

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт Фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра Водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

М.И. Гладышев

«_____»

_____ 2019

г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Особенности роста сибирского хариуса среднего течения р. Енисей

тема

06.04.01 - Биология

06.04.01.00.04 Гидробиология и ихтиология

Научный руководитель	_____	канд. биол. наук	И. В. Зуев
Выпускник	_____		П. Ю. Андрущенко
Рецензент	_____	д-р биол. наук	В. А. Заделёнов

Красноярск 2019

РЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Особенности роста сибирского хариуса среднего течения реки Енисей», содержит 51 страницы текстового документа, 85 использованных источников.

СИБИРСКИЙ ХАРИУС, СООТНОШЕНИЕ ДЛИНЫ И МАССЫ ТЕЛА, МОДЕЛЬ СЕЗОННОГО РОСТА, ЧЕШУЯ, СКЛЕРИТ.

Объект исследования – сибирский хариус среднего течения р. Енисей.

В работе были изучены особенности строения чешуи сибирского хариуса, выявлены периоды остановки линейного роста в течение года, оценены параметры линейной регрессии в соотношении длины и массы тела, рассчитаны параметры модели сезонного роста рыб в популяции сибирского хариуса среднего течения р. Енисей.

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1. Физико-географическая характеристика района исследований ...	6
1.2. Систематика, характеристика и особенности хариусовых рыб ..	10
1.3 Чешуя как регистрирующая структура.....	14
1.4. Методы определения возраста рыб.....	17
1.5 Использование чешуи для исследования роста рыб.	20
1.6 Модели роста рыб	21
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	Ошибка!
Закладка не определена.	
3.1 Особенности строения и сезонного роста чешуи сибирского хариуса среднего течения реки Енисей. Ошибка! Закладка не определена.	
3.2 Расчет коэффициентов уравнения взаимосвязи длины и массы тела.....	Ошибка! Закладка не определена.
3.3 Модель сезонного роста сибирского хариуса среднего течения реки Енисей.....	Ошибка! Закладка не определена.
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	23
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	24

ВВЕДЕНИЕ

Участок среднего течения реки Енисей, от г. Красноярск до устья реки Ангара претерпел значительные изменения после строительства плотины Красноярской ГЭС. В результате создания Красноярской ГЭС, в нижнем бьефе водохранилища температура воды понижается летом и повышается осенью и зимой, относительно предыдущего периода (Космаков, 2001). Амплитуда предельных значений температуры в районе с. Атаманово в настоящее время не превышает 12⁰С; до строительства ГЭС она достигала 18-19⁰С. Вместе с тем, повысилась продолжительность периода температур воды выше 0,1⁰С, с 6–7 месяцев до 10 (Космаков, 2001).

Следствием изменения температурного и гидрологического режима реки стала перестройка структуры и динамики количественных показателей зообентоса, составляющего основу кормовой базы рыб [Гладышев, Москвичева, 2002; Андрианова, 2013]. Одновременно с этим, численность и темпы роста местного хариуса значительно возросли, а сам он стал ключевым объектом любительского рыболовства [Шадрин, 2006; Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и др., 2015].

В среднем течении Енисея сибирский хариус является наиболее изученным видом промысловых рыб. Детально исследован состав питания хариуса в течение года (Шадрин, 2006; Зуев и др., 2011, 2017; Иванова и др., 2015; Zuev et al., 2019); он является модельным объектом для изучения распределения по трофическим цепям техногенных радионуклидов, тяжёлых металлов и полиненасыщенных жирных кислот (Заделенов и др., 2001; Анищенко и др., 2009; Зотина и др., 2012; Gladyshev et al., 2009, 2012).

Часть исследований посвящено изучению закономерностей роста хариуса на исследованном участке. Изучен возрастной состав популяции по результатам промысловых уловов, проанализированы линейные размеры и масса особей разных возрастных групп (Шадрин, 2006; Иванова и др., 2015).

Однако, большинство работ, посвященных изучению ростовых показателей хариуса на исследованном участке, используют результаты единичных наблюдений. Современный объем накопленной информации позволяет оценить также и динамические показатели роста хариуса в течение года.

Цель работы заключалась в выявлении особенностей сезонного роста сибирского хариуса среднего течения реки Енисей в условиях измененного гидрологического режима.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить особенность строения и сезонного роста чешуи сибирского хариуса среднего течения реки Енисей
2. Рассчитать коэффициенты уравнения взаимосвязи длины и массы тела
3. Рассчитать параметры модели сезонного роста хариуса.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Физико-географическая характеристика района исследований

Енисей – одна из крупнейших рек России. Енисей образуется слиянием двух рек Большого (Бий-Хем) и Малого (Ка-Хем) в республике Тыва у города Кызыл на высоте 660 м над уровнем моря. Географически река Енисей расположена в Восточной Сибири, а административно в Красноярском крае. Протекает по территории Монголии, республик Тывы, Хакасии, Красноярского края и впадает в Карское море Северного Ледовитого океана. Длина р. Енисей от своего начала до устья у мыса Сопочная Карга составляет 3487 км. (Грезе, 1957; Подлесный, 1958; Левадная, 1986; Танасайчук, 1989).

Территория бассейна р. Енисей расположена внутри огромного Евразийского материка между 51-72° с.ш. и 80-108° в.д., в большом удалении от морских и океанических влияний, что обуславливает континентальность климата (Давыдов, 1947). Обширная территория бассейна р. Енисей позволяет ему иметь огромное разнообразие рельефов. К основным географическим элементам следует отнести Западно-Сибирскую равнину, Алтайско-Саянские горы, Среднесибирское плоскогорье, Таймырскую низменность (Средняя Сибирь..., 1964).

С учетом особенностей атмосферной циркуляции и рельефа, бассейн реки подразделяется на три пояса: арктический, субарктический и умеренный. Ввиду значительного разнообразия физико-географических условий в пределах бассейна реки встречаются почти все типы почв – от болотистых и подзолистых на севере до черноземных, каштановых и солончаковых в южных степных и лесостепных районах. Растительность в бассейне реки также разнообразна. Среди грунтов преобладают галечно-

каменистые, что определяется в значительной степени горным ландшафтом верховья р. Енисей. В средней части реки на дне, чаще всего, встречается гравий (Левадная, 1986).

Енисей является интразональной рекой и имеет смешанное питание, включающее в себя: снеговое, дождевое и подземное. В верхнем участке преобладает дождевое, в среднем и нижнем – снеговое (Ресурсы..., 1973). В нижнем бьефе Красноярской ГЭС уровень воды в р. Енисей обусловлен в большей степени двумя параметрами: режимом работы ГЭС и водностью года. Внутригодовые колебания уровня воды на этом участке достигают 6 м, суточные колебания – 25-40 см. В районе города Красноярска объем годового стока составляет 86,2 км³. За весь период работы Красноярской ГЭС среднемесячный расход воды изменялся от 1210 м³/с (март 1968 г.) до 7800 (июль 2006 г.) м³/с, среднегодовой расход воды равнялся 2736 м³/с. Минимальный суточный сброс воды отмечен 22 января 1968 г. – 1030 м³/с; максимальный 1 августа 1988 г. – 12400 м³/с (Кореньков, Москалец, 1983; Государственный водный кадастр..., 1986-1990). В летний период при переполнении Красноярского водохранилища производятся дополнительные сбросы воды в нижний бьеф.

В настоящее время, в силу возникших в результате зарегулирования реки плотинами ГЭС Саяно-Шушенского, Майнского и Красноярского водохранилищ, верхний участок р. Енисей (от г. Шагонар до г. Саяногорск, а так же от г. Абакан до г. Дивногорск) утратил свой прежний облик горной реки с высокой скоростью течения и затяжным весенним половодьем, обусловленным неодновременным таянием снега на разных высотах. Река Енисей на участке от Красноярской ГЭС до г. Красноярск, протяженностью 41 км, протекает между кряжами, сложенными, преимущественно, гранитами. Берега покрыты хвойным лесом. Здесь р. Енисей принимает 29 рек, речек и ручьев. Наиболее крупным притоком из них является р. Мана длиной 530 км, которая впадает в р. Енисей по правому берегу в 15 км ниже от плотины Красноярской ГЭС. Уклон русла в этом месте равен 30 см/км. На

уровенный режим данного участка, в силу непосредственно примыкания его к створу Красноярской ГЭС, влияет суточное и недельное регулирование мощности гидросооружения. При проектном уровне скорость течения в реке колеблется от 1,9 м/с (7 км/ч) на плесах до 2,8 м/с (10 км/ч) на перекатах и прилегающем к ГЭС участке. При минимальных пропусках Красноярской ГЭС скорость течения не превышает 0,6 м/с (2,1 км/ч). Ниже г. Красноярска долина реки расширяется, в реке встречаются подводные гряды, являющиеся продолжением отрогов Енисейского кряжа. Из одной такой гряды образовался труднопроходимый Казачинский порог длиной примерно в 4 км. Общее падение здесь составляет 3,8 м, ширина русла – 550-600 м вместо характерной для этого участка 800-1300 м. После впадения р. Ангара характер долины и русла р. Енисей резко меняется. Правый берег остается гористым, левый становится низким, пойменным. Река Енисей здесь приобретает черты равнинной реки: снижаются скорости течения (до 0,8-1,1 м/с), увеличиваются ширина русла (не менее 2000 м) и глубина (до 10-17 м), присутствуют многочисленные придаточные водоемы, водный режим характеризуется высоким весенним половодьем почти снегового происхождения (Пономарёва, 2014).

Обширную территорию бассейна р. Енисей от берегов Атлантического океана отделяют тысячи километров, а проникновению с юга теплых и влажных воздушных масс с морей мешают высокие горные массивы на южных и восточных границах (Продукционно-гидробиологические..., 1993).

Расположение исследуемого района в центре Азиатского материка определило здесь резко континентальный климат, с длительной зимой и непродолжительными летними сезонами. До зарегулирования многолетняя средняя температура воздуха в районе г. Красноярска была положительная (0,1- 0,5 °С). Средняя температура воздуха в январе составляла минус 18,3 °С (при минимальном значении – минус 55,0 °С), в июле – плюс 19,4°С (при максимальном значении – плюс 40,0 °С) (Ресурсы..., 1973; Климат Красноярска, 1982).

В результате создания Красноярской ГЭС климат в черте города изменился. Теперь в холодное время года отмечается повышение температуры воздуха на 2-4 °С, а в летом – понижение на 1-2 °С. Период, когда температура воздуха держится выше отметки 15 °С составляет 70-80 дней. Число часов солнечного сияния в районе г. Красноярска в среднем за год составляет 1833. Отклонения в отдельные годы могут достигать 200-250 часов. Среднее годовое значение одного из основных климатических факторов – радиационного баланса – составляет от 900 до 1500 МДж/м².

Отрицательные значения радиационного баланса фиксируются с ноября по март. В марте и октябре происходит переход радиационного баланса через ноль (Космаков, 2001).

Температурный режим р. Енисей определяется его географическим положением, влиянием притоков и Красноярским водохранилищем. Морфометрические особенности Красноярского водохранилища (большая глубина, большая протяженность при небольшой ширине, максимальная боковая приточность в верховье и т.д.) и глубина заложенных водозаборных отверстий обуславливают в нижнем бьефе ГЭС понижение температуры воды летом и повышение осенью и зимой (Космаков, 2001).

Поступление из водохранилища воды с более высокой температурой уменьшает продолжительность ледостава в реке. Средняя зимняя температура сбрасываемой воды в нижний бьеф составляет 1,5-2,0 °С, что приводит к образованию незамерзающей полыньи длиной 50, а иногда и 200 км (Ресурсы... , 1973). Суточный ход температуры воды до зарегулирования на середине р. Енисей имел слабовыраженный характер и определялся колебаниями теплоприхода на водную поверхность. В настоящее время суточные колебания также имеют место, однако в нижнем бьефе их определяют процессы, которые происходят в водохранилище. Что касается годового хода температуры воды, то вне зоны влияния ГЭС он определяется, как и суточный ход температуры воды, соотношением приходных и

расходных компонентов теплового баланса поверхности воды реки (Космаков, 2001).

Река Енисей является важным энергоресурсом Сибири. В настоящее время именно на территории Сибири создана и функционирует самая мощная на планете Байкало-Ангара-Енисейская гидроэкосистема. К основным водотокам и водоемам, которые составляют эту гидроэкосистему, относятся озеро Байкал и его притоки; реки Ангара и Енисей с их водохранилищами. На сегодняшний день на реке создан как ряд мощных, так и менее крупных водохранилищ. Это Саяно-Шушенское, Майнское, Красноярское, Богучанское и Усть-Хантайское, Курейское водохранилища. Последние расположены на правых притоках р. Енисей (пр. Хантайка и Курейка) в Заполярье. Для Красноярска, города с миллионным населением и с развитой промышленностью, река Енисей используется как источник воды для питья, промышленного, коммунального, сельскохозяйственного водоснабжения и орошения, для рыболовства и рыбоводства. Река Енисей поставляет высококачественную рыбу – осетровых, сиговых и лососевых. Годовой улов одних только сиговых составляет до 70 % от общего вылова в р. Енисей (Андриенко, 1990; Материалы..., 2008).

1.2. Систематика, характеристика и особенности хариусовых рыб

Вопросы систематики хариусовых рыб (сем. *Thymallidae*) до настоящего времени носят дискуссионный характер и привлекают внимание многих исследователей (Книжин и др., 2006).

Семейство *Thymallidae*, Gill, 1884 включает только один род *Thymallus* Link, 1790, в котором, обычно не вызывает сомнений наличие четырех видов: *T. thymallus* Linnaeus, 1758 - европейский хариус; *T. brevirostris* Kessler, 1879 - монгольский хариус; *T. grubei* Dybowski, 1869 - амурский хариус; *T. arcticus* Pallas, 1776 - сибирский хариус (Резник, 2011).

Многие ученые в своих выводах о таксономической принадлежности той или иной формы хариусов до сих пор следуют традиционному мнению о том, что бассейны сибирских рек населяет лишь один вид – сибирский хариус *Th. arcticus*, характеризующийся значительным фенотипическим полиморфизмом и мозаичным ареалом. Существовавшие представления о составе рода основывались на системе, предложенной А.Н. Световидовым (1936) и Л.С. Бергом (1948). Попытка таксономической ревизии была предпринята К. Пивничкой и К. Хенселом (Pivnička, Hensel, 1978), но их выводы подверглись серьезной критике и приняты не были. Описание большого числа сибирских форм, которым часто придавался ранг подвида сибирского хариуса, усложняло понимание причин мозаичности ареала этого вида и расширяло диапазон изменчивости его таксономических признаков. Всё это коснулось и бассейна р. Енисей, в низовьях которой (Хантайское озеро) в условиях полной симпатрии было обнаружено обитание двух форм, рассматривавшихся в ранге подвидов сибирского хариуса (Романов, 2005).

Хариусовые рыбы (сем. *Thymallidae*) – типичные представители голарктической фауны, обладают гигантским ареалом в Евразии и Сев. Америке от 42 до 73° с.ш. (Световидов, 1936; Берг, 1948 и др.). Наиболее распространены и обычны хариусы в северных, субарктических и арктических акваториях выше 56° с.ш., в том числе повсеместно на Ямале (Романов, 2004; Книжин, 2009; Зиновьев, Богданов, 2012).

Часто хариусы, обитающие в пределах одного водотока, могут существенно отличаться друг от друга размерами. Так особи нижнего течения реки Анюй отстают в росте от хариусов среднего течения, что может быть связано с высоким уровнем осёдлости хариусовых (Егоров 1956, Захарченко 1973, Reid, 2002).

У хариусовых рыб первые чешуи появляются при длине 36-37 мм. В Приуралье у хариуса речного экотипа в возрасте 1+ и старше хорошо различимы краниальный, каудальный, вентральный и дорсальный сектора. В краниальном секторе даже у сеголетков склериты волнообразно

искривляются, повторяя рисунок лопастей. Формирование лопастей краниального сектора зависит от длины рыбы, и происходит при достижении 5-7см. В каудальном секторе склериты видны плохо, численность их ниже, они затерты, могут быть резорбированы или скрыты пигментными клетками. В латеральных секторах (дорсальном и вентральном) склериты расположены более равномерно. Наибольшая четкость годовых колец отмечена на границах краниального и латеральных секторов (Зиновьев, Коротаева, 2005).

Количество склеритов в первой и второй годовых зонах равно 8,2 и 12,3. Максимальное количество склеритов отмечено во второй годовой зоне. Первые склериты прироста на чешуе хариуса из рек Камы и Печоры у неполовозрелых нарастают в середине мая, у взрослых рыб в начале июня. С декабря по апрель склериты не образуются. Зимняя зона начинает формироваться в конце августа – начале сентября (Коротаева, 2003).

Нерестовое поведение хариуса во всех водоёмах его обитания не отличается разнообразием. К апрелю - маю (в зависимости от климатической зоны) производители скапливаются у устьев нерестовых притоков и после ледохода на этих речках поднимается на нерестилище. Первые идут наиболее 11 крупные и сильные особи, они достигают самых верхних и возможно лучших нерестилищ. Более мелкие идут позднее, и соответственно, достигают средних и нижних нерестилищ. Нереститься хариусы в мае - начале июня, сроки нереста зависят от климатической зоны расположения водоёма, погодных условий. Главное условие при этом - повышение температуры воды до 3-5 градусов С. Икру хариусы откладывают на галечных перекатах рек и ручьёв. Нерест у хариуса "Групповой" - на перекате собирается косяк рыбы примерно одного возраста и размера с приблизительно равным количеством самок и самцов. После оплодотворения икра приклеивается ко дну. Через 2-2.5 недели выклевываются личинки. Растёт малёк довольно быстро и к сентябрю достигает длины 6-8 см. (Заделенов, 2003).

Возрастной состав исследуемых выборок хариуса может зависеть от ряда факторов. Один из них – селективность используемых орудий лова, так накидными сетями отлавливается только молодь, ставные сети и крючковые снасти наоборот, лучше улавливают взрослых рыб. Оптимальным методом сбора материала является облов с использованием различных орудий лова, либо невода длиной более 50 метров и ячеей 20 мм. Но, использование такого невода в горных реках бывает невозможно из-за быстрого течения, кривизны русла, захламленности дна. На возрастной состав выборок хариуса может влиять время сбора материала, например поздней осенью и ранней весной крупные особи могут находиться на зимовальных ямах, в связи с чем, в выборках будет попадаться молодь, в пробах собранных в период нереста могут преобладать только зрелые рыбы (Михеев и др., 2012).

Обычные размеры хариуса в реках региона - до 50 см. длиной и 1.5 кг. массой, но в труднодоступных таёжных районах хариус достигает массы до 3-х кг. Необходимо заметить, что размеры хариуса зависят как от типа популяции, так и от размера водотока (Заделенов, 2003).

В Красноярском регионе хариус становится половозрелым в возрасте от трёх до шести лет. Прослеживается закономерность - чем южнее находится водоем, в котором имеется популяция хариуса, тем раньше рыба "взрослеет" (Заделенов, 2003).

В водоемах Горного Алтая возраст хариуса достигает 9 лет (9+). В водоемах центральной части Восточного Саяна наибольшая продолжительность жизни хариуса у хищной формы из оз. Урунгэ – Нур до 10+, наименьшая у хариуса из олиготрофной р. Садэ, до 5+. В Братском водохранилище ранее (1964 – 1965 гг.) ловился хариус возрастом 7 лет (7+). В правых притоках Нижнего Енисея продолжительность жизни хариусовых рыб достигает 13 лет. В оз. Байкал, так же как и в Нижнем Енисее предельный возраст хариуса достигает 13+. В реках Анадырского бассейна отмечен максимальный возраст хариусовых рыб – 14 лет (14+) (Попов, 2007). В верховье Енисея в бассейне реки Абакан возраст хариусов достигает 7+ лет

(Оськина, 2013). В верхнем течении р. Мама (бассейн Витима – Лены), отмечены особи возрастом 9 лет (9+) (Вокин и др., 2007).

Важнейшим фактором, влияющим на рост рыб, считается обеспеченность пищей. Интенсивность роста хариусов, как и других рыб, зависит от обеспеченности пищей и от качества потребляемой пищи. Взрослые хариусы верховьев Енисея могут переходить с бентоса на мелких рыб и грызунов, смываемых в водоток, такие особи даже меняются морфологически, на их челюстях видны хорошо заметные зубы. В среднем же течении реки Енисей хариусы представлены бентосоядными формами. Как показывают исследования, на данном участке хариусы продолжают активно питаться в течение всего года, лишь сменяя основной пищевой компонент (Заделенов и др., 2007).

1.3 Чешуя как регистрирующая структура

Под термином «регистрирующие структуры», предложенным М.В. Миной (1967), подразумеваются такие слоистые структуры, части которых, возникающие у животных в разное время, имеют разные морфологические характеристики, и однажды возникшие особенности строения новообразованных частей сохраняются затем в течение длительного периода времени.

Особенности строения регистрирующих структур позволяют использовать их для выявления отдельных событий в жизни особи. Годовая цикличность многих биологических показателей рыб отражается на регистрирующих структурах, что позволяет использовать эти структуры для определения возраста.

Для улучшения методик определения возраста и изучения роста, необходимы тщательные изучения самих регистрирующих структур. В случае, когда регистрирующей структурой является чешуя рыб используются, как правило, два основных подхода это: словесное описание и

так называемый метод объективных оценок в котором используются всевозможные способы количественной оценки (Поддубный, 1976; Ваганов, 1978).

Так же были разработаны специальные приборы для быстрого и точного измерения расстояний между склеритами чешуи. В частности, существует специальная полуавтоматическая установка со сканирующим столиком микрофотометрического рефлектометра. С помощью этой установки можно получить малую скорость равномерного перемещения чешуи (0,015-0,025 мм/с). Установка полуавтоматическая, поскольку во время прохождения каждого склерита под зондом или оптическим прицелом необходим оператор для замыкания и размыкания ключа. Во многих случаях по склеритограммам чешуи можно определить годовые кольца и, соответственно, возраст рыбы, так как вблизи границ годовых зон расстояния между склеритами часто уменьшаются (Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Сметанин М.М. (2003) использовал в своих исследованиях микрофотометрию чешуи. Принцип действия его регистрирующего микрофотометра заключается в том, что он работает в проходящем свете, который, проходя через чешую и попадая на фотоэлемент, возбуждает фототок. Ток из фотоэлемента, зависящий от оптической плотности участков чешуи, поступает на гальванометр и затем регистрируется на фотопленке или бумажной ленте.

В настоящее время разработано много автоматических анализаторов, измеряющих расстояния между склеритами, подсчитывающих их число, оценивающих изменения оптической плотности (Anon, 1980; Szedlmayer et al., 1991).

Наиболее важным этапом исследования структур является интерпретация записи, то есть установление взаимосвязи между событием жизни и элементом структуры. Именно на этом этапе данные, полученные при исследовании регистрирующих структур, приобретают биологический смысл (Мина, 1970).

Несомненно, для успешного решения данного вопроса необходимы детальные исследования физиологических процессов роста и развития чешуи рыб. Подход же большинства исследователей заключается в установлении коррелятивных связей между событием и элементом регистрирующей структуры по наблюдениям в природе или в эксперименте.

Для решения вопроса о связях между событием жизни и структурой чешуи необходимо наиболее точно установить время образования годового кольца.

Некоторые авторы (в частности, Брюзгин, 1969) указывают, что при исследовании роста рыб в течение жизни время закладки элементов, по числу которых определяют возраст (годовых колец), не имеет значения, главное - чтобы эти элементы образовывались ежегодно. Однако при изучении роста и возрастного состава популяции рыб, особенно по одноразовым весенне-летним пробам (что нередко практикуется среди ихтиологов), часто бывает весьма затруднительно определить, к какому возрастному классу относится та или иная особь. Это является источником ошибок в определении возраста.

Особенно остро вопрос о времени образования годовых колец на структурах приобретает при их использовании для изучения роста в течение каждого отдельного года жизни животного. На возможность применения регистрирующих структур в исследованиях сезонного роста рыб неоднократно указывалось в работах Rollefsen, 1935; Runnstrom, 1936; Blackburn, 1951; Константинова, 1958; Backiel, 1962; Спановская, 1963 и др.

Если говорить о чувствительности, то чешуя является, пожалуй, одной из самых чувствительных регистрирующих структур рыб. Этому способствует ее принадлежность к покровам рыбы и сравнительно быстрый рост, постоянно обеспечивающий целостность этих покровов (Дгебуадзе, Чернова, 2009).

1.4. Методы определения возраста рыб

Определение возраста рыб с помощью чешуи, как и с помощью других регистрирующих структур, начинается с выявления элементов, которые можно интерпретировать как годовые: описание этих элементов; интерпретация отдельных обозначений и записи в целом. После этого процедура определения возраста заключается в простом подсчете элементов структуры - годовых колец на чешуе. Главная сложность состоит в том, чтобы отличить элементы структуры, которые формируются раз в год, от тех элементов, которые никакого отношения к годовым кольцам не имеют и именуются добавочными (дополнительными) кольцами или метками.

Обычно дополнительные кольца на чешуе менее четкие по сравнению с годовыми кольцами и различимы не по всей окружности и встречаются не на всех чешуях рыбы. Однако, учитывая то обстоятельство, что и годовые кольца в ряде случаев не так просто различить по всей окружности чешуи, распознать дополнительные кольца только по описаниям не так просто.

Безусловно, дополнительные кольца являются серьезной помехой при оценках возраста, но два типа таких элементов - «мальковые» и нерестовые кольца могут быть дополнительными источниками информации, которую можно получить при анализе поверхностной скульптуры чешуи рыб.

Интересный подход предложен М.В. Миной (1973), который, взяв за основу то, что в совокупности особей разного возраста: 1) годовые элементы регистрирующих структур в среднем четче дополнительных; 2) годовые элементы в отличие от дополнительных образуются регулярно; 3) распределение одновозрастных особей по величине некоторого стандартного промера регистрирующей структуры (например, по величине краниального (орального) радиуса чешуи) близко к нормальному; 4) темп увеличения стандартного промера, отражающий темп роста регистрирующей структуры, у особей разных поколений в среднем одинаков, предложил оценки возраста корректировать кривыми распределений промеров годовых зон. Таким

образом, процесс получения оценки возраста рыбы складывается из: а) построения полимодальной кривой по данным измерения элементов (годовых зон) серии регистрирующих структур; б) получения ориентировочной (наиболее вероятной при данной величине стандартного промера) оценки возраста особи; в) получения уточненной оценки возраста особи путем анализа расположения элементов отдельной регистрирующей структуры по отношению к наиболее вероятному положению каждого годового элемента.

Другим подходом, который позволяет различать годовые и дополнительные элементы на чешуе, является проведение специальных исследований роста чешуи рыб рассматриваемой популяции в течение года. Строго говоря, без предварительного изучения сезонного роста чешуи производить идентификацию годовых колец и оценки возраста не следует. По крайней мере, исследователь обязательно должен иметь предварительное представление о времени закладки годового кольца на чешуе рыб данной популяции. Для этого часто строят графики изменений в течение года, так называемого «маргинального индекса» - расстояния от последнего годового кольца до края чешуи. Тот отрезок времени в течение года, когда маргинальный индекс имеет минимальные значения и принимается за время образования годового кольца на чешуе. Однако даже если такая работа проделана, очень часто бывает трудно установить (для средней полосы это относится, прежде всего, к весенне-летнему периоду), когда образовалось последнее годовое кольцо на чешуе - в текущем или прошлом году. Сопоставление величин приростов чешуи после годового кольца (маргинального индекса) с размерами полных годовых приростов за другие годы не всегда помогает избежать ошибок, так как рост рыб по годам (а, следовательно, и величины приростов на чешуе) часто сильно варьируют (Дгебуадзе, Чернова, 2009).

Аналогично маргинальному индексу можно использовать подсчет числа склеритов в краевой зоне чешуи. Однако, этот подход тоже надо использовать с осторожностью.

Между тем, одновременное рассмотрение для рыб всех возрастных групп не одной, а нескольких структур, открывает новые возможности их применения.

Комплексный подход к использованию регистрирующих структур оказывается весьма плодотворным при идентификации годовых элементов на разных структурах. Очень часто дополнительные кольца могут быть выделены путем сопоставления зон на разных структурах. При одновременном сравнительном рассмотрении нескольких структур в большинстве случаев удается преодолеть трудности при определении возраста.

Не следует забывать, однако, что время образования годового кольца в течение года для разных структур различается. Это можно видеть из сопоставления данных сдельным структурам, которые описаны в работах многих авторов (Терещенко, 1913, 1917; Чугунова, 1931; Jones, 1953; Irie, 1960; Ovchynnyk, 1962, 1965; Casselman, 1974; Решетников, 1975).

Разновременность закладки годовых колец на разных структурах позволяет использовать их одновременный анализ для установления времени закладки годовых колец в тех случаях, когда не проводятся (или не могут быть проведены) сезонные наблюдения за ростом рыб и их регистрирующих структур. Практически в таких случаях вопрос о закладке годового кольца решается сопоставлением числа колец на чешуе с числом колец на других структурах. Если число колец совпадает, то значит, на всех структурах образовалось кольцо текущего года. Если число колец на отолитах превышает число колец на чешуе на одно, то это значит, что на чешуе годовое кольцо текущего года еще не образовалось. Безусловно, для точной оценки формального подсчета колец недостаточно и надо сравнивать общие

картины соотношения колец всех структур: ширину отдельных зон, четкость колец, наличие добавочных колец и т.п. (Дгебуадзе, Чернова, 2009).

1.5 Использование чешуи для исследования роста рыб.

Знание возраста позволяет не только воспроизвести возрастную структуру популяции, но и установить, за сколько лет каждая отдельная особь достигает определенной длины и массы. Вычислив средние по длине или массе для отдельных возрастных групп (классов) можно представить общую картину роста для данной популяции. Не следует забывать, однако, что размерные величины для каждого годового класса характеризуют особей разных поколений, рост которых может сильно варьировать, и строго говоря, по ним нельзя составлять кривые роста.

Одним из безусловных преимуществ чешуи то, что ее можно использовать для ретроспективной оценки роста каждой отдельной особи. Используя то, что чешуя растет практически синхронно с телом рыбы, исследователи по выборкам из рассматриваемых популяций устанавливают характер зависимости между длиной особи и определенным промером чешуи, и на основании этой зависимости счисляются значения длины особи, соответствующие величине промера годового кольца на ее чешуе. Обратные расчисления роста, включая чешую, начали производить одновременно с началом их использования для определения возраста. Методов обратных расчислений к настоящему времени скопилось довольно много (Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Мина, 1973).

В работах, касающихся этих вопросов, от идеи о том, что чешуя растет прямо пропорционально росту тела рыбы (Lea, 1910; Lee, 1920), исследователи пришли к выводу, что зависимость между (длинной рыбы) и s (величиной промера структуры) часто криволинейна и может быть различна даже в разных популяциях одного и того же вида (Брюзгин, 1969).

1.6 Модели роста рыб

Рост многих организмов носит сезонный характер, с зависимостью от изменения температуры, света и наличие еды. Многие авторы строят свои модели сезонного роста для конкретных объектов своих исследований. Основой абсолютного большинства уравнений для построения сезонного роста рыб является уравнение предложенное Берталанфи.

Общей основой для уравнения Берталанфи является уравнение 1.

$$L(t) = L_{\infty}(1 - \exp(-qt)) \quad (1)$$

$L(t)$ – Длина рыбы в момент времени t ; L_{∞} - максимальная длинна рыбы

Различные модификации уравнения 1 были использованы для моделирования сезонных колебаний в росте.

В стандартном уравнении Берталанфи коэффициент q имеет вид (2)
Beverton RJH, Holt SJ (1957)

$$q = K(t - t_0) \quad (2)$$

Где, K - константа, характеризующая скорость изменения длины; $(t - t_0)$ – время, прошедшее от рождения рыбы (возраст рыбы).

Модель роста, предложенная Сомерсом (Fishbyte, 1988) является одной из наиболее широко используемых моделей для описания сезонного роста. Она является модификацией уравнения Берталанфи, где коэффициент q имеет вид (3).

$$q = K(t - t_0) - S(t) + S(t_0) \quad (3)$$

$$S(t) = \frac{CK}{2\pi} \sin(2\pi(t - t_s)),$$

Где, С - пропорциональное уменьшение роста на глубине колебания роста, t_s - это время между временем 0 и началом выпуклой части первого синусоидального колебания роста (т.е. точки перегиба).

Так же в своей работе мы использовали модификацию уравнения Pauly (1992) где q был равен (4).

$$q = K(t - t_0) + V(t) - V(t_0) \quad (4)$$

Где - $V(t) = \frac{K(1-NGT)}{2\pi} \sin(\frac{2\pi}{1-NGT}(t - t_s))$, а NGT - это время без роста

или продолжительность периода без роста

Некоторыми авторами отмечались неточности в публикации в литературе указанных уравнений. Так, указывается на нахождение в литературных данных трёх разных вариантов уравнения Сомерса. Эти формулы соответствуют различным кривым и дают различные оценки параметров с различными биологическими интерпретациями. Эти несоответствия привели к неправильному определению периода наименьшего темпа роста (зимняя точка) в некоторых статьях (García-Berthou, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Повышенное число склеритов в 2-4 годовых кольцах чешуи является маркером популяции хариуса из основного русла среднего Енисея относительно прочих популяций вида. Невысокое количество рыб с нетипичными чешуями свидетельствует о малой доле мигрирующих хариусов на участке среднего Енисея. Прирост чешуи исследованного хариуса наблюдается только 4 месяца в году, с июля по октябрь включительно.

2. Регрессионные коэффициенты в уравнении связи длины и массы тела исследованного хариуса изменяются в течение года. Их динамика превышает географическую изменчивость аналогичных коэффициентов для хариуса из других популяций.

3. Получены коэффициенты модели сезонного роста хариуса в среднем течение р. Енисей на основании модифицированного уравнения Берталанфи: $FL=300$ мм; $K=1.8$; $t_0=0.06$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрианова А.В., Апонасенко А.Д., Макарская Г.В., Пономарева Ю.А. Комплексная оценка состояния экосистемы малой горной реки в районе строительства железнодорожной магистрали // Вестник КрасГАУ, 2013. – № 8. – С. 97-103.
2. Андриенко А. И. Состояние и перспективы освоения рыбных ресурсов Восточной Сибири // Ресурсы животного мира Сибири: сб. науч. тр. – Новосибирск, 1990. – 27-29 с.
3. Анищенко О. В., Гладышев М. И., Кравчук Е. С., Сущик Н. Н., Грибовская И. В. Распределение и миграция металлов в трофических цепях экосистемы реки Енисей в районе г. Красноярск // Водные ресурсы. 2009. Т. 36, № 5. - 623-632 с.
4. Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова думка. 1969. – 186 с.
5. Ваганов Е. А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука, Сиб. Отделение. 1978. - 135 с.
6. Вокин А. И. Седых Т. Н., Сатрадова Л. Р. Особенности биологии байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baikalolenensis* (*Salmoniformes, Thymalidae*) из горных водоемов верхнего течения р. Мамы (бассейн Витима – Лены) // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2007. - №2 (54) Приложение. – 20 – 25 с.
7. Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. – Красноярск, 1986-1990. – Т. 1. – Вып. 12.
8. Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИИОРХ. – 1957. – 41 – 234 с.
9. Давыдов Л. К. Водоносность рек СССР, ее колебания и влияние на нее физико-географических факторов // Гидрометеиздат, 1947. – 162 с.

10. Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. Товарищество научных изданий КМК. Москва, 2009. – 165с.
11. Заделенов В.А. Весенне-нерестующих лососевых рыбы Центральной Сибири, Проблемы использования и охраны природных ресурсов центральной Сибири Красноярск: КНИИГиМС, 2003.- Вып.4.- 244-254 с.
12. Заделенов В.А., Трофимова М.А., Космаков И.В. Основные виды техногенного воздействия на водные биоресурсы при освоении минерально-сырьевой базы // Вестник Томского государственного университета. Томск 2001. Том 274. – 133с.
13. Заделенов, В. А. Пищевая стратегия сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в разнотипных водоемах бассейна р. Енисея / В. А. Заделенов, Е. Н. Шадрин, Е. Н. Еникеева // Изд-во КНИИГиМС. – 2007. – вып. 9. – С. 57 – 64 с.
14. Зиновьев Е. А., Коротаева С. Э. Морфологические особенности чешуи ручьевого и речного экотипов европейского хариуса // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. - Пермь, 2005. Вып. 6. - 94-97с.
15. Зотина Т. А., Трофимова Е. А., Болсуновский А. Я. Радионуклиды в хариусе сибирском на радиационно-загрязненном участке среднего течения р. Енисей // Радиационная биология. Радиэкология. 2012, 52 (3): 305-311 с.
16. Зуев И. В., Семенова Е. М., Шулепина С. П., Резник К. А., Трофимова Е. А., Шадрин Е. А., Зотина Т. А. Питание хариуса *Thymallus sp.* в среднем течении р. Енисей // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. 2011. Т. 4, № 3. 281–292 с.
17. Зуев И. В., Шулепина С. П., Трофимова Е. А., Зотина Т. А. Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей // Сиб. Экол. Журн. 2017. 24 (3): 287-297 с.

18. Иванова Е. В., Оськина Н. А., Зуев И. В. Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей // Вопросы рыболовства. 2015. Т. 16, № 1. 1–9 с.
19. Климат Красноярска. – Л.: Гидрометиздат, 1982. – 231 с.
20. Книжин И. Б. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus ssp. nova* (Thymallidae) // Вопросы ихтиологии. – 2006. – Т.46, № 5. – 581 – 589 с.
21. Книжин И. Б. Хариусы (*Thymallus Cuvier*, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии): автореф. дис. докт. биол. наук: 03.00.10 / Книжин Игорь Борисович. – Москва, 2009. – 52 с.
22. Книжин И. Б. Разнообразие и таксономическая идентификация хариусов (*Thymallus*) бассейна реки Енисей // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2011. Т. 4. № 3. 293-300 с.
23. Космаков И. В. Воздействие изменения ледового режима Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС на ихтиофауну реки// Геориск. 2011. № 1. 32-36с.
24. Космаков И. В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. – Красноярск: Кларетианум, 2001. – 144 с.
25. Костицына Н. В. Анализ содержания микроэлементов в органах и тканях европейского хариуса (*Thymallus thymallus*) // Современное состояние, проблемы охраны и рационального использования биоресурсов пресноводных водоемов: сб. науч. тр. / ФГНУ «ГосНИОРХ». Пермское отделение. - СПб., 2007. - Т. VI. - С. 101-105
26. Кореньков В. А., Москалец В. Ф. Натурные исследования ледотермического режима в бьефах Красноярской ГЭС // Экологические исследования водоемов Красноярского края: Межведомств. сб. науч. тр. – Красноярск, 1983. – 51-57 с.
27. Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1986. – 286 с.

28. Материалы, обосновывающие объемы общих допустимых уловов водных биоресурсов во внутренних пресноводных водоемах Красноярского края, Республик Тыва и Хакасия на 2009 год: отчет ФГНУ НИИЭРВ; рук. А.Н. Гадинов. – Красноярск, 2008. – 278 с.

29. Мина М. В. Отолит как регистрирующая структура (Опыт исследования зависимости между характером строения отолита (*Sagitta*) трески и особенностями экологии популяции): Автореф. Дис... канд. Биол. Наук М.: МГУ. 1967. – 24 с.

30. Мина М. В., Квазель Г.А., Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи современной биологии. Т. 70. Вып. 3. 68-115 с.

31. Об утверждении правил рыболовства для Западно-Сибирского рыбохозяйственного бассейна. Министерство сельского хозяйства российской федерации приказ от 22 октября 2014 года N 402 (с изменениями на 3 апреля 2019 года)

32. Подлесный А. В. Рыбы р. Енисей, условия их обитания и использование // Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озер. и речн. Рыб.хоз-ва. ВНИОРХ, 1958. – Т. 44. – 97-179 с.

33. Поддубный А. Г. Спектрально-корреляционный метод определения возраста и изучения роста рыб с циклоидной чешуёй // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах ареалов. Вильнюс. Ч. 2. – 38-45 с.

34. Пономарева Ю. А. Структура и динамика потамофитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе красноярской ГЭС. диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Красноярск, 2014. – 32 с.

35. Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: монография. под ред. В. А. Казанцева. – Новосибирск: гос. ун-т. Новосибирск, 2007. – 526 с.

36. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 320 с.

37. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. / Отв. ред. Галазий Г.И., Приймаченко А.Д. – Новосибирск: Наука, 1993. – 198 с
38. Резник К. А. Таксономический статус, популяционная структура, рост и питание хариуса (*Thymallus sp.*) среднего течения р.Енисей (в районе п.Кононово) в условиях выраженного антропогенного воздействия: магистерская диссертация: 020200.68.23 / Красноярск, 2011. – 69 с.
39. Ресурсы поверхностных вод СССР: Т. 16, вып. 1. – Л.: Гидрометеиздат, 1973.–721 с
40. Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб России в 2 томах, том 1. Москва: Наука, 2003. – 379 с.
41. Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания тропических рыб// Всесоюзн. Конф. «Биология шельфа». Тезисы докл. Владивосток. 1975 – 142-143 с.
42. Романов В. И., Брусьянина Т. А. Фенетическая структура хариусовых рыб из некоторых водоемов Юго-западной части Таймырского полуострова // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. – Томск: Томский университет, 1996. 98 – 99 с.
43. Романов В.И. Морфофенетические особенности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) в водоемах бассейна реки Лены // Эволюционная биология. Т.3. / Матер. III Междун. конф. «Проблема вида и видообразование» г. Томск, 20-22 окт. 2004г. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2005. 233-241 с.
44. Световодов А Н. Европейско-азиатские хариусы (*genus Thymalhts Cuvier*) П Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 183-301.
45. Скоринова А. В., Зиновьев Е. А. К склеритометрической характеристике чешуи хариуса бассейна р. Печоры // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2015. №. 4. 327-332 с.
46. Средняя Сибирь. – М.: Наука, 1964. – 480 с.

47. Танасайчук Л. Н. Рыбохозяйственное использование основных речных бассейнов Сибири // Рыбное хозяйство внутренних водоемов и рациональное использование запасов рыб: сб. науч. тр. ГОСНИОРХ: Вып. 290. – Л., 1989. – 50-61 с.
48. Трещенко К. К. Вобла (*Rutilus rutilus caspicus*): ее рост и плодовитость// Тр. Астрахан. Ихтиол. Лаб. Т. 3. Вып. 2. 1913г.
49. Чугунова Н. И. Биология судака Азовского моря// Тр. Аз-Черномор. Научно-пром. Экспед. НИИ морского рыбного хозяйства. Вып. 9. 3-158 с.
50. Шадрин Е. Н., Иванова Е. В. Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана // Рыбное хозяйство. 2012. № 5. 83-88 с.
51. Шадрин Е. Н. Питание сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2006. № 8. 37–45 с.
52. Anon. (1980). Development of a software program for automatic image analysis of fish scales from haddock // Final report. Cambridge Instrument Company/ Cambridge. MA.
53. Berg O. K., & Bremset, G. (1998). Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology*, 52 (6), p. 1272– 1288.
54. Begg G. A., Waldman J. R. (1999). An holistic approach to fish stock identification // *Fisheries research*. Vol. 43, N 1-3. p. 35-44.
55. Beverton, R.J.H. and Holt, S.J. (1957) On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investigations*, 19, p. 1-533.
56. Bolger T., & Connolly, P. L. (1989). The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*, 34 (2), p. 171–182.
57. David O., Conover M., Teresa C. (1990). Cite as Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among

Atlantic silversides from different latitudes. Volume 83, Issue 3 *Oecologia*. p. 316–324

58. Froese R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, p. 241–253.

59. Froese R., & Pauly D. (2018). FishBase. World Wide Web Electronic Publication. Retrieved from <http://www.fishbase.org>

60. Froese R., Tsikliras A. C., & Stergiou, K. I. (2011). Editorial note on weight–length relations of fishes. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 41 (4), p. 261–263.

61. Garcí'a-Berthou. (2012). A technical note on seasonal growth models. *Rev Fish Biol Fisheries*. p. 635.

62. Gladyshev M. I., Anishchenko O. V., Sushchnik N. N., Kalacheva G. S., Gribovskaya I. V., Ageev A. V. (2012). Influence of anthropogenic pollution on content of essential polyunsaturated fatty acids in links of food chain of river ecosystem. *Contemp Probl Ecol* 5:p. 376-385

63. Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Gribovskaya I. V. (2009). Benefit-risk ratio of food fish intake as the source of essential fatty acids vs. heavy metals: A case study of Siberian grayling from the Yenisei River. *Food Chem* 115: p. 545-550

64. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4, N 1. p. 9.

65. Heim K. C., Wipfli M. S., Whitman M. S., Arp C. D., Adams J., Falke J. A. Seasonal cues of *Arctic grayling* movement in a small Arctic stream: the importance of surface water connectivity // *Environmental biology of fishes*. 2016. Vol. 99, N 1. p. 49-65.

66. Huo T. B., Yuan, M. Y., & Jiang, Z. F. (2011). Length-weight relationships of 23 fish species from the Ergis River in Xingjiang, China. *Journal of Applied Ichthyology*, 27 (3), p. 937–938.

67. Irie T. (1960). The growth of fish otolith. J. Fac. Fish. Anim. Hub. Hiroshima Univ. Vol. 3. p. 203-221.
68. Kristiansen H., Dølving K. B. (1996). The migration of spawning stocks of grayling *Thymallus thymallus*, in Lake Mjøsa, Norway //Environmental biology of fishes. T. 47. – №. 1. – p. 43-50.
69. Lobón-Cerviá J., Dgebuadze, Y., Utrilla, C. G., Rincon, P. A., & Granado-Lorencio, C. (1996). The reproductive tactics of dace in central Siberia: evidence for temperature regulation of the spatio-temporal variability of its life history. Journal of Fish Biology, 48 (6), p. 1074–1087.
70. Meyer L. (2001). Spawning migration of grayling *Thymallus thymallus* (L., 1758) in a Northern German lowland river // Archiv für Hydrobiologie. Vol. 152, N 1. p. 99-117.
71. Moutopoulos D. K., & Stergiou, K. I. (2002). Length– weight and length–length relationships of fish species from the Aegean Sea (Greece). Journal of Applied Ichthyology, 18 (3), p. 200–203.
72. Ogle D. H. (2017). An algorithm for the von Bertalanffy seasonal cessation in growth function of Pauly et al. Fisheries Research. p. 1.
73. Parkinson D., Philippart J., Baras E. (1999). A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking // Journal of Fish Biology. Vol. 55. p. 172-182.
74. Pauly D. A (1992). New Model Accounting for Seasonal Cessation of Growth in Fishes. Freshwater Research. p. 1151.
75. Pivnička K., Hensel K. (1978) Morphological variation in the genus *Thymallus Cuvier*, 1829 and recognition of the species and subspecies. Acta Univ. Carol.-Biol. p. 7-67.
76. Reed R. J., & McCann, J. A. (1971). Total Length-Weight Relationships and Condition Factors for the Arctic Grayling, *Thymallus arcticus* (Pallas), in Alaska. Transactions of the American Fisheries Society, 100 (2), p. 358–359.

77. Rountrey A. N., Coulson P. G., Meeuwig J. J., Meekan M. (2014). Water temperature and fish growth: otoliths predict growth patterns of a marine fish in a changing climate. *Glob Chang Biology*;20(8): p. 8
78. Somers I. F. (1988). On a Seasonally Oscillating Growth Function. Division of Fisheries Research. p. 8.
79. Sushchik N. N., Gladyshev M. I., & Kalachova G. S. (2007). Seasonal dynamics of fatty acid content of a common food fish from the Yenisei River, Siberian grayling, *Thymallus arcticus*. *Food Chemistry*, 104 (4), p. 1353–1358.
80. Szedlmayer S. M., Szedlmayer M. M., Sieracki M. E. Automated enumeration by computer of age-0 weakfish (*Cynoscion regalis*) scale circuli// *Fish. Bull. U.S.* Vol. 89. p. 337-340.
81. Troynikov S., Robert W., Leorke M. (1998). Estimation of seasonal growth parameters using a stochastic gompertz model for tagging data. *Journal of Shellfish Research*, Vol. 17, No. 3, p. 833-838
82. Weiss S., Knizhin, I., Romanov, V., & Kopun, T. (2007). Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications. *Journal of Fish Biology*, 71, p. 371–386.
83. West R. L. et al. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // *Transactions of the American Fisheries Society*. – 1992. – T. 121. – №. 6. – p. 709-715.
84. Walker M. (1981) Influence of season on growth of the sea urchin *Evechinus chloroticus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* . p. 201-205.
85. Zuev I. V., Trofimova E. V., Zotina T. A. 2019. Seasonal variability of length-weight relationships of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) and Siberian dace (*Leuciscus baicalensis*) inhabiting the middle reaches of the Yenisei River, Siberia, Russia. *Turk. J. Fish. & Aquat. Sci.* 19(10), p. 893-897.

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт Фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра Водных и наземных экосистем *

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

М.И. Гладышев


подпись

инициалы, фамилия

« 6 »



2019

г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

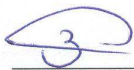
Особенности роста сибирского хариуса среднего течения р. Енисей

тема

06.04.01 - Биология

06.04.01.00.04 Гидробиология и ихтиология

Научный руководитель



канд. биол. наук

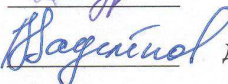
И. В. Зув

Выпускник



П. Ю. Андрущенко

Рецензент



д-р биол. наук

В. А. Заделёнов

Красноярск 2019