаса, для изучения динамики численности и оценки биологического состояния, для разработки биологических основ рационального использования рыбных ресурсов. В связи с этим цель настоящей работы — уточнить и пополнить сведения о нересте амурского плоскоголового жереха, его плодовитости и динамике созревания гонад, определить возраст массового созревания.

Материалы и методы

Сбор материала проводили с мая по ноябрь в период с 2004 по 2018 г. Всего поймано 2240 рыб. В период нереста амурского плоскоголового жереха материал был собран в мае-июне 2018 г. в р. Ануй. Число и размеры желтковых ооцитов в гонадах определены у 36 самок (имеющих яичники от III до V–VI стадий зрелости). Стадии зрелости гонад определяли по 6-балльной шкале Киселевича [Правдин, 1966]. Потенциальную плодовитость (на III стадии зрелости гонад) и конечную плодовитость, или ИАП (у 25 самок с гонадами на IV, IV–V и V стадиях зрелости гонад), устанавливали по методике, разработанной для рыб с порционным икротетанием [Спановская, Григораш, 1976]. Для определения плодовитости брали пробы частей гонад и помещали их в раствор формалина. Под биноклем МБС-10 с помощью цифровой камеры-окуляра для микроскопа, модель DCM500, и с помощью камеры Богорова подсчитывали число желтковых ооцитов и измеряли их диаметр в миллиметрах (по 200 ооцитов у каждой рыбы).

Для определения времени и периодичности нереста использованы материалы по годовой динамике гонадосоматического индекса (ГСИ) самок амурских плоскоголовых жерехов. Массу гонад взвешивали с точностью до 0,10 г на электронных весах с погрешностью 0,05 г.

Возраст массового созревания самок амурского плоскоголового жереха рассчитали с помощью определения дифференцированных по возрасту коэффициентов естественной смертности рыб, применив метод, разработанный Л.А. Зыковым [2005]. Оценка коэффициентов естественной смертности для каждой возрастной группы рыб дается на основе данных по линейному и весовому росту рыб. Расчеты коэффициентов естественной смертности проводили с помощью уравнения роста И.И. Шмальгаузена [Мина, Клевезаль, 1976]. Для описания линейного роста рыб использовали значения длины тела, реконструированные на время закладки каждого годового кольца. Для описания роста амурского плоскоголового жереха был определен возраст у 1061 самки и 528 самцов [Семенченко, 2020]. Значения констант уравнений линейного и весового роста рассчитывали методом наименьших квадратов по рассчитанным значениям длины и массы тела рыб в разных возрастах. В работе использована длина тела рыб без хвостового плавника (Ad , см) [Правдин, 1966] и полная масса тела (г). Для расчетов применяли пакеты прикладных программ STATISTICA 10 (лицензия AXAR406G379112) и Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение

Первые предположения о времени и продолжительности нереста амурского плоскоголового жереха были сделаны Г.В. Никольским [1956] и были основаны на работе

С.Г. Крыжановского с соавторами [1951]. В 1948 г. в толще воды в районе пос. Елабуга 27–29 июня были пойманы 2 эмбриона, которые, как предположил С.Г. Крыжановский, были эмбрионами амурского жереха. Судя по возрасту эмбрионов, нерест их родителей проходил 21 июня. Также на рынке г. Хабаровск в конце июля 1947 г. была куплена самка жереха со зрелой икрой. Г.В. Никольский [1956] согласился с С.Г. Крыжановским, что нерест амурского плоскоголового жереха довольно растянут, так как наблюдается с последней декады июня до конца июля и, скорее всего, порционный. А.П. Макеева [1960] описала развитие зародышей и личинок плоскоголового жереха, родители которых были пойманы в период со 2.06 по 7.06.1959 г., т.е. в начале июня. Н.П. Новиков с соавторами [2002] указали, что в водных объектах Приморского края нерест жереха проходит в еще более ранние сроки — с конца мая. Таким образом, по сведениям разных авторов нерест амурского плоскоголового жереха предположительно может проходить с конца мая по вторую половину июля. Длительный нерестовый период и время нереста (с мая по конец июля) характерны для рыб р. Амур с порционным икротетанием (серебряный карась *Carassius gibelio*, амурский сом *Silurus asotus*, амурский сазан *Cyprinus rubrofasciatus* и др.). В связи с тем что одним из признаков порционного нереста является длительный нерестовый период, так как рыбы, откладывающие икру порциями, возвращаются на нерестилища несколько раз за лето (в зависимости от числа порций икры) [Дрягин, 1949], это позволило предположить, что нерест амурского плоскоголового жереха порционный, значительно растянутый [Никольский, 1956; Атлас..., 2002].

Нерест амурского плоскоголового жереха авторы настоящей статьи наблюдали в 2018 г. Нерестилище расположено в протоке р. Анюй (приток р. Амур) на расстоянии 4–5 км от места ее впадения в Найхинскую протоку (р. Амур). Дно здесь галечное, местами затянато песком и илом, небольшой перекат. Рядом несколько небольших заливчиков. Первые жерехи зашли из р. Амур 17–18 мая (рис. 1). Рыбы на IV и IV–V стадиях зрелости гонад держались по заливчикам с илистым дном.

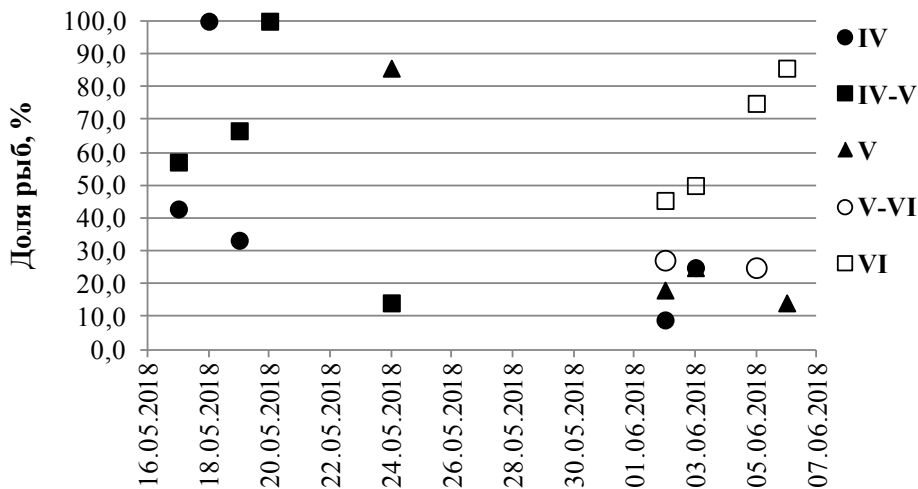


Рис. 1. Изменение зрелости гонад амурского плоскоголового жереха на нерестилище р. Анюй (2018 г.). Римскими цифрами обозначены стадии зрелости гонад

Fig. 1. Amur flathead asp gonads maturing on spawning ground in the Anuy River in 2018. Roman numerals indicate the stages of maturity

Через неделю после начала захода рыб на нерестилище начался нерест. Температура воды в период нереста амурского жереха была 10–12 °С. Рыб с гонадами на V стадии зрелости, как самцов, так и самок, ловили сетями и на удочку над перекатом и выше переката начиная с 24 мая. К началу июня до 50 % рыб закончили нерест. Гонады их были на VI стадии зрелости. Еще через неделю нерест амурского плоскоголового

жереха практически закончился. Доля отнерестившихся рыб в районе нерестилища достигла 85 %. Таким образом, от подхода рыб к месту нереста до конца нереста прошел 21 день. От начала нереста до окончания — всего 2 нед. Некоторая растянутость нереста связана с неодновременным подходом рыб на места размножения.

До настоящего времени, кроме предположения Г.В. Никольского [1956], никаких конкретных сведений о типе икротетания амурского плоскоголового жереха не было. Однако от типа икротетания рыб зависят многие характеристики нереста, прежде всего места расположения нерестилищ, экологические условия нереста, время нереста и пр. [Кошелев, 1984; Макеева, 1992]. Для уточнения типа икротетания при определении плодовитости амурского плоскоголового жереха в яичниках не только подсчитывали число желтковых ооцитов, но и промеряли их диаметр (мм).

Как на III стадии зрелости гонад, так и непосредственно перед нерестом (IV и V стадии зрелости) в яичниках выделяется одна группа желтковых ооцитов. Перед нерестом диаметр ооцитов этой группы был от 1,20 до 1,95 мм (средний размер 1,56 мм) (рис. 2).

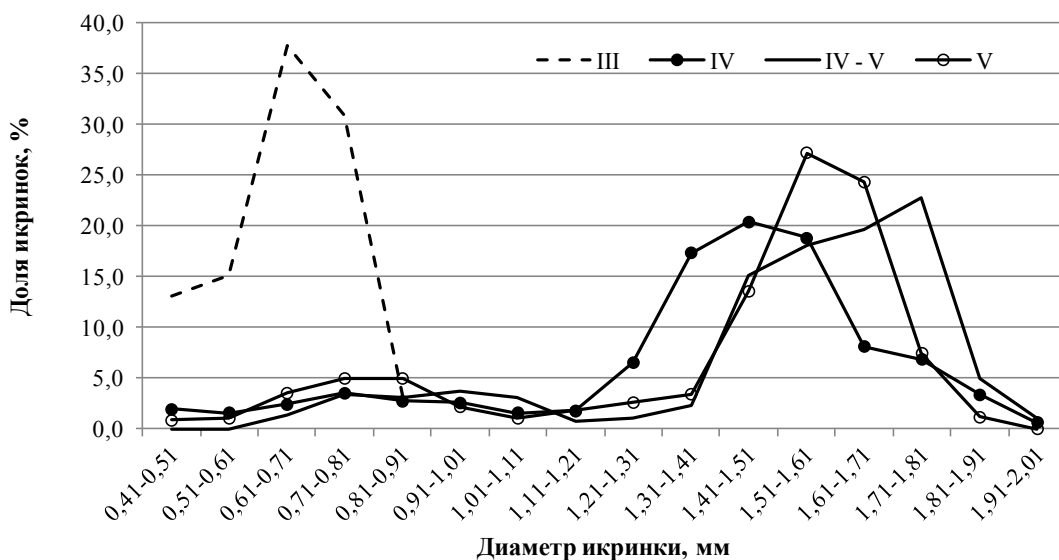


Рис. 2. Размерный состав ооцитов (%) разного диаметра (мм) в гонадах амурского плоскоголового жереха при разных стадиях зрелости (n = 47)

Fig 2. Percent size composition of oocytes in gonads of amur flatheaded asp, mm, by maturity stages (n = 47)

Чтобы охарактеризовать видовые особенности функционирования воспроизводительной системы жереха и определить время нереста рыб не только в р. Анюй, но и в среднем в р. Амур, проанализировали многолетние данные по динамике гонадосоматического индекса самок, пойманных с начала мая по конец октября в разных частях р. Амур (рис. 3).

Максимальных размеров гонады у большинства исследуемых самок достигали в мае, у некоторой части рыб — в июне. В июле ГСИ самок амурского плоскоголового жереха минимальный. Увеличение в размерах желтковых ооцитов начинается с августа, в сентябре-октябре гонады переходят на III стадию зрелости. В это время средний диаметр ооцитов был 0,6–0,7 мм (см. рис. 2). Таким образом, нерест жереха в разных частях р. Амур, как и в р. Анюй, у основной части рыб проходит в мае, а у меньшего числа рыб — в начале июня.

Рыбы, у которых к началу нереста формируется одна генерация ооцитов, предназначенная для нереста в этом году, относятся к рыбам с прерывистым типом оогенеза и с единовременным типом икротетания [Макеева, 1992]. Пресноводные рыбы с еди-

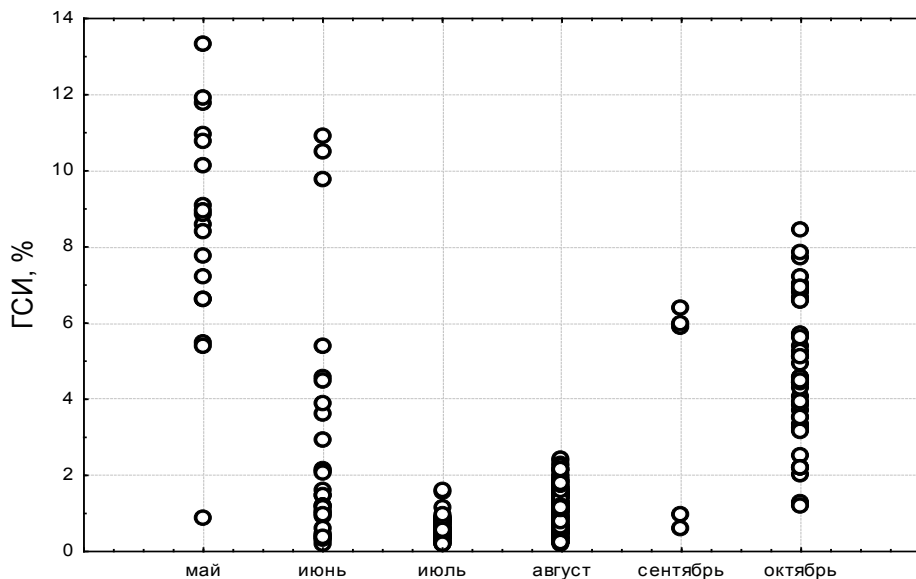


Рис. 3. Динамика гонадосоматического индекса (ГСИ, %) самок амурского плоскоголового жереха в период с мая по октябрь

Fig. 3. Dynamics of gonad-somatic index (GSI, %) for amur flatheaded asp females from May to October

новременным икрометанием размножаются короткое время и лишь один раз в году. Нерест этих рыб проходит в наиболее благоприятных условиях в период весеннего паводка в реках с хорошим кислородным режимом [Кошелев, 1984; Макеева, 1992]. Все это характерно и для нереста амурского плоскоголового жереха.

Нерест жереха отмечен в нижних участках крупных горных притоков р. Амур в период весеннего паводка, вызванного таянием снега (май-июнь, см. рис. 1, 2), в связи с чем период нереста короток. Жерех заходит на места нереста из основного русла р. Амур. Он не является постоянным обитателем горных водотоков, но незначительное число рыб может встречаться здесь до середины лета, иногда поднимаясь на значительные расстояния по руслам притоков. Так, по р. Анюй жерех поднимается вплоть до пос. Арсеньев (среднее течение р. Анюй). Типичные местообитания жереха в горных притоках — неглубокие спокойные плесы и отмели вдоль кос [Антонов, 2012].

Предполагалось, что амурский плоскоголовый жерех имеет пелагическую икру и личинок [Крыжановский и др., 1951; Никольский, 1956], в связи с чем некоторые авторы относят его к типичным пелагофилам [Горяинов и др., 2014]. Однако, как показала А.П. Макеева [1960], эмбрионы, пойманные в 1948 г. в толще воды в районе пос. Елабуга [Крыжановский и др., 1951], были ошибочно отнесены к личинкам амурского плоскоголового жереха. Амурский плоскоголовый жерех по условиям размножения и развития относится к рыбам литофильной группы, так как размножается на каменистом грунте. Икра крупная, ярко-желтая, демерсальная. Закатывается под камни, где и происходит ее развитие. Оболочка неклеякая, однако через некоторое время на оболочки икринок оседают мелкие частицы, икринки теряют прозрачность. Личинки после выклева прячутся под камни.

Плодовитость амурского плоскоголового жереха изучена очень слабо. За исключением работы А.П. Макеевой [1960], в которой приведена плодовитость 9 самок, у 4 из которых гонады находились уже на V–VI стадии зрелости. В некоторых обзорных работах приводятся крайние или средние значения индивидуальной плодовитости. Так, плодовитость амурского плоскоголового жереха в водных объектах Приморского края может достигать до 56 тыс. икринок [Новиков и др., 2002].

В 2018 г. на нерестилище в р. Анюй были отловлены 25 самок, гонады которых были на IV, IV–V и V стадиях зрелости (табл. 1).

Таблица 1
Характеристика самок амурского плоскоголового жереха и их плодовитость
(25 рыб, 2018 г., р. Анюй)

Table 1
Characteristics of amur flatheaded asp females in the Anuy River in 2018 and their fecundity
(N = 25)

| Показатель | Среднее значение | Ошибка среднего | Min | Max |
|-----------------------|------------------|-----------------|--------|---------|
| Длина тела, Ad , см | 42,44 | 0,570 | 36,0 | 47,0 |
| Масса тела, г | 996,60 | 37,939 | 575,0 | 1305,0 |
| Масса гонад, г | 86,30 | 5,794 | 27,23 | 125,0 |
| ГСИ, % | 9,850 | 0,502 | 5,39 | 15,52 |
| Возраст, годы | 7,64 | 0,270 | 5,0 | 10,0 |
| ИАП, икринки | 33867,3 | 2040,4 | 9813,0 | 50525,0 |
| ОП, икр./г массы тела | 39,140 | 1,493 | 19,43 | 54,62 |

Примечание. Min и Max — пределы варьирования показателя.

Количество ооцитов в яичниках амурского плоскоголового жереха зависит от размеров и возраста самок. С увеличением массы, длины тела и возраста рыб абсолютная плодовитость увеличивается. Связь плодовитости с вышеперечисленными показателями самок носит линейный характер (рис. 4, табл. 2).

Доля самок на нерестилище в р. Анюй (2018 г.) составляла 59,2 %; доля самок, пойманных в р. Амур в районе рыббазы Елабуга в 1959 г., — 76,7 % [Макеева, 1960]. По данным Г.В. Никольского [1956] соотношение полов в уловах жереха вне нерестилищ близко один к одному. Однако в наших уловах в летнее и осеннее время доля самок была значительно больше. В возрастных группах жереха от 4 до 8 лет доля самок — 60–70 %, в старших возрастных группах доля самок увеличивается. Неполовозрелые рыбы встречались до возраста 5 лет (рис. 5).

В выборке, состоящей более чем из 1,5 тыс. рыб, доля самок жереха была 66,8 %, т.е. в среднем один самец приходится на 2 самок.

В связи с наличием географической изменчивости роста жерехов в разных районах обитания возраст массового созревания самок определяли для рыб 6 исследованных популяций, обитающих в устье р. Амур недалеко от г. Николаевск-на-Амуре, в озерах Орель-Чля, Удыль, Кизи, Хаванда и в р. Анюй. Возраст массового созревания самок жереха и некоторые их биологические показатели рассчитали с помощью определения дифференцированных по возрасту коэффициентов естественной смертности рыб, применив метод, разработанный Л.А. Зыковым [2005].

Для расчетов использовали: коэффициент b — значение степени в уравнении весового роста: $W_t = at^b$, где W_t — масса тела самок в возрасте t ; a и b — коэффициенты (табл. 3); коэффициенты уравнений линейного роста И.И. Шмальгаузена [Мина, Клевезаль, 1976]: $L_t = m_L t^{k_L}$, где L_t — длина рыб в возрасте t ; m_L и k_L — коэффициенты (табл. 3). Значения коэффициентов подбирали итерационным методом на основе расчетных значений длины тела жереха каждого возраста [Семенченко, 2020]. Также использовали значение длины рыб L_∞ (предельное (асимптотическое) значение L при $t \rightarrow \infty$), которое определили с помощью построения диаграммы Форда-Уолфорда на основе расчетных значений длины тела жереха каждого возраста [Семенченко, 2020].

Расчет коэффициентов естественной смертности амурского плоскоголового жереха каждого возраста проводили по формуле [Зыков, 2005]

$$\varphi_M(t) = 1 - (a \cdot t^{k_L})(T^{k_L} - t^{k_L}),$$

где $\varphi_M(t)$ — условный коэффициент естественной смертности в возрасте t ; T — максимальный расчетный возраст рыб в популяции; k_L — показатель степени в уравнении

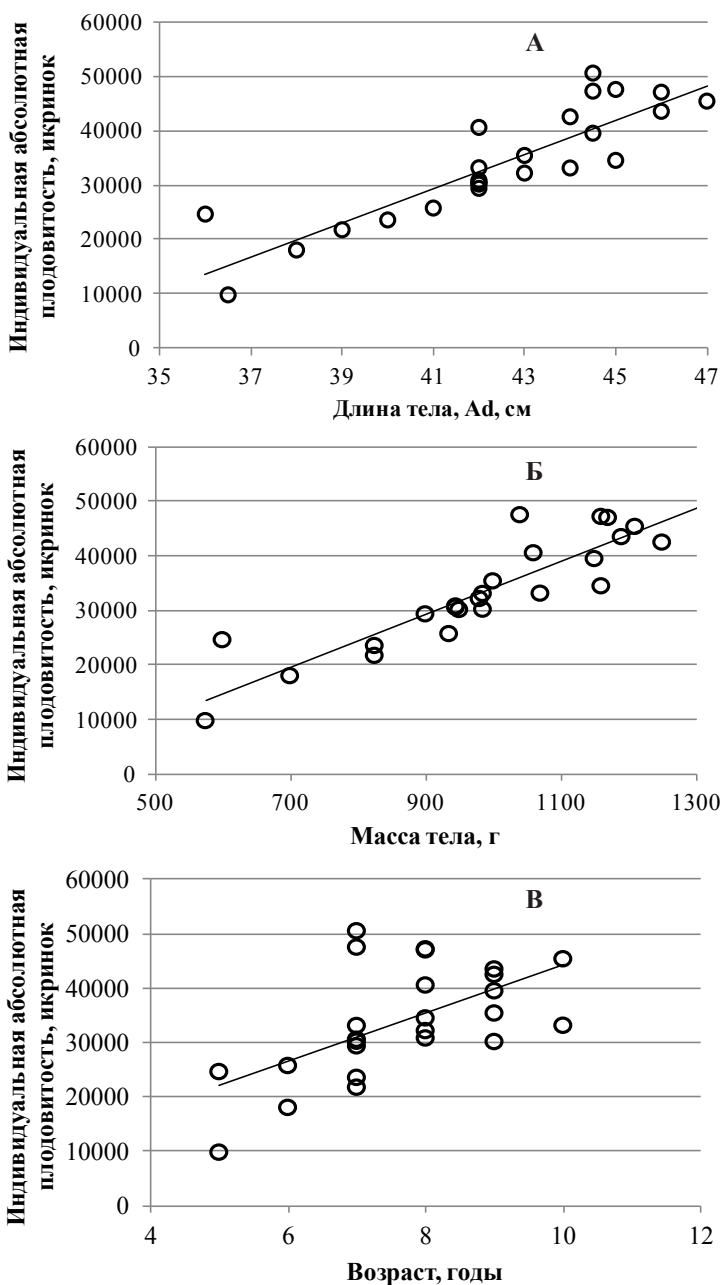


Рис. 4. Графическое изображение зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости амурского плоскоголового жереха от длины тела (А, Ad , см), массы тела (Б, г) и возраста (В, годы)

Fig. 4. Individual absolute fecundity dependence on body length (А, Ad , cm), body weight (Б, g) and age (В, years) of amur flatheaded asp females

Таблица 2

Коэффициенты уравнений зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП, икринки) самок амурского плоскоголового жереха от их длины (Ad , см), массы тела (Q , г) и возраста (T , годы)

Table 2

Coefficients for equations of individual absolute fecundity (IAF, eggs) dependence on body length (Ad , cm), body weight (Q , g) and age (T , years) for amur flatheaded asp females

| Показатель | Уравнение | Коэффициенты | | R^2 |
|-------------------------|-------------------------|----------------------------|----------------------------|-------|
| | | A (среднее \pm ошибка) | B (среднее \pm ошибка) | |
| Длина тела (Ad), см | $ИАП = A + Ad \times B$ | $-99258,2 \pm 15258,4$ | $3136,8 \pm 358,8$ | 0,769 |
| Масса тела, г | $ИАП = A + Q \times B$ | $-14478,2 \pm 4908,3$ | $48,5 \pm 4,8$ | 0,814 |
| Возраст, годы | $ИАП = A + T \times B$ | $-241,3 \pm 9854,5$ | $4464,5 \pm 1270,9$ | 0,349 |

Примечание. R^2 — коэффициент детерминации.

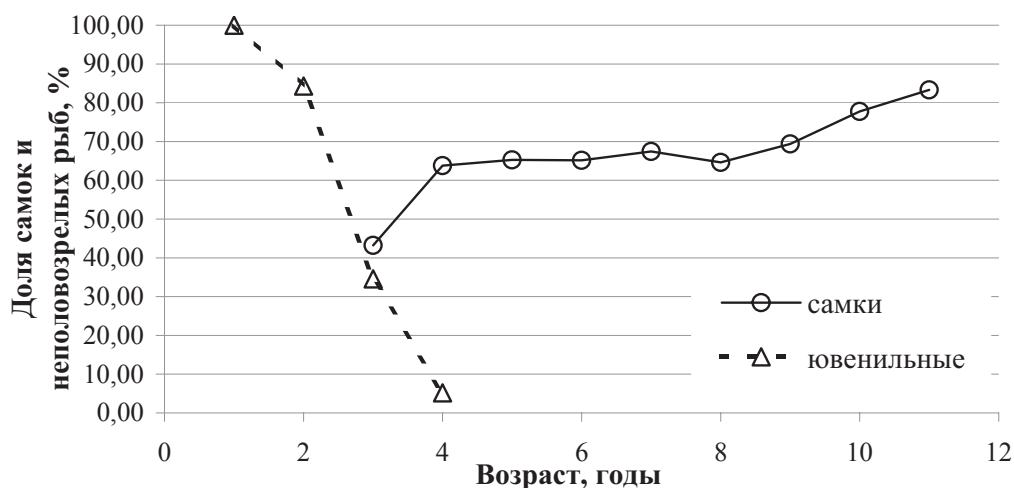


Рис. 5. Доли самок и неполовозрелых рыб в разных возрастных группах амурского плоскоголового жереха

Fig. 5. Portions of females and immature fish by age groups of amur flatheaded asp

Таблица 3

Коэффициенты уравнений И.И. Шмальгаузена, описывающих линейный ($L_t = m_L t^{k_L}$) и весовой рост ($W_t = at^b$) самок амурского плоскоголового жереха, обитающих в разных районах р. Амур, $p < 0,000$

Table 3

Coefficients of I. Schmalhausen equations for linear ($L_t = m_L t^{k_L}$) and weight ($W_t = at^b$) growth of amur flatheaded asp females in different areas of the Amur River, $p < 0,000$

| Место лова | Коэффициент | Среднее ± ошибка | t-критерий | R ² | Число наблюдений |
|---------------|-------------|------------------|------------|----------------|------------------|
| Р. Аней | m_L | 12,033 ± 0,201 | 59,753 | 0,921 | 462 |
| | k_L | 0,612 ± 0,010 | 61,018 | | |
| Оз. Орель-Чля | m_L | 11,391 ± 0,131 | 86,933 | 0,925 | 856 |
| | k_L | 0,611 ± 0,007 | 86,963 | | |
| Оз. Кизи | m_L | 11,736 ± 0,088 | 133,866 | 0,933 | 1703 |
| | k_L | 0,623 ± 0,005 | 132,774 | | |
| Оз. Хаванда | m_L | 10,821 ± 0,134 | 80,946 | 0,946 | 633 |
| | k_L | 0,626 ± 0,007 | 88,690 | | |
| Устье р. Амур | m_L | 11,727 ± 0,200 | 58,744 | 0,917 | 338 |
| | k_L | 0,621 ± 0,011 | 55,149 | | |
| Оз. Уддьль | m_L | 10,834 ± 0,084 | 129,299 | 0,958 | 1129 |
| | k_L | 0,635 ± 0,004 | 140,989 | | |
| Все самки | a | 28,824 ± 0,588 | 48,993 | 0,874 | 5716 |
| | b | 1,587 ± 0,011 | 149,812 | | |

Примечание. t-критерий — расчетные значения t-критерия Стьюдента; p — уровень значимости для t-критерия; R² — коэффициент детерминации.

линейного роста И.И. Шмальгаузена; коэффициент $a = (Am_L^2)$, где $A = (1 - \varphi_{M_n})/L_n^2$, m_L — коэффициент в уравнении линейного роста И.И. Шмальгаузена; φ_{M_n} — условный коэффициент естественной смертности в возрасте массового созревания и L_n — длина рыбы в возрасте массового созревания.

Длина рыб в возрасте массового созревания по соотношению Фультон-Дрягина — $L_n = 0,5L_\infty$, где L_∞ — асимптотическая длина тела рыб. Возраст массового созревания — $t_n = (L_n/m_L)^{1/k_L}$, где m_L и k_L — коэффициенты в уравнении линейного роста И.И. Шмальгаузена. Максимальный расчетный возраст рыб в популяции — $T = t_n \cdot 2^{(1/k_L)}$, где t_n — возраст массового созревания. Мгновенный коэффициент

естественной смертности рыб в возрасте массового созревания — $M_n = b/t_n$, где b — значение степени в уравнении весового роста ($W_t = at^b$); t_n — возраст полового созревания. Условный коэффициент естественной смертности в возрасте массового созревания — $\varphi_M = 1 - e^{-M_n}$.

Расчетные значения возраста массового созревания (t_n) самок от 3 до 5 лет. Длина тела (L_n) самок амурского плоскоголового жереха в возрасте массового созревания от 22,5 до 28,5 см (табл. 4).

Таблица 4

Основные параметры популяции амурского плоскоголового жереха и коэффициенты уравнений $L_t = m_L t^{k_L}$ и $W_t = at^b$, необходимые для расчетов коэффициентов естественной смертности для самок каждой возрастной категории, обитающих в разных районах р. Амур

Table 4

Main parameters of amur flatheaded asp population and coefficients for equations of its females natural mortality: $L_t = m_L t^{k_L}$ and $W_t = at^b$, by age groups and areas of the Amur River

| Показатель, коэффициент | Р. | Оз. | Оз. | Оз. | Устье | Оз. | |
|---|--------|-----------|--------|---------|---------|--------|--------|
| | Ануй | Орель-Чля | Кизи | Хаванда | р. Амур | Удьяль | |
| Асимптотическая длина тела рыб, L_∞ | 47,855 | 44,980 | 51,389 | 56,987 | 52,875 | 56,992 | |
| Длина рыб в возрасте массового созревания, L_n | 23,928 | 22,490 | 25,694 | 28,493 | 26,438 | 28,496 | |
| Возраст массового созревания, t_n | 3,076 | 3,046 | 3,519 | 4,699 | 3,699 | 4,585 | |
| Мгновенный коэффициент естественной смертности рыб в возрасте массового созревания, M_n | 0,516 | 0,521 | 0,451 | 0,338 | 0,429 | 0,346 | |
| Условный коэффициент естественной смертности в возрасте массового созревания, φ_M | 0,403 | 0,406 | 0,363 | 0,287 | 0,349 | 0,293 | |
| Максимальный расчетный возраст рыб, T | 9,551 | 9,473 | 10,709 | 14,226 | 11,286 | 13,657 | |
| Коэффициенты уравнения линейного роста И.И. Шмальгаузена ($L_t = m_L t^{k_L}$) | m_L | 12,030 | 11,391 | 11,736 | 10,821 | 11,727 | 10,834 |
| | k_L | 0,612 | 0,611 | 0,623 | 0,626 | 0,621 | 0,635 |
| Коэффициент уравнения $W_t = at^b$, b | 1,587 | 1,587 | 1,587 | 1,587 | 1,587 | 1,587 | |

На возраст массового созревания поколения приходится минимальный коэффициент естественной смертности, а также в этом возрасте достигает максимума (кульминации) биомасса поколения [Тюрин, 1963, 1972; Гулин, 1969; Кудерский, 1983]. Для уточнения возраста массового созревания амурского плоскоголового жереха необходимо определить возраст, при котором биомасса поколений рыб в популяции достигает максимальных значений.

Прежде всего определили теоретические значения коэффициентов естественной смертности рыб каждого возраста в исследуемых районах (табл. 5).

В связи с тем что амурский плоскоголовый жерех — промысловый вид, на динамику численности и биомассы его поколений оказывает влияние промысел. Чтобы исключить влияние промысла, расчеты возраста, при котором биомасса поколений жерехов достигает максимальных значений, проводили на условных популяциях жерехов. Для этого представили, что в каждом исследуемом районе обитает теоретическая популяция жерехов, состоящая из одних только самок, начальная численность которых 10 тыс. рыб, а численность рыб этих популяций убывает под воздействием только естественной смертности. Численности рыб каждой возрастной группы рассчитали с помощью полученных коэффициентов естественной смертности. Биомассу рыб каждой возрастной группы (табл. 5) рассчитали, перемножив численность рыб каждой возрастной группы на среднюю массу тела рыб этой группы, которую определили используя уравнение весового роста (см. табл. 3).

В разных районах максимумы биомасс условных популяций, состоящих из одних только самок амурского плоскоголового жереха, приходится на возраст от 3 до 5 лет (см. табл. 4, 5). Длина самок в возрасте 5 лет в оз. Хаванда — 30,3 см, в оз. Удьяль — 31,1 см [Семенченко, 2020]. Расчетные значения возраста массового созревания и длины тела

Таблица 5
Теоретические значения коэффициентов естественной смертности (φ_M) амурского плоскоголового жереха, рассчитанные для рыб каждого возраста, численность (N , экз.) и биомасса (Q , кг) условной популяции рыб

Table 5
Theoretical values of natural mortality (φ_M) for amur flatheaded asp, by age groups, and number (N , spec.) and biomass (Q , kg) of its conditioned population

| Место обитания | Показатель | Возраст, годы | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|-------------|---------------|-------|--------------|--------------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| Оз. Орель-Цля | φ_M | 0,552 | 0,438 | 0,408 | 0,427 | 0,482 | 0,564 | 0,668 | 0,790 | 0,929 | | | | | |
| | N | 4482 | 2519 | 1493 | 855 | 443 | 194 | 64 | 13 | 1 | | | | | |
| | Q | 129,2 | 218,1 | 245,9 | 222,4 | 164,3 | 95,8 | 40,7 | 10,5 | 0,9 | | | | | |
| | φ_M | 0,551 | 0,419 | 0,368 | 0,367 | 0,401 | 0,462 | 0,545 | 0,647 | 0,765 | 0,898 | | | | |
| Оз. Кизи | N | 4494 | 2613 | 1651 | 1045 | 627 | 338 | 154 | 54 | 13 | 1 | | | | |
| | Q | 129,5 | 226,2 | 272,0 | 271,8 | 232,2 | 167,0 | 97,1 | 42,4 | 12,0 | 1,4 | | | | |
| | φ_M | 0,561 | 0,408 | 0,329 | 0,292 | 0,287 | 0,305 | 0,343 | 0,397 | 0,466 | 0,546 | 0,638 | 0,741 | 0,852 | 0,972 |
| | N | 4395 | 2601 | 1746 | 1236 | 881 | 612 | 402 | 242 | 130 | 59 | 21 | 6 | 1 | 0,002 |
| Оз. Хаванда | Q | 126,7 | 225,2 | 287,7 | 321,4 | 326,5 | 303,0 | 254,2 | 189,4 | 122,0 | 65,4 | 27,5 | 8,2 | 1,4 | 0,04 |
| | φ_M | 0,551 | 0,415 | 0,359 | 0,351 | 0,377 | 0,429 | 0,503 | 0,595 | 0,703 | 0,825 | 0,959 | | | |
| | N | 4491 | 2627 | 1683 | 1092 | 681 | 388,3 | 193 | 78 | 23 | 4 | 0,2 | | | |
| | Q | 129,5 | 227,4 | 277,3 | 284,0 | 252,1 | 192,1 | 121,8 | 60,9 | 21,8 | 4,5 | 0,2 | | | |
| Устье р. Амур | φ_M | 0,565 | 0,413 | 0,334 | 0,299 | 0,297 | 0,319 | 0,361 | 0,421 | 0,496 | 0,584 | 0,684 | 0,795 | 0,916 | |
| | N | 4346 | 2552 | 1701 | 1192 | 838 | 571 | 365 | 211 | 106 | 44 | 14 | 3 | 0,2 | |
| | Q | 125,3 | 221 | 280,1 | 309,9 | 310,6 | 282,5 | 230,4 | 164,8 | 100,1 | 49,2 | 18,1 | 4,3 | 0,4 | |
| | φ_M | 0,550 | 0,435 | 0,403 | 0,421 | 0,474 | 0,555 | 0,658 | 0,780 | 0,918 | | | | | |
| Р. Анной | N | 4495 | 2540 | 1516 | 878 | 461 | 205 | 70 | 15 | 1 | | | | | |
| | Q | 129,6 | 219,9 | 249,8 | 228,3 | 171,0 | 101,6 | 44,3 | 12,1 | 1,2 | | | | | |

самок в этом возрасте соответствуют данным многих авторов [Никольский, 1956; Свицкая, 1958; Горбач, 1962; Новиков и др., 2002; и др.].

Амурский плоскоголовый жерех — субэндемик р. Амур, встречается от верхний Амура до Амурского лимана. Особенно многочисленным этот вид рыб является в нижней части Нижнего Амура (вниз по р. Амур от г. Комсомольск-на-Амуре до г. Николаевск-на-Амуре), где среди промысловых пресноводных рыб по численности занимает в отдельные годы третье место после амурского язя *Leuciscus waleckii* и серебряного карася. При определении относительной биомассы жереха в уловах с помощью набора сетей с шагом ячеи 10–70 мм в Ульчском районе максимальная величина относительной биомассы (килограмм на 1000 м³ воды) приходилась на массу рыб, пойманных в сети с шагом ячеи 30 мм [Семенченко, 2017]. Средняя длина тела жереха в сетях с шагом ячеи 30 мм — $31,3 \pm 0,5$ см ($n = 205$), что для самок, обитающих в оз. Удыль (Ульчский район Хабаровского края), соответствует расчетной длине в возрасте массового созревания.

Выводы

Амурский плоскоголовый жерех относится к рыбам с единовременным типом икрометания. Нерест проходит в нижних участках горных рек в конце мая — начале июня. Как в период нереста, так и в нагульных скоплениях на 1 самца в среднем приходится 2 самки. Возраст полового созревания жерехов в разных районах обитания от 3+ до 5+ лет.

Благодарности

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

Финансирование работы

Исследование проведено на бюджетные средства.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация о всех пойманных рыбах была включена в статью.

Информация о вкладе авторов

Постановка проблемы, написание первой версии статьи — Н.Н. Семенченко; сбор и обработка биологического материала — Е.В. Островская; математический анализ, обсуждение результатов, внесение поправок и редактирование — совместно.

Список литературы

- Антонов А.Л. Разнообразие рыб и структура ихтиоценозов горных водосборов бассейна Амура // *Вопр. ихтиол.* — 2012. — Т. 52, № 2. — С. 184–194.
- Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. — М. : Наука, 2002. — Т. 1. — 379 с.
- Горбач Э.И. Возрастной состав, рост и скорость созревания некоторых хищных рыб Амура // *Изв. ТИНРО.* — 1962. — Т. 48. — С. 164–178.
- Горяинов А.А., Барабанщиков Е.И., Шаповалов М.Е. Рыбохозяйственный атлас озера Ханка. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 205 с.
- Гулин В.В. Половая дифференциация коэффициентов естественной смертности и соотношение половозрелых самцов и самок в различных возрастных группах промыслового стада рыб // *Изв. ГосНИОРХ.* — 1969. — Т. 65. — С. 71–88.

- Дрягин П.А. Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИИПРХ. — 1949. — Т. 28. — С. 3–113.
- Зыков Л.А. Биоэкологические и рыбохозяйственные аспекты теории естественной смертности рыб : моногр. — Астрахань : Астрах. ун-т, 2005. — 373 с.
- Кошелев Б.В. Экология размножения рыб : моногр. — М. : Наука, 1984. — 307 с.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. Материалы по развитию рыб Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МОИП, 1951. — Т. 2. — С. 78–79.
- Кудерский Л.А. Кульминация ихтиомассы возрастных групп у промысловых рыб внутренних водоемов и стратегия рыболовства // Рыб. хоз-во. — 1983. — № 7. — С. 41–43.
- Макеева А.П. Эмбриология рыб : моногр. — М. : МГУ, 1992. — 216 с.
- Макеева А.П. Эмбрионально-личиночный период развития амурского плоскоголового жереха // Вопр. ихтиол. — 1960. — Вып. 16. — С. 154–163.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура : моногр. — М. : АН СССР, 1956. — 551 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья : моногр. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2002. — 552 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.
- Свидерская А.К. Возраст и рост амурского жереха *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas) // Тр. Амурск. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МОИП, 1958. — Т. 4. — С. 83–101.
- Семенченко Н.Н. Распределение биомассы промысловых пресноводных рыб р. Амур по отдельным районам промысла // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : сб. мат-лов Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посв. 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии : науч. электрон. изд. сетев. распротр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2017. — С. 96–100.
- Семенченко Н.Н. Рост амурского плоскоголового жереха *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776) // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 1. — С. 118–130. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-118-130.
- Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости единовременно и порционно икротечущих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч. 2. — Вильнюс : Мокслас, 1976. — С. 54–62.
- Тюрин П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах : метод. руков. по изуч. рыб. запасов для постоянн. ихтиол. наблюдат. пунктов. — М. : Пищепромиздат, 1963. — 118 с.
- Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. — 1972. — Т. 71. — С. 71–127.

References

- Antonov, A.L., Diversity of fishes and structure of ichthyocenoses in mountain catchment areas of the Amur Basin, *Vopr. Ikhtiol.*, 2012. vol. 52, no. 2, pp. 149–159.
- Atlas presnovodnykh ryb Rossii* (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.
- Gorbach, E.I., The age composition, growth and maturation rate of some predatory fish of the Amur, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1962, vol. 48, pp. 164–178.
- Goryainov, A.A., Barabanshchikov, Ye.I., and Shapovalov, M.Ye., *Rybohozyajstvennyj atlas ozera Khanka* (Fishery Atlas of Lake Khanka), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.
- Gulin, V.V., Sexual differentiation of natural mortality rates and the ratio of sexually mature males and females in different age groups of the commercial herd of fish, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1969, vol. 65, pp. 71–88.
- Dryagin, P.A., Sexual cycles and spawning of fish, *Izv. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Presnovodn. Rybn. Khoz.*, 1949, vol. 28, pp. 3–113.
- Zykov, L.A., *Bioekologicheskie i rybohozyajstvennye aspekty teorii estestvennoj smertnosti ryb* (Bioecological and fisheries aspects of the theory of natural mortality of fish), Astrahan': Astrakhan Univ, 2005.
- Koshelev, B.V., *Ekologiya razmnzheniya ryb* (Ecology of fish breeding), Moscow: Nauka, 1984.
- Kryzhanovsky, S.G., Sмирнов, A.I., and Соин, S.G., Amur Fish Development Materials, *Tr. Amurskoy ikhtologicheskoy ekspeditsii 1945–1949 gg.*, Moscow: Mosk. O-vo Ispyt. Prir., 1951, vol. 2, pp. 78–79.
- Kuderskij, L.A., The culmination of ichthyomass age groups in commercial fish of inland waters and the fishing strategy, *Rybn. Khoz.*, 1983, no. 7, pp. 41–43.

Makeeva, A.P., The embryonic larval period of the development of the Amur flatheaded asp, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1960, vol. 16, pp. 154–163.

Makeeva, A.P., *Embriologiya ryb* (Fish Embryology), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1992.

Mina, M.V. and Klevezal', G.A., *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.

Nikolsky, G.V., *Ryby bassejna Amura* (Amur basin fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1956.

Novikov, N.P., Sokolovsky, A.S., Sokolovskaya, T.G., and Yakovlev, Yu.M., *Ryby Primorya* (Fishes of Primorsky Krai), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2002.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Sviderskaya, A.K., Age and growth of the Amur asp, *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas), *Tr. Amurskoy ikhtiologicheskoy ekspeditsii 1945–1949 gg.*, Moscow: Mosk. O-vo Ispyt. Prir., 1958, vol. 4, pp. 83–101.

Semenchenko, E.E., The distribution of the biomass of commercial fishery species in Amur River by the districts of fishing, in *Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie* (Water biological resources of Russia: state, monitoring, management: Sat. materials Vseros. scientific conf. from the international part, dedicated The 85th anniversary of the Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography: scientific. electron. ed. networks. Spread), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 96–100.

Semenchenko, N.N., Growth of amur flathead asp *Pseudaspius leptocephalus* (Pallas, 1776), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, Iss. 1, pp. 118–130. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-118-130

Spanovskaya, V.D. and Grigorash, V.A., To the methodology for determining the fecundity of lump-headed and portionally spawning fish, in *Tipovye metodiki issledovaniya produktivnosti vidov ryb v predelakh ih arealov* (Typical methods for studying the productivity of fish species within their ranges), part 2, Vil'nyus: Mokslas, 1976, pp. 54–62.

Tyurin, P.V., *Biologicheskie obosnovaniya regulirovaniya rybolovstva na vnutrennih vodoemah* (Biological justifications for the regulation of inland fisheries: a method. hands. on the study. fish. stocks for standing. ichthyol. watching. points), Moscow: Pishchepromizdat, 1963.

Tyurin, P.V., “Normal” curves of the experience and rate of natural mortality of fish as a basis for fisheries regulation, *Izv. Gos. Nauchno-Issled. Inst. Ozern. Rechn. Rybn. Khoz.*, 1972, vol. 71, pp. 71–127.

Поступила в редакцию 17.02.2020 г.

После доработки 7.04.2020 г.

Принята к публикации 20.05.2020 г.