

УДК 597.553.2.522 (925.17)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ ХАРИУСОВЫХ РЫБ (THYMALLIDAE) В БАССЕЙНЕ АМУРА

А. Л. Антонов¹, И. Б. Книжин²

¹Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск

E-mail: antonov@iver.as

²Иркутский государственный университет, г. Иркутск

E-mail: knizhin@home.isu.ru

Представлены данные о распространении и некоторых особенностях экологии хариусовых рыб в бассейне Амура и на сопредельных территориях. Обсуждаются возможные причины формирования их ареалов в связи с данными по палеогеографии. В бассейне р. Буряя выявлена уникальная зона симпатрии четырех видов хариусов – амурского *Thymallus grubii*, нижеамурского *Th. tugarinae*, бурейнского *Th. burejensis* и ленского *Th. sp.*

Ключевые слова: хариусы, бассейн Амура, ареалы, экология, палеогеография.

В настоящее время установлено, что в бассейне Амура семейство хариусовых (Thymallidae) представлено четырьмя видами: амурским *Thymallus grubii* Dybowski, 1869, бурейским *Th. burejensis* Antonov, 2004, нижеамурским *Th. tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 и ленским *Th. sp.* (Антонов, 2004; Книжин и др., 2006б, 2007; Антонов, Книжин, 2008). При этом у амурского хариуса выделяют два подвида – верхнеамурский *Th. g. grubii* Dybowski, 1869 и желтопятнистый *Th. g. flavomaculatus* Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 (Книжин и др., 2006б).

Цель данной работы – объяснить возможные причины и пути формирования ареалов хариусов на основе материалов об их современном распространении, особенностях экологии, генетики и палеогеографических данных. В вышеуказанных работах информация о распространении хариусов была представлена очень кратко, при этом не обсуждались возможные пути формирования ареалов. Кроме этого, в настоящей статье впервые сообщается об обитании ленского хариуса в бассейне р. Онон (Верхний Амур).

Основу представленной работы составили более 850 хариусов, отловленных с 1993 по июнь 2009 г. в бассейне р. Амур – от верховьев (притоки р. Онон) до Амурского лимана, а также в некоторых реках побережий юго-западной части Охотского и северо-западной части Японского морей. Лов проводили спортивными снастями, ставны-

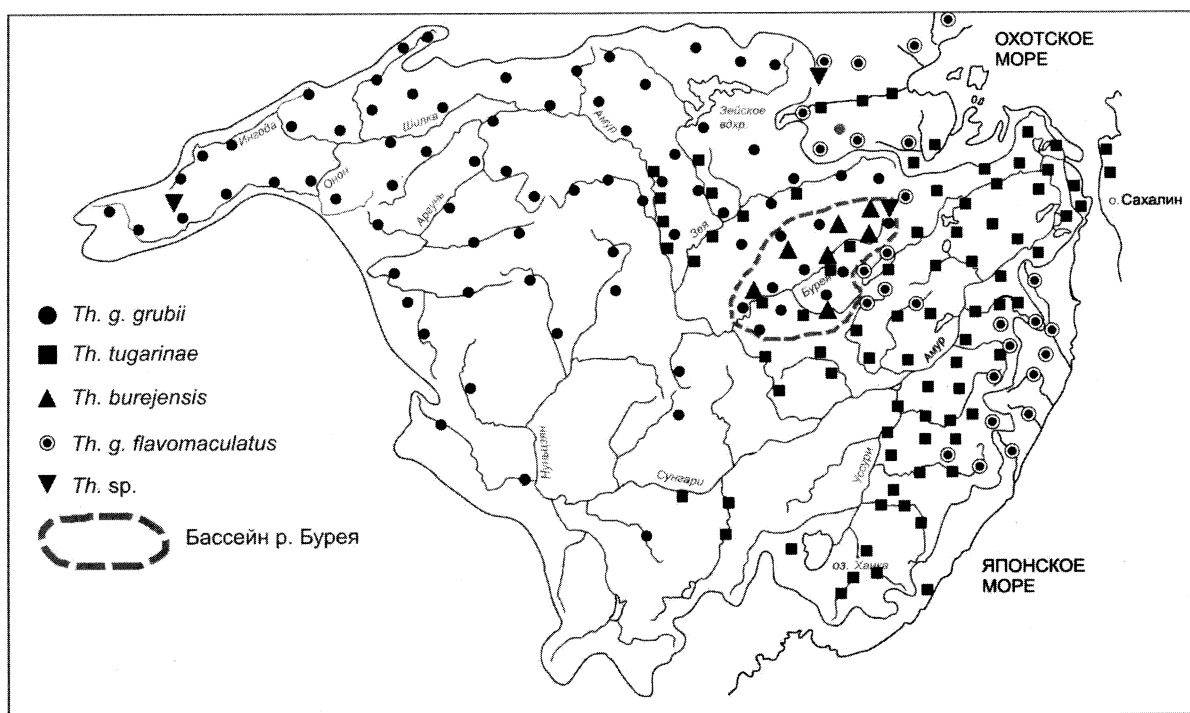
ми сетями, мальковым неводом и сачком. Кроме этого, были просмотрены хариусы из научных коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Московского государственного университета, Университета А. Гумбольдта (г. Берлин), Ботчинского (р. Ботчи, 25 экз.) и Норского (р. Бурунда, 6 экз.) государственных заповедников. Исследовали также рисунок спинного плавника и фотографии хариусов, полученные от рыболовов и сотрудников различных организаций.

Для оценки генезиса региональной фауны рыб важное значение имеют сведения о видовом разнообразии, особенностях экологии, зоогеографическом районировании и палеогеографических событиях (Никольский, 1956; Черешнев, 1998). Большинство авторов считают, что возникновение современных видов хариусов относится к рубежу плиоцена – плейстоцена (Викторовский, 1978; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Макоедов, 1999; Скурихина и др., 1985; Черешнев, 1998). В связи с этим в данной статье в основе гипотез, касающихся этого вопроса, особое внимание уделено анализу тектонических и гидрологических процессов, произошедших в регионе с конца третичного периода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Современное распространение и некоторые особенности экологии хариусов.

1. Верхнеамурский хариус. Распространен во всех притоках Верхнего и Среднего Амура (см.



Распространение хариусов в бассейне Амура и на сопредельных территориях
Grayling's ranges in the Amur R. area and adjacent territories

рисунк). В верхнем течении отмечен в бассейнах рр. Онон, Ингода и Шилка, а также Керулен (Dybowski, 1869; Рыбы..., 1983). Нами отловлен в рр. Джермолтай, Букукун, Агуца, Сыпчегур, Оленгуй (притоки Онона и Ингоды). В среднем течении Амура этот подвид населяет рр. Бурея, Зея (колл. ЗИН РАН, № 15474, р. Пикан; реки Зейского заповедника, фото) и Селемджа (экземпляры из р. Бурунда, приток р. Селемджа, Норский заповедник). Восточной границей ареала на российской части водосбора является бассейн р. Бурея*. На китайской территории – притоки р. Сунгари (рр. Муданьцзян и Хайлин; колл. ЗИН РАН, № 14083 и 14099; Ma Bo et al., 2008). Установлено, что в р. Ялу, впадающей в Желтое море, обитает также номинативный подвид амурского, а не сибирского хариуса (Ma Bo et al., 2008), который ранее был известен как *Th. arcticus yaluensis* (Mori, 1928).

Таким образом, ареал вида в бассейне Амура можно охарактеризовать как сплошной, включающий весь бассейн Верхнего и большую часть Среднего Амура. Изолированный участок расположен в бассейне р. Ялу.

Весенняя миграция у этого хариуса начинается в конце апреля – начале мая и продолжается почти до конца июня (бассейн р. Бурея). Летом, особенно во вторую его половину, рыбы преимущественно держатся в притоках, в том числе в небольших ручьях. По-видимому, верхней темпе-

ратурной границей половозрелых особей является температура воды около 14–15°C. В реки поднимается высоко – до 1200 м н. у. м. (рр. Правая и Левая Бурея), в притоках Онона отмечен еще выше. Отсутствует в горных озерах бассейнов рр. Онон, Бурея и Амгунь. В пойменных озерах встречается крайне редко. Известен случай отлова 20.06.1947 г. неполовозрелой особи длиной 128 мм в оз. Бальзинское (Верхний Амур) (Никольский, 1956).

Осенний скат начинается во второй половине октября с появлением заберегов и шуги. Места зимовок в р. Бурея располагаются в основном русле и ее крупных притоках. Зимует в русле и Зеи и Верхнего Амура.

2. Желтопятнистый хариус. Впервые обнаружен в июне 1996 г. в верховьях р. Анюй (бассейн Нижнего Амура). Позднее был найден в рр. Тумнин (бассейн Японского моря), Герби, Керби, Мерек, Нимелен (притоки р. Амгунь), Чуцен и Сукпай (притоки р. Хор), Хосо (приток р. Гур), Бикин (выше устья р. Зея), Урми и Кур (верховья), Мая (бассейн р. Уда) и Отун (бассейн р. Тугур). Получены доказательства его обитания (цветные фото и высушенные спинные плавники) в рр. Муникан (приток р. Тугур), Джана (приток р. Уда), Мутэ, Киран, Немуй, Тыль, Мухтель (бассейн Охотского моря), а также Ботчи и Коппи (бассейн Японского моря). Имеющиеся данные позволили очертить ареал этого подвида, который охватывает в бассейне Нижнего Амура верховья его крупных горных притоков и больших притоков р. Усури. В нижних участках этих рек он отсутствует, а в сред-

* Встречается и восточнее – в р. Архара (С. В. Шедько, личное сообщение).

них есть только зимой. Так, в р. Анюй особи этого подвида зимой ниже устья р. Тормасу не встречаются; в бассейне р. Хор летом этот хариус найден только в верховьях верхних притоков – рр. Сукпай и Чукен; его нет в крупных нижних притоках – рр. Матае, Катэне и Кафэ. В р. Бикин он также найден только выше устья р. Зева. Не обнаружен он и в нижних притоках р. Амгунь – рр. Сомня и Им, а также в реках Амурского лимана и других, сравнительно небольших притоках Амура и Уссури. Возможно, есть в верховьях крупных рек, истоки которых расположены на высоте около 1000 м – рр. Горина, Большой Уссурки и Уссури. С низкой степенью вероятности может обитать в верховьях р. Бичи. В горных озерах бассейна р. Амгунь не встречается. В летний период поднимается до высоты 1000–1100 м (рр. Крест, Лучи и Герби – бассейн р. Амгунь). Нижняя граница распространения половозрелых особей летом в рр. Анюй, Чукен, Мерек, Бикин приурочена к изолиниям около 400–450 м, где температура воды не выше 12°C. Примерно на таких же высотах отмечен в начале сентября 2002 г. в р. Сукпай и в начале октября 2007 г. в р. Кур. В р. Хосо (приток р. Гур) в середине мая 2002 г. в массе зарегистрирован на высоте 220–230 м при температуре 5–11°C. В середине июня того же года при температуре 9–15°C его здесь уже не было. Обитает и в относительно крупных реках юго-западной части Охотского моря – Мутэ, Немуй, Киран, Уда (найден в притоках Май, Кун-Манье и Джана), Тьль, Тугур (отмечен в притоках Муникан и Отун), Мухтель. В северо-западной части Японского моря он найден только в трех наиболее крупных реках – Тумнин, Коппи и Ботчи. По опубликованным данным, южнее обитает в рр. Самарга, Единка и Максимовка (Шедько, 2001). По-видимому, основными факторами, определяющими возможности его обитания в ряде локальностей, являются размеры и характер водотока. Нижняя граница летнего обитания этого хариуса в реках побережья существенно ниже, чем в реках бассейна Амура, – 50–70 м н. у. м., что, скорее всего, обусловлено их температурным режимом этих рек. В целом ареал подвида в бассейне Амура и реках побережья можно охарактеризовать как прерывистый, состоящий из участков, изолированных равнинными реками, горными хребтами и морем (см. рисунок).

Весенняя миграция в рр. Анюй, Чукен и Гур начинается в конце апреля – начале мая и продолжается до конца июня. Летом основными местобитаниями являются верховья названных крупных рек и их притоки. Осенний скат поздний. В системе р. Анюй с середины октября рыбы из ручьев скатываются в главное русло и в крупные притоки. Массовый скат – с появлением заберегов и шуги в конце октября – начале ноября. Ме-

ста зимовок располагаются в нижних участках нагульных рек. В р. Анюй граница зимнего ареала проходит в районе изолиний 150–180 м. Протяженность сезонных миграций, ориентировочно, не превышает 50 км.

Исходя из имеющихся данных, можно предположить, что локальные популяции этого хариуса, обитающие в притоках Амура, в существенной степени изолированы и не контактируют даже в зимний период. Популяции рек, впадающих в море, абсолютно изолированы.

3. Нижнеамурский хариус. Населяет все горные и полугорные реки Нижнего Амура, а также большей части бассейна Среднего Амура и часть Верхнего Амура. Есть в реках Амурского лимана, где нами отмечен в р. Чомэ (южная часть лимана). По-видимому, на побережье Татарского пролива самой южной рекой, в которой этот вид еще встречается, является бассейн р. Псю (ее приток р. Черная; В. И. Ким, личное сообщение). Южнее, в обследованных рр. Татарка, Сомон, Дуй, Сизиман, Тумнин, Уй, Коппи и Ботчи не обнаружен. На побережье Приморского края найден только в р. Киевка (Шедько, 2001). Вверх по Амуру известен до р. Большой Невер (Зоомузей МГУ, № Р-8671) и до среднего течения р. Зея (устье р. Тыгда, фото). Возможно, нижнеамурский хариус обитает и выше по бассейну Амура. В верховьях р. Бурея, на 80–90 км вниз от слияния рр. Правая и Левая Бурея, не отмечается. Есть в реках северо-западной части о. Сахалин (Книжин и др., 2007), а также в бассейнах рр. Тугур и Уда (М. Б. Скопец, личное сообщение). Таким образом, ареал этого вида в бассейне Амура, за исключением самых верхних крупных притоков, является сплошным. Изолированные от основной части ареала популяции обитают в рр. Киевка, Тугур и Уда, а также в реках северо-западного Сахалина.

Летом поднимается до высоты около 700 м. Отсутствует лишь в самых верховьях крупных рек бассейна нижнего Амура – Анюй, Гур, Хор, Амгунь, Кур и в их верхних притоках, где в летний период обитает желтопятнистый хариус. В указанных реках ниже располагаются зоны совместного обитания этих хариусов. В рр. Гобилли и Чукен, например, протяженность таких участков составляет около 30–40 км. В низовьях этих рек обитает только нижнеамурский. В верховьях р. Бурея, как уже говорилось, он отсутствует; встречается в более нижних притоках этой реки совместно с верхнеамурским и буреинским хариусами. Отмечено совместное обитание и с ленским хариусом в р. Дубликан (левый приток р. Бурея).

Весенняя миграция начинается с конца марта (по наблюдениям в р. Анюй) и продолжается до конца июня. В ручьях – притоках Амура и Уссури первого порядка – появляется в начале мая. Летом обитает в средних и верхних участках основ-

ных русел горных и полугорных рек. Населяет и верхние горные части равнинных рек Приамурья – Кии, Немпту, Мухена, Дурмина, Симми. Вероятно, верхним пределом распространения этого хариуса является температура воды около 17–18°C. При более высокой температуре половозрелые особи в главном русле отсутствуют и поднимаются в малые притоки с более холодной водой или концентрируются в устьях малых ключей (наблюдения в рр. Им, Анюй, Хор, Бурей). В озерах не встречается. Известен случай отлова особи нижеамурского хариуса длиной 336 мм в оз. Удыль в бассейне нижнего Амура, 22.05.1937 г. (Никольский, 1956).

Осенний скат начинается в сентябре. Места зимовок располагаются в средних и нижних участках притоков Амура и Усури. Популяции малых ручьев – притоков первого порядка Амура, Амгуни и Усури, по-видимому, на зимовку спускаются в устья ручьев. В русле Нижнего Амура, вероятно, не зимует. Известны случаи поимки нескольких особей нижеамурского хариуса зимой близ устья р. Анюй (А. Н. Степанов, личное сообщение). По опросным данным, в русле Среднего Амура, на участке хинганского сужения является обычным зимующим видом вблизи устьев рр. Хинган, Помпеевка, Туловчиха и др. Таким образом, можно заключить, что локальные популяции вида существенно изолированы.

4. Буреинский хариус. Узкоареальный эндемик бассейна р. Бурей. Впервые обнаружен в р. Правая Бурей в июне 1993 г., а затем в большинстве других притоков верхней и средней частях бассейна Буреи. Нижней границей ареала, по-видимому, является р. Мальмальта. В притоках верхней части водосбора р. Бурей обитает круглый год совместно с верхнеамурским хариусом. Зоны симпатрии с нижеамурским хариусом отмечены в рр. Ушман, Телемджан, Тырма, Янырь, а с ленским – в рр. Серегекта, Умальта-Макит, Правая и Левая Бурей, Дубликан.

Весенняя миграция в верховья притоков начинается в апреле. Как и верхнеамурский хариус, летом поднимается в истоки до высоты 1200 м. В этот период придерживается в основном средних водотоков шириной 10–30 м, глубиной до 1,5–2 м. Также встречается в небольших ручьях шириной 3–5 м с глубиной до 0,8–1 м. Основные местообитания – порожистые участки русел с крупными валунами, ямы ниже перекаатов, у скалистых прижимов. Скат поздний – в октябре. Дальнейшие миграций, по-видимому, не совершает.

5. Ленский хариус. Населяет бассейн р. Лена, от верховьев и почти до дельты, где отмечается его симпатрия с сибирским хариусом *Th. arcticus* (Книжнин и др., 2006а). Обнаружен в верховьях северо-восточных притоков оз. Байкал, и известны зоны его совместного обитания с байкальским хариусом *Th. baicalensis* (Книжнин и др.,

2008). Таксономический статус определен в ранге вида (Книжнин и др., 2008), однако вопрос о научном названии данного таксона пока не решен.

Впервые в бассейне Амура 1 экз. ленского хариуса был отловлен в 1996 г. в р. Левая Бурей. Еще 1 экз. был пойман в одном из верхних притоков Буреи – р. Серегекта в 2001 г. Оба экземпляра первоначально ошибочно идентифицировали как уклоняющихся особей верхнеамурского хариуса *Th. g. grubii* или как его гибридные формы с буреинским хариусом; позже 4 таких же хариусов удалось поймать в р. Дубликан. В августе 2007 г. в одном из верхних притоков р. Бурей – р. Умальта-Макит были отловлены 4 экз., а в июне 2008 г. в р. Правая Бурей – еще 3 экз. этого вида. Вероятно, из-за раннего весеннего подъема в верховья и очень позднего осеннего ската особи этого хариуса в летнее время и начале осени почти не попадают в отловы. По опросным данным, в бассейне Буреи (рр. Серегекта, Левая Бурей) его скат происходит очень поздно – в конце октября – начале ноября (В. П. Шичанин, личное сообщение). На основе анализа уловов рыболовов в феврале 2008 г. в районе устьев рр. Ушмань и Серегекта, а также опросных данных, можно заключить, что этот хариус обычен зимой в р. Бурей от устья р. Серегекта до пос. Шахтинский. В притоках р. Бурей (Умальта-Макит, Серегекта, Правая Бурей) летом встречается в одних местообитаниях с буреинским и верхнеамурским хариусами.

Скорее всего, этот хариус широко распространен и в верховьях большинства притоков Верхнего и Среднего Амура. В сентябре 2003 г. 6 экз. ленского хариуса были собраны в р. Джермолтай (бассейн р. Онон, Верхний Амур, Сохондинский заповедник). Так как они по внешнему облику имели ряд сходств с верхнеамурским хариусом, обитающим здесь же, установленные у них особенности также были отнесены к проявлению изменчивости окраски тела верхнеамурского хариуса. По сведениям, полученным от сотрудников Сохондинского заповедника (В. Зверев, личное сообщение), скорее всего, этот хариус, кроме р. Джермолтай, есть и в верховьях других рек заповедника, в том числе и в верховьях р. Ингода, что позволяет предполагать его более широкое распространение в бассейне Амура к востоку до верховьев Буреи включительно.

Ленский хариус обнаружен нами в июне 2007 г. и в бассейне р. Уда (р. Малый Курумкан, приток р. Мая). По опросным данным, этот вид отмечен и в притоке Уды – р. Джана (Г. В. Новомодный, личное сообщение). Эти данные указывают на его широкое распространение в бассейне р. Уда.

Таким образом, бассейн Буреи является уникальной зоной совместного обитания четырех видов хариусов – верхнеамурского, нижеамурского, буреинского и ленского, и не имеет аналогов в мире.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ ХАРИУСОВ АМУРА

Анализ сведений о палеогеографических событиях позволяет сделать предположение о том, как формировались ареалы разных хариусов в период становления бассейна Амура. Наиболее интересными в этом отношении нам представляются данные Ю. Ф. Чемякова о развитии речной сети бассейна. Так, согласно им, в позднем неогене правый Амур, пра-Зея и пра-Бурея, а также верхняя часть водосбора пра-Сунгари составляли единую речную систему пра-Зеи, которая имела направление на юг и впадала в Желтое море (1964. С. 85, рис. 4). При этом р. Ялу, ныне впадающая самостоятельно в Желтое море являлась левым притоком пра-Зеи. Пра-Амур и пра-Амгунь формировали свои водосборы восточнее и севернее и имели самостоятельный сток в океан. В средне- или позднечетвертичное время из-за тектонических процессов произошел перехват водами пра-Амура верхнего отрезка пра-Зеи в районе хр. Малый Хинган, в результате чего сформировалась система Амура, близкая к современной. Происхождение верхнеамурского хариуса, вероятно, следует связывать с речной системой пра-Зеи. Восточная граница его современного ареала совпадает с границей водораздела пра-Зеи с бассейнами пра-Амура и пра-Амгуни. Расселение вида ниже по Амуру не произошло и до настоящего времени. Этого хариуса нет в реках, впадающих в Амур, в хинганском сужении, здесь найден только нижнеамурский. Причинами этого, скорее всего, являются выраженный хоминг*, а также большое количество взвесей в основном русле Амура ниже устья р. Сунгари.

Особенности ареала нижнеамурского хариуса в целом согласуются с представлениями Ю. Ф. Чемякова (1964) и Г. У. Линдберга (1972) о развитии речной сети Амура. Скорее всего, этот вид возник в системах пра-Амура и (или) пра-Лимури и пра-Амгуни. Затем, после их объединения с пра-Зеей, он распространился вверх по бассейну Амура. Возможно, верна и гипотеза Л. А. Скурихиной с соавторами (1985), которые предполагают, что нижнеамурский хариус сформировался в реках хр. Сихотэ-Алинь, когда вследствие трансгрессии (+180 м) в начале плейстоцена этот хребет, скорее всего, был островом. На наш взгляд, эта гипотеза больше применима к объяснению ареала желтопятнистого хариуса, о существовании которого этим исследователям еще не было известно. Обитание нижнеамурского хариуса в р. Киевка, скорее всего, связано с речными перехватами в результате смещения главного водораздела хр. Сихотэ-

* Хоминг известен лишь у европейского хариуса (Павлов и др., 1998); мы допускаем, что он выражен у всех видов семейства.

Алинь в позднем кайнозое к западу (Короткий, Коробов, 2008), вследствие чего этот вид проник сюда из верховьев р. Уссури.

Наряду с развитием речной сети в результате тектонических воздействий, излияниями базальтов и других факторов, приводивших к речным перехватам и перестройкам сети, одной из главных причин формирования ареала желтопятнистого хариуса могли быть и крупные катастрофические подъемы уровня океана в четвертичном периоде, достигавшие 150–180 м выше современного уровня (Линдберг, 1972)*. Трансгрессии производили губительное воздействие на типично пресноводных рыб. В таких условиях этот подвид мог сохраниться только в верхних участках крупных рек, что в общих чертах согласуется с современным его распространением. Обитание желтопятнистого хариуса в реках юго-западного Приохотья, кроме этого, согласуется с данными о прошлой связи бассейнов Тугура, Уды и Амгуни (Ганешин, 1972). То есть, возможно, этот подвид проник сюда из верховий Амгуни или является реликтом, сохранившимся в верховьях крупных рек после трансгрессии океана. Обитание его в реках Приморья (Самарга, Единка, Максимовка), вероятно, обусловлено также этими причинами. Известно, что в позднем кайнозое большая часть водосбора р. Самарга принадлежала верховьям р. Хор; в результате излияния базальтов произошла перестройка направления стока этой реки в Японское море (Худяков и др., 1972; Короткий, Коробов, 2008).

Если принять в качестве основы гипотезу Ю. Ф. Чемякова (1964), то, вероятно, буреинский хариус возник в системе пра-Буреи, которая была притоком пра-Зеи. По системе пра-Зеи он не смог распространиться из-за выраженного хоминга и сравнительно узкой экологической специализации, возможно, из-за конкуренции с другими формами. В дальнейшем, после объединения этой речной системы с системой пра-Амура, он сохранился лишь в верхней части водосбора Буреи, где климатические условия крайне суровы, а водотоки имеют выраженный горный характер.

Особенности распространения ленского хариуса согласуются с данными о развитии речной сети бассейнов Амура, Лены и Уды (Коржуев, 1956; Чемяков, 1964). Скорее всего, этот хариус сформировался в системе пра-Верхнего Амура. Затем, после перестройки речной сети на водоразделе Амура и Витима и Олекмы (Коржуев, 1956), он проник в бассейн Лены. Из верховьев Зеи через ее приток р. Арги он мог также проникнуть в бассейн Уды – ее истоки перехватили ис-

* Хотя это не подтверждено некоторыми геологическими данными (Кулаков, 1973; Худяков и др., 1972; Короткий и др., 1980), тем не менее в целом для ихтиогеографии региона гипотеза не вызывает возражений (Черешнев, 1998).

токи р. Арги (Чемяков, 1964). Возможно также, что одним из главных факторов расселения этого хариуса было оледенение. Многие исследователи хариусовых рыб связывают их расселение с процессами оледенения (Световидов, 1936; Никольский, 1956; Скурихина и др., 1985). Однако, по мнению И. А. Черешнева (1998), на юге Дальнего Востока более существенное значение на расселение рыб имели перестройки речной сети. На формирование ареалов хариусов в бассейне Амура оледенение, несомненно, влияло, но, по-видимому, менее существенно, чем колебания уровня океана и перестройки речной сети в результате тектонических движений и излияния базальтов. Доказательством этого служит прежде всего обитание разных хариусов по разные стороны горных массивов, подвергавшихся оледенениям. Например, на западных склонах хр. Дуссе-Алинь и Буреинский, подвергавшихся оледенениям, в верховьях р. Бурей обитают верхнеамурский, буреинский и верхленский хариусы. В верховьях рек на восточных склонах этих хребтов, в бассейне р. Амгунь они отсутствуют. Здесь обитает желтопятнистый, и так же, как и в бассейне р. Бурей, лишь ниже появляется нижеамурский.

Отсутствие хариусов в горных озерах* в бассейне Амура тоже может быть одним из доказательств незначительной роли оледенений в процессе расселения хариусов. Так, нами обследовано несколько крупных горных озер ледникового происхождения в бассейне Амура – Букукунское (? 1800 м н. у. м., бассейн р. Онон), Медвежье (1600 м), Корбохон (1250 м, оба в бассейне р. Бурей), Горное (1400 м), Омот (1155 м), Большой Сулук (1330 м), Перевальное (850 м, все – в бассейне р. Амгунь). Ни в одном из них хариусы не найдены, хотя в некоторых обитают виды – типичные обитатели хариусовых рек и ручьев: тупорылый ленок *Brachymystax tumensis* Mori, 1930, амурский подкаменщик *Cottus zsanaga* Dybowski, 1869, сибирский голец *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) и голяян Лаговского *Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869.

Палеогеографические данные в целом согласуются с результатами генетических исследований (Книжин и др., 2004; Скурихина и др., 1985; Froufe et al., 2003, 2005). Так, Л. А. Скурихиной с соавторами (1985) было отмечено, что возникновение и формирование ареалов ниже- и верхнеамурского хариусов относится к началу плейстоцена и не противоречит палеогеографической схеме Г. У. Линдберга (1972). Известно, что скорость изменения митохондриальной ДНК у хариусовых рыб составляет около 1% за 1 млн лет (Koskinen et al., 2002). Изучение последовательностей ми-

тохондриальной ДНК хариусов Амура и Сибири показало, что около 4–4,5 млн лет назад, примерно на границе плиоцена и плейстоцена произошло обособление группировки, населявшей бассейн пра-Амура (Книжин и др., 2004; Froufe et al., 2003, 2005). Результаты молекулярно-генетического анализа свидетельствуют о том, что в настоящее время р. Амур населяют хариусы трех филетических линий, одна из которых объединяет верхнеамурского, желтопятнистого и нижеамурского хариусов, вторая представлена буреинским, а третья – ленским хариусами. Уровень генетической дивергенции между ниже- и верхнеамурским хариусами достаточно велик – 4,6% и указывает на их аллопатрическое происхождение (Froufe et al., 2003). Уровень дивергенции между верхнеамурским и ленским хариусами при существенном сходстве в морфологии еще больше – 5,4% (Книжин и др., 2004). Верхнеамурский и желтопятнистый хариусы, согласно генетическим исследованиям, имеют монофилетическое происхождение от предковой формы. Установлено, что эти хариусы разошлись в раннем плейстоцене – уровень их генетической дивергенции 1,4% (Froufe et al., 2003). При этом уровень различий между популяциями желтопятнистого хариуса из р. Гобилли (бассейн р. Анюй) и р. Бута (бассейн р. Тумнин), обитающими по разные стороны водораздела Сихотэ-Алиня, невелик – 0,8%, что позволяет предполагать их сравнительно недавнее расхождение. Буреинский хариус на филогенетическом древе, построенном на основе результатов ДНК, представлен базальным кластером по отношению к другим формам. Уровень генетической дивергенции его с другими хариусами, населяющими Амур, составляет 3,2–5,0%; в том числе с верхнеамурским – 3,4% (Книжин и др., 2004; Froufe et al., 2005). Таким образом, данные о времени расхождения разных форм хариусов в общих чертах согласуются с представлениями о преобразовании речной сети Амура на рубеже третичного и четвертичного периодов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, ареалы хариусов в бассейне Амура в существенной степени перекрываются. Наиболее обширна зона симпатрии у верхне- и нижеамурского хариусов; она занимает большую часть бассейна Среднего Амура. Зона симпатрии между нижеамурским и желтопятнистым хариусами сравнительно невелика, она охватывает верхние участки всех крупных притоков Нижнего Амура и Усури. Скорее всего, существует обширная зона симпатрии между верхнеамурским и ленским хариусами. Бассейн р. Бурей является уникальной зоной симпатрии четырех видов хариусов.

* Е. А. Зиновьев (2005) выделяет в бассейне Амура, в том числе, и «озерные» формы хариусов, но не указывает, в каких озерах они обнаружены.

Анализ палеогеографических данных и данные молекулярно-генетического анализа свидетельствуют об аллопатрическом характере видообразования хариусов Амура. Многообразие форм хариусовых рыб бассейна, их современные ареалы и отмечаемые зоны симпатрии в различных частях бассейна являются результатом сложных орографических преобразований. Основными факторами разнообразия и расселения хариусов в бассейне и на сопредельных территориях следует считать в первую очередь перестройки речной сети и в меньшей степени, возможно, трансгрессию океана, произошедшие в период от конца плиоцена до голоцена.

Мы благодарны Е. Д. Васильевой (зоомузей МГУ), А. В. Балущкину, Е. А. Дорофеевой, Н. Г. Богуцкой, А. М. Насеке (ЗИН РАН) за возможность ознакомления с коллекциями хариусов, сотрудникам ИВЭП ДВО РАН – Э. В. Аднагулову, В. И. Киму, В. П. Шестеркину, В. М. Сапаеву, А. Ю. Олейникову, а также М. Б. Скопцу, А. Ю. и А. А. Семенченко, В. В. Бойко, Б. Г. Костину (Зейский заповедник), Е. Мачино, П. А. Майстренко за фото и плавники хариусов, В. А. Короткому (Норский заповедник), С. В. Костомарову (Ботчинский заповедник) за фиксированные экземпляры хариусов, С. В. Шедько (БПИ ДВО РАН), Г. В. Новомодному (ТИНРО), А. Н. Степанову (Нанайская районная инспекция рыбоохраны), В. Звереву (Сохондинский заповедник), В. П. Шичанину (Буреинский заповедник) за информацию. Мы также признательны В. И. Симакову (Приамурское географическое общество), В. С. Приходько (ИТиГ ДВО РАН), А. Д. Думкиану (Буреинский заповедник), В. И. Яшнову (Сохондинский заповедник) и А. Н. Куликову (Хабаровский фонд диких животных) за помощь в организации экспедиций в труднодоступные районы.

Исследования выполнены при финансовой поддержке комплексной программы «Амур», РФФИ (гранты № 01-04-49376 и 01-04-96305 «Хабаровск») и ДВО РАН (гранты № 03-3А-06-012, 06-ИД-06-247 и ИД-06-006).

ЛИТЕРАТУРА

- Антонов А. Л. Новый вид хариуса *Thymallus burejensis* sp. nova из бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. – 2004. – Т. 44, № 4. – С. 441–451.
- Антонов А. Л., Книжсин И. Б. Дополнения к ихтиофауне Буреинского заповедника // Тр. Гос. природного заповедника «Буреинский». – Хабаровск : ИВЭП ДВО РАН, 2008. – Вып. 4. – С. 77–80.
- Викторовский Р. М. Механизмы видообразования голавлов Кронцкого озера. – М. : Наука, 1978. – 110 с.
- Ганешин Г. С. Общие закономерности развития речной сети Востока СССР // Проблемы изучения четвертичного периода. – М. : Наука, 1972. – С. 404–410.
- Глубоковский М. К., Глубоковская Е. В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 5–66.
- Книжсин И. Б., Антонов А. Л., Вайс С. Дж. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (Thymallidae) // Вопр. ихтиологии. – 2006б. – Т. 46, № 5. – С. 581–589.
- Книжсин И. Б., Антонов А. Л., Сафронов С. Н., Вайс С. Дж. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Амура // Там же. – 2007. – Т. 47, № 2. – С. 139–156.
- Книжсин И. Б., Вайс С. Дж., Антонов А. Л., Фруфе Э. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) // Там же. – 2004. – Т. 44, № 1. – С. 59–70.
- Книжсин И. Б., Вайс С. Дж., Богданов Б. Э., Копун Т. Новые данные о распространении верхнеленской формы хариуса (Thymallidae) // Там же. – 2008. – Т. 48, № 2. – С. 166–172.
- Книжсин И. Б., Кириллов А. Ф., Вайс С. Дж. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) реки Лена // Там же. – 2006а. – Т. 46, № 2. – С. 182–194.
- Коржуев С. С. О перестройке гидрографической сети и молодости главного водораздела между Тихим и Северным Ледовитым океанами // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1956. – № 1. – С. 53–68.
- Короткий А. М., Коробов В. В. Перестройка речных систем и устойчивость водосборных бассейнов Сихотэ-Алия (поздний кайнозой) // Изменения климата, природные катастрофы и становление ландшафтов Юга Дальнего Востока в плейстоцене – голоцене. – Владивосток : Дальнаука, 2008. – С. 55–68.
- Короткий А. М., Караулова Л. И., Троицкая Т. С. Четвертичные отложения Приморья // Стратиграф. и палеогеогр. – Новосибирск : Наука, 1980. – 234 с.
- Кулаков А. П. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. – Новосибирск : Наука, 1973. – 187 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. – Л. : Наука, ЛО, 1972. – 548 с.
- Макоедов А. Н. Родственные отношения хариусов Сибири и Дальнего Востока. – М. : ТИНРО-центр, Чукот. отделение, 1999. – 108 с.
- Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 551 с.
- Павлов Д. С., Нездолый В. К., Островский М. П., Фомин В. И. Хоминг у европейского хариуса *Thymallus thymallus* в бассейне Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38, № 4. – С. 569–570.
- Рыбы Монгольской Народной Республики. – М. : Наука, 1983. – 276 с.
- Световидов А. Н. Европейско-азиатские хариусы (Genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1936. – Т. 3. – С. 183–301.
- Скурихина Л. А., Медников Б. М., Тугарина П. Я. Генетическая дивергенция хариусов (Thymallidae) Евразии и сети видов // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64. – Вып. 2. – С. 245–251.
- Худяков Г. И., Кулаков А. П., Короткий А. М., Панов В. В. Позднекайнозойские перестройки гидрографической сети в южной части Советского Дальнего Востока // Проблемы изучения четвертичного периода. – М. : Наука, 1972. – С. 419–430.
- Чемеков Ю. Ф. История развития речной сети в бассейне Амура // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1964. – № 1. – С. 81–92.
- Черешнев И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 1998. – 131 с.

Шедько С. В. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В. Я. Леванидова. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – Вып. 1. – С. 229–249.

Dybowski B. N. Vorlanfige Mittheilungen über die Fischfauna des Ononflusses and des Ingoda in Transbaicalien // Verh. zool.-bot. Ges. – Vien, 1869. – Vol. 19. – S. 209–222.

Froufe E., Knizhin I., Koskinen M. T. et al. Identification of reproductivity isolated lineages of Amur grayling (*Thymallus grubii* Dybowski, 1869): concordance between phenotypic and genetic variation // Mol. Ecology. – 2003. – Vol. 12. – P. 2345–2355.

Froufe E., Knizhin I., Weiss S. Phylogenetic analysis of the genus *Thymallus* (grayling) based on mtDNA control region and ATPase 6 genes, with inferences on control re-

gion constraints and broad-scale Eurasian phylogeography // Mol. Phylogen. and Evolution. – 2005. – Vol. 34. – P. 106–117.

Koskinen M. T., Knizhin I., Primmer C. R. et al. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbation in the worlds oldest body of freshwater, Lake Baikal // Mol. Ecology. – 2002. – Vol. 11. – P. 2599–2611.

Ma Bo, Huo Tang-Bin, Jang Zuo-Fa. *Thymallus arcticus yaluensis* is a synonym of *Th. grubii* by mitochondrial control region sequences analysis // Acta zootaxonomica Sinica. – 2008. – 33 (2). – P. 414–419.

Mori T. On the freshwater fishes from the Yalu river, Korea, with description of new species // J. Chosen Nat. Hist. Soc. – 1928. – No. 6. – P. 54–70.

Поступила в редакцию 10.07.2009 г.

DISTRIBUTION, ECOLOGY AND RANGE FORMATION OF GRAYLING (THYMALLIDAE) IN THE AMUR DRAINAGE

A. L. Antonov, I. B. Knizhin

This paper presents data on distribution and some specific life conditions of grayling (Thymallidae) in the Amur R. area and adjacent territories. The formation history of grayling population ranges over the study area is discussed in consideration of the available data on paleogeography. A unique sympatry zone is established in the Bureya R. area including four grayling species as *Thymallus grubii* (the Amur R.), *Th. tugarinae* (the lower Amur R.), *Th. burejensis* (the Bureya R.) and *Th. sp.* (the Lena R.).

Key words: grayling, the Amur R. area, population range, life conditions, paleogeography.