

УДК 597.08.591.9

РАЗНООБРАЗИЕ РЫБ И СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ ГОРНЫХ ВОДОСБОРОВ БАССЕЙНА АМУРА

© 2012 г. А. Л. Антонов

Институт водных и экологических проблем Дальневосточного отделения РАН – ИВЭП, Хабаровск

E-mail: antonov@iver.as.khb.ru

Поступила в редакцию 20.01.2011 г.;
после доработки – 06.10.2011 г.

На основе результатов исследований автора и анализа публикаций дана таксономическая характеристика разнообразия рыб горной части бассейна Амура в пределах России, представлены данные о распространении рыб, а также о структуре и динамике ихтиоценозов различных участков горных водосборов.

Ключевые слова: разнообразие рыб, распространение, структура ихтиоценозов, горные водосборы, бассейн Амура.

История исследований рыб Амура составляет более 250 лет. За этот период опубликованы сотни работ, однако они в основном касаются главного русла Амура, его крупных притоков и равнинной части бассейна. Между тем большинство притоков Амура имеет горный и полугорный характер и большую часть бассейна занимают почти не исследованные горные водосборы¹. Ихтиофауна горных водотоков, по сравнению с таковой равнинных рек, является узкоспециализированной и наименее устойчивой к изменениям среды (Никольский, 1953). В последние годы возросла угроза обеднения разнообразия рыб этих территорий под воздействием антропогенных факторов. Здесь разрабатываются месторождения полезных ископаемых, прокладываются новые дороги, ЛЭП, трубопроводы, огромные пространства освоены лесоразработками и повреждены пожарами; с 2003 г. формируется водохранилище Бурейской ГЭС – второе после Зейского крупное водохранилище в российской части бассейна Амура; существенно возросли масштабы рыболовства и туризма; вселяются чуждые виды (на территории Китая), что может представлять угрозу аборигенной фауне.

Основная информация о рыбах горных притоков бассейна Амура представлена в ряде работ (Дыбовский, 1877; Таранец, 1937а, 1937б, 1938; Берг, 1948–1949; Никольский, 1956; Мина, 1962; Цепкин, 1962; Леванидов, 1969; Громов и др., 1977; Семенченко, Золотухин, 1992; Экосистемы ..., 1997; Черешнев, 1998; Горлачева, Афонин, 2005; Новомодный, 2005; Михеев, 2006; Vogutskaya et al., 2008; Михеев, Вдовиченко, 2009). Однако

их большинство имеют общий характер или касаются отдельных частей бассейна, многие устарели, содержат неполную, а иногда и ошибочную информацию. В результате исследований, проведенных в последние годы в горной части бассейна Амура, выявлены и описаны новые виды и подвида (Антонов, 1999, 2004а, 2009а; Книжин и др., 2006, 2007), уточнены данные о распространении некоторых рыб (Шедько, 1998; Барабаншиков, 2003; Антонов, Книжин, 2008), а также таксономия и номенклатура (Шедько, 2001; Шедько, Шедько, 2003). В связи с этим исследования разнообразия рыб горных водосборов Амура, а также экологии и географии отдельных видов имеют важное научное и практическое значение.

В работе на основе собственных исследований и анализа публикаций впервые дана таксономическая характеристика разнообразия рыб горной части бассейна Амура в пределах России, представлены данные о распространении видов, а также о структуре и динамике ихтиоценозов разных участков горных водосборов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в период с июля 1975 по май 2010 г. в разных частях бассейна от верховий Амура до рек Амурского лимана. В бассейне верхнего Амура в сентябре 2003 и 2007 г. были обследованы верхние участки притоков р. Онон – реки Джермолтай, Букукун, Агуца и оз. Букукунское (1800 м над уровнем моря). В бассейне среднего Амура в 1993–2010 г. исследованы верхнее и среднее течение р. Бурей (в том числе оз. Корбохон, 1250 м над уровнем моря), реки Хинганского сужения Амура (Помпеевка, Каменушка, Мань-

¹ Низкие горы в бассейне Амура занимают 40.6% площади водосбора, средневысотные – 17.4% (Никольская, 1972).

чжурка, июнь 2009 г.), а также верховья р. Ток (бассейн р. Зея, июль–август 2009 г.). В бассейне нижнего Амура основные исследования выполнены в 1975–2010 гг. в разные периоды в бассейнах рек Анюй, Хор, Гур, Кур, Мухен, Эльбан, Яй, Бичи, Бикин (верховья); в бассейне р. Амгунь исследования проведены на реках Мерек, Герби, Керби, Нимелен (верхняя часть), Дуки, Сомня, Им и на озёрах Большой Сулук (1330 м над уровнем моря) и Перевальное (около 900 м над уровнем моря). Были также обследованы малые притоки 1-го порядка нижнего Амура и Уссури – реки Кабачинская Падь, Таракановка, Акча, Пото, Писуй, Половинка, Быкова, Левая, Красная Речка, Каменушка, Шивки. В южной части Амурского лимана сборы рыб были сделаны в верхних участках рек Чоме, Правая Гольцовая (приток р. Нигирь) и Чёрная (приток р. Псю).

Рыб отлавливали ставными сетями (ячей 10–45 мм, длина 35 м, высота 1.5 м), ставным и закидным неводом (ячей в мотне 5–6 мм), спортивной снастью и сачком (ячей 6 мм). Наблюдения проводили в дневное и ночное время (с помощью фонаря). Всего было отловлено более 1500 экз. 31 вида. Для определения видов использовали работы Берга (1948–1949), Черешнева с соавторами (2001), Шедько (2001), Шедько С., Шедько М. (2003).

В бассейне Амура водосборы горных и полугорных рек иногда располагаются на небольших абсолютных высотах. Например, некоторые малые горные реки низовий Амура и его лимана берут начало на высотах всего 50–100 м над уровнем моря, но они имеют горный или полугорный характер. В нашей работе под горными водосборами понимаются такие, водотоки которых характеризуются средними уклонами, типичными для горных рек региона (не менее 1.0–1.5‰)². Основу ихтиоценозов здесь составляют рыбы бореального предгорного комплекса в понимании Никольского (1956).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведённых исследований и анализа публикаций составлен список рыб горных водосборов бассейна Амура (таблица). Он включает 37 видов, относящихся к 11 семействам и 22 родам. Это существенно больше, чем отмечено ранее Никольским (1956) для притоков Амура горного типа (25 видов). Если считать, что в бассейне Амура с учётом 18 видов-интродуцентов насчитывается 131 вид (Новомодный, 2005), то в пределах горных водосборов встречается 28.2% всех видов. По отношению только к аборигенным

видам доля рыб-обитателей горных водосборов выше – 32.7%. По числу видов доминируют карповые (Cyprinidae) – 13 видов (35.1%), второе место занимают лососевые (Salmonidae) – 9 видов (24.3%). Семейство хариусовых (Thymallidae) включает 4 вида (10.8%); при этом амурский хариус *Thymallus grubii* представлен двумя подвидами³. Семейства сиговые (Coregonidae), вьюновые (Cobitidae) и рогатковые (Cottidae) включают по два вида, остальные семейства – по одному. В бассейне Амура верхнего обитают 26 видов и подвигов, среднего – 30, нижнего – 35 (таблица). Индекс сходства Серенсена–Чекановского между разнообразием рыб верхнего и среднего Амура составляет 0.92, между верхним и нижним – 0.75, между средним и нижним – 0.80. Разные значения этого индекса в основном обусловлены различиями в составе семейств хариусовых, сиговых и лососевых. Так, в бассейне верхнего Амура обитают три вида хариусов – амурский, нижеамурский *Th. tugarinae* и байкало-ленский (верхнеленский) *Th. baicalolenensis*, один вид сигов (сиг-хадары) *Coregonus chadary* и четыре вида лососей: ленки тупорылый *Brachymystax tumensis* и острорылый *B. lenok*, таймень *Hucho taimen* и кета *Oncorhynchus keta* (осенняя раса). В бассейне среднего Амура – четыре вида хариусов (к вышеуказанным добавляется буреинский *Th. burejensis*), два вида сигов (сиг-хадары и амурский *C. ussuriensis*) и те же четыре вида лососей. В бассейне нижнего Амура – оба вида сигов, хариусы нижеамурский и желтопятнистый; лососи представлены двумя видами ленков, тайменем, кетой (осенней и летней), горбушей *O. gorbuscha*, симой *O. masou* (в том числе жилой формой), кижучем *O. kisutch*, южной мальмой *Salvelinus curilus*, кунджей *S. leucomaenis*.

В целом внутривидовое разнообразие рыб горных районов бассейна изучено очень слабо. В настоящее время только для некоторых видов имеются данные о внутривидовой структуре. Так, амурский хариус включает два подвида – верхнеамурского и желтопятнистого (Книжин и др., 2006), при этом, как отмечено выше, последнего некоторые считают видом (Богущая, Насека, 2004; Bogutskaya et al., 2008). Скорее всего, маньчжурский озёрный гольян *Rhynchocypris percnurus mantschuricus* имеет видовой статус (Богущая, Насека, 2004; Сафронов, Никитин, 2005); род *Barbatula*, по-видимому, кроме сибирского гольца *B. toni*, в бассейне представлен ещё одним видом (Bogutskaya et al., 2008).

Среди рыб-обитателей горных водосборов к числу эндемиков бассейна Амура относится только один вид – буреинский хариус (узкоареальный эндемик бассейна р. Бурей). Субэндемиками (их

² Все обследованные водотоки по гидрологическим параметрам можно отнести к полугорным и горным. В качестве основного критерия было рассчитано число Фруда (Михайловский, Добровольский, 1991).

³ Возможно, желтопятнистый хариус *Th. grubii flavomaculatus* имеет видовой статус (Богущая, Насека, 2004; Bogutskaya et al., 2008).

Таксономическое разнообразие рыб и состав ихтиоценозов разных участков горных водосборов бассейна Амура

№ п/п	Таксон	Амур		
		верхний	средний	нижний и Уссури
1.	Супринидеи – карповые			
1.	<i>Leuciscus waleckii</i> (Dybowski, 1869) – амурский язь, чебак	III	III	III
2.	<i>Ph. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – речной голянь	II–IV	II–IV	II–IV
3.	<i>Rhynchocypris lagowskii</i> Dybowski, 1869 – голянь Лаговского, амурский голянь	II, III	II–IV	II–IV, VII ¹
4.	<i>R. czecanowskii</i> (Dybowski, 1869) – голянь Чекановского	III–V	III–V	III
5.1.	<i>R. percunurus percunurus</i> (Pallas, 1814) – озёрный голянь	V	V, IV	–
5.2.	<i>R. percunurus mantschuricus</i> Berg, 1907 – маньчжурский озёрный голянь	–	V, VI	V, VI
6.	<i>R. oxycephalus</i> (Sauvage et Dabry de Thiersant, 1874) – китайский голянь	–	III, IV	II–IV
7.	<i>Ladislavia taczanowskii</i> Dybowski, 1869 – ладиславия	III	III	III
8.	<i>Gobio cynocephalus</i> Dybowski, 1869 – амурский обыкновенный пескарь	II–IV	II–IV	II–IV
9.	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) – серебряный карась	V	V	V
10.	<i>Pseudaspius leptocephalus</i> (Pallas, 1776) – амурский плоскоголовый жерех	III	III	III
11.	<i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776) – амурский обыкновенный горчак	III, V	III, V	III, V
12.	<i>Tribolodon brandtii</i> (Dybowski, 1872) – мелкочешуйная краснопёрка-угай	–	–	III, IV ²
13.	<i>T. hakonensis</i> (Günter, 1877) – крупночешуйная краснопёрка-угай	–	–	III, IV ²
2.	Кобитидеи – вьюновые			
14.	<i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925 – сибирская щиповка	III, V	III, V	III, V
15.	<i>Misgurnus mohoity</i> (Dybowski, 1869) – змеевидный вьюн	V	V, VI	V, VI
3.	Балиторидеи – балиторовые			
16.	<i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869) – сибирский голец	I–IV	I–IV, VII	I–IV, VII
4.	Эсоцидеи – щуковые			
17.	<i>Esox reichertii</i> Dybowski, 1869 – амурская щука	III, V	III, V	III, V
5.	Корегонидеи – сиговые			
18.	<i>Coregonus chadary</i> Dybowski, 1869 – сиг-хадары	III	III	III
19.	<i>C. ussuriensis</i> Berg, 1906 – амурский сиг	–	III	III
6.	Тималлиидеи – хариусовые			
20.1.	<i>Thymallus grubii</i> Dybowski, 1869 – верхнеамурский хариус	I, II, IV	I, II, IV ³	–
20.2.	<i>Th. grubii flavomaculatus</i> Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 – желтопятнистый хариус	–	–	I ⁴
21.	<i>Th. tugarinae</i> Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 – нижнеамурский хариус	II, IV ⁵	II, IV	II, IV
22.	<i>Th. burejensis</i> Antonov, 2004 – буруинский хариус	–	I, II ⁶	–
23.	<i>Th. baicalolenensis</i> Matveev et al., 2005 – байкало-ленский (верхнеленский) хариус	I ⁷	I ⁸	–
7.	Салмонидеи – лососевые			
24.	<i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773) – острокрылый ленок	II, III	II, III	II–IV
25.	<i>B. tumensis</i> Mori, 1930 – тупорылый ленок	I–IV, VII	I–IV, VII	I–IV, VII
26.	<i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень	II, III	II, III	II–IV

Таблица. Окончание

№ п/п	Таксон	Амур		
		верхний	средний	нижний и Уссури
27.	<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792) – кета	III	III	II–IV
28.	<i>O. masou</i> (Brevoort, 1856) – сима	–	–	II–IV ⁹
29.	<i>O. gorbuscha</i> (Walbaum, 1792) – горбуша	–	–	II–IV ⁹
30.	<i>O. kisutch</i> (Walbaum, 1792) – кижуч	–	–	II, III ¹⁰
31.	<i>Salvelinus curilus</i> (Pallas, 1814) – южная мальма	–	–	I, III, IV ¹¹
32.	<i>S. leucomaenis</i> (Pallas, 1814) – кунджа	–	–	III, IV ²
8.	Lotidae – налимовые			
33.	<i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	II, III	II, III	II, III
9.	Gasterosteidae – колюшковые			
34.	<i>Pungitius sinensis</i> (Guichenot, 1869) – китайская колюшка	–	–	III
10.	Cottidae – рогатковые			
35.	<i>Cottus szanaga</i> Dybowski, 1869 – амурский подкаменщик	I–IV, VII	I–IV, VII	I–IV, VII
36.	<i>Mesocottus haitej</i> (Dybowski, 1869) – амурская широколобка	II–IV	II–IV	II–IV
11.	Odontobutidae – головешковые			
37.	<i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка-ротан	III	V, VI	V, VI

Примечание. Типы ихтиоценозов: I – верховья рек, II – средние участки, III – нижние участки, IV – малые горные притоки I-го порядка крупных равнинных рек (Амур, Зея, Уссури, Амгунь), V – пойменные озёра, VI – озёра надпойменных террас, VII – горные озёра. ¹ Найдено в оз. Перевальное; ² только реки Амурского лимана; ³ вниз до бассейна р. Буряя включительно; ⁴ только верховья крупных притоков нижнего Амура (Кур, Урми, Анюй, Гур, Амгунь) и Уссури (Хор, Бикин); ⁵ вверх до р. Большой Невер (Книжин и др., 2007); ⁶ эндемик бассейна р. Буряя; ⁷ найден в р. Джермолтай (бассейн р. Онон); ⁸ найден в верховьях рек Зея и Буряя; ⁹ вверх до бассейна р. Анюй включительно; ¹⁰ вероятно, только бассейн нижнего течения р. Амгунь (Рослый, 2002); ¹¹ вверх до ручья Кабачинская Падь включительно (Антонов, 2004б), а также верховья рек Бикина, Уссури (Шедько, 1998) и р. Илистая (Барабанщиков, 2003), встречается также в малых притоках р. Нимелен.

ареалы включают и некоторые сопредельные бассейны) являются: чебак *Leuciscus waleckii*, плоскоголовый жерех *Pseudaspius leptcephalus*, голяны Лаговского *R. lagowskii*, маньчжурский озёрный и китайский *R. oxucephalus*, сиги-хадары и амурский, хариусы верхнеамурский, нижнеамурский, желтопятнистый и байкало-ленский; амурская щука *Esox reichertii*, змеевидный вьюн *Misgurnus mohoity*, амурская широколобка *Mesocottus haitej* и амурский подкаменщик *Cottus szanaga*, ладиславия *Ladislavia taczanowskii*, китайская колюшка *Pungitius sinensis*, ротан *Perccottus glenii*. Вероятно, к эндемичным можно отнести и тупорылового ленка из горных озёр, который имеет отличия от ленков, обитающих в реках (Антонов, 1999, 2009а); подобные формы за пределами бассейна Амура не известны.

Никольский (1956) выделил в составе фауны пресноводных рыб Амура шесть фаунистических

комплексов — древний верхнетретичный (сюда относятся доплиоценовые реликты горчак *Rhodeus sericeus*, амурский жерех, вьюн), бореальный равнинный (чебак, озёрный голяк *R. percunurus percunurus*, голяк Чекановского *R. szecanowskii*, пескарёв *Gobio synocephalus*, амурская щука и другие), бореальный предгорный (ленки, хариусы, таймень, подкаменщик и другие), арктический пресноводный (мальма, кунджа, сиги, налим *Lota lota*), равнинные китайский и индийский. Из этих комплексов в горных районах бассейна представлены четыре первых, возможно, пять (если верно предположение Никольского о том, что ротан-головешка, вероятно, относится к индийскому равнинному комплексу).

Черешнев (1998) в составе ихтиофауны пресноводных рыб Дальнего Востока РФ по происхождению и экологическим особенностям выделил девять групп видов. Из них в горных районах

бассейна встречаются представители четырёх групп — субарктической палеарктической, бореальных палеарктической и неарктической и субтропической сино-индийской.

Таранец (1938) предложил экологическую классификацию рыб Амура. Он выделяет следующие группы рыб: 1) типичные реофилы, основным местообитанием которых являются горные притоки; 2) виды, свойственные зоне русла Амура, но также проникающие в горные притоки; 3) обитатели стоячих и медленных вод; 4) виды, как правило, встречающиеся только в русле Амура. В рассматриваемой части бассейна встречаются представители первых трёх групп.

В отличие от рек северо-востока России (Черешнев, 1998), Сахалина (Сафронов, Никифоров, 2003) и рек северного Приморья (Колпаков, Колпаков, 2003), где также большинство рек являются горными и в составе ихтиофаун преобладают проходные и полупроходные рыбы, в горных притоках Амура чаще всего встречаются типично пресноводные виды. В бассейнах верхнего и среднего Амура есть всего один проходной вид — кета (3.7% всех видов, обитающих в горной части бассейна верхнего Амура, и 3.2% среднего Амура). В составе фауны бассейна нижнего Амура доля проходных и полупроходных существенно выше — 21.6%; здесь обитают восемь видов: кета, горбуша, сима, кижуч, южная мальма, кунджа, два вида красноперок — мелкочешуйная *Tribolodon brandtii* и крупночешуйная *T. hakonensis*.

Ниже представлены данные по географическому распространению и некоторым особенностям экологии рыб.

Амурский язь, или чебак относится к бореальному равнинному комплексу (Никольский, 1956) и в основном обитает в реках и озёрах равнинной части бассейна. В крупных горных реках он обычен только в нижних участках в летний период. Встречается и в низовьях малых притоков 1-го порядка Амура и Усури. Расстояние, на которое этот вид поднимается в притоки, зависит от условий водности и температуры воды. В р. Зея чебак известен вверх до низовий притоков современного Зейского водохранилища (Мина, 1962); в р. Селемджа обитает в средней части водосбора (Таранец, 19376); по опросным данным, поднимается до устья р. Стойба (В. Короткий, личн. сообщение). По р. Бурея вверх проникает до р. Умальта (Антонов, 2007); по р. Хор — до устья р. Чукен, в р. Анюй — обычно до истока протоки Чуин (с. Арсеньево, около 80 км от Амура, по данным 1990—1999 гг.); в условиях низкой водности и высокой температуры воды (до 19°C) отмечен в устье р. Богбасу (150 км от Амура, июль 2002 г.). Основные местообитания — спокойные плёсы и заливы. На зиму скатывается в Амур и равнинные участки.

Гольян Лаговского. Ареал включает весь бассейн, за исключением самых верхних частей водосборов. Является постоянным и типичным обитателем горных и полугорных рек и ручьёв. Проникает и в верховья некоторых малых полугорных притоков 1-го порядка Амура и Усури (реки предгорий хребтов Сихотэ-Алинь и Малый Хехцир). Найден только в одном из горных озёр — Перевальном (бассейн р. Амгунь, нижний Амур). В условиях низкой водности в летний период поднимается выше, чем в многоводные сезоны. Основные местообитания в крупных водотоках — спокойные плёсы, заливы, тихие протоки, заводи у заломов. В период летней межени часто обитает в лужах, утративших связь с рекой. На зиму скатывается в расположенные ниже участки. Из малых притоков 1-го порядка Амура, Амгуни и Усури уходит на зиму в эти реки. Часть рыб может зимовать на непромерзающих участках верховий малых рек (наблюдения на притоках Усури — реки Шивки и Каменушка).

Гольян Чекановского. Ареал охватывает, вероятно, большую часть бассейна (Никольский, 1956). Известна находка в среднем течении р. Нимелен (Михеев, Вдовиченко, 2009). Найден в верховьях р. Тырма — приток р. Бурея (С.В. Шедько, личн. сообщение). Основные станции — спокойные плёсы и протоки. Сезонные перемещения такие же, как и у предыдущего вида.

Озёрный гольян. По Никольскому (1956), в бассейне Амура обитает только выше устья р. Зея. Мы нашли его и в верховьях р. Бурея на территории Буреинского заповедника, где он многочислен в озере, утратившем связь с рекой, на абсолютной высоте около 560 м близ устья р. Правая Бурея (Антонов, Книжин, 2008).

Маньчжурский озёрный гольян, вероятно, обитает только в бассейнах среднего и нижнего Амура, где является самым многочисленным видом в озёрах на участках долин среднего и нижнего течения рек. В системе р. Бурея, в озёрах долин рек Бурея, Ниман и Тырма, вероятно, обитают изолированные популяции, так как ниже эти реки текут на значительном протяжении в узких долинах, где нет озёр (в настоящее время часть их в долине среднего течения р. Бурея затоплены водохранилищем), в связи с чем возможны перемещения только вниз. В паводки изредка встречается в реках, куда выносятся из озёр.

Речной гольян. Ареал охватывает все горные и полугорные водотоки бассейна. Распространение, выбор местообитаний и перемещения в целом совпадают с таковыми гольяна Лаговского.

Китайский гольян, скорее всего, населяет только южную часть бассейна (Никольский, 1956), где обычен на предгорных участках. По экологии близок к гольянам Лаговского и речному.

Ладиславия. Ареал включает весь бассейн Амура (Никольский, 1956). В пределах горных водосборов найдена только в средних и нижних участках крупных рек. В р. Буря отмечена вверх до р. Яньрь и до среднего течения р. Тьрма (устье р. Сутырь), в р. Хор — до устья р. Кафэ. Обитает на участках плёсов со спокойным течением и галечным дном. В р. Тьрма обнаружена и на порожистых участках при температуре воды 14–15°C (август 2009 г.). Вероятно, каких-либо значительных сезонных миграций не совершает и зимует в тех же местах.

Амурский обыкновенный пескарь по характеру распространения, сезонных перемещений и выбора местообитаний близок к голяну Лаговского и речному, в стаях которых часто встречается, однако в целом распространён несколько ниже.

Серебряный карась *Carassius auratus*. Ареал охватывает весь бассейн. Но в пределах горных водосборов встречается очень редко в пойменных озёрах нижних участков долин крупных рек. В бассейне Буреи, на Верхнебуреинской и Тьрминской равнинах, расположенных на высотах 280–300 м обитают, вероятно, изолированные от основного ареала популяции, так как ниже равнин эти реки текут в узких горных долинах, где нет озёр.

Амурский плоскоголовый жерех распространён по всей равнинной части бассейна. В пределах горных водосборов встречается только в нижних полугорных участках крупных рек в середине лета, когда температура воды здесь превышает 15°C. Наиболее обычен в притоках нижнего Амура и низовий Амгуни (реки Манома, Яй, Бичи, Им, Сомня). Типичные местообитания — неглубокие спокойные плёсы, отмели вдоль кос.

Амурский обыкновенный горчак в пределах горных водосборов встречается только в низовьях крупных рек и в пойменных озёрах. В среднем течении р. Тьрма был обычен на участках с порогами в августе 2009 г.

Мелкочешуйная и крупночешуйная краснопёрки-угай — полупроходные виды. Встречаются только в низовьях рек лимана Амура, куда заходят на нерест в июне–июле.

Таким образом, большинство представителей семейства карповых в пределах горных водосборов бассейна обитают в основном временно, в середине лета; их распространение приурочено к низовьям рек и ручьёв, протокам или к озёрам. Выше других проникают голяны Лаговского и речной, которые из карповых являются самыми многочисленными и наиболее характерными для данных водотоков.

Сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca*. Ареал включает только нижние участки горных водосборов, где она отмечена в крупных реках и пойменных озёрах.

Змеевидный вьюн распространён в равнинной части бассейна Амура. В пределах горных водосборов обитает в пойменных озёрах, в том числе совсем малых, расположенных в нижних участках долин крупных рек. В бассейне р. Буря обычен в озёрах, придорожных канавах и ручьях (в том числе временных) Тьрминской и Верхнебуреинской равнин. Вероятно, популяции на этих равнинах являются изолированными.

Сибирский голец. Ареал охватывает почти весь бассейн. Вид характеризуется сравнительно высокой экологической пластичностью и населяет почти все участки горных водосборов; он отсутствует лишь в пойменных озёрах и озёрах, расположенных на надпойменных террасах. Обитает в руслах рек и ручьёв, протоках, заливах, старицах. Найден и в некоторых горных озёрах (Корбохон, Перевальное). Вверх по водотокам проникает до высоты около 1000 м, а на верхнем Амуре и выше (реки Джермолтай, Букукун, Агуца).

Амурская щука. В пределах горных водосборов обитает в нижних и средних участках крупных рек, где обычно придерживается спокойных плёсов, проток с медленным течением, заливов; встречается и в крупных пойменных озёрах. Обитает и в руслах рек на участках с порогами и перекатами, в типичных стациях хариусов, ленков и тайменя (реки Тьрма, Ниман, Им). В условиях низкой водности летом проникает выше. По Бурею вверх известна до устья р. Умальта-Макит (около 550 м над уровнем моря, 2008 г.).

Сиг-хадары. Ареал включает почти весь бассейн. В пределах горных водосборов обитает только в сравнительно крупных реках, в их нижних и средних участках. Основные местообитания — спокойные плёсы, протоки и заливы. Вероятно, совершает сезонные миграции. На зиму спускается вниз и может выходить в крупные озёра (Удыль) и равнинные участки рек (Амгунь, Тунгуска).

Амурский сиг распространён в бассейнах среднего и нижнего Амура (Никольский, 1956). Так же, как и предыдущий вид, встречается в нижних участках крупных рек. Зимует в Амуре и других равнинных реках.

Верхнеамурский хариус. Ареал охватывает все горные и полугорные притоки верхнего и среднего Амура вниз до бассейна р. Буря (возможно, р. Архара) включительно. Совершает сезонные миграции: весной и в начале лета поднимается вверх, осенью скатывается вниз. Протяжённость миграций, по наблюдениям в р. Буря, по-видимому, не превышает 150 км. Летом половозрелые особи обитают выше молоди (это характерно и для других видов хариусов, обитающих в бассейне Амура). Основные стации взрослых рыб в крупных водотоках — перекаты, ямы, протоки. Молодь при-

держивается спокойных плёсов. На верхнем Амуре (по опросным данным) на зиму выходит в Амур.

Желтопятнистый хариус распространён только в пределах водосборов нижнего Амура и Уссури, где населяет верховья крупных рек (Бикин, Хор, Кур, Урми, Анюй, Гур, Амгунь). Сезонные миграции короткие, по наблюдениям в бассейне р. Анюй не превышают 100 км. В Амур и в низовья вышеназванных рек не выходит. Выбор местообитаний близок к таковому у предыдущего вида.

Нижнеамурский хариус. Ареал включает бассейн нижнего Амура (в том числе реки Амурского лимана) и Уссури, большую часть среднего Амура до среднего течения р. Зея и нижнюю часть верхнего Амура (до р. Большой Невер включительно — Зоомузей МГУ, экземпляры № Р-8671). Населяет все горные и полугорные притоки. В бассейнах нижнего Амура и Уссури в верховьях крупных рек летом обитает совместно с желтопятнистым хариусом, но в целом несколько ниже последнего. Так, в верховьях притоков Амгуни — реки Керби, Герби и Мерек — летом не обнаружен; здесь найден только желтопятнистый хариус. В верховьях р. Гобилли (приток р. Анюй), р. Хосо (приток р. Гур) и в верховьях рек Сукпай и Чукен (притоки р. Хор) летом преобладает также последний. На зиму из малых притоков 1-го порядка Амура, Уссури, Зеи, Буреи и Амгуни скатывается в эти реки.

Буреинский хариус — узкоареальный эндемик бассейна р. Буряя, где населяет все её притоки от верховий до р. Обдерган. По особенностям экологии и перемещений близок к верхнеамурскому; но в отличие от него чаще встречается на порожистых участках с крупными валунами и в ямах у скалистых прижимов. Места зимовок расположены выше, чем у верхнеамурского хариуса.

Байкало-ленский (верхнеленский) хариус. Основной ареал вида включает бассейн верхнего течения р. Лена и некоторые реки северо-восточной части бассейна оз. Байкал (Матвеев и др., 2005; Книжин и др., 2006). Найден в верховьях р. Мая (бассейн Охотского моря, Антонов, 2009б). В бассейне Амура обнаружен впервые в притоках Буреи (реки Умальта-Макит и Серегекта) ещё в 2001 г., однако экземпляры этого вида были ошибочно определены как уклоняющиеся тёмно окрашенные верхнеамурские хариусы или гибридные. Позже был найден здесь же в 2007 г. (Антонов, Книжин, 2008), а также в р. Джермолтай (бассейн р. Онон, сентябрь 2003 г.) и в р. Ток (бассейн р. Зея, июль 2009 г.). Как показали наши дальнейшие исследования, обычен в бассейне верхнего течения рек Буряя и Зея. В первой реке обитает совместно с верхнеамурским и буреинским и, по-видимому, в притоках средней Буреи с — нижнеамурским; во второй — с верхнеамурским хариусами. В верховьях р. Ток близ устья р. Чардат в конце июля 2009 г. среди половозрелых рыб чис-

ленно преобладал над верхнеамурским хариусом (2.7 : 1, $n = 26$ экз.); в 15 км ниже (близ устья р. Аннычан) было больше верхнеамурского (1.3 : 1, $n = 21$). Подобные соотношения наблюдаются и в верховьях р. Буряя. Основные стадии в летний период — верховья рек и ключей; весенняя миграция происходит рано (в апреле—начале мая), осенний скат очень поздний (с конца октября). По наблюдениям в р. Буряя, зимует выше верхнеамурского хариуса. Протяжённость сезонных миграций, вероятно, невелика — до 70–100 км.

Острорылый ленок. Ареал включает всю рассматриваемую часть бассейна, за исключением горных озёр и верховий рек. Так, он не найден в верховьях притоков Онона (Джермолтай, Агуца, Букукун), а также в верховьях других рек — Ток (бассейн р. Зея), Буряя, Амгуни, Хора, Анюя. Нет его и в реках южной части лимана Амура. Очень редок в малых горных притоках 1-го порядка нижнего и среднего Амура и Уссури. Основные местообитания летом — средние участки крупных притоков и средние водотоки, где рыбы придерживаются спокойных плёсов и участков выше перекатов. Выражены сезонные миграции в апреле—начале мая и в сентябре—начале октября. Протяжённость их в крупных притоках Амура и Уссури ориентировочно составляет до 200 км. Вместе с тем в среднем течении рек Анюй, Гур, Хор, Бикин, Кур большая часть рыб совершает короткие сезонные перемещения. В пределах нижнеамурского участка случаи отлова в зимнее время в русле Амура не известны.

Тупорылый ленок. Ареал включает весь бассейн, в том числе реки Амурского лимана к югу до р. Черной (приток р. Псю), верховья и горные озёра. Летом этот вид встречается на всех участках рек, в том числе в малых горных и полугорных притоках. Молодь может обитать в старицах, почти утративших связь с рекой, и во временных водоёмах в период летней межени. Этот вид проникает выше острорылого ленка, встречается в низовьях рек, в целом распространён шире и экологически более пластичен. По характеру сезонных перемещений близок к предыдущему виду, но осенний скат происходит позже. При этом отмечены половые различия по срокам осеннего ската половозрелых особей — самки мигрируют раньше самцов. Зимует в притоках и в Амуре. Популяции, населяющие горные озёра (Букукунское, Корбохон, Большой Сулук и Перевальное), имеют некоторые морфобиологические и экологические отличия от ленка, обитающего в реках (Антонов, 1999, 2009а).

Обыкновенный таймень. Распространение и перемещения в бассейне Амура близки к таковым у острорылого ленка. Но в отличие от последнего таймень поднимается выше и встречается иногда и в малых притоках. Так, в р. Левая Буряя прони-

кает до устья р. Курайгагна, в то время как остро-рылый ленок на 60 км ниже — до устья р. Левая Буряя. Основные местообитания — глубокие участки у перекатов, прижимов, заломов, устья притоков, заливы; в середине лета часто встречается на плёсах и мелких перекатах. В зимнее время обычен в русле Амура и на равнинных участках его притоков. Часть рыб, как уже было отмечено, зимует в крупных притоках. Предположительно, у тайменя, как и у ленков, имеются группировки двух типов: 1 — мигрирующие на сравнительно дальние расстояния (около 200–300 км), зимующие в низовьях его крупных притоков и Амуре, 2 — близкие к оседлым, совершающие сезонные перемещения на небольшие расстояния.

Летняя кета распространена только в бассейне нижнего Амура, вверх до р. Гур включительно. Появляется в горных и полугорных притоках в конце июня — начале июля. Нерест происходит в июле—августе; нерестилища располагаются в основном в руслах рек.

Осенняя кета Бергом (1948–1949) выделена в особую расу *autumnalis*. Изначально была распространена почти по всему бассейну, при этом на верхнем и среднем Амуре была малочисленной или редкой (Таранец, 1937а, 1937б). В настоящее время здесь крайне редка. В притоках нижнего Амура обычна; заходит в них с конца августа по ноябрь. Большая часть рыб нерестится с середины сентября до начала октября. Основные нерестилища располагаются в протоках и заливах на участках с выходом подземных вод (Рослый, 2002).

Сима обитает только в притоках нижнего Амура вверх до р. Анюй включительно, где является очень редкой. За период с 1987 по 2010 гг. были отловлены 3 экз. молоди симы в притоках Анюя: два в р. Манома и один — в р. Богбасу. Заходит в реки в мае—июне, нерест в июле—августе. Молодь симы обитает в реках несколько лет. Здесь же встречается и жилая форма, представленная самцами-карликами.

Горбуша распространена только в пределах нижнего Амура. Вверх проникает до р. Анюй (более 700 км от моря), где очень редка, и отмечается не ежегодно. По Амгуни в отдельные годы поднимается до р. Мерек (также более 700 км от моря). В притоках появляется в конце июня, нерест в июле, в отдельные годы до конца августа. Места нереста располагаются в руслах рек и ручьёв.

Кижуч предположительно может нереститься в некоторых притоках нижней части бассейна р. Амгуни, где очень редок (М.И. Кифа, личн. сообщение; Рослый, 2002; Новомодный, 2005).

Южная мальма, по данным Никольского (1956), обитает только на участке, прилегающем к лиману Амура. В 1991 г. мальма найдена автором примерно на 50 км выше — в ручье Кабачинская Падь, где в середине лета она обычна (Антонов,

2004б). В пределах бассейна ареал пятнистый, отмечена на нескольких участках: в верховьях рек Бикин и Уссури (Шедько, 1998), в верховьях р. Илестая (Барабанщиков, 2003). Этот вид обитает и в системе притока р. Амгунь — р. Нимелен. В 1980-е гг. несколько особей были отловлены в притоках р. Нимнягун, впадающей в р. Нимелен (М.И. Кифа, личн. сообщение). Имеются также сообщения от охотников и сотрудников районного отдела экологии района им. Полины Осипенко об обитании этого вида в малых притоках среднего течения Нимелена — реки Нипна и Унмягакан (В. Силев, Е. Васильченко, личн. сообщение).

Кунджа встречается лишь в реках, впадающих в лиман Амура (Никольский, 1956).

Налим распространён по всему бассейну. В летний период проникает достаточно высоко вверх по рекам. Поздней осенью (октябрь) часть рыб выходят в Амур, Амгунь, Уссури.

Китайская колюшка. По опубликованным данным, ареал охватывает только бассейн нижнего Амура (Никольский, 1956) и часть среднего (Аннотированный каталог ..., 1998). Автором найдена в нижних и средних участках крупных и средних рек, в тихих протоках и заливах с развитой водной растительностью (реки Анюй и Хор). На зиму, по видимому, остаётся в этих же местах (март 2003 г., р. Анюй).

Амурский подкаменщик населяет почти все участки горных водосборов; отсутствует лишь в пойменных озёрах и озёрах, расположенных на надпойменных террасах. Обитает в руслах рек и ручьёв, протоках, заливах, старицах, в некоторых горных озёрах (Букукунское, Большой Сулук, Перевальное). В реках совершает сезонные миграции: в июне—начале июля поднимается вверх, в сентябре—октябре скатывается вниз.

Амурская широколобка. Распространение близко к таковому у подкаменщика, но в целом встречается ниже. Основные местообитания — спокойные плёсы, протоки и заливы.

Головешка-ротан в горной части бассейна обитает только в пойменных озёрах долин нижних частей рек и в озёрах надпойменных террас. В последние годы наблюдается расширение ареала на верхнем Амуре, где вид проникает и в типичные малые горные реки (Горлачева и др., 2008).

По составу ихтиоценозов горных водосборов в летний период можно выделить следующие основные их типы (таблица). Первый тип — верховья рек. В верховьях крупных рек рыбы появляются, как правило, в 10–12 км от их истоков (если река не вытекает из озера). Это участки с большими уклонами, валунным или, реже, галечным руслом. Температура воды летом не превышает 6.5°C. В данном типе в бассейне верхнего Амура отмечены пять видов и подвидов, в бассейнах среднего и нижнего Амура — по шесть. Фоновые виды — ха-

риусы, тупорылый ленок, подкаменщик; в реках Амурского лимана и верховьях некоторых рек, кроме этого, мальма. Только на этих участках обитают верхнеленский и желтопятнистый хариусы. В составе популяций всех видов хариусов преобладают половозрелые особи, сеголетки и молодь отсутствуют или малочисленны.

На ниже расположенных участках (тип II), имеющих в целом меньшие уклоны, обычно галечные или, реже, валунные русло и берега, температуру до 14–15°C, отмечено от 12 до 16 видов и форм. Фоновые виды — хариусы, ленки, подкаменщик, голец, голянь Лаговского и речной. В составе популяций хариусовых рыб преобладают сеголетки и молодь. В пределах бассейна нижнего Амура здесь располагаются верхние нерестилища проходных лососей.

Ихтиоценозы нижних участков рек (тип III), имеющих полугорный характер, температуру воды до 17–20°C, самые богатые по числу видов за счёт присутствия в их составе щуки, карповых, сиговых и проходных лососей. Фоновые виды: голяны — речной и Лаговского, — тупорылый ленок, голец, широколобка, подкаменщик. В отдельные годы в зависимости от условий водности в число массовых видов входят чебак или нижеамурский и верхнеамурский хариусы. В период миграций и нереста на нижнем Амуре массовыми являются кета и горбуша.

В малых горных притоках, впадающих непосредственно в Амур (реки Хинганского сужения, хребта Хехцир, участок ниже г. Комсомольск-на-Амуре) или в его крупные равнинные притоки (тип IV), основу ихтиоценоза составляют хариус нижеамурский, голяны Лаговского, речной и китайский, голец, подкаменщик, широколобка, ленок тупорылый, пескарь. В отличие от крупных притоков здесь нет осенней кеты.

В пойменных озерах (тип V) обычны маньчжурский озёрный голянь, вьюн, щиповка, ротан; редки — горчак, щука, карась. При этом число видов сокращается по мере продвижения вверх по долине. Так, в озёрах долины р. Бурея близ устья р. Ургал (около 260 м над уровнем моря) обитают все эти виды, а в озере, расположенном в долине р. Правая Бурея близ её устья (около 560 м над уровнем моря) всего один вид — озёрный голянь.

В озёрах, расположенных на надпойменных террасах (тип VI), видовой состав беднее: здесь обитают вьюн, ротан и маньчжурский озёрный голянь.

В горных озёрах (тип VII) отмечены четыре вида — тупорылый ленок (найден во всех четырёх озёрах), амурский подкаменщик, сибирский голец и голянь Лаговского. Последний обнаружен только в оз. Перевальное.

Несомненно, эта общая для бассейна Амура схема в целом характерна для летнего и раннего

осеннего периодов. В составе ихтиоценозов разных участков водотоков в связи с водностью и температурой воды почти постоянно происходят изменения. Наиболее существенная перестройка начинается осенью. Все виды, начиная с середины—конца августа, мигрируют вниз. Первыми уходят наиболее теплолюбивые карповые (амурский жерех, чебак), позже — щука, пескарь, голяны. Затем начинается скат острорылого ленка, тайменя, нижеамурского хариуса, подкаменщика и гольца; смещаются вниз наиболее крупные особи (предположительно, дальние мигранты) тупорылого ленка. Позже скатываются другие хариусы и самки тупорылого ленка и последними — самцы. В бассейне нижнего Амура и его лимана изменения в ихтиоценозах происходят также за счёт миграций лососей (в том числе ската молоди) и краснопёрки-угая.

Таким образом, разнообразие рыб горных районов бассейна Амура представлено 37 видами, относящимися к 11 семействам и 22 родам. В его составе имеются эндемики и субэндемики, реликты и представители разных фаунистических комплексов и экологических групп. Уникальность разнообразия горной части бассейна обусловлена, прежде всего, обитанием здесь пяти разных хариусов. При этом выделяется бассейн р. Бурея, где обитают четыре вида. Кроме этого, специфика разнообразия создают чётко выраженные расы кеты — летняя и осенняя (на большей части ареала этого вида они не выделяются), локальное распространение южной мальмы, а также существование, вероятно, изолированных популяций некоторых видов (карась, вьюн, ротан) на Верхнебуреинской и Тырменской равнинах. Наиболее высокий уровень разнообразия в средних частях крупных рек бассейна нижнего Амура. Верховья этих рек и малые притоки 1-го порядка нижнего Амура и Усури примерно равны по числу видов, подвидов и форм, но различны по качественному составу. В пойменных озёрах встречаются семь-восемь видов, в горных озёрах — всего четыре. В составе ихтиоценозов всех водотоков в период открытой воды почти постоянно происходят изменения, связанные с водностью и температурой воды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность В.И. Киму, В.П. Шестеркину, В.М. Сапаеву, А.Ю. Олейникову, Э.В. Аднагулову (ИВЭП ДВО РАН); В. Звереву, Г. Слесаренко (Сохондинский заповедник); В.П. Шичанину, Г.И. Таранику (Буреинский заповедник) за помощь в экспедиционных исследованиях; В. Короткому (Норский заповедник), С.В. Шедько (БПИ ДВО РАН), П.А. Майстренко (ХФ ТИНРО), М.И. Кифе, Е. Васильченко и В. Силеву за информацию, а также В.И. Симакову (Приамурское географическое общество),

В.С. Приходько (ИТИГ ДВО РАН), А.Д. Думикяну (Буреинский заповедник), В.И. Яшнову (Сохондинский заповедник) и А.Н. Куликову (Хабаровский фонд диких животных) за помощь в организации экспедиций в труднодоступные районы.

Исследования поддержаны РФФИ и Правительством Хабаровского края (грант № 01-04-96305), а также ДВО РАН (№ 03-3А-06-012, 06-ШД-06-247, ШД-06-006, 09-ШД-А-06-222, 10-ШД-06-024) и комплексной программой “Амур”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. 1998 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 220 с.

Антонов А.Л. 1999. Материалы по ихтиофауне Буреинского заповедника // Тр. Гос. природ. заповедника “Буреинский”. Вып. 1. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука. С. 108–115.

Антонов А.Л. 2004а. Новый вид хариуса *Thymallus burejensis* sp. nova из бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 4. С. 441–451.

Антонов А.Л. 2004б. Материалы по ихтиофауне малых горных рек бассейна Амура // Тез. докл. Всерос. конф. “Экосистемы малых рек: биоразнообразие, биология, охрана”. Борок: ИБВВ РАН. С. 9–10.

Антонов А.Л. 2007. Ихтиофауна верхней части бассейна реки Буреи // Вестн. ДВО РАН. № 3. С. 49–59.

Антонов А.Л. 2009а. Морфоэкологические особенности тупорылого ленка *Brachymystax tumensis* Mori, 1930 из озера Букукунского (бассейн р. Онон) // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биол. экология. Т. 2. № 1. С. 62–65.

Антонов А.Л. 2009б. Ихтиофауна бассейна верхнего течения р. Мая (Юго-Западное Приохотье) // Тез. докл. Всерос. науч. конф. “Чтения памяти академика К.В. Симакова”. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 153–154.

Антонов А.Л., Книжнин И.Б. 2008. Дополнения к ихтиофауне Буреинского заповедника // Тр. Гос. природ. заповедника “Буреинский”. Вып. 4. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. С. 77–80.

Барабанищikov Е.И. 2003. О находке жилой мальмы *Salvelinus malma* в бассейне озера Ханка // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 5. С. 716–717.

Берг Л.С. 1948–1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1–3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1381 с.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 389 с.

Горлачева Е.П., Афонин А.В. 2005. Биоразнообразие рыбного населения рек Верхнего Амура // Сб. матер. I междунар. конф. “Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий”. Хабаровск: Магеллан. С. 62–69.

Горлачева Е.П., Афонин А.В., Горлачев В.П. 2008. О современном ареале ротана *Percottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) в Верхнеамурском бассейне // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 710–711.

Громов И.А., Козаков Г.С., Сафонов В.В., 1977. Гидробиологический и ихтиологический очерк реки Онона // Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 17. Хабаровск: ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР. С. 126–135.

Дыбовский Б.Н. 1877. Рыбы системы вод Амура // Изв. Сиб. отд. Рус. географ. о-ва. Т. 8. № 1–2. С. 1–29.

Книжнин И.Б., Антонов А.Л., Вайс С.Дж. 2006. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* sp. nova (Thymallidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 581–589.

Книжнин И.Б., Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С. Дж. 2007. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Амура // Там же. Т. 47. № 2. С. 139–156.

Колтаков Е.В., Колтаков Н.В. 2003. Ихтиофауна внутренних водоемов Северного Приморья // Там же. Т. 43. № 6. С. 739–743.

Леванидов В.Я. 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. Т. 67. 244 с.

Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Тельпуховский Н.М. и др. 2005. Новый подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* sp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Сер. Биология. Вып. 7. С. 69–82.

Мина М.В. 1962. Материалы по ихтиофауне реки Зеи // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 4. С. 33–37.

Михайловский В.Н., Добровольский А.Д. 1991. Общая гидрология. М.: Высш. шк., 368 с.

Михеев И.Е. 2006. Территориальные особенности распределения ихтиокомплексов Забайкалья и их рациональное использование: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Улан-Удэ: ИПРЭиК СО РАН, 22 с.

Михеев П.Б., Вдовиченко М.Г. 2009. Состав ихтиофауны и биологические показатели представителей ихтиоценозов верхнего течения реки Нимелен // Вопр. рыболовства. Т. 10. № 3 (39). С. 510–517.

Никольский Г.В. 1953. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Очерки по общим вопросам ихтиологии / Под ред. Линдберга Г.У. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 77–90.

Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.

Никольская В.В. 1972. Морфоскульптура бассейна Амура. М.: Наука, 296 с.

Новомодный Г.В. 2005. Предварительные результаты современных исследований разнообразия рыб в бассейне реки Амур: видовой состав на рубеже XX–XXI веков // Сб. матер. I междунар. конф. “Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий”. Хабаровск: Магеллан. С. 97–114.

Рослый Ю.С. 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаров. книж. изд-во, 210 с.

Сафронов С.Н., Никитин В.Д. 2005. Морфологическая характеристика озерных голянов (род *Phoxinus*) острова Сахалин // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 456–465.

Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 42–53.

- Семенченко А.Ю., Золотухин С.Ф. 1992. Экологические исследования рыб реки Большая Уссурка // VI Арсеньевские чтения. Уссурийск: УГПИ. С. 308–311.
- Таранец А.Я. 1937а. Краткий очерк ихтиофауны бассейна Среднего Амура // Изв. ТИНРО. Т. 12. С. 51–69.
- Таранец А.Я. 1937б. О рыбах и рыболовстве в Норо-Селемджинском районе // Там же. Т. 12. С. 71–77.
- Таранец А.Я. 1938. К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестн. ДВФ АН СССР. № 32 (5). С. 99–116.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России, Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 2001. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 129 с.
- Шедько С.В. 1998. О малоизвестном факте широкого распространения в бассейне р. Усури жилой формы мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) // Всерос. конф. “Современные проблемы систематики рыб”. СПб.: СПбГУ. С. 59–60.
- Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 229–249.
- Шедько С.В., Шедько М.Б. 2003. Новые данные по пресноводной ихтиофауне юга Дальнего Востока России // Там же. Вып. 2. С. 319–336.
- Цепкин Е.А. 1962. Ихтиофауна рек Ингоды и Шилки и некоторые ее биологические особенности // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. М.: Высш. шк. С. 40–43.
- Экосистемы бассейна реки Бикин: Среда. Человек. Управление. 1997. Владивосток: ДВО РАН, 176 с.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V. et al. 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwaters. V. 19. № 4. P. 301–366.