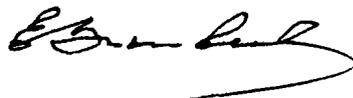


ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи



Зиновьев Евгений Александрович

**ЭКОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
ХАРИУСОВЫХ РЫБ ЕВРАЗИИ**

**03.00.16 – экология
03.00.10 – ихтиология**

**Диссертация в виде научного доклада
на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Пермь – 2005

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Кузнецов Вячеслав Алексеевич
доктор биологических наук, профессор
Мухачев Игорь Семенович
доктор биологических наук, профессор
Шураков Аркадий Иванович

Ведущая организация:

Зоологический институт Российской
Академии Наук

Защита диссертации состоится **20 декабря 2005 г.** в **15⁰⁰** часов на заседании диссертационного совета Д **212.189.02** при Пермском государственном университете по адресу: 614990, г. Пермь, ГСП, ул. Букирева, 15, зал заседаний ЕНИ.

E-mail: novoselova@psu.ru.

Факс: (342) 237-16-11

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в библиотеке Пермского государственного университета

Диссертация в виде научного доклада разослана **18** ноября 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент

Новоселова Л.В. Новоселова

2006-4
25135

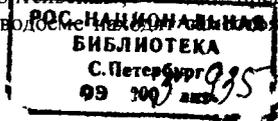
2220316

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Хариусовые рыбы (*Thymallidae*) наряду с лососевыми и сиговыми – весьма характерные представители фауны Голарктики, хозяйственно ценные, широкоареальные, интенсивно изучаемые как в прошлом, так и в настоящем. Однако до сих пор нет вполне доказательных представлений ни о системе этих рыб, ни об их истории их возникновения и расселения. Помимо неясности в ранге группы (семейство или подсемейство), достаточно спорны взгляды на положение большинства видов, которых разные исследователи насчитывают от 3 до 7 и тем более подвидов. Естественно, что это связано как с высокой генетической изменчивостью, так и с крайне выраженным модификационным полиморфизмом, затрудняющим и усложняющим классификацию. Изучение же всех форм изменчивости хариусов (и иных рыб) на молекулярном, организменном и популяционно-видовом уровнях позволит выявить своеобразие филогенеза этих рыб и пути формирования таксонов разного ранга с учетом параллелизмов у близких, либо далеких форм, оптимизировать построение естественной систематики.

Оживление интереса к изучению данной группы рыб в последние три десятилетия (Световидов и др., 1975; Коровина, Носков, 1976; Lusk, Skacel, 1978; Pivnicka, Hensel, 1976; Linch, Vise, 1979; Северин, 1979, 1982, 1985, 1986; Северин, Зиновьев, 1979, 1982; Дорофеева и др., 1980; Зиновьев, 1980, 1983, 1985, 1988, 1992, 1995 и др.; Тугарина, 1980, 1981 и др.; Гундризер, 1981; Ломов, Скурихина, 1983; Макоедов, 1982, 1985, 1999 и др.; Скурихина, Медников, Тугарина, 1985; Викторовский, 1986; Балушкин, 2003 и мн. др.) приводит к накоплению огромного массива данных, основанных не только на традиционных ихтиологических методиках, но и на методах кариологии, биохимической генетики, сравнительной гистологии, фенетики и др. Как ни парадоксально, но чем более глубоко исследуется группа, тем больше появляется противоречий во взглядах. Отсюда вытекает необходимость систематизации полученных фактов, их оценки и осмысления. При этом если для традиционных морфометрических данных нет определенных градаций величины расхождений для признания таксонами разного ранга (Левонтин, 1978; Мина, 1986), то это в полной мере относится и ко всем остальным методам от кариологии, остеологии до биохимической генетики и фенетики. К примеру, даже вполне современные методы гибридизации ДНК × ДНК (Скурихина и др., 1985 и др.) не приводят к созданию убедительных гипотез (Мина, 1986). Электрофоретический анализ белковых спектров в одних случаях показывает различия на уровне таксонов в других нет, то есть проявляется мозаичность результатов (Макоедов, 1999 и др.). При этом анализируется лишь 10-20 белковых систем из тысяч, имеющих у каждого вида. Кариотипирование также предполагает возможность разного толкования получаемых данных даже в случае прекрасных метафазных препаратов (Северин, 1982, 1985; Макоедов, Коротаева, 1999 и др.), причем нередко приводит к противоположным выводам. Кладистические методы, несмотря на повсеместное употребление в систематике также в силу избыточной формализации не всегда способствуют естественной классификации (Дорофеева, 1999). Вместе с тем обе известные «болезни» систематики – «объединительная», когда в один таксон сводятся генетически обособленные единицы и «дробящая», когда пренебрегая биологической концепцией вида почти в каждом виде выделяются отдельные



виды или подвиды, могут приводить как к потере уникального генофонда, так и к искажению эволюции, путей расселения, неоправданному перенасыщению видового разнообразия, неверному выбору стратегии рыболовства и охраны ресурсов.

Следует отметить, что систематика и экология взаимосвязаны, так как естественная классификация основывается на комплексах морфологических признаков, функционально обусловленных экологической спецификой изучаемых групп (Северцов, 1945, 1967; Решетников, 1980). Эти комплексы либо связаны с движением (Шмальгаузен, 1913; Световидов, 1948, 1952; Алеев, 1962 и др.), либо с питанием (Решетников, 1980) или размножением. При этом желательно сопряжение или интеграция итогов работы исследователей с использованием всевозможных методов, дающих нередко противоположные результаты или истолкования.

Цели и задачи исследования

Основная цель исследования – выявить закономерности разных форм индивидуальной и популяционно-видовой изменчивости морфобиологических параметров хариусов Евразии и на основе сравнительно-морфологических, морфофизиологических и биоэкологических данных рассмотреть направления специализации, разработать основы классификации хариусов и на этой базе построить систему данной группы рыб. Для этого необходимо было решить следующие задачи:

1. Проанализировать биологические, морфологические, морфофизиологические, фенетические и другие особенности хариусовых рыб как основу их дифференциации, специализации и обособления группы.
2. Выявить, обосновать или уточнить признаки семейства, рода, вида, подвида и экотипа в пределах хариусовых рыб.
3. Провести анализ форм внутривидовой изменчивости признаков морфологических и биологических показателей – размерно-возрастной, половой, сезонной, межгодовой (хронографической) и биотопической. Сформулировать закономерности каждой из этих форм изменчивости для экотипов, подвидов, видов, рода *Thymallus*.
4. Определить характер и степень межпопуляционной изменчивости у основных таксонов хариусовых.
5. Рассмотреть стабильность и лабильность остеологических, кариологических, морфометрических, морфофизиологических и других показателей основных таксонов хариусов и возможность использования некоторых из них в систематике.
6. Проанализировать специфику внутривидовой динамики окраски и формы спинного плавника (а также брюшных плавников) у основных таксонов хариусовых и оценить надежность использования данных фенетических признаков в систематике.
7. По возможности установить особенности формообразовательного и видообразовательного процессов хариусов во времени и пространстве на территории Евразии.
8. Определить клинальный характер изменчивости морфологических признаков хариусов разных таксонов в крупнейших реках Евразии в направлении исток – устье.
9. На основе полученных данных обосновать систему рода и монотипического семейства хариусовых рыб, включая как таксономические, так и экологические группировки.

Научная новизна

В работе впервые на основе специально собранных материалов дан обзор по морфобиологической специфике практически всех таксонов и экотипов хариусов. Впервые широко описан процесс формообразования и формирования экотипов хариусов, как популяционных структур, вполне соответствующих подвидам (по глубине специфики и длительности существования), но без привязки к географически обособленному району внутри ареала вида или подвида. Кроме того, научная новизна проявляется в следующих моментах.

1. Впервые на единой методической основе по многим параметрам исследовано более 230 популяций почти всех таксонов хариусовых рыб мировой фауны, в том числе ранее не изучавшихся, в труднодоступных районах и по всему ареалу группы.
2. Впервые четко обрисована экологическая структурированность хариусов, показана скорость формирования экотипов, особенно короткоцикловых, в зонах культурного ландшафта.
3. Впервые во многих районах ареалов хариусов выявлены симпатрические группировки, достаточно сильно различающиеся по морфологии и экологии, находящиеся в разных фазах специализации, обособления и дивергенции.
4. Установлены закономерности половой, размерно-возрастной и хронографической изменчивости морфотипов и биологических признаков хариусов разных таксонов из разных районов ареалов.
5. Описаны закономерности географической изменчивости хариусов.
6. У модельных разнотипных популяций речного и ручьевого экотипов на основе массовых ежесезонных сборов изучена всесезонная динамика характера роста, питания и морфофизиологических параметров.
7. Впервые на ряде популяций хариуса проведен анализ появления и развития диагностических признаков в постэмбриональный период и характера изменения морфотипа в раннем онтогенезе.
8. Впервые в естественных условиях и у разнотипных популяций европейского хариуса проведен анализ поверхностной структуры чешуи и склеритообразования для молоди на первом году жизни.
9. Впервые использован анализ фенотипов спинного плавника хариусов (с 1972 г.) для целей систематики и реконструкции эволюции группы, что впоследствии было развито А.Н. Макоедовым (1982, 1999 и др.).
10. Доказано наличие параллельных рядов экологических форм и изменчивости практически у всех видов, подвидов и экотипов хариусовых независимо от их близости или отдаленности в филогенетическом плане.
11. Предложена иерархическая система диагностических признаков рода, видов, подвигов и экотипов хариусов.

Практическая значимость работы

Значение для практики в известной мере связано с теоретической значимостью – в данном случае с определенным вкладом в популяционную биологию, морфоэкологию и теорию микроэволюционных процессов. Основываясь на полученных данных по широкому спектру параллелизмов, интегрированию большинства морфобиологических признаков хариусов и биологической концепции вида следует подходить к виду как относительно стабильной и вместе с тем лабильной системе популяций, представленных множеством существующих и

возникающих симпатричных экологических форм на разных фазах обособления, что близко к взглядам развитым К. А. Савvaitовой (1982) о сингамеонах по отношению к гольцам (*Salvelinus*). Без знания сложной популяционной структуры, характеристик экотипов как внутривидовых градаций, пределов адаптивных возможностей, невозможно построить правильную стратегию их промыслового и любительского использования, разведения, акклиматизации и охраны.

Результаты и выводы работы могут быть использованы в систематике и экологии рыб, при исследовании и поиске аналогичных хариусовым популяционных систем и формообразовательных процессов в разных группах рыб, особенно холодноводных. Они дают основу для отбора, селекции, искусственного выращивания наиболее продуктивных экологических группировок, в разработке мероприятий по рациональному использованию рыбных ресурсов, ибо стратегия лова, нахождения промысловой меры для разных экотипов специфичны; при проведении кадастровых исследований и работ по экологическому мониторингу, поскольку все хариусовые являются отличными объектами в этом отношении; при определении пределов антропогенной нагрузки на водоемы; при оценке ущерба от вмешательства в водные экосистемы в условиях создания гидротехнических сооружений нефтепроводов и т.п.; при планировании и осуществлении мероприятий по обеспечению охраны уникальных популяций, генофондов; при прогнозировании состояния и поддержании стабильности водных экосистем. Результаты работы могут быть использованы также при чтении лекционных курсов по ихтиологическим и некоторым общебиологическим дисциплинам, в настоящее время включены в курсы «Общая ихтиология» и «Частная ихтиология» для ихтиологов Пермского университета (III и IV курсы) и пособие по изучению пресноводных рыб (Зиновьев, Мандрица, 2003).

Основные положения, выносимые на защиту

1. На территории Евразии хариусовые являются сочленами тысяч озерных, речных и ручьевых экосистем от равнин до высокогорий между 42 и 73° с.ш. В пределах р. *Thymallus* наиболее четко выделяются 3 политипических вида: *Th. thymallus* (Linnaeus, 1758) – хариус европейский, *Th. brevirostris* Kessler, 1879 – хариус монгольский, *Th. arcticus* (Pallas, 1776) – хариус сибирский. Последний – самый полиморфный вид «complex» представлен как минимумом 7 подвидами.
2. У каждого таксона зарегистрировано от 2 до 3 экотипов с определенными градациями внутри них (субэкоотипы). Экотипическая дифференциация в определенной степени вуалирует подвидовые особенности, но отражает чрезвычайно высокую пластичность хариусов.
3. Параллелизм изменчивости охватывает как морфобиологические параметры, так и экологическую дифференциацию. Однотипность проявления полового диморфизма и онтогенетической морфологической изменчивости не препятствуют проявлению видовых, подвидовых и экотипических особенностей, так как степень изменчивости обычно специфична для указанных группировок.
4. Трансгрессивный характер у хариусовых большинства обычно используемых в систематике рыб признаков приводит к необходимости принимать в видовой диагностике в большей мере альтернативные признаки, у подвидов – комплексы традиционных показателей, наряду с фенетическими, а у экотипов – биологические признаки.

Материал и методы

Работа проводилась в течение 40 лет вначале как инициативная, затем в рамках МБП, ЧИБ и других государственных («Университеты России» и др.) и региональных программ. В последние годы это были Гранты РФФИ, РФФИ-р, Минобразования и х/д исследования с Пермским областным управлением охраны окружающей среды (ихтиокадастр и ихтиомониторинг) и другими организациями (Березниковский химкомбинат, ПО «Уралзолото» и др.).

Основой работы послужили сборы автора, студентов и выпускников кафедры зоологии позвоночных и экологии ПГУ более, чем 50 экспедиций по Прикамью, в бас. Волги, Оби, Енисея, Индигирки, Колымы, Амура, оз. Байкал, на Алтае, Саянах, о. Сахалин, по Охотоморью, Карелии, в Печорском и других регионах страны и ближнего зарубежья. Всего было собрано и изучено более 34 тыс. хариусов на полный биологический анализ (возраст, рост, структура популяций), морфометрически исследовано около 10800 экз., морфофизиологические параметры рассмотрены у 10,8 тыс. особей, питание – 8,8 тыс. экз., плодовитость определена более чем у 2 тыс. особей (108 популяций, более подробно у европейского вида). Помимо собственных материалов часть сборов получена от к.б.н. Л.Н. Соловьиной, к.б.н. Г.П. Сидорова (бас. Печоры, Вашуткины озера), д.б.н. Ю.С. Решетникова (Анадырь), от сотрудников Охотрыбвода, МоТИНРО, КоТИНРО, к.б.н. С.С. Алексеева, д.б.н. М.В. Мины (плавники хариусов Саян и Забайкалья) и других лиц, которым автор глубоко признателен.

Всего охвачено свыше 230 популяций (табл. 1), из них морфометрический анализ проведен для 200 популяций. С целью более глубокого освещения формообразовательных процессов, их интеграции на разных уровнях функционирования живого (клеточный, органный, организменный, популяционно-видовой), ряд исследований был поручен своим ученикам и коллегам – С.О. Северину (кариология), В.С. Русских (остеология), Т.В. Устюговой (гематология), А.В. Боронникову (гистология), С.Э. Коротасовой, С.А. Мандрише (ранний онтогенез хариусовых). Таким образом, проводилось комплексное изучение хариусов разными методами. Получен солидный материал, собранный с участием автора, однако здесь используются результаты, выполненные автором лично «классическим» методом, остальные результаты привлекаются лишь при обсуждении материалов и с указанием авторства. Кроме того, автором изучено свыше 350 рентгенограмм сделанных в лаборатории ихтиологии ЗИН'а РАН с любезного разрешения бывшего заведующего лабораторией доктора биологических наук В.В. Барсукова, от хариусов разных таксонов из собственных сборов. Большинство этих проб оставлено для хранения в Музее ЗИН РАН. Создана коллекция из 3,5 тыс. подсушенных спинных и брюшных плавников хариусов. Собран значительный материал по ранней молодости хариусов нескольких популяций (около 3,6 тыс. личинок, мальков и сеголетков), однако он до конца не обработан, хотя и есть несколько публикаций с участием автора (1978, 1992, 2003).

Набор морфометрических и морфофизиологических показателей взят согласно известных руководств (Правдин, 1966; Смирнов и др., 1972) с дополнениями и изменениями автора. Схема изучения остеологических признаков принята в соответствии с работой К. Нордена (С. Norden, 1961), Г.Х. Шапошниковой и В.А. Ключанова (1974). Более специфические методы изучения карิโอטיפа, гистологических и гематологических структур описаны указанными выше

сотрудниками Вопросы возраста, роста, размножения, питания рассмотрены согласно типовых руководств (Руководство по изучению питания, 1961, 1974; Чугунова, 1959, Брюзгин, 1966; Мина, Клевезаль, 1976; Кошелев, 1983; Типовые методики, 1974-1985 и др.).

Для обработки материалов использовались традиционные методы вариационной статистики (Плохинский, 1970; Животовский, 1982, Андреев, Решетников, 1985; Лакин, 1990).

Таблица 1

Объем изученного материала

Таксоны	Регион	Кол-во популяций или субпопуляций	ПБА (возраст, рост, питание)	Морфометрия	Плодовитость
<i>Th thymallus</i>	Европейская часть РФ и ближнего зарубежья	131	22755	5458	1431
	В том числе бас. Камы	97	18218	4000	1317
<i>Th arcticus arcticus</i>	Бас. Оби, Енисея	28	4734	2004	264
<i>Th a baicalensis</i> и <i>brevipinnis</i>	Оз. Байкал с притоками	7	999	490	62
<i>Th. a. pallasi</i>	Бас. Лены, Яны, Индигирки, Хромы, Колымы, Амгузмы, Чукотка, Охотоморье	30	3029	1175	164
<i>Th a grubei</i>	Бас. Амура, Уды, Приморье, Сахалин	22	1333	1047	166
<i>Th a metrensi</i>	Камчатка, бас. Пенжины, Таловки	9	835	376	37
<i>Th brevisrostris</i>	Бас. рек Каргы, Моген-Бурен, Кобдо, оз. Талайты, оз. Шара-Харагай, оз. Киндикты-Коль	6	507	229	52
ВСЕГО	Евразия	233	34192	10779	2176

Апробация и публикация результатов

Основные положения диссертации доложены на отчетных конференциях Пермского университета (1963-2003), межрегиональной конференции зоологов Волжско-Камского края (Казань, 1970), на международной конференции по охране природы (Киев, 1979), Всесоюзной конференции по экологии и физиологии рыб (Москва, 1973), на II – IV Всесоюзных совещаниях «Вид и его продуктивность в ареале» (Вильнюс, 1976, 1980; Свердловск, 1984), Всесоюзных совещаниях зоологов педвузов (Пермь, 1976; Ставрополь, 1979), VI Всесоюзной зоогеографической конференции (Кишинев, 1975), межрегиональной конференции по малым рекам (Горький, 1975), Всесоюзном совещании по проблемам экологии Прибайкалья (Иркутск, 1979), межрегиональном совещании по структуре и функции водных биоценозов, их рациональному использованию и охране на Урале (Свердловск, 1979), V и VI Всесоюзном совещании по круговороту энергии и вещества в водоемах

(Иркутск, 1981, 1985), IV-VI Съездах Всесоюзного гидробиологического общества (Киев, 1981; Мурманск, 1986, 1991), Всесоюзном Координационном совещании по лососевидным рыбам (Ленинград, 1983), II и III региональных совещаниях гидробиологов Урала (Пермь, 1983. Свердловск, 1986), X Всесоюзном симпозиуме по биологическим проблемам севера (Магадан, 1983), Поволжской конференции по проблемам охраны водоемов и рыбных ресурсов (Казань, 1983), 3-ем Всесоюзном совещании по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Тюмень, 1985), Всесоюзных совещаниях по проблеме кадастра и учета животного мира (Москва, 1986; Уфа, 1989), Всесоюзном совещании по перспективам рыбохозяйственного использования водохранилищ (Киев, 1986), Всесоюзной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика А.А. Заварзина (Пермь, 1986), III Всесоюзном совещании по лососевидным рыбам (Тольятти, 1988), Всесоюзном совещании по биологическим ресурсам Белого моря и внутренних водоемов европейского севера (Сыктывкар, 1990), 2-ой международной научно-практической конференции «Экология и окружающая среда» (Пермь, 1995), международной конференции молодых ученых по проблемам охраны окружающей среды на урбанизированных территориях (Пермь, 1995), I конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997), Межрегиональных конференциях по природному наследию и географическому краеведению Прикамья (Пермь, 1998, 2000), международной конференции «Поморье в Баренцевоморском регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура» (Архангельск, 2000), международной конференции «Экология и жизнь – 2000» (Н. Новгород, 2000), конференции «Рыбные ресурсы Камско-уральского региона» (Пермь, 2001), международной конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем северной Евразии» (Новосибирск, 2001).

Всего опубликовано 250 работ, из них по теме диссертации 117, а также 10 учебных пособий и монографий.

Структура диссертации

Диссертация представлена в виде научного доклада по совокупности опубликованных работ и включает следующие разделы: Введение. Глава 1. Система хариусовых рыб. Глава 2. Обзор хариусовых из водоемов России и сопредельных стран. 2.1. Хариусы водоемов Европы. 2.2. Хариусы бассейнов Оби и Енисея. 2.3. Хариусы Восточной Сибири. 2.4. Хариусы Камчатки. 2.5. Хариусы бассейна Амура, Уды, Приморья. 2.6. Хариусы Монголии и юго-западной Тувы. Глава 3. Параллелизм изменчивости морфотипа у хариусовых рыб. Глава 4. Остеологические материалы. Глава 5. Морфофизиологические признаки, возможность их использования в систематике. Глава 6. Окраска и форма плавников хариусовых рыб, их значение для систематики. Глава 7. Биология хариусовых рыб. 7.1. Рост. 7.2. Питание. 7.3. Размножение. Основные выводы. Список основных публикаций, приложения.

ГЛАВА I. СИСТЕМА ХАРИУСОВЫХ РЫБ

Сравнительно немногочисленные представители р *Thymallus* широко распространенные в Евразии и Северной Америке в настоящее время привлекают все большее внимание исследователей, скорее всего благодаря своеобразию филогении, богатству экологических форм и морфотипов, хозяйственной ценности, использованию в качестве удобных объектов экомониторинга и противоречивости многих данных систематики, кариологии, остеологии, фенетики, экологии и др. Лишь за последние 15-20 лет опубликовано свыше 200 научных работ по указанным вопросам. Сформировались несколько научных центров по комплексному изучению хариусовых России и СНГ, в частности в Иркутске (Тугарина, Егоров, Рыжова, Тютрина и др.), в Перми (Зиновьев, Северин, Устюгова, Русских и др.), в Магадане и Анадыре (Черешнев, Макоедов, Скопец и др.), на северо-западе страны (Сидоров, Груздев, Шубин, Зайцев, Первозванский, Анацкий и др.) Кроме того появились интересные работы и в других местах нашей страны (Москва, Томск, Хабаровск и др.), а также достаточно много исследований хариусовых проведено зарубежными учеными в Европе и С Америке.

К настоящему времени существует две основные точки зрения на таксономический ранг хариусовых рыб: самостоятельное семейство *Thymallidae* (Gill, 1883, 1894; Чернавин, 1923; Берг, 1940, 1948; Vladykov, 1970; Nibelin, 1971, Пирожников и др., 1975; Решетников, 1975, 1980 и др.) или подсемейство *Thymallinae* семейства *Salmonidae* (Norden, 1961; Norman, 1966; Greenwood a. o., 1966; Behnke, 1968, 1970; Goshline, 1971; Световидов и др., 1973, 1975; Коровина, Неелов, 1976; Дорофеева, 1979, 1980). Третья точка зрения – по мнению Ригена (Regan, 1913, 1914) хариусы являются подсемейством *Thymallinae* семейства *Coregonidae* никем не поддержана. При всей равновесности аргументов в пользу каждого из первых двух вариантов статуса хариусов – близость по остеологическим признакам (табл 2). составу белков, кариотипу, гистологической структуре кишечного тракта, окраске молоди и многим другим показателям, предпочтительнее оказывается первая точка зрения. Прежде всего, большинство авторов признает равный статус лососевых, сиговых и хариусовых, а поскольку за первыми группами рыб сохраняется ранг семейств (Vladykov, 1970; Nibelin, 1971. Решетников, 1975, 1976, 1980), то это же относится и к хариусам. Дополнительными аргументами следует считать и ряд специфических особенностей хариусов: максимальное количество хромосом и хромосомных плеч, своеобразие эволюции и внутривидового полиморфизма, гипертрофированный спинной плавник из более чем 17 лучей, а также промежуточное значение многих морфологических признаков между лососевыми и сиговыми

Поскольку семейство является монотипическим, то указанные в таблице 2 признаки можно считать и родовыми, то есть спинной плавник из более 17 лучей, орбитосфеноида нет, заглазничные кости покрывают все расстояние между задним краем глазницы и предкрышкой, теменные кости соприкасаются над верхнезатылочной, отделяя ее от лобных, на языке одна пластинка, две supraorbitalia с каждой стороны, на mesopterygoideum нет зубов (Берг 1948) Количество tabularia варьирует от 2 до 7 с каждой стороны, иногда ассиметрично (Русских, Зиновьев, 1977).

Таблица 2

Основные остеологические показатели лососевых, сиговых и хариусовых рыб

Признаки	<i>Salmonidae</i>	<i>Coregonidae</i>	<i>Thymallidae</i>
Hypethmoideum	Нет	Есть	Нет
Orbitosphenoidium	Есть	Есть	Нет
Suprapraeoperculum	Есть	Нет	Нет
Basibranchialium platum	Есть	Обычно нет (есть у <i>Prosopium</i>)	Нет
Parietalia	Не соприкасаются	Обычно соприкасаются	Всегда соприкасаются
Межглазничная перегородка	Хрящевая	Соединительно- тканная	Хрящевая лишь в передней части
Eripleuralia	Обычно нет	Обычно нет	Есть
Зубы	Есть на <i>maxillaria</i> , <i>praemaxillariae</i> , <i>vomer</i> , <i>palatinum</i> , язычной пластинке, фаринго- бранихиальных элементах 3-4 жаберных дуг, цератобранхиальной пластинке 5 жаберной дуги	Только у некоторых видов есть слабо развитые зубы на <i>praemaxillariae</i> , <i>palatinum</i> и <i>vomer</i>	Как у лососевых
Пронатлас	Обычно только невральные дуги	Есть	Только невральные дуги
Лучей в D	Менее 17	Менее 17	Более 17

Прежде чем сформулировать принципы подхода к видовой структуре рода *Thymallus* приведем основные взгляды разных исследователей по этому вопросу. Согласно данным А.Н. Световидова (1936) и Л.С. Берга (1948) в Евразии имеется 4 вида хариусов *Th. thymallus*, *Th. arcticus*, *Th. brevirostris*, *Th. nigrescens* и 3 в С. Америке *Th. signifer*, *Th. montanus*, *Th. tricolor*. Позднее хариусы американского континента были сведены в один вид в статусе подвида *Th. arcticus signifier* (Walters, 1965), близкого к *Th. a. pallasi* восточно-азиатского региона – которого можно считать родоначальником арктического хариуса. Скорее всего, *Th. montanus* и *Th. tricolor* являются экологическими формами, аналогичными таковым у хариусов Евразии.

После несколько искусственной ревизии систематики хариусов Пивничка и Хенсл (Pivnicka, Hensel, 1978) на небольшом собственном и литературном материале насчитывают 5 видов (и 4 подвида) в Евразии: *Th. thymallus*, *Th. baicalensis*, *Th. nigrescens*, *Th. brevirostris*, *Th. grubei*. Критика представлений указанных авторов была достаточно серьезной (Зиновьев, 1980, 1983; Черешнев, 1983 и др.).

По мнению Е.А. Зиновьева (1980, 1983, 1988) наиболее реально наличие трех видов хариусов: *Th. thymallus*, *Th. brevirostris*, *Th. arcticus* (из них сибирский на уровне вида complex с 8-12 подвидами)

По результатам анализов гибридизации ДНК×ДНК, изучения генома и отчасти морфологическим признакам Б.М. Медников, П.Я. Тугарина, Л.А. Скурихина, А.А. Ломов (1983, 1984, 1985, 1988) сформулировали представление о сети из 5 видов (и одного подвида – сибирского) хариусов в Евразии: *Th. thymallus*, *Th. baicalensis*, *Th. brevipinnis*, *Th. grubei* (из 2 видов для нижнего и верхнего течения Амура). Естественно, что позднее появляются новые работы о «новых видах» в бас. Амура (Антонов, 1995, 1999, 2001, 2004; Шедько, 2001; Книжин и др., 2004) или в

Таймырском регионе (Романов, 1988, 2001, 2002, 2004), где действительно соседствуют разные по морфотипу хариусы, нередко в одном и том же водоеме

Из изложенных данных, не вдаваясь в подробности, следует, что назрела необходимость более четко представить видовые признаки хариусов, в этом случае все остальное морфобиологическое разнообразие из трансгрессивных показателей сводится к внутривидовым таксонам, экотипам и экоформам. На наш взгляд видовые диагнозы были сформулированы еще А.Н. Световидовым (1936) и Л.С. Бергом (1948), которые следует уточнить и дополнить несколькими добавочными признаками, основные из них представлены в таблице 3.

Анализ комплекса остеологических признаков позволяет допустить равный систематический статус лососей, сига и хариусов на уровне семейств. Различное сочетание основных признаков свидетельствует о разных путях эволюции этих групп (*orbitosphenoidum* у лососей и сига, длинный спинной плавник у хариусов и др.). Наличие у сига *hypethmoidum* и проатласа позволяет предположить раннее отделение этой группы от общего ствола лососевидных.

Хариусовые рыбы по ряду признаков (см. табл. 2) стоят ближе к лососям, чем к сигам и отделились от предков скорее всего позднее сиговых рыб (слияние проатласа с *basioscapitale*, развитые зубы и др.) При этом отсутствие зубов у сиговых свидетельствует об их вторичной утрате в связи с особенностями питания.

Среди хариусов наиболее примитивным и филогенетически древним следует считать монгольского хариуса (максимум хряща в черепе и др.), наиболее молодым – *Th. arcticus* (минимум древних черт в скелете, высокая изменчивость и сильная внутривидовая радиация), европейский хариус – несколько уклонившийся вид, пошедший по особому пути эволюции. Вместе с тем европейский хариус произошел, скорее всего, от общего с сибирским хариусом предка, так как в раннем онтогенезе проходит «короткорыльную» стадию, причем с возрастом у европейского хариуса рыло удлиняется, а у сибирского укорачивается. Кстати, направление размерно-возрастной изменчивости этого признака у монгольского хариуса аналогично таковому *Th arcticus*.

Относительно филогенетического возраста хариусовых рыб существуют также значительные расхождения, связанные с малочисленностью палеонтологических данных. К примеру, находки тималлоидных рыб в условиях Богемии в отложениях олигоцена (Laube, 1901), а в Британской Колумбии – эоцена (Wilson, 1977) подвергаются сомнению А.Н. Макоедовым (1999) на основании слабой идентификации не только ископаемых, но и современных лососевидных. Судя по анализу зрительных пигментов хариусовые обособились в миоцене (Briges and Joshikami, 1969). Большинство авторов связывает дивергенцию лососевых, сиговых и хариусов с плиоценом-плейстоценом (Викторовский, 1978; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Скурихина и др., 1985; Черешнев, 1986; Макоедов, 1987). При этом основное значение в дивергенции и расселении хариусов скорее всего сыграли плейстоценовые орогенетические движения и покровные оледенения (Макоедов, 1999), причем, возможно, существовали разные направления заселения одних и тех же рек в разные временные отрезки. Последнее позволяет понять существование разных таксонов группы в одних и тех же или близких водоемах. Вместе с тем, картина расселения разных видов и внутривидовых групп хариусов далека от ясности и изученности, так как построена в основном на предположениях.

Внешнеморфологические и некоторые остеологические признаки
видов р. *Thymallus*

Признаки	<i>Th. thymallus</i>	<i>Th. arcticus</i>	<i>Th. brevirostris</i>
1. Задний край верхней челюсти взрослых рыб достигает глаза	не достигает (у ручьевого экотипа слегка заходит)	заходит и часто достигает середины зрачка	почти достигает заднего края глаза, у крупных особей заходит далее
2. Задний край нижней челюсти достигает заднего края глаза	чаще не достигает, у крупных на уровне заднего края глаза	часто не достигает, либо доходит или чуть заходит	всегда заходит за задний край глаза
3. Полосы на брюшных плавниках	отсутствуют	имеются	отсутствуют
4. Темные полосы по краю брюшка от V к Р	отсутствуют	имеются	отсутствуют
5. Пятна красного цвета на хвостовом стебле и под D	отсутствуют	почти всегда имеются	отсутствуют
6. Зубы на челюстях	слабые (менее 0,7 мм) слабоприкрепленные	средней развитости (0,7-1,7 мм), слабее у арктических популяций	многочисленные, мощные (более 2 мм), прямо сидящие на костях
7. Окраска D	доминируют черные полосы или фон, пятна разной окраски, чаще красноватые, синезеленые	разнообразная, яркая, до 7-10 рядов красных пятен	тусклая, почти без пятен и полос
8. Череп	длинный, уплощенной с боков формы	короткий, высокий с короткой рыльной частью	длинный, уплощенной сверху вниз формы
9. Хондрокраниум	слабо развит	слабо развит	массивный
10. Межглазничная перегородка	в основном хрящевая	в основном соединительно-тканная	преимущественно хрящевая
11. Сошник	рукоятка хорошо развита, следы парного происхождения, зубы обычно есть	малые размеры, рукоятка развита, зубы обычно есть, иногда отсутствуют	головка массивная, рукоятка мала, следы парного происхождения, мощные зубы в виде грозди

Видовая диагностика, на наш взгляд, должна основываться на альтернативных признаках, которые положены в основу таблицы 3. Общеизвестно, что большинство счетных элементов и тем более, пластических признаков интерградируют у разных таксонов и форм (Световидов, 1936, Берг, 1948; Зиновьев, 1967, 1980 и многие др.), что будет показано ниже. Вместе с тем их можно использовать в качестве вспомогательных в видовых диагнозах и в подвидовой систематике. Отметим, что уровень специфики экотипов (к примеру, ручьевого) близок к уровню обособления подвида по многим морфологическим и биологическим характеристикам. Трансгрессивность большинства систематических признаков и богатство экологических форм крайне осложняют таксономическую диагностику, особенно на уровне подвидов. В целом система хариусовых рыб в наиболее доказательном виде представляется следующей:

Семейство *Thymallidae* Gill, 1894.

Род *Thymallus* Cuvier, 1829.

Thymallus thymallus (Linnaeus, 1758) – хариус европейский

Thymallus arcticus (Pallas, 1776) – хариус сибирский

Thymallus brevirostris Kessler, 1879 – хариус монгольский

Естественно, что объективная оценка таксонов столь полиморфной группы как хариусы в значительной степени условна, тем не менее, на наш взгляд, наиболее реально наличие лишь указанных 3 видов и 7, а, возможно, и 8-12 подвидов сибирского хариуса, основные из которых указаны в приложении 1.

ГЛАВА 2. ОБЗОР ХАРИУСОВЫХ ИЗ ВОДОЕМОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

2.1. ХАРИУСЫ ВОДОЕМОВ ЕВРОПЫ

Европейский хариус *Th. thymallus* (L.) обитает в большей части Европы от Уэльса до Урала. Южной точкой ареала следует считать р. Люча (42°35' – Jankovic, 1960), самой северной – р. Тенийоки (70°30' – Huitfeldt-Kaas, 1923), самой западной – р. Ди и р. Северн (3°40' западной долготы) и самой восточной – р. Кара (66° восточной долготы). Обычно хариус придерживается предгорий, рек и озер с чистой, богатой кислородом, холодной водой, нередко в пределах его обитания выделяют зону хариуса (Aschenregion, Fischer, 1920 и мн. др.), где он является доминантом. До второй трети XX века наблюдалось сокращение стадий обитания вида в Европе, к настоящему времени заметен обратный процесс в связи с мерами по охране водотоков, прекращением молевого сплава леса, искусственным разведением и расселением этой рыбы. В частности, хариус вновь появился в верховьях р. Темзы, р. Клайд и др.

Европейский хариус хорошо отличается от всех остальных таксонов рода удлиненным рылом (более 6-7% L_{sm}), большим антедорсальным расстоянием (свыше 34-35% L_{sm}), отсутствием темных полос на боках брюшка от V к P, красных полос на V, медно-красных пятен на теле (признаки *Th. arcticus*). Задний край верхней челюсти взрослых рыб не достигает вертикали от начала глаза (у молоди и представителей ручьевого экотипа может достигать начала зрачка – табл. 3, прил. 2). Нижняя челюсть обычно не достигает вертикали от заднего края глаза (прил. 3). Судя по рентгенограммам рыб ряда популяций, количество предорзалий варьирует от 7 до 12,

чаще 8-9. Спинной плавник у взрослых рыб обычно длинный (20-22% L_{sm}), с возрастом конфигурация плавника меняется и у очень крупных самцов в сложном состоянии может заходить за жировой плавник. У озерных популяций и ручьевого экотипа его высота заметно ниже, чем у речного экотипа. Грудные плавники обычно длиннее брюшных, хотя у крупных самцов могут быть и короче (Зиновьев, 1963).

Общая амплитуда варибельности счетных признаков у представителей трех экотипов хариуса почти одинакова (табл. 4), средние же значения достоверно различаются у ручьевого и речного экотипов по 4 признакам из 15 (табл. 5). При этом если из этих экотипов изъять данные по переходным популяциям (субэкотипам), то различия окажутся заметно рельефнее. Естественно, что любые две популяции в какой-то мере различаются между собой даже в пределах одного и того же экотипа, причем расхождения нередко весьма глубоки и охватывают от 55 до почти 80% исследованных меристических и пластических показателей.

Скорее всего, из-за мозаики расхождений в признаках морфотипа, идентификацию экотипов проще проводить по биологическим параметрам (табл. 6), особенно по модалным размерам при первом нересте (то же относится и к субэкотипам).

Суммировав наши данные по 30 популяциям вне бас. Камы (в бас. р. Печоры – рр. Шапкина, Уса, Кожим, Елец, Шугор, Унья, на севере ареала – оз. Харбей, оз. Падымей, р. Кара, на западе – оз. Сейд, Вульярв, р. Умба, р. Пидьмозерка, р. Жеимьян, М. Уголька (Закарпатье), в Подмоскowie – р. Субочь, Калининской области – Полометь и Костромской области – Сарановка, Воймеж, Ичуг (бас. Унжи), на юге ареала – верховья р. Белой – Б. Ика и р. Урал и др.), а также материалы по Западной и Центральной Европе (Британия – Day, 1887; Франция – Lunel, Roul, 1925; Spillman, 1961; для трех популяций из бас. Роны и Луары – Surre, Persat, Gaillard, 1986; Италии – Canestrini, 1872; Tortonese, 1970; Германии – Gunther, 1853; Smolian, 1920; Schindler, 1953; Bauch, 1955; Duncker, 1960; Швеции – Smitt, 1887, 1895; Польши – Staff, 1950; Gasowska, 1962; Solewski, 1960, 1963; Witkowski, 1975; Witkowski, Kowalewski, 1979; Чехословакии – Oliva, Naiksatam, 1974; Венгрии – Berinkey, 1966; Румынии – Banagescu, 1964; Vasiliu, 1967; Югославии – Jankovic, 1960, 1964), в том числе материалы отечественных авторов по разным водоемам европейской части РФ и СНГ (Пробатов, 1936; Световидов, 1936; Опалатенко, 1965; Кудерский, 1966; Дятлов, 1977; Анацкий, 1994; Павлов и др., 2000; Ермолаев, 2003; Котегов, 2003 и др.), оказывается возможным существенно расширить диагноз вида, данный Л.С. Бергом (1948). D (III-IV – на наш взгляд артефакты) (V)VI-IX (X) 11-17 (18), чаще 12-16, A (II, III также артефакты) IV-V(VI) 8-11(12,13), P I (частое указание на 2 нецветистых луча скорее всего ошибочно) (10,11)12-16 (17), V II (указание на I луч ошибочно) (7 изредка у озерных хариусов) 8-12 (указание на 14 лучей в водах Румынии и 15 лучей в р. Сок – Jankovic, 1960, очевидно следует отнести к печаткам), жаберных лучей 8-12 (наличие 6, 7 лучей у хариуса Польши – Staff, 1950; Gasowska, 1962, скорее всего относится к печаткам или аномалиям), жаберных тычинок 19-30(31), но для хариуса р. Рогожник (Solewski, 1963) указано 16-24, причем минимальные 3 значения маловероятны, позвонков (55)56-62, чаще 57-60 (также Солевским (1963) отмечено 53-61 позвонка при $M = 56,7$, что весьма сомнительно – все случаи менее 56 позвонков), пилорических придатков (12)13-30 (до 37 в популяции хариуса р. Сок), прободенных чешуй в боковой линии насчитывается обычно 72-98 (99-101, причем для хариуса р. Качава – бас. Одера – Witkowski, 1975 приводит самые низкие значения этого признака – от 68 чешуй).

Счетные признаки представителей трех экотипов европейского хариуса

Признаки	Ручьевой			Речной		Озерный
	Бас. Камы	В. Волга и Урал	Западная часть РФ и Ц. Европа	Бас. Камы	По ареалу, кроме бас. Камы	Северо-запад РФ
Прободенных чешуй в II	<u>72-92</u> 76,8-83,3	<u>73-90</u> 79,2-82,6	<u>68-92</u> 78,9-85,3	<u>79-93</u> 78,0-86,5	<u>74-98</u> 82,4-90,1	<u>79-101</u> 83,9-92,1
Жаберных лучей	<u>8-11</u> 9,5-10,3	<u>8-11</u> 9,0-9,7	<u>8-11</u> 9,2-10,2	<u>9-11</u> 9,5-10,5	<u>8-12</u> 9,1-10,4	<u>9-12</u> 9,9-10,0
Неветвистых лучей в D	<u>(4,5)6-10</u> 7,1-8,5	<u>6-9</u> 7,25-8,05	<u>3(6)-10</u> 6,5-7,4	<u>5,6-9</u> 6,5-8,1	<u>4,5,6-9</u> 5,6-7,8	<u>6-10</u> 5,6-8,1
Ветвистых лучей в D	<u>11-17</u> 12,9-14,5	<u>12-16</u> 14,05-14,5	<u>12-17</u> 13,0-14,5	<u>(11)12-16</u> 13,4-14,5	<u>12-17</u> 13,7-14,7	<u>12-16</u> 13,9-15,2
Всего лучей в D	<u>17,18-24</u> 20,5-22,3	<u>19-24</u> 20,4-22,35	<u>19-24</u> 19,2-21,5	<u>18,19-24</u> 20,8-22,6	<u>19-24</u> 21,0-22,0	<u>18-25</u> 19,8-22,3
Ветвистых лучей в A	<u>8-11</u> 9,2-9,8	<u>8-11</u> 9,4-10,1	<u>8-11</u> 9,4-10,5	<u>8-11</u> 9,2-10,1	<u>8-11</u> 9,6-9,9	<u>8-11</u> 8,8-10,1
--/ Р	<u>12-16</u> 13,8-15,0	<u>12-15</u> 13,3-14,3	<u>11-16</u> 13,3-14,7	<u>13-16(17)</u> 14,0-15,4	<u>13-16</u> 13,9-14,8	<u>11-17</u> 13,4-14,8
--/ V	<u>8-11</u> 9,1-10,0	<u>9-11</u> 9,4-9,6	<u>9-11</u> 9,8-10,6	<u>8-11</u> 9,2-10,1	<u>9-11</u> 9,8-10,0	<u>7-12</u> 9,9-10,04
Жаберных тычинок	<u>22-30</u> 23,0-26,8	<u>21-28</u> 23,5-25,4	<u>16-28</u> 20,6-24,4	<u>22-31</u> 24,8-27,2	<u>21-30</u> 23,4-26,8	<u>20-29</u> 23,9-25,3
Пилорических придатков	<u>14-30</u> 17,1-23,4	<u>16-24</u> 18,7-20,6	<u>15-27</u> 18,2-20,2	<u>13-30</u> 17,9-23,4	<u>13-28</u> 19,6-21,6	<u>16-30</u> 21,2-21,6
Кол-во популяций	37	6	6	37	16	6
Кол-во экз.	1976	274	314	2147	1000	356

Примечание над чертой приведены пределы индивидуальных отклонений, под чертой – пределы среднепопуляционных величин

Изменчивость счетных элементов лишь в небольшой степени подчиняется общеизвестной закономерности (Меньшиков, 1951 и др.) – среднепопуляционные величины возрастают в направлении с юга на север (число чешуй в боковой линии, позвонков) и с запада на восток (количество жаберных тычинок), больше зависит от конкретных экологических условий и типа популяций. Так, количество чешуй в боковой линии, жаберных тычинок, пилорических придатков и отчасти лучей в спинном плавнике значительно меньше в ручьевых популяциях и у обитателей мелких речек, нежели у представителей речного экотипа. Поэтому почти в каждом крупном речном бассейне (Дунай, Рона, Висла, Одер, Кама, Печора и др.) представлены разнотипные популяции хариуса с почти полной видовой амплитудой колебаний счетных признаков.

Таблица 5

Вариабельность и экотипический стандарт в счетных признаках хариуса бас. Камы

Признаки	Речной экотип (1)								Ручьевой экотип (2)								t ₁₋₂
	Кол-во популяций	Кол-во особей	min-max значения		Стандарт				Кол-во популяций	Кол-во особей	min-max значения		Стандарт				
			индивидуальные	средне-популяц	M	m	σ	Cv			индивидуальные	средне-популяц.	M	m	σ	Cv	
Длина тела, мм	37	2147	60-515	141-410	217,3	8,83	53,70	24,71	37	1976	60-348	125-187	164	2,25	13,73	8,37	5,85
Чешуй II прободенных	37	2147	79-93	78-86,5	83,07	0,28	1,68	2,02	37	1976	⁽⁷¹⁾⁷²⁻ 90(91,92)	76,8-83,3	80,21	0,26	1,56	1,94	7,5
-- непрободенных	34	1881	0-5	1,5-2,8	2,15	0,05	0,32	14,80	34	1814	0-6	1,0-3,0	1,86	0,09	0,50	26,88	2,8
-- всего	35	1962	75-95	80,2-87,8	84,94	0,26	1,52	1,79	34	1814	74-94	78,2-85,3	82,10	0,30	1,75	2,13	7,15
Жаберных лучей	35	1863	9-11	9,5-10,5	9,99	0,03	0,18	1,80	33	1833	8-11(12)	9,5-10,3	9,88	0,03	0,16	1,62	2,6
Лучей D неветвистых	38	2147	(5)6-9	6,5-8,1	7,71	0,06	0,37	4,75	37	1976	6-10	7,1-8,5	7,67	0,06	0,34	4,47	0,5
-- ветвистых	38	2147	(11)12-16	13,4-14,5	13,94	0,05	0,28	1,97	37	1976	11-16(17)	12,9-14,5	13,80	0,07	0,40	2,88	1,6
-- всего	38	2147	^(18,19) 20-24	20,8-22,6	21,65	0,07	0,41	1,91	37	1976	19-24	20,5-22,3	21,47	0,07	0,41	1,90	1,8
Лучей A неветвистых	34	1823	3-5	3,9-4,8	4,37	0,05	0,29	6,54	37	1976	4-5(6)	4,0-4,9	4,46	0,05	0,30	6,70	1,3
-- ветвистых	37	2141	8-11	9,2-10,1	9,58	0,03	0,20	2,13	37	1976	8-11	9,2-9,8	9,50	0,03	0,18	1,89	1,9
-- всего	33	1726	12-16	13,3-15,1	13,99	0,07	0,40	2,86	37	1976	12-15(16)	13,3-14,6	13,95	0,05	0,30	2,13	0,5
Лучей P ветвистых	37	2141	13-16(17)	14,0-15,4	14,56	0,06	0,35	2,38	35	1891	12-16	13,8-15,0	14,18	0,05	0,28	1,97	4,9
Лучей V ветвистых	37	2141	8-11	9,2-10,1	9,81	0,03	0,19	1,93	35	1891	8-11	9,1-10,0	9,72	0,04	0,22	2,21	1,8
Жаберных тычинок на 1 ^{ой} жаберной дуге	38	1930	22-31	24,8-27,2	26,21	0,11	0,70	2,66	37	1600	22-30	23,0-26,8	25,14	0,13	0,79	3,13	6,3
Пилорических придатков	33	1610	⁽¹³⁻¹⁵⁾ 13-30	17,9-23,4	20,62	0,17	1,08	5,24	35	1520	14-29(30)	17,1-23,4	20,16	0,22	1,28	6,35	1,7
Позвонков	16	516	(55)56-61	56,9-58,4	57,70	0,12	0,49	0,85	18	490	55-60(61)	57,2-58,7	57,83	0,11	0,47	0,81	0,8

Экотипическая дифференциация европейского хариуса

Признаки	Экотипы			
	Речной		Озерный	Ручьевой
	Длиннощип- ловые популяции горных рек	Среднещипло- вые популяции полугорно- равнинных рек	Длиннощип- ловые популяции	Короткощип- ловые популяции
Максимальный возраст, годы	10-12	7-8	12-15	4-6
Возраст при первом нересте, годы	4-6(7)	3-4	4-7	2-3
Число возрастных групп производителей	4-6	3-4	5-7	2-3
Модальные размеры при первом нересте, см	27-32	20-25	26-34	15-18
Модальный вес при первом нересте, г	250-350	90-200	160-400	35-60
Абсолютная плодовитость, икр.	<u>145-29600</u> 4090-7418	<u>1088-8100</u> 1917-3140	<u>1100-31800</u> 3200-8600	<u>360-4830</u> 843-1709
Относительная плодовитость, икр./1 г	<u>5,7-24,3</u> 8,5-15,6	<u>6,3-29,3</u> 16,2-22,8	<u>5,6-20,0</u> 7,0-10,4	<u>7,7-44,0</u> 16,2-27,0
Питание летом	донное		донное	верховое
Окраска тела	однотонная		однотонная	струистая

Примечание над чертой приведены пределы индивидуальных отклонений, под чертой – пределы среднепопуляционных величин

Следует отметить, что частично высокая изменчивость обусловлена различиями в методике подсчетов, особенно часто не указывается прободенные ли подсчитаны чешуи (так как среди непрободенных бывает 1-4 и более чешуй), не учитываются 2-3 первых неветвистых луча в спинном плавнике, не разъясняется способ подсчета позвонков (какой из них принят последним).

Индексы пластических признаков еще труднее сопоставить, чем счетные из-за наличия двух систем промеров – от вершины верхней челюсти и от конца рыла, а также двух схем индексации – к длине по Смитту (большинство авторов) и длине до конца чешуйного покрова (Solewski, 1960, 1963; Vasiliu, 1967; Witkowski, 1975). Тем не менее, анализ наших и литературных материалов позволяет заключить следующее: 1) все исследованные популяции в той или иной мере различаются между собой – статистически достоверные отличия охватывают от 20 до 75%, иногда более; 2) близкорасположенные популяции разных экотипов из бассейна одной реки могут различаться больше, чем самые удаленные популяции одного экотипа из крайних точек арсала; 3) индивидуальная изменчивость пластических признаков выше на юге арсала; 4) наиболее глубокие межпопуляционные различия обнаруживаются в признаках тела (и меристических), затем в пропорциях плавников и меньше – в признаках головы, то же относится и к доле достоверных различий; 5) все экотипы образуют настолько пеструю картину показателей, что трудно зафиксировать их специфические черты, хотя «ручьевые рыбы» отличаются низкотелостью, речной

экотип выделяется максимальной величиной плавников, озерные обитатели – противоположной особенностью и наибольшим антеанальным расстоянием (всегда более 71-72% L_{sm}).

Половой диморфизм у европейского хариуса (обзор литературы дан Зиновьевым, 1967, 1971, 1992) проявляется в больших у самцов размерах основания и высоты спинного плавника, особенно задней его части, брюшных плавников и, реже, грудных плавников, а также длины основания анального плавника. Вместе с тем, у самок больше высота этого плавника, нередко антедорсальное и вентроанальное расстояния, редко наибольшая высота тела и пектروцентрального расстояния. Еще реже статистически достоверные различия полов проявляются в длине хвостового стебля, головы (больше у самцов), толщине тела (больше у самок) и других признаках. Кроме того, мочеполовой сосочек взрослых самок становится крупнее и прилегает вплотную к анальному плавнику. Если по очертаниям и величине указанных плавников можно определить пол взрослых рыб в 80-90% случаев, то по форме полового отверстия и мочеполовому сосочку в 100%. Диморфизм становится заметным перед первым нерестом: у ручьевого хариуса с 12-16 см (2-3 года), у популяций вида из ручьев, рек, прудов, равнинных рек – от 18-23 см (3-4 года), в горных реках с 25-28 см (4-5 лет), в северных реках и озерах по достижении 30-35 см (5-6 лет), причем в озерах и у речных хариусов с высокой численностью популяций заметен слабее. С возрастом и ростом диморфизм усиливается. Кроме того, к вторичнополовым признакам можно отнести более яркую окраску спинного плавника, причем в период нереста происходит увеличение яркости у самцов, особенно расцветаются тонкие перепонки задней части плавника с красными глазчатыми пятнами, отливающими фиолетовым и изумрудным оттенками. Развитие эпителиальных бугорков (Дук, 1958) или удлинение жирового плавника (Чернов, 1934) у хариуса в процессе нереста для изученных более 100 популяций вида нами не наблюдалось.

Следует отметить, что половой диморфизм, проявляясь в немногих морфологических признаках, наблюдается также и в иных параметрах – в физиологии, поведении, питании, росте и т.д. В частности, среди морфофизиологических показателей взрослые самцы имеют достоверно большие индексы веса селезенки, почек, сердца, мозга, а самки – печени и гонад (Зиновьев, 1973, 1979), чаще всего они растут быстрее самок, хотя обычно различия статистически недостоверны, у самцов более разнообразен пищевой рацион и др.

Размерно-возрастная изменчивость охватывает большинство внешнеморфологических признаков. Некоторые элементы этих изменений были известны давно (Smitt, 1895), подтверждены на популяции р. Сола (Solevski, 1960) и затем освещены на примере 20 разнотипных популяций вида в Прикамье, Печорском крае и Кольском полуострове (Зиновьев, 1963, 1980, 2005; Глумов, Зиновьев, 1985). Наиболее глубокие преобразования формы тела, головы и плавников происходят в раннем онтогенезе и до 2-3 лет жизни (15-18 см), затем изменчивость уменьшается, но достаточно высока и у взрослых рыб в следующих признаках: длина рыла, ширина лба, высота тела, P-V, V-A, длина и высота D, A, P, V (статистически достоверно увеличиваются, последний признак в основном у самцов), диаметр глаза, длина челюстей, головы, заглазничного отдела, антедорсальное расстояние, длина хвостового плавника (уменьшаются относительно длины тела) Зигзагообразный характер изменений проявляется преимущественно в пропорциях плавников (в конце жизненного цикла, 40-50 см, они меняют знак корреляции с положительного на

отрицательный). В длинноцикловых популяциях вида преобразования морфотипа происходят медленнее и дольше, чем у короткоцикловых хариусов, обычно они однонаправлены. Однако эти изменения не всегда идентичны даже в однотипных популяциях (Зиновьев и др., 1975), чаще всего по степени изменений и их максимумам. Наиболее изменчивы с возрастом признаки головы, затем плавников, тогда как пропорции тела более стабильны. Из счетных признаков в течение жизненного цикла наблюдается некоторое увеличение числа жаберных тычинок, пилорических придатков и чешуй в боковой линии (Зиновьев, 1963, 2005), хотя их постоянное количество устанавливается уже у мальков 2-3 месячного возраста. Вероятно, эти изменения являются следствием разного давления естественного отбора.

Данные о кариотипе *Th. thymallus* несколько противоречивы: $2n=102$, $NF=130$ и 170 (Svardson, 1945; Nigren et al., 1971), $2n=94-102$, $NF=112$ и 170 (Кирпичников, 1974; Решетников, 1975). В бассейне р. Камы $2n=100-108$ с $NF=170$, причем доминирует набор с 102 хромосомами (Северин, 1979). На стыке ареала с сибирским хариусом (зона симпатрии – р. Кара) вариабельность повышается ($2n=96-112$), хотя модальное значение сохраняется (102), а число плеч уменьшается до 160 за счет возрастания числа акроцентрических хромосом (Северин, Зиновьев, 1979). Интересно, что при всех изменениях соотношение акро- и метацентрических хромосом у всех хариусов постоянно (Северин, Зиновьев, 1982).

2.2. ХАРИУСЫ БАССЕЙНА ОБИ И ЕНИСЕЯ

Западно-сибирский номинативный подвид хариуса охватывает бас. Оби от истоков Би и Катунь, Иртыша до Ямала (есть в р. Кара) и бас. Енисея без бассейнов озер Байкал и Косогол (в ряде озер Алтая и Саян описаны саянский озерный и алтайский зубастый хариусы, как самостоятельные подвиды – Гундризер, 1967, 1989). Отличается укороченным рылом (4,3-5,3% L_{sm} по среднепопуляционным значениям), притупленной короткой головой (17-19% L_{sm} в среднем, редко более). Хорошо отличается от других подвидов крупными кирпично-красными пятнами в виде 3-7 полос во второй половине спинного плавника. Вдоль брюха темные полосы от V к P, на брюшных плавниках красные полосы вдоль лучей, чаще всего 3-4, но бывает и больше (до 7 полос, иногда более). В бас. р. Оби нами не встречены короткоцикловые популяции, кроме литературных данных по бас. р. Томи. В бассейне Енисея они представлены широко – в многих озерах Саян (Кара-холь, Борзе-холь, Нойон-холь, в притоках Ангары, Братском, Усть-Илимском водохранилищах. В р. Поймыге (верховья р. Тунгуски) переходный субэкотип речного хариуса (облик ручьевого, хотя созревание происходит лишь по достижении 23 см).

Всего нами описано 28 популяций подвида. Хариусы из некоторых рек бас. оз. Байкал (р. Холодная, притоки верхней Селенги, бас. Ангары) обнаруживают ряд промежуточных характеристик (особенно по меньшему количеству чешуй в боковой линии) между черным байкальским и западно-сибирским хариусами. Необычно высока межпопуляционная изменчивость диагностических признаков в горных районах Алтая и Саян, в Прибайкалье и арктических популяциях подвида (низовья Енисея). Образуется пестрая мозаика признаков длинноцикловых речных и озерных обитателей с короткоцикловыми (карликовыми) популяциями. В одном

географическом районе наблюдаются популяции высокоплавниковые и низкоплавниковые, малочешуйные и многочиселуйные и т. д.

Особенно интересно это явление в заполярном Курейско-Хантайском регионе, где помимо западносибирских рыб есть хариусы восточно-сибирского и байкальского облика с соответствующими показателями (Романов, 1988, 2001, 2002, 2004; наши данные 70* годов). При этом для бас. Хантайки отмечается наличие самых мелко- и многочиселуйных популяций хариуса в пределах рода (91-123 чешуй, в среднем 101,95; Романов, 2004), что возможно характерно и для бассейна р. Курейки, к примеру в оз. Мундуйском (в среднем 100,5 чешуй в II по данным Заделенова и Шадрина, 2003).

По количеству чешуй в боковой линии в бас. Оби наблюдается высокая географическая изменчивость (в верховьях 80-85 чешуй в среднем, в рр. Ивдель, С. Топемка 90-92 и такие же или большие величины – 90-94 характерны для заполярных популяций за исключением бас. Гыданской губы, где констатировано среднее значение 85,7 – Галкин, 1941).

Обобщая все полученные материалы и литературные данные отметим значительное расширение амплитуды колебаний диагностических признаков подвида в сравнении с приводимыми А.Н. Световидовым (1936) и Л.С Бергом (1948) значениями: D VI-XII 10-18, всего (17)18-27(28) лучей, A (III)IV-VI 7-11, всего (11)12-17 лучей, P I(II) 12-17, V II 7-11 (в среднем ветвистых 8,9-9,9), прободенных чешуй в боковой линии 68-107 (вероятны и большие величины – до 123 чешуй – Романов, 2004, хотя в наших сборах таких особей не было, в бас. Оби до 103), при среднепопуляционных величинах 80,0-97,4; жаберных тычинок у хариусов бас. Оби 13-23 (в среднем 14,6-18,4), в бас. Енисея 14-28 (в среднем 16,7-25,4). В этом плане некоторые озерные популяции хариуса в Саянах смягчают переход к многотычинковому хариусу оз. Хубсугул. Весьма вариабельно количество пилорических придатков – от 10 до 31 (среднепопуляционные значения 16,5-24,5), число позвонков варьирует от 56 до 62 (в среднем 56,5-60,6). Длина рыла составляет в среднем 4,3-5,3% L_{sm} , антедорсальное расстояние в среднем у разнотипных популяций составляет 31-35% L_{sm} . У хариусов, обитающих в реках с быстрым течением комплекс признаков, обеспечивающих оптимальную гидродинамику тела отличается от такового медленнотекучих рек, как было показано и для европейских рек. К примеру, это было отмечено для хариуса бас. Верхнего Иртыша (рр. Черновая и Пчела) Г.А. Богдановым (1961), хотя и не приведшим средних размеров рыб сопоставленных популяций.

Относительно подвигов сибирского хариуса, описанных А.Н. Гундризером (1964, 1967, 1979) как саянский озерный (оз. Нойон-холь и др.) и зубастый сибирский хариус (оз. Кара-холь в бас. Хамсары) вопрос остается открытым. На наш взгляд это карликовые короткоцикловые озерные экотипы достаточно широко представленные в озерах Алтая и Саян. Тем не менее крайне интересно, что «много- и среднетычинковые формы сибирского хариуса встречаются только в озерных системах» (Гундризер, 1967), образуя сравнительно плавный переход к самому многотычинковому хариусу Сибири – косоголовскому в оз. Хубсугул.

2.3. ХАРИУСЫ ОЗ. БАЙКАЛ, ЕГО ПРИТОКОВ И РЕКИ АНГАРЫ

История изучения хариусов Байкала описана А.Н. Световидовым (1931) и П.Я. Тугариной (1981), к настоящему времени есть 3 точки зрения по статусу этих рыб-подвид сибирского хариуса – 1) *Th arcticus baicalensis* Dyb. – черный байкальский хариус и его экологическая (озерная) раса – *Th arcticus baicalensis infrasubspecies brevipinnis* Svet.; 2) два самостоятельных равноценных таксона – подвиды *Th a baicalensis* и *Th a brevipinnis* – черный и белый байкальские хариусы (Тугарина, 1958, 1981; Рыжова, Тугарина, 1976); 3) белый и черный хариусы представляют собой самостоятельные виды – *Th baicalensis* Dyb и *Th brevipinnis* Svet. (Скурихина, Медников, Тугарина, 1985), на основе значительных различий в морфобиологических параметрах (Тугарина, 1981) и удаленности по результатам гибридизации ДНК. Наиболее последовательными и логичными представляются первая и последняя точки зрения. Вместе с тем наличие общих черт – многочешуйность и небольшие размеры плавников, окраска спинного плавника и аналогичных других показателей делают более предпочтительной первую точку зрения. На какой фазе дивергенции остановились эти хариусы покажут дальнейшие исследования, в том числе по наличию репродуктивной изоляции. Экологическое размежевание уже существует, так как черный хариус доминирует в западном и северном Байкале (Световидов, 1936; Тугарина, 1981 и др.), а белый – в восточном секторе с более узким нерестовым ареалом – преимущественно в Селенге (Тугарина, 1958, 1981 и др.).

Наши исследования черного (р Мишиха) и белого (Чивыркуйский залив, Селенгинское мелководье) хариусов свидетельствуют о стабильности их морфологических показателей и расхождений почти за 100 лет – данные А.Н. Световидова (1931, 1936), П.Я. Тугариной (1958, 1981), наши пробы 1975-1988 и 2004 гг. Как и ранее наиболее рельефные различия этих хариусов наблюдаются в окраске, форме тела (белый хариус высокотелый), размерах плавников, количестве жаберных тычинок (всегда больше у черного хариуса – в среднем 19-20,4 против 16,4-17,1 у белого) и пилорических придатков (всегда больше у белого хариуса, в среднем 18,3-19,1, тогда как у черного байкальского хариуса не более 15,3 в среднем). Наши данные подтверждают и некоторые расхождения морфотипа разных стад белого байкальского хариуса в Селенгинском мелководье и Чивыркуйском заливе. описанные П.Я. Тугариной (1981), а также популяций черного байкальского хариуса.

Весьма интересны данные по карликовым тугорослым формам черного байкальского хариуса в небольших горных озерах побережья Байкала (к примеру, оз Таркулик; Тугарина, 1981), их внешнеморфологические признаки переходные от западно-сибирского подвида к черному байкальскому. Однако таких материалов пока мало, а у автора их нет.

Столь же интересны данные по черному байкальскому хариусу из разных притоков Байкала. При небольших расхождениях индексов пластических признаков по нашим анализам и данным П.Я. Тугариной (1981) хариус рр. Мишиха, Снежная вполне соответствует диагнозу черного байкальского подвида, также как и хариус р Томпуда в верхнем течении, тогда как в р. Холодная его признаки промежуточные между западно-сибирским и байкальским подвидами, в частности у него, как и у «карлика» из оз Таркулик, намного меньше чешуй в боковой линии (в среднем 90,98 по 42 экз при индивидуальном варьировании от 86 до 100 – наши материалы). Также привлекает внимание наличие в верховьях р. Селенги, которая является на

значительном протяжении (до 500 км от устья и более, до устья р. Хилок включительно) местом нереста белого байкальского хариуса (Тугарина, 1981), практически типичного западно-сибирского хариуса в притоках р. Чикоя (нами исследованы 2 популяции в реках Жергей – 63 экз. и Буреча – 104 экз., их показатели соответствуют диагнозу указанного подвида).

Еще более сложная система популяций сложилась в р. Ангаре, ее водохранилищах (Иркутское, Братское, Усть-Илимское), малых и солидных притоках. Нашими работами подтверждено наличие в верхней Ангаре двух экотипов хариуса, которые ранее были описаны как марсовик и речечный (Мишарин, 1950; Егоров, Ильясова, 1958; Егоров, 1985), они близки по ряду черт речному и ручьевому экотипам европейского хариуса. По некоторым биологическим характеристикам рассматривается даже наличие здесь 3-4 экологических форм (Егоров, 1985).

Указанные выше экотипы различаются более определенно по биологическим показателям – продолжительности жизненного цикла, возрасту, длине, весу, росту, времени наступления половой зрелости, плодовитости и др., нежели по морфологическим параметрам (Зиновьев и др., 1979). При этом в Усть-Илимском водохранилище преобладают коротко- и среднецикловые особи (Зиновьев и др., 1979; Скрябин, 1987 и др.), заметно не совпадает у них лишь среднее число жаберных тычинок, длина основания D, ширина лба и некоторые другие показатели. Следовательно, фенотипические признаки популяций, к настоящему времени в значительной мере изолированных, достаточно стабильны в пространстве и времени, что обеспечивает повторяемость результатов анализа, необходимую для систематики. Половой диморфизм и характер размерно-возрастной изменчивости в популяциях ангарского хариуса проявляется в тех же признаках, что и в других таксонах рода как в Евразии, так и в С. Америке (Зиновьев, 1980). При этом амплитуда индивидуальной изменчивости индексов головы, формы тела, пропорций и окраски плавников, счетных признаков в большинстве случаев выше, чем у типичных популяций западно-сибирского, черного или белого байкальских хариусов (Зиновьев и др., 1979).

Среднепопуляционные значения признаков ангарского хариуса либо соответствуют таковым черного байкальского хариуса (чаще признаки головы, высота тела, длина P, V, высота A), либо западно-сибирского подвида (черные пятна на подбородке, длина головы и др.) или находятся между ними (главным образом величина плавников, счетные признаки). Отмечена и близость к белому байкальскому хариусу по числу жаберных тычинок, пектривентральному расстоянию и толщине тела. Следовательно, как и ранее (Егоров, Ильясова, 1958; Тугарина, 1971) обнаруживается промежуточный характер многих диагностических признаков ангарского хариуса. В связи с указанным, можно предполагать гибридогенное происхождение ангарского хариуса, причем по степени сходства и различий, специфике морфологических показателей (короткое вентроанальное расстояние, особенности окраски спинного и брюшных плавников и др.) он заслуживает выделения в самостоятельную расу сибирского хариуса.

Интересно, что хариусы ряда крупных притоков Ангары – р. Оки и верховьев Бирюсы не обнаруживают сходства с черным байкальским хариусом и могут быть отнесены к западно-сибирскому подвиду, близкому к хариусам верховьев Селенги, то есть к родоначальным таксонам для формирования байкальских хариусов.

2.4. ХАРИУСЫ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Согласно А.Н. Световидову (1936) *Th. arcticus pallasi* Valenciennes, 1848 – восточно-сибирский хариус населяет реки Восточной Сибири: Хатангу, Лену, Яну, Индигирку, Колыму и озера в бассейнах этих рек. По Л.С. Бергу (1948) кроме этих рек в рр. Таймыр, Алазее, возможно, в низовьях Енисея, на Чукотском полуострове. Многими исследованиями уточнено распространение подвида в реках Пясины, Таймыр, Оленек, Анабар, Индигирке с притоками (Дрягин, 1933; Остроумов, 1937; Логашев, 1940; Дмитровский, 1960; Кириллов, 1972, 1976), Чаре, Куанде (Тугарина, Пронин, 1966 и др.), Хроме (Тяптирганов, 1972, 1980), Олекме, Витиме (Томилов, 1954; Калашников, 1970, 1978), озерах Лама, Таймыр и других (Белых, 1940; Михин, 1955 и др.), в северной части Чукотки (Амгузма и др. – Барсуков, 1958; Черешнев, 1976 и др.). По мнению И.А. Черешнева (1996), подвида распространен в реках южной части Чукотского полуострова – Эргувеем, Игельхвеем, р. Яне, Ола, Армань, оз. Чистое (Дегтева, 1965, 1967; Тугарина, Дегтева, 1971), реках Охотоморья – Иня, Охота, Кухтуй, Урак (Черешнев и др., 2002).

Основными диагностическими признаками восточно-сибирского хариуса являются: самый высокий в р. *Thymallus* спинной плавник (до 35% L_{sm} , редко более, в среднем у разнотипных популяций в пределах 13,4-28,7%), значительная длина его основания (18,5-31% L_{sm} , в среднем 21,7-26,7%), большая длина брюшных плавников по сравнению с грудными, конечный рот. относительно короткая и широкая верхняя челюсть, сравнительно короткое антедорсальное расстояние. Кроме того популяции подвида обычно выделяются крупноглазостью (в среднем 4,5-5,4% L_{sm}) и короткоголовостью (16,5-22, в среднем 17,5-18,5% L_{sm} редко до 20,2%). А.Н. Световидов (1936) и И.А. Черешнев с соавторами (2001, 2002) считают, что верхняя челюсть никогда не достигает середины глаза, но в ряде случаев у западных короткоцикловых популяций это происходит. В диагнозе подвида указано (Черешнев и др., 2001), что длина верхней челюсти обычно меньше ширины лба, однако эти показатели сильно изменяются в онтогенезе (первый уменьшается, второй увеличивается) и справедливы только для некрупных рыб (менее 30-35 см). Не оправдывается положение диагноза «длина нижней челюсти как правило меньше высоты хвостового стебля», она всегда больше, как по нашим данным, так и по литературным. Также далеко не всегда «ширина верхней челюсти больше трети ее длины» – в 6 популяциях из 20 она больше (33,7-36,5%), в 9 лишь приближается к этому (32-33%), в 5 значительно меньше (28-31,6% – Джилинда, Чара, Буотам, Чондон, Яма).

Соответственно далеко не всегда типичен рисунок спинного плавника, в частности «5-7 сплошных красных полос» в его задней части, так как у многих популяций подвида их нет вообще (короткоцикловые популяции и популяции полуострова Таймыр, бас Хромы, многие озерные популяции). Следовательно, даже основные диагностические признаки подвида не абсолютны и почти столь же трансгрессивны как и все остальные. Тем не менее основные показатели – наличие пятен и полос почти по всей поверхности D (в отличие от западно-сибирского подвида, у которого пятна располагаются лишь в задней половине плавника), высокий хвостовой стебель, сравнительно широкая верхняя челюсть, большеглазость, превышение длины брюшных плавников над грудными даже у самок, короткое

антедорсальное расстояние и ряд других позволяют диагностировать все популяции из обширного ареала подвида.

При этом можно выделить 3-4 группы популяций по значениям только основных счетных признаков: короткоцикловые популяции бас. верхней и средней Лены, Витима (многочешуйные, с минимальным числом лучей в спинном плавнике), озерные и озерно-речные, либо речные популяции Субарктики и Арктики, охотоморские и берингоморские популяции (минимум чешуй в боковой линии и максимум лучей в D).

Наблюдается мозаичность распределения одноименных признаков, в частности, числа чешуй в боковой линии по среднепопуляционным величинам даже в условиях Заполярья: Таймыр – 81,6; Тэнкели (бас. Хромы) – 86,6; Хромская губа – 90,6; бас. Кольмы от верховьев до низовьев – 90,4-91,6; Амгуэма – 86,7-87,7. Затем эти величины снижаются у берингоморских и охотоморских популяций подвида (83-84,1 в реках Ланковая, Яна, Охота). Едва ли это можно объяснить лишь географической изменчивостью. Скорее всего весь фенооблик хариусов отражает картину истории возникновения таксона и популяций, расселения, экологии мест обитания, в том числе температуры при эмбриогенезе, и гидродинамических характеристик водосмов. Даже такие, казалось бы генетически заложенные признаки, как черные пятнышки (от 1 до 4 мм в диаметре) на теле вдоль боковой линии и красные обширные пятна на хвостовом стебле и под D выражены от высокой яркости до почти полного отсутствия.

Многочисленные исследования, в том числе и наши, позволяют существенно расширить диагноз подвида представленный А.Н. Световидовым (1936), Л.С. Бергом (1948) и для северо-восточной части ареала И. А. Черешневым с соавторами (2001, 2002), что отражено для основных счетных признаков в таблице 7. Из не включенных в таблицу признаков: А (III) IV-V (VI) (7) 8-11 (чаще 9-10 в среднем), P I (12) 13-16 (17) чаще 13,5-15,5 ветвистых лучей в среднем, V II 8-10 (11), в среднем 9-9,6 ветвистых лучей, жаберных лучей (7) 8-10 (11), 8,5-9,5 в среднем для разнотипных популяций. Рыло длиннее, чем у западно-сибирского подвида, верхняя челюсть кажется короткой из-за наклонного положения (под 45%) из-за высокой головы восточно-сибирского хариуса, но у некоторых низкотелых популяций задний край достигает середины зрачка. Спинной плавник у крупных самцов достигает не только жирового, но и хвостового плавника. Гипертрофированы брюшные плавники, иногда достигающие анального отверстия. Вместе с тем брюшные плавники короче грудных до длины хариуса (по Смитту) 15 см, к 19-20 см они становятся одинаковыми и лишь в последующем становятся больше грудных как у самцов, так и у самок. В заполярных популяциях это происходит позднее. Разрастание этих плавников у самцов и задней части спинного плавника продолжается до конца жизненного цикла. Форма анального плавника однотипна у всех таксонов, изменяется в онтогенезе. У взрослых рыб на V отмечается от 3 до 8 красных полосок.

В северной части ареала подвида максимальные размеры превышают 55 см, при весе до 2 кг, но в наших сборах не было крупнее 1,2 кг.

Таймыр		Михин, 1955	<u>76-88</u> 82,3	<u>7-10</u> 8,5	<u>11-15</u> 13,0	<u> </u> 21,5	<u>14-21</u> 17,6	<u>11-22</u> 17,1	<u>57-62</u> 59,7	43
оз Мелкое, бас. р Писины		Логашев, 1940	<u>84-95</u> 90,1				<u>17-21</u> 19,0			20
р Тэнкели (бас Хромы)	VIII 1990	Наши данные	<u>79-95</u> 86,6/0,50	<u>8-11</u> 9,1/0,06	<u>9-13</u> 10,2/0,08	<u>22-26</u> 24,1/0,11	<u>16-21</u> 17,8/0,16	<u>15-23</u> 18,5/0,27		64
Бас Хромской губы		Тяптирганов, 1980	<u>85-98</u> 90,6/0,46	<u>9-12</u> 10,0/0,18	<u>12-16</u> 14,6/0,17	<u> </u> 24,6	<u>16-21</u> 18,6/0,22		<u>56-61</u> 57,7/0,30	98
Колыма		Новиков, 1966, Кириллов, 1972	<u>80-102</u> 91,6/0,36	<u>8-15</u> 10,5/0,11	<u>10-16</u> 14,3/0,11	<u> </u> 24,8	<u>17-24*</u> 19,4/0,13		<u>54-60</u> 57,9/0,11	100- 117
р Становая (верх Колымы)	VII. 1987	Наши данные	<u>84-100</u> 90,4/0,45	<u>10-13</u> 11,2/0,13	<u>11-17</u> 13,7/0,15	<u>23-27</u> 24,9/0,11	<u>15-20</u> 18,2/0,17	<u>14-23</u> 18,7/0,35		53
М Анюй	VIII 1971	Наши данные	<u>83-97</u> 90,9/0,67	<u>10-12</u> 10,9/0,09	<u>12-16</u> 14,2/0,23	<u>23-27</u> 25,1/0,22	<u>17-19</u> 18,3/0,21	<u>17-24</u> 19,9/0,63		25
Амгузма	VI-VIII 1973	Наши данные	<u>77-98</u> 86,8/0,40	<u>9-15</u> 11,8/0,13	<u>10-16</u> 13,2/0,13	<u>23-28</u> 25,0/0,11	<u>14-22</u> 16,9/0,17	<u>13-24</u> 18,1/0,29	<u>58-63</u> 60,7/0,28	92
р Ланковая (бас Олы)	VII. 1987	Наши данные	<u>76-91</u> 84,0/0,72	<u>11-13</u> 11,7/0,15	<u>11-15</u> 11,7/0,15	<u>23-28</u> 24,9/0,20	<u>16-20</u> 17,9/0,22	<u>17-22</u> 20,1/0,38		27
Яма	VIII 1979	Наши данные	<u>78-94</u> 83,7/0,94	<u>9-13</u> 10,7/0,25	<u>12-14</u> 13,0/0,18	<u>21-26</u> 23,7/0,29	<u>17-19</u> 18,0			14
оз Чистое		Тугарина, Дегтева, 1971	<u>77-92</u> 85,8/0,56	<u>7-11</u> 9,2/0,17	<u>10-14</u> 12,0/0,14	<u>18-23</u> 21,2/0,18	<u>17-20</u> 17,9/0,15	<u>16-26*</u> 22,0/0,48	<u>56-62</u> 59,3/0,28	25
оз Чистое	VIII 1991	Наши данные	<u>74-88</u> 81,3/0,61	<u>10-14</u> 11,7/0,18	<u>10-14</u> 12,4/0,24	<u>21-26</u> 24,2/0,21	<u>15-20</u> 17,8/0,24	<u>17-24</u> 20,3/0,32		34
р Охота	VIII. 1987	Наши данные	<u>78-91</u> 84,1/0,30	<u>9-14</u> 10,6/0,10	<u>9-14</u> 12,6/0,12	<u>21-26</u> 23,1/0,09	<u>15-21</u> 18,1/0,12	<u>15-24</u> 19,0/0,51	<u>57-61</u> 59,1/0,27	90
13 местообитаний северо-востока России		Черешнев и др, 2002	<u>76-103</u> 87,4-91,0	<u>9-16</u> 10,6-12,1	<u>10-17</u> 12,9-15,2	<u>21-28</u> 24,4-25,6	<u>16-23</u> 18,3-20,8		<u>58-62</u> 59,4-60,8	
По всему ареалу подвида		Наши данные	<u>74-107</u> 81,6-96,4	<u>7-15 (16)</u> 8,0-12,1	<u>9-17</u> 12'-14,3	<u>19-28</u> 20,9-25,4	<u>14-24*</u> 16,6-20,8	<u>12-26*</u> 15,4-22*	<u>55*-63</u> 57,6*-60,7	~ 1500

Примечание над чертой приведены индивидуальные колебания признаков, под чертой – среднее значение и его ошибка, звездочкой обозначены сомнительные значения

Таблица 7

Изменчивость счетных признаков у восточно-сибирского хариуса

Местообитания	Дата	Авторы	Признаки							Кол-во экз
			Чешуй в II	Невега. лучей в D	Ветвист. лучей в D	Всего лучей в D	Жабрных тычинок	Пилорич. придатков	Позвонков	
В Лена (у с Бирулька)	VI 1972	Наши данные	<u>84-101</u>	<u>7-12</u>	<u>9-15</u>	<u>19-24</u>	<u>14-20</u>	<u>12-19</u>	<u>56-59</u>	65
			92,6/0,46	8,0/0,12	12,9/0,11	20,9/0,10	16,6/0,14	15,9/0,34	58,0/0,31	
Миня, Окунайка (пр Киренги)	VI 1977	Наши данные	<u>85-99</u>	<u>7-10</u>	<u>11-16</u>	<u>18-24</u>	<u>13-20</u>	<u>12-20</u>	<u>57-60</u>	48
			93,3/0,49	8,0/0,14	13,0/0,14	21,0/0,17	16,7/0,29	15,4/0,44	58	
Чая	VI, VIII 1977, 1983	Наши данные	<u>86-107</u>	<u>7-10</u>	<u>11-15</u>	<u>19-23</u>	<u>14-20</u>	<u>12-19</u>	<u>56-59</u>	60
			93,8/0,54	8,4/0,09	13,0/0,13	21,4/0,12	17,8/0,22	16,6/0,22	57,6/0,19	
Верховья р. Витим, речная форма		Калашников, 1978	<u>89-105</u>	<u>7-10</u>	<u>12-16</u>	—	<u>15-21</u>			100
			96,5/0,39	8,3/0,07	13,6/0,09	21,9	18,0/0,13			
Верховья р. Витим, карликовая форма		Калашников, 1978	<u>89-100</u>	<u>7-11</u>	<u>11-15</u>	—	<u>16-20</u>			50
			94,4/0,44	9,2/0,13	13,0/0,14	22,2	17,6/0,3			
Чара	VII-IX. 1963, 1964	Тугарина, Пронин, 1966	<u>85-99</u>	<u>6-8</u>	<u>13-15</u>	—	<u>15-18</u>			25
			92,3/1,06	6,5/0,09	14,1/0,14	20,6	16,2/0,23			
р. Чара (пр Витима), речной экотип,	VIII. 1983	Наши данные	<u>89-105</u>	<u>8-11</u>	<u>11-15</u>	<u>20-23</u>	<u>15-19</u>	<u>13-20</u>		26
			94,9/0,74	8,4/0,15	13,7/0,20	22,1/0,16	16,7/0,20	16,5/0,40		
Буотама, «ручьевого» экотип	VIII. 1980	Наши данные	<u>84-103</u>	<u>7-10</u>	<u>12-15</u>	<u>19-23</u>	<u>15-19</u>	<u>12-23</u>	<u>57-61</u>	72
			94,6/0,47	8,5/0,08	13,2/0,08	21,7/0,10	16,8/0,12	15,7/0,25	58,3/0,10	
Алдан		Кириллов, 1972	<u>92,6/0,39</u>	<u>9,2/0,23</u>	<u>12,8/0,19</u>	<u>21,8/0,21</u>	<u>18,0/0,19</u>		<u>57,2/0,18</u>	41
			92,6/0,39	9,2/0,23	12,8/0,19	21,8/0,21	18,0/0,19		57,2/0,18	
Нижняя Лена (Бедер)	IX, VIII 1969, 1974	Наши данные	<u>85-100</u>	<u>8-11</u>	<u>12-16</u>	<u>20-25</u>	<u>14-21</u>	<u>15-22</u>	<u>58-61</u>	40
			92,1/0,59	9,3/0,13	13,9/0,15	23,2/0,16	17,0/0,22	18,7/0,31	59,3/0,20	
Яна (р Джангкы)	VIII 1969	Наши данные	<u>74-90</u>	<u>7-11</u>	<u>11-15</u>	<u>19-24</u>	<u>14-20</u>		<u>56-61</u>	56
			81,4/0,51	9,1/0,12	12,7/0,11	21,8/0,14	17,1/0,15		58,7/0,14	
Джилinda (бас. Витима), «ручьевого» экотип	VIII. 1986	Наши данные	<u>88-105</u>	<u>7-10</u>	<u>11-14</u>	<u>19-23</u>	<u>14-19</u>	<u>13-19</u>	<u>55-60</u>	71
			96,4/0,43	8,3/0,07	12,9/0,08	21,2/0,09	16,9/0,20	16,1/0,22	57,7/0,37	

3.5. ХАРИУС КАМЧАТКИ

По мнению А.Н. Световидова (1936) и Л.С. Берга (1948) на полуострове Камчатка, вероятно в Пенжинке и Анадыре обитает камчатский хариус *Th. arcticus grubei natio mertensi* Valenciennes, как географическая раса амурского подвида. При этом Л.С. Берг признавал: «более подробное исследование ... покажет, что камчатско-анадырский хариус ближе к *pallasi*, чем к *grubei*. Отличается от того и другого подвидов очень крупной чешуей с меньшим их числом в боковой линии (75-86), удлинненной верхней челюстью (30-36,5% длины головы, измеренной от передней точки верхней челюсти), небольшим антедорсальным расстоянием (27,5-31,8% L_{sm})». П.Я. Тугарина (1972) на основании исследования солидных проб хариусов р. Камчатки и р. Анадырь предложила считать их самостоятельным подвидом *Th. arcticus mertensi* более близким к восточно-сибирскому подвиду, нежели к амурскому. В дальнейшем это мнение было поддержано другими исследователями. Более подробно история изменения представлений о статусе этого хариуса описана И.А. Черешневым с соавторами (2001), приведшими большой материал по счетным признакам камчатских и материковых популяций и тщательное описание подвида. Наши материалы в основном подтверждают эти описания и мнение по статусу. По основным счетным признакам подвидовой диагноз укладывается в рамки, указанные И.А. Черешневым с соавторами (табл. 8). Минимальные среднепопуляционные значения числа чешуй в боковой линии и общего числа лучей в D отмечаются у популяций непосредственно п/о-ва Камчатки (76-78 и 22,1-23,8), в беринговоморских и охотоморских местообитаниях заметно выше (80,7-84,7 и 23,7-24,8), то есть наблюдается размежевание на 2 группы популяций. Верхняя челюсть чуть длиннее (чаще всего достигает середины глаза) и заметно уже, чем у восточно-сибирского хариуса, как правило не выходит за пределы 30% от ее длины и обычно меньше ширины лба, как и отметил И.А. Черешнев с соавторами (2001а, б, 2002). Вместе с тем рисунок красных пятен и полос спинного плавника далеко не всегда четко дифференцирует камчатского и восточно-сибирского хариусов. У первого нередко узкие длинные красные полосы числом от 1 до 4. часто прерывистые, но и у последнего подвида не всегда 4-6 полос, как считают А.Н. Макоедов (1987, 1997) и И.А. Черешнев с соавторами (2001, 2002).

Видимо, в смежных популяциях того и другого подвида рисунок D дает лучшее разделение. Кроме указанных выше признаков у камчатского хариуса меньше черных пигментных пятен на теле и они реже представлены. Чаще встречается серая однотонная окраска тела у взрослых рыб в противоположность темной, нередко черной окраске представителей восточно-сибирского подвида. В большинстве случаев у камчатского хариуса в сравнении с восточно-сибирским несколько меньше жаберных лучей (в среднем обычно 8,5-8,97). Длина головы (18,4-20,2% L_{sm} в среднем) у него также часто достоверно больше как и наибольшая высота тела (20,2-22,3% L_{sm} в среднем для 10 популяций). На челюстях, небных костях, головке сошника мелкие слабозаметные зубы, как и у восточно-сибирского хариуса. Грудные плавники заходят за начало D, обычно короче брюшных, которые у взрослых самцов могут достигать анального отверстия и даже анального плавника. Наибольшая высота спинного плавника у крупных особей часто превышает длину его основания (до 32,5% L_{sm} , редко более).

Основные счетные признаки ряда популяций камчатского хариуса

Водоемы	Дата	Признаки							Позвонков	Кол-во экз.
		Чешуй в II	Неветвистых лучей в D	Ветвистых лучей в D	Лучей в D всего	Жаберных тычинок	Пилорических придатков			
р Большая	VIII 1989	<u>73-82</u> 77,2/0,35	<u>9-12</u> 10,4/0,12	<u>11-14</u> 12,8/0,11	<u>21-25</u> 23,2/0,11	<u>16-19</u> 17,5/0,15	<u>14-23</u> 17,9/0,29	-	43	
р Радуга, Николка	VI, VIII 1976-1978	<u>71-87</u> 76,1/0,32	<u>9-12</u> 10,5/0,06	<u>11-14</u> 12,7/0,09	<u>21-25</u> 23,2/0,09	<u>14-19</u> 16,3/0,27	<u>14-24</u> 18,9/0,27	<u>56-62</u> 59,1/0,13	86	
р Пахача	VIII 1989	<u>68-85</u> 78,0/0,46	<u>9-13</u> 11,1/0,11	<u>10-16</u> 12,7/0,15	<u>23-25</u> 23,8/0,11	<u>14-20</u> 17,5/0,16	<u>14-22</u> 17,6/0,29	-	52	
оз Илир-Гытхын (бас.р Култушная)		<u>75-87</u> 77,1/1,13	<u>10-11</u> 10,5/0,17	<u>11-13</u> 12,1/0,18	<u>21-23</u> 22,6/0,22	<u>17-18</u> 17,5/0,16	<u>16-19</u> 17,7/0,30	<u>59-60</u> 59,3/0,17	10	
р Анадырь	VIII, IX 1974, 1977, 1980	<u>75-87</u> 80,9/0,47	<u>9-14</u> 11,1/0,19	<u>11-16</u> 13,9/0,17	<u>23-27</u> 24,9/0,12	<u>15-21</u> 18,2/0,21	<u>16-23</u> 19,7/0,45	-	40	
р. Туманская	X. 2000	<u>76-88</u> 80,7/0,66	<u>10-12</u> 11,0/0,13	<u>12-15</u> 13,8/0,19	<u>22-26</u> 24,7/0,21	<u>16-19</u> 17,3/0,18	<u>16-24</u> 19,5/0,39	-	24	
р Пенжина у Аянки (верхов)	VII 1989	<u>75-87</u> 80,5/0,45	<u>10-15</u> 11,0/0,13	<u>11-16</u> 13,5/0,14	<u>23-27</u> 24,5/0,14	<u>14-20</u> 16,9/0,17	<u>17-26</u> 20,3/0,30	-	58	
р Пенжина, р. Гайчавсем (низов.)	VII 1989	<u>73-88</u> 79,9/0,38	<u>9-13</u> 10,4-0,10	<u>12-17</u> 13,8/0,12	<u>22-27</u> 24,3/0,11	<u>15-21</u> 17,7/0,13	<u>14-26</u> 20,1/0,26	-	78	
р Таловка	VIII. 1991	<u>76-88</u> 81,3/0,39	<u>9-12</u> 10,7/0,11	<u>12-15</u> 13,7/0,13	<u>23-26</u> 24,4/0,11	<u>15-19</u> 16,9/0,17	<u>17-22</u> 19,2/0,24	-	49	
р. Тауй	VII, VIII. 1975, 1978	<u>75-90</u> 81,6/0,27	<u>9-14</u> 11,5/0,09	<u>11-15</u> 13,4/0,09	<u>23-27</u> 24,8/0,10	<u>16-21</u> 18,4/0,12	<u>18-29</u> 23,5/0,31	<u>58-61</u> 59,5/0,18	114	
Данные Чершнева и др., 2001; Тугариной, 1972; Решетникова и др., 1976; Войтович, 1983		<u>69-94</u> 75,3-84,7	<u>7-15</u> 9,1-11,5	<u>10-16</u> 12,1-14,0	<u>19-27</u> 22,1-24,8	<u>14-23</u> 16,8-19,5	-	<u>55-62</u> 58,1-60,6	-	
Общая амплитуда		<u>68-94</u> (75,3)76,1-82,6(84,7)	<u>(79-14(15)</u> (9,1)10,4-11,5	<u>10-16(17)</u> 12,1-14,0	<u>(19,20)21-27</u> 22,1-24,8	<u>14-21(22,23)</u> 16,3-19,1(19,5)	<u>14-26(до 29)</u> 17,6-23,5	<u>55-62</u> 58,1-60,6	-	

Примечание над чертой приведены индивидуальные колебания признаков, под чертой – среднее значение и его ошибка или колебания средних; звездочкой отмечены сомнительные значения.

2.6. ХАРИУСЫ БАССЕЙНА АМУРА

Таксономический ранг хариусов бас. Амура и Приморья достаточно спорен, история вопроса описана многократно (Берг, 1906, 1907, 1908, 1916, 1923, 1932, 1948, Световидов, 1936; Никольский, 1956; Тугарина, Храмцова, 1980; Зиновьев и др., 1983; Черешнев, 1983 и мн. др.). Большинство авторов вслед за Л.С. Бергом (1916, 1932, 1948), А.Н. Световидовым (1936) признают за амурскими хариусами статус подвида (Линдберг, 1927; Солдатов, 1928; Таранец, 1937; Суворов, 1948; Никольский, 1948, 1956; Кохменко, 1964; Леванидов, 1969; Зиновьев и др., 1983; Зиновьев, 1984, 1985; Костицын, Зиновьев, 1997, 1998, 2003; Дорофеева, 1998, 2003 и др.), другие исследователи признают его самостоятельным видом, не считая первоописаний Георги (1775) и Дыбовского (1869) (Pivnicka, Hensel, 1978; Тугарина, Храмцова, 1980; Черешнев, 1983; Макоедов, 1987 и др.). Л.А. Скурихина, Б.М. Медников, П.Я. Тугарина (1985) на основании результатов определения теплоустойчивости гибридных молекул ДНК и, отчасти по, морфологическим данным высказывают мнение о наличии двух самостоятельных видов хариуса в верхнем и нижнем Амуре, тогда как род представлен «сетью» видов. По мнению ряда исследователей в амурском регионе хариусы представлены «несколькими формами» (Антонов, 1995; Шедько, 2001; Книжин и др., 2004), причем «три из них, скорее всего имеют статус вида» (Антонов, 1999, 2001). Как самостоятельный новый вид описывается бурейнский хариус (Антонов, 2004). Тщательный анализ морфологических показателей 22 изолированных популяций хариусов региона от верховьев до низовьев Амура, южноохотского побережья (рр. Уда, Иска), Приморья (Самарга, Тумнин, Киевка), Сахалина (рр. Уанги, Пильво, Лангры) позволяют считать, что действительно имеет место значительная неоднородность хариусов по многим параметрам и прежде всего по числу чешуй в боковой линии (уменьшается от истоков к низовьям в среднем от 92,6-88,9 до 83,4-79,7), а также в числе лучей в спинном плавнике (увеличивается в среднем от 20,4-21,4 в верхней части Амура до 23,9-25,8 в нижнем течении, на Сахалине и в Приморье). Остальные признаки менее показательны, но практически в регионе нет ни одной пары идентичных популяций.

Многомерный анализ структуры фенетического разнообразия позволил выявить две группы выборок, соответствующих географически связанным группам популяций. В первый наиболее плотный кластер вошли многочешуйные хариусы с малым числом лучей в спинном плавнике из рек верхней части Амура – Букукун, Агуца, Талангуй, Джила, Ингода, Унаха, Дубакит, Джувакит, Селемджа, Ольга (приток р. Буреи). Более разнородный кластер составили малочешуйные хариусы с большим числом лучей в спинном плавнике из рек нижней части бассейна – рр. Долми, Бикин, Пуйля, Керби, Амгунь, а также Приморья – Тумнин, Самарга, Киевка, северного Сахалина – Пильво, Лангры, Уанги и южного Охотоморья – Уда и Иска, причем хариус р. Уды занял промежуточное положение между двумя популяционными системами (Костицын, Зиновьев, 2003). Интересно, что стык «низового» и «верхового» хариусов приходится на р. Бурей, хотя изредка малочешуйные и «многолучевые» особи встречаются по нашим данным и в Ингоде. В притоках Зеи такого явления нами не наблюдалось. При этом симпатрическая встречаемость хариусов разного фенотипа совсем не обязательно объясняется их принадлежностью к разным видам, а более вероятно их экотипической спецификацией. Так, в верхней части бассейна доминируют короткоцикловые

Необычно высокотельный хариус р Буреи, описанный как самостоятельный вид (Антонов, 2004), скорее всего является высокотельной формой нижеамурского хариуса и отражает размерно-возрастную изменчивость, так как описан по крупным особям (средняя длина 31,1 см), тогда как в наших пробах средние размеры рыб в регионе находятся в пределах (14) 17-24 см. Пятна и полосы D весьма сильно варьируют индивидуально и меняются в онтогенезе, так что на них нельзя излишне полагаться в видовой диагностике. Отсутствие зубов на язычной пластинке и головке сошника также встречается в разных популяциях амурского хариуса, особенно нижнего течения. В целом на наш взгляд данные А.Л. Антонова (2004) укладываются в схему соотношения длинноцикловых и короткоцикловых «ручьевых» популяций, нередко симпатричных, но сохраняющих свои отличительные особенности. Следует более тщательно исследовать реки бас. Буреи для выявления наличия промежуточных форм хариусов по фенотипу, либо наличия репродуктивной изоляции между ними.

Все данные свидетельствуют о том, что на огромной водосборной площади бассейна Амура практически невозможно найти популяцию, у которой были бы признаки, характерные для всех популяций в пределах ареала амурского хариуса. При этом, как отмечено, наиболее морфологически обособленными являются популяции речных систем нижнего Амура, Сахалина и Приморья, многие из которых сейчас не сообщаются между собой. Их объединение в отдельный кластер закономерно, если учесть то, что большая часть из этих водотоков входила в недавнем прошлом в единую речную систему Палео-Амура (Линдберг, 1972). Такие нижеамурские популяции потеряли связь с другими формами скорее всего в эпоху предпредпоследней трансгрессии океана, когда в низовьях Амура образовался огромный солоноватый водоем, а Сихотэ-Алинь представлял собой остров с самостоятельной речной системой (Линдберг, 1972). Видимо, тогда здесь и сохранился предшественник современного нижеамурского хариуса, который в значительной степени морфологически обособился, хотя и сохранил характерные черты монголоидного предка – крупночешуйность, большой рот, приобрел ковшообразную нижнюю челюсть и необычно большое количество лучей в D. Последнее отмечается и у многих популяций восточносибирского подвида, то же касается количества чешуй и других параметров.

Формирование верхнеамурских популяций происходило после проникновения их в бассейн Амура из притоков Витима и Алдана, где во время предпоследней трансгрессии океана (+180 м) сохранялись популяции, населявшие обширный пресный водоем на месте Якутско-Алданской впадины, существовавшей в начале плейстоцена. В этой связи объяснима морфологическая близость выборок хариусов из верховьев правых притоков средней Лены и левых притоков Амура (реки Буотама-Унаха). Распространение фауны рыб могло происходить также в результате тектонических подвижек, например, в области Станового хребта, где верховья древних долин бассейна Амура перекрывались речной системой, принадлежавшей бассейну Ледовитого океана (Витим, Олекма). На это указывает морфологическая близость выборок из верховьев Зеи и Витима (реки Унаха-Джилинда). В данном случае обмен фауной между бассейнами был облегчен своеобразным устройством водоразделов, где многие реки берут свое начало не с водораздельного хребта, а на плоскогорье, с севера и с юга окаймленном хребтами, через которые прорываются реки с одной стороны – к Лене, а с другой – к Амуру, что было отмечено еще Л.С. Бергом (1955). Местами на водоразделе расположены озера и болота, например, в верховьях р. Зеи, где реки бассейна Лены берут начало у подножия южного склона Станового хребта, прорезая его поперек. В этой связи верхнеамурские популяции в определенном смысле более родственны короткоцикловым

ручьевым из верховьев притоков Лены, чем нижеамурским длинноцикловым популяциям.

Судя по характеру клин ряда признаков, симпатрия хариусов имела место в средней и нижней части бассейна от р. Зси (и отчасти р. Аргунь) до р. Амгунь.

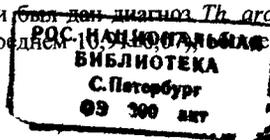
2.7. ХАРИУСЫ МОНГОЛИИ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ ТУВЫ

2.7.1. ОЗЕРО КОСОГОЛ

Озеро Косогол на северо-востоке Монголии представляет собой крупный, вытянутый в меридиональном направлении горный, холодноводный водоем (133,4 км), при большой ширине (34,5 км) и глубине 236 м. Впадает в него 46 рек (или 96 водотоков – Богданова и др., 1976), а вытекает одна – Эгийн-Гол, впадающая в Селенгу. В бассейне озера водится сибирский хариус и эндемичный хариус – косокольский (Дашидорж, 1955), хотя скорее всего разные формы косокольского хариуса.

Первоначально хариус оз. Косогол был назван Дыбовским (1876) озерной формой амурского хариуса *Th. grubii* var. *baicalensis*, затем байкальским видом или подвидом Л.С. Бергом (1906) *Th. baicalensis* и *Th. arcticus baicalensis* (Берг, 1923) и наконец Дорогостайским (1923) косокольским подвидом сибирского хариуса *Th. arcticus nigrescens*. Позднее он был возведен в ранг самостоятельного вида А.Н.Световидовым (1936) и Л.С. Бергом (1948), часто так именуемый и впоследствии. А.Н. Гундризер (1967) характеризуя озерные популяции сибирского хариуса высказал логичную мысль, что такие «характерные особенности косокольского и саянского озерного хариусов как малые размеры, низкотелость, темная окраска без пестрин (хотя у отдельных особей они есть) вряд ли являются видовыми признаками». Он указал, что у восточно-сибирского хариуса также есть низкотелые формы, а «тугорослость присуща многим популяциям сибирского хариуса, населяющим небольшие изолированные слабопроточные олиготрофные озера бас. рр. Абакан, Хемчик и др.». «Окраска и пигментация тела у сибирского хариуса подвержены большой экологической изменчивости», а по количеству жаберных тычинок между сибирским и косокольским хариусом имеется сплошной переходный ряд» (Гундризер, 1967). Он отметил, что местная популяция хариуса ведет озерный образ жизни, «молодь и взрослые длительное время питаются планктонными организмами (хотя во взрослом состоянии такой тип питания может смениться хищничеством), поэтому эта особенность питания способствует сохранению в потомстве особей, обладающих большим количеством жаберных тычинок, а малотычинковые формы будут отсеиваться естественным отбором». «Обитание хариуса в олиготрофных озерах на значительных глубинах при очень низких летних и среднегодовых температурах сказывается на замедлении темпа роста рыб и коррелятивно отражается на изменении ряда пластических признаков». Автор предложил восстановить систематическое положение в качестве подвида, при этом подчеркнув, что косокольский и саянский озерные хариусы сформировались конвергентно вследствие сходства гидрологических и гидробиологических параметров озер, в которых они обитают.

В дальнейшем, на основании солидных трехлетних материалов (морфометрические данные по 197 экз.), эта точка зрения нашла подтверждение (Дашидорж, Тугарина, Тютрина, 1976) и был дан диагноз *Th. arcticus nigrescens*: D VII-XII (в среднем $9,11 \pm 0,06$), 8° -14 (в среднем $10,5$) количество 15° -26



(скорее всего значение 8 ветвистых лучей и общее 15 лучей – опечатки или артефакты), А IV-VI 8-12 (среднее $8,88 \pm 0,05$), Р I 11-16 ($13,71 \pm 0,08$), V II 8-10 ($9,21 \pm 0,03$), чешуй в боковой линии 81-102 ($89,76 \pm 0,36$), жаберных тычинок 21-34 ($25,51 \pm 0,12$), жаберных лучей 8-11 ($9,20 \pm 0,06$), число позвонков $51^{\circ}-64^{\circ}$ ($59,23 \pm 0,24$), пилорических придатков 16-30 ($23,02 \pm 0,24$). Рыло удлиненное 3,25-7,25% L_{sm} (5,1 в среднем), длина верхней челюсти (в среднем 5,46% L_{sm}) почти равна ширине лба (в среднем 5,41% L_{sm}) и больше длины рыла, антедорсальное расстояние 29-38% L_{sm} ($34,32 \pm 0,15$), длина основания D 14,5-23,5% L_{sm} ($18,70 \pm 0,15$), высота передней части этого плавника (в среднем 11,7%) больше чем задней (в среднем 8,4), брюшные плавники немного короче грудных (15,42 и 15,86), наибольшая высота тела составляет 12-22,5% L_{sm} ($17,55 \pm 0,11$). Тело прогонистое, темно-серое, на спинной стороне почти черное. Над брюшными плавниками на боках бледные темно-розоватые пятна. Спинной плавник даже у самцов неяркий, по темно-серому фону расположены в 4 ряда красно-фиолетовые пятна, кайма желтовато-серая (Дашидорж и др., 1976).

2.7.2. БАССЕЙН Р. КОБДО И Р. ДЗАБХАН (ЮГО-ЗАПАД МОНГОЛИИ)

Населен эндемичным монгольским хариусом *Th. brevirostris* Kessler, 1879 (Берг, 1907, 1932, 1948; Световидов, 1936 и др.), причем А.Н. Гундризер (1966) напел ряд местообитаний этого хариуса в пределах бывшего СССР в горных районах юго-запада Тувы (оз. Кындыкты-коль, р. Моген-Бурен и др.), в частности в р. Каргы, несущей свои воды в бессточное озеро Урег-нур (вне бас. р. Кобдо). Он привел первые биометрические данные по этому хариусу (морфологические признаки хариуса оз. Киндикты-коль и массовые биологические материалы). Позднее П.Я. Тугарина и А. Дашидорж (1972) дали описание популяции вида р. Богдоин-гол (приток р. Дзавхан), однако привели вместо реальных среднепопуляционных показателей величины t в разных вариантах сопоставлений, которые к сожалению ни о чем не говорят, кроме наличия или отсутствия достоверных расхождений. Некоторые данные приведены также в монографии «Рыбы МНР», ряде публикаций монгольских ихтиологов (Дашидорж, Дулмаа, Ценг-аюун, 1968; Баасанжав и др., 1983). Если А.Н. Гундризер (1966, 1970) считал, что во внутренней Монголии нет сибирского хариуса, то Г. Баасанжав с соавторами (1987), полагают, что имеет место перекрытие ареалов сибирского и монгольского хариусов, причем в верховьях Кобдо доминирует первый, а в низовьях исключительно монгольский вид.

Монгольский хариус отличается от всех остальных хариусов низкой головой, широким лбом, длинными верхней и нижней челюстями, большим антедорсальным расстоянием, большим заглазничным отделом головы, коротким и низким спинным плавником, самым малым в роде числом чешуй в боковой линии и наиболее развитыми зубами на верхнечелюстной, межчелюстной, нижнечелюстной и небных костях (даже в 1-2 ряда), в виде пучка на сошнике и в несколько рядов на копуле (Световидов, 1936; Берг, 1948). При этом различия с другими таксонами хариусов настолько разительны, что позволили Буланже (Boulanger, 1898) выделить его даже в самостоятельный род *Phylogerphya* под наименованием *Ph. altaica*. Последнее справедливо сочли мало обоснованным (Световидов, 1936; Берг, 1948 и др.). Поскольку хариус был описан лишь по немногим коллекционным фиксированным особям А.Н. Световидов ошибочно посчитал, что спинной плавник у него «по-

видимому, окрашен так же ярко, как и у остальных хариусов». Л.С. Берг (1948) указывал, что монгольский хариус обитает во «внутренних бассейнах северо-запада Монголии, встречается совместно с *Th. arcticus*, с которым возможно дает помеси». Главные определительные признаки: «сочленение нижней челюсти с черепом несколько позади вертикали заднего края глаза, верхняя челюсть хватает кзади до вертикали заднего края глаза или (у больших) даже немного кзади, зубы хорошо развиты» (Берг, 1948). D IV-VIII 11-16 (всего 18-20), A III-IV 8-12, II 72-81, жаберных тычинок 16-18, жаберных лучей 9-11.

Исследования, проведенные А.Н. Гундризером (1966) по хариусу оз. Киндикты-коль (морфометрический анализ пробы из 25 экз. средней длиной 29,4 см) позволили несколько расширить видовой диагноз: D VI-VIII 12-16 (всего 18-22), A III-IV 7-10 (8,60±0,14), P I 14-16 (15,28±0,11), V II 9-11 (9,64±0,09), II 70-82 (75,65±0,47), жаберных тычинок 16-21 (18,34±0,18), жаберных лучей 9-10 (9,56±0,10), позвонков 57-60 (58,66±0,16). При этом отмечено более слабое развитие зубов у обитателей озер, нежели у речных популяций. Кроме этого А.Н. Гундризер (1966) установил, что у части особей озерного хариуса (чаще мелких) задний край верхней челюсти лишь «доходит до вертикали середины глаза», чего не отмечено у форм из речных систем. «От сибирского хариуса и всех его внутривидовых форм отличается более вытянутым приостренным рылом и выдающейся вперед верхней челюстью, прикрывающей при закрытом рте нижнюю челюсть». «Независимо от пола, у монгольского хариуса в противоположность другим видам всегда выше передняя часть спинного плавника (второй-третий ветвистые лучи, реже – первый). Окраска тела темная, черно-серая, реже светлая, без малиновых пятен даже в нерестовый период. Спинной плавник окрашен более тускло, чем у других хариусов.

Данные, полученные по хариусу р. Богдоин-гол (65 экз.; Тутарина, Дашидорж, 1972) в мае-июне 1968 г. также позволили несколько скорректировать диагноз вида: D VI-IX 10-14, A III-IV 8-10, P I 12-15, V II 8-10 (в статье опечатка – указано VII), II 71-92, жаберных тычинок 15-21, жаберных лучей 9-12. «Рыло укороченное», на самом деле как раз наоборот. «Лоб очень широкий 5,26-8,0% L_{sm} (в среднем 6,56%), рот большой, конечный, верхняя челюсть длинная 5,51-8,75% L_{sm} (в среднем 6,99%), сочленение нижней челюсти далеко позади вертикали заднего края глаза, а ее длина 10,51-13,75% L_{sm} (в среднем 12,03%), спинной плавник низкий и короткий (15,6-23,5% L_{sm} , в среднем 18,24%)». «Половой диморфизм выражен очень слабо, как в окраске, так и в морфологии». «Интересным является наличие в окраске самцов и самок монгольского хариуса голубовато-зеленоватого оттенка жаберной крышки». «Хариус р. Богдоин-гол и оз. Киндикты-коль различаются по 10 пластическим и 8 меристическим признакам, что позволяет предполагать наличие локальных популяций у монгольского хариуса».

Описание подвида монгольского хариуса из верховьев р. Кобдо *Th. brevirostris kosovi* (Дашидорж и др., 1968) на основании 4 крупных особей из оз. Хоттон, оказалось следствием размерной изменчивости (Басанжав, Дгебуалзе, Лапин, 1987), следовательно этот подвиd не валиден.

Наши исследования хариусов оз. Киндикты-Коль, р. Каргы, р. Моген-Бурен, озер Талайты, Шарахарагай бас. Кобдо, безымянного озера в истоках р. Муурен-гол позволяют также расширить диагноз уникального вида: D VI-X (среднее 6,9-7,7) 10-16 (чаще 11-14, в среднем для изолированных популяций 12,2-13,3), всего 17-23 (в среднем 19,2-20,5), A III-VI (в среднем 4,2-4,8) 8-10 (8,7-9,1 в среднем), P I 13-16 (в среднем 13,8-14,9), V II 9-10 (в среднем 9,4-9,9), жаберных тычинок 14-21 (в среднем

17,1-18,3), жаберных лучей 8-11 (в среднем 8,9-9,6), позвонков 57-60 (в среднем 58,7-58,9). Данные по счетным признакам хариусов оз Хоттон. Ачиг-Нур, Хаара-Нур за пределами этих значений (Дашидорж и др., 1968; Баасанжав и др., 1968), скорее всего, следует считать артефактами. Длина рыла в % L_{sm} (от вершины рыла) в среднем у разных популяций колеблется от 5,1 до 6,1% (4,4-6,7 у отдельных особей), диаметр глаза 4,0-4,9%, заглазничный отдел головы 10,9-11,9%, высота головы 13,1-13,8%, ширина лба 5,9-6,2% (индивидуально 4,9-7,2 по Тугариной, Дашидорж, 1972 – до 8,0%), длина верхней челюсти 5,8-6,8% L_{sm} (4,9-7,7), ширина ее 1,8-2,0% L_{sm} (1,6-2,2), длина нижней челюсти 10,0-11,9% L_{sm} в среднем. Все значения много больше указанных (Дашидорж и др., 1968; Баасанжав и др., 1968), относятся либо к артефактам, либо к гигантским особям, так как в сборах указанных авторов были хариусы до 57-63,6 см. Из остальных признаков следует отметить самую большую в р. *Thymallus* величину расстояния от задней части основания D до начала жирового плавника – от 23,4 до 25,3% L_{sm} (индивидуальные значения 21,6-27,0%), короткий D 18,8-20,0% L_{sm} в среднем (15-23,5 % у отдельных особей) и низкий D, особенно в задней части – от 9,2 до 10,9% L_{sm} в среднем по 4 лучу сзади (7,5-16,2% индивидуальные колебания), остальные плавники обычной для хариусовых рыб длины и высоты, причем V обычно короче P даже у самцов, а лопасти хвостового плавника немного короче, чем у остальных таксонов рода (в реках 14,6-15,7 % L_{sm} , в озерах 15,4-16,7% в среднем).

В целом, монгольский хариус несмотря на меньшую амплитуду изменчивости большинства морфологических признаков, чем в других таксонах рода, проявляет значительную межпопуляционную изменчивость и образует речные длинноцикловые (реки Каргы, Моген-Бурен, Мурен-гол, Дзабхан и др.) популяции (речной экотип) и озерные длинноцикловые (оз. Киндыкты-коль) популяции (озерный экотип), а также короткоцикловые озерные популяции в небольших горных озерах (оз. Шарахарагай в горном массиве выше пос. Мугур-аксы). При этом даже однотипные популяции существенно (достоверно) различаются между собой в 20-50% внешнеморфологических признаков.

Следует отметить, что короткоцикловые, раносозревающие хариусы (все самки зрелые при длине по Смитту 18-20 см и весе 65-90 г) выделяются низкой плодовитостью (400-900 икр.), большим диаметром икры (2,5-3,3 мм), а по морфотипу промежуточным характером многих признаков между монгольским и сибирским хариусами (маленький рот, почти беззубый, «курносость», наличие пятен на D и на V двух красных полос, либо размытого красного пятна), хотя основные признаки первого сохраняются – длинные верхняя и нижние челюсти с захождением последней за задний край глаза, низкий и короткий D, большой заглазничный отдел головы, малое число чешуй в боковой линии. Среди разных рыб из р. Моген-бурен были отмечены 2 особи со следами гибридизации с сибирским хариусом (высокий D, более яркая окраска), но популяций сибирского хариуса нами не найдено, хотя у работников эпидемиологических отрядов, много лет работающих в западных районах Тувы бытует мнение о наличии этого хариуса в ряде озерных и мелких речек.

Половой диморфизм у монгольского хариуса проявляется слабее, чем в остальных таксонах рода, хотя выражен в тех же признаках – высоте тела, антедорсальном расстоянии, длине основания спинного плавника, его высоте, длине и высоте анального плавника и более яркой окраске D и тела.

Характер размерно-возрастной изменчивости в размерных группах от 13 см до 33,5 см однотипны с изменениями всех других хариусов по направлению.

Большинство признаков обладает аллометрическим ростом, хотя ряд показателей – длина верхней челюсти, заглазничный отдел головы, расстояние P-V, V-A, от D до жирового плавника, длина спинного плавника и некоторые другие не изменяются в этом диапазоне роста. Самое интересное, что у более крупных рыб (более 40 см) длинноцикловых популяций не происходит увеличение высоты тела (как у всех других хариусов), удлиняются челюсти, вместо слабых зубов появляются мощные зубы на челюстях (до 0,5 см), небных, сошнике, язычной пластинке, однако окраска тела и плавников остается тусклой.

ГЛАВА 3. ПАРАЛЛЕЛИЗМ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ХАРИУСОВЫХ РЫБ

Параллельная или аналогичная внутривидовая изменчивость, основанная на законе гомологичных рядов наследственной изменчивости (Вавилов, 1967), широко распространена у рыб и довольно подробно описана (Кирпичников, 1967; Дрягин и др., 1969; Никольский, 1969, 1973; Савваитова, 1969 и др.). Как известно, такого рода изменчивость свойственна также видам и надвидовым категориям близкородственных групп животных и растений, причем, по-видимому, выходит за рамки указанного закона, когда касается модификационных признаков, экологических форм (яровые и озимые расы, проходные, жилые, полупроходные, озерные, речные и другие формы в далеких отрядах рыбообразных) и конвергенции у неродственных групп. При всей неопределенности различий между параллелизмом и конвергенцией (критерием служит различие или общность исходной изменяющейся генетической структуры (Шмальгаузен, 1939; Шаров, 1968)) наиболее близко к истине представление о первом как частном случае второго, «когда сходство проявляется наиболее полно на основе гомологичных структур» (Шарова, 1973). Под параллельной изменчивостью понимают одинаковую реакцию организмов на идентичные воздействия среды, включая как гомологическую изменчивость так и конвергентное сходство (Максимов, 1976). В этом плане представляет интерес нахождение сходных черт в характере изменчивости параметров популяций викарирующих полиморфных видов и подвидов хариусов, населяющих обширные территории Евразии между 42 и 73° с.ш.

Прежде чем перейти к изложению материала, необходимо остановиться на мнении Пивнички и Хенсела (Pivnicka, Hensel, 1978) относительно статуса сибирского хариуса как подвида *Thymallus thymallus* (L.). Ревизия систематического положения хариусов этими авторами построена на сопоставлении 2 счетных и 7 пластических признаков при помощи CD для ряда популяций Европы и Сибири, преимущественно по литературным данным. Недостатки такого анализа заключаются в недоучете индивидуальной, половой, сезонной, годовой, размерно-возрастной изменчивости исследованных признаков, в невнимании авторов к таким видоспецифичным показателям, как темные полосы, окаймляющие брюшную часть тела у сибирского хариуса, окраска, величина и форма спинного и брюшных плавников, длина предглазничного отдела головы, положение челюстей относительно глаза и др.

Нужно сказать, что даже основываясь на различиях в обычных морфометрических признаках у европейского и сибирского хариусов в зоне перекрывания их ареалов (р. Кожим, VII-VIII 1973-1974 гг. по 25 экз. средней длиной

26,2 и 26,9 см при одинаковом соотношении полов), приходится признать их видовую обособленность. Так, из 50 исследованных признаков «реальные» различия ($t > 3.0$) обнаружены в 33, в 18 из них выше 6,0 (среднее 11,6), причем в 7 признаках коэффициент SD превышает 1,28: в количестве жаберных тычинок – 3,6, в антедорсальном расстоянии – 1,96, длине головы – 1,76, длине рыла – 1,72, высоте задней части спинного плавника – 1,82, его длине – 1,66, длине брюшных плавников – 1,43. Пользуясь определительной таблицей таксономически близких форм в стыковых районах ареалов (Матвеев, 1972) и учитывая редкость гибридных особей, приходим к выводу о видовом статусе данных популяций хариуса, обитающих в практически одинаковых условиях одной реки. Расхождения внешнеморфологических признаков европейского и сибирского хариусов вне стыка ареалов, естественно, выше описанных (к тому же они прекрасно различимы на глаз без подсчетов и промеров).

Популяционная структура У европейского хариуса *Th. thymallus* (L.) живущего в разнотипных водоемах с достаточно холодной и чистой водой от Уэльса до Урала и от северной Италии или южных районов Югославии до севера Норвегии, отмечены 3 экотипа – ручьевого, речного и озерного с группой популяций из мелких рек, образующих ряд непрерывных переходов между ними (Зиновьев, 1967, 1970, 1976). К ручьевому экотипу относится большинство популяций из рек и ручьев бас. рек Камы, Волги, не связанных с более крупной рекой, пригодной для жизни хариуса. Они характеризуются невысокой численностью, коротким жизненным циклом (до 4-5 лет), раннеспелостью (2-3 года, 14-20 см), низкой плодовитостью (0,3-2,0 тыс. икр.), замедленным со 2-го или 3-го года жизни ростом, «воздушным» типом питания и рядом морфологических особенностей – низкими значениями счетных элементов, короткой головой и др. Популяции, относящиеся к речному экотипу, выделяются сравнительно высокой численностью, длинным (до 10 лет и более) или средним у обитателей полугорно-равнинных рек жизненным циклом, поздним созреванием (4-6 лет, 25-30 см), высокой плодовитостью (см. табл. 5), быстрым или средним ростом, бентическим типом питания. Рыбам этой группировки свойственны длинноголовость и максимальные значения счетных элементов. Озерно-прудовые хариусы, наименее распространенные в Прикамье, но широко представленные на севере и других районах ареала как озерные и озерно-речные, отличаются высокотелостью, минимальными значениями счетных признаков, средней продолжительностью жизни (до 8-10 лет), невысоким темпом роста, низкой численностью (не всегда). Такие или близкие типы популяций встречаются и в других точках ареала вида. К примеру, в большинстве районов Скандинавии, Кольского полуострова, Припечорья, в водоемах Балканского полуострова доминируют длинноцикловые популяции и соответственно речные и озерные экотипы. Для Кольского полуострова и Карелии зарегистрированы 3 экологические формы – речная, озерно-речная и озерная (Смирнов, 1975), хотя их сравнительный анализ не проведен. В наиболее густонаселенных странах Западной и Центральной Европы обычны коротко- и средненикловые популяции – ручьевого, озерно-прудового экотипы и субэкоцикл полугорно-равнинных рек; подтверждают это многочисленные данные о раннем созревании здесь хариуса (обзор сделан ранее – Зиновьев, 1971).

Естественно, что полностью идентичных популяций, вида не существует. Так, расхождения между 50 сопоставленными популяциями хариуса (из них 20 вне пределов России, а 15 относятся к водоемам Западной и Центральной Европы – в Румынии – Vasiliu, 1967, Югославии – Jancovic, 1960, Польше – Solewski, 1960, 1963,

Witkowski, 1975, Witkowski, Kowalewski, 1979, Чехословакии – Oliva, Naiksatam, 1979, во Франции в бас верхней Роны – Surte et al., 1986) охватывают 30-82% признаков, причем различия между представителями разных экотипов затрагивают свыше 50% признаков и по величине обычно больше межпопуляционных в пределах одного экотипа или популяций однотипных водоемов разных районов ареала. Близкое явление было отмечено Бэнереску (Banarescu, 1958), указавшим на наличие в румынском отрезке Дуная 29 изолированных популяций хариуса (без их сравнительного анализа) как градации дорасового порядка и материал для дальнейшей дивергенции вида.

Таким образом, европейский хариус обладает довольно сложной экологической структурой и, несмотря на отсутствие очевидных подвидов, приуроченных к определенным точкам ареала, может быть признан политипическим видом.

Еще более сложная система разнотипных популяций присуща сибирскому хариусу. Помимо общепринятых подвидов – западно- и восточносибирского, амурского, черного байкальского (Свстовидов, 1936; Берг, 1948), выделены 2 подвида А.Н. Гундризером (1967, 1975) – озерный саянский *Th. arcticus lacustris* с одним племенем тоджинского хариуса и зубастый сибирский хариус *Th. arcticus dentatus*. Необходимо отметить экологическую дифференциацию популяций в Ангаре (Егоров, Ильясова, 1958; Егоров, 1969), наличие мелкой и крупной рас в р. Витим (Калашников, 1970), озерной и речной форм в водосмах Куандо-Чарского водораздела (Томилов, 1954), ряда экологических форм в пределах Якутии (Кириллов, 1972). Короткоцикловые популяции свойственны верхнему течению р. Лены (не более 30 см, 300 г) близкие ручьевому экотипу европейского хариуса, тогда как в среднем и нижнем течении реки (с притоками) обычны длиннотиловые популяции. То же характерно для Енисея (в оз. Нойон-холь и ряде других озер бассейна Большого Енисея известны короткоцикловые популяции) и в меньшей мере для притоков Оби. В бассейне Амура имеется ряд форм хариусов: ручьевые (мелкие, пятнистые), речные (среднецикловые и длиннотиловые, тусклоокрашенные, либо яркие), озерные, низкотельные и высокотельные, быстрорастущие и медленнорастущие. Изложенные выше разнообразные взгляды на видовую структуру рода *Thymallus* также отражают недоучет высокой экологической изменчивости, параллелизм независимо от генетической близости или отдаленности, а также разновременности инвазий в водоемы проживания в настоящем.

Следовательно, практически для каждого подвида сибирского хариуса характерна дифференциация на 2-3 экологические формы, аналогичные таковым европейского хариуса, причем в ряде случаев таксономическая оценка совпадает с экологической. Вполне закономерно предполагать подобное межпопуляционное расслоение также для хариусов североамериканского континента и Монголии (показано выше). Весьма интересно, что короткоцикловые популяции европейского хариуса приурочены к мелким речкам, ручьям, иногда прудам, у сибирского же хариуса – к некоторым высокогорным озерам (в том числе в бас. Байкала), верховым участкам рек (Лена, Витим), к некоторым полустепным речкам (притоки Онона) или полугорно-равнинным речкам (притоки Селемджи, Дубакит). Очевидно, что экологическая обстановка во всех перечисленных и прочих случаях далеко не одинакова. Тем не менее из комплекса причин, приводящих к образованию короткоцикловых популяций, наиболее важными представляются низкая температура воды и ограниченность территории при прекращении (или сокращении) генного обмена с соседними популяциями, что усугубляется, ускоряется в последнее время

деятельностью человека. Вместе с тем только экстремальные температурные условия не производят такого эффекта, поскольку севернее 60° с ш. короткоцикловых популяций пока не зарегистрировано. Возможно и то, что пессимальные величины факторов среды для одного вида различны в разных ландшафтно-географических зонах арсала.

Половой диморфизм Помимо параллелизма в характере микроэволюционных процессов всех видов хариусов у них весьма однотипны половые различия, что давно было подмечено А.Н. Световидовым (1936). Наиболее рельефно они проявляются в большей у самцов длине спинного, брюшных, анального плавников и высоте задней части первого из них. Обычно верхний профиль тела взрослых самцов круче изогнут, тогда как нижний почти прямой при равных очертаниях или большем изгибе брюшной стороны тела самок. Кроме того, в ряде случаев расхождения хорошо заметны в антедорсальном, антевентральном, вентроанальном расстояниях, диаметре глаза, ширине верхней челюсти – больших у самок, а также антеанальном расстоянии, ширине лба и длине нижней челюсти – больших у самцов. Иногда проявляются половые различия кроме указанных признаков в длине рыла, высоте хвостового стебля (Черешнев и др., 2002) – больше у самцов восточно-сибирского и камчатского хариусов и ряде других показателей. Степень выраженности и момент появления вторичнополовых признаков являются популяционными признаками. Интересно, что в водоемах с невысокой плотностью популяции различия между самцами и самками менее значительны (полугорно-равнинные реки, некоторые речки и ручьи). У короткоцикловых популяций расхождения по полу становятся заметными при длине (по Смитту) 14-16 см, в среднецикловых популяциях – около 20 см и в длиннотелых – более 20 см, иногда свыше 25 см, а в условиях Заполярья и более 30 см, т.е. на 2-4-м годах жизни, иногда позднее, в сезон, предшествующий первому нересту или непосредственно перед ним. С возрастом они увеличиваются.

Практически у взрослых особей любого типа популяций всех видов, подвидов и форм хариусов пол определим внешне без вскрытия по форме и величине спинного и анального плавников и увеличенному у самок мочеполовому сосочку, часто прилегающему к анальному плавнику. Последнее с максимальной полнотой выражено у восточносибирского хариуса.

Размерно-возрастная изменчивость Как известно, характер размерно-возрастной изменчивости более связан с экологической спецификой вида, нежели с его положением в системе (Меньшиков, 1951). Естественно, что у хариусов, весьма сходных по образу жизни, питанию, росту, размножению, структуре популяций, сходство еще более значительно. Разница наиболее заметна лишь в видоспецифичном признаке – длине рыла, увеличивающемся с возрастом и ростом у европейского хариуса и уменьшающемся или неизменном у разных популяций и подвидов сибирского. В большинстве остальных признаков изменчивость однонаправленна, что, однако, не сглаживает видовые различия (к примеру, в величине спинного или брюшных плавников). Следовательно, видовые расхождения появляются уже в раннем возрасте и в дальнейшем увеличиваются за счет различий в степени изменения одноименных признаков (Зиповьев, 1980). Направление изменчивости одинаково у ручьевых и речных популяций обоих видов, однако ее величина меньше в первом случае и пик приходится на более ранние этапы онтогенеза (1-2 года), тогда как в длиннотелых популяциях растягивается на 3-4 года жизни, а в заполярных и

высокогорных местообитаниях и более Амплитуда изменчивости большинства признаков с возрастом уменьшается однотипно у представителей разных таксонов и форм рода. Описанные ранее размерно-возрастные преобразования феноблика хариусов (Зиновьев, 1963, 1980) подтверждены на примере восточно-сибирского и камчатского хариусов (Черешнев и др., 2002) и отчасти монгольского хариуса (Баасанжав, Дгебуадзе и др., 1983).

Судя по указанному, данным остеологии, гистологии, морфофизиологии, биологии, экологии хариусовые обладают широким спектром параллелизмов, весьма близких к таковым у других лососевых рыб. Слабая изученность экотипической расчлененности вида может приводить к неоправданному выделению видов и подвидов. Представляется целесообразным сопоставление амплитуды внутривидовой изменчивости с дифференцировкой отдельных экологических форм и внутривидовых таксонов.

ГЛАВА 4. ОСТЕОЛОГИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

Литературные сведения по остеологии хариусовых немногочисленны (Чернавин, 1923; Norden, 1961; Тугарина, 1972, 1981; Тугарина, Дашидоржи, 1972), причем данные по изменчивости скелетных элементов практически отсутствуют, хотя необходимы для определения их таксономической ценности, решения ряда спорных вопросов систематики и установления места группы в ряду лососевидных. Для выяснения параметров индивидуальной и размерно-возрастной изменчивости некоторых остеологических признаков и возможности их применения в видовой и подвидовой диагностике исследовано 150 скелетов головы 3 видов хариусов длиной 150–450 мм (особи длиной менее 20 см в сравнительный анализ не включены). Прочие части скелета анализировались у 20 экз. Материал обработан по обычной методике (Шалопникова, Клюканов, 1974), кроме того сделаны промеры 15 костей черепа, широко используемых в систематике. Результаты опубликованы (Русских, Зиновьев, 1976, 1977, 1979; Русских, 1978, 1981, 1988, 2003).

Видовые особенности в скелете. Видоспецифичность костных структур проявляется лишь в их конфигурации и размерах.

Неврокраниум европейского хариуса низкий, узкий и вытянутый с небольшим изгибом в основании. Череп монгольского хариуса отличается массивностью всех отделов и максимальным для хариусовых развитием этмоидального хряща, что отмечалось и ранее (Тугарина, Дашидоржи, 1972). Западносибирский и восточносибирский хариусы выделяются широким и высоким в слуховой области черепом с сильно изогнутым *parasphenoidum*. Обонятельный отдел узкий, короткий и высокий (рис. 1).

Среди покрывных костей значительные межвидовые различия проявляются в форме и величине *mesethmoidum*, *vomer*, *lacrimal* (рис. 2). Европейский хариус характеризуется наибольшей относительной длиной этих костей. Нижний край слезной кости несколько вогнут, сочленовный отросток расположен почти посередине верхнего края, передний конец слегка заострен. Сошник с длинной рукояткой, ширина которой часто превышает ширину головки. Зубы развиты слабо. Мезетмоид длинный и узкий с неровным задним краем и слабо выраженными лопастями в передней части.

Рис. 1.

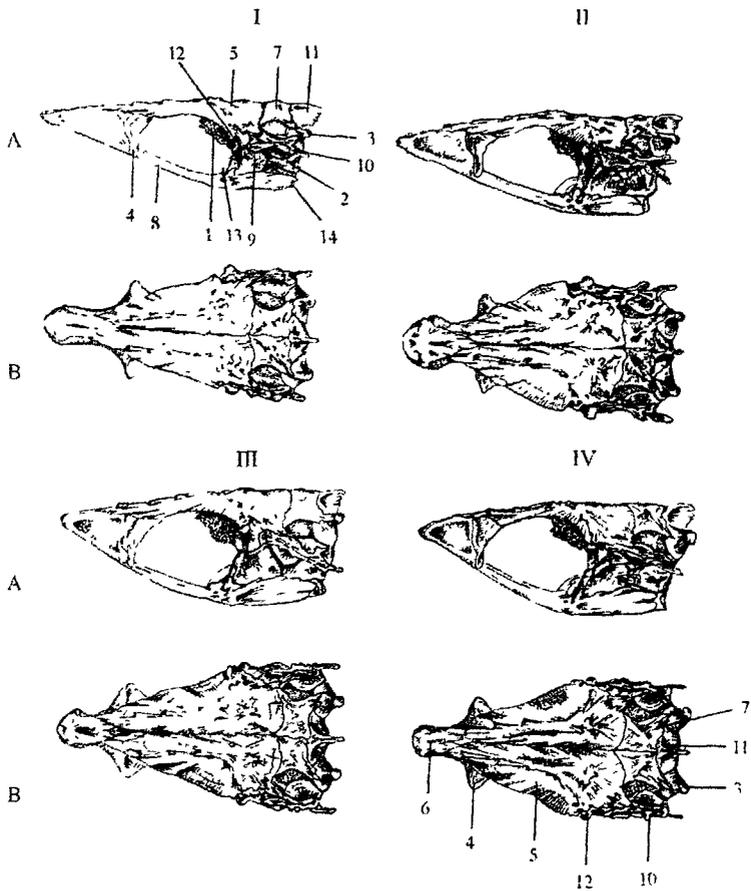


Рис 1. Черепа харнусов: I - европейского (длина основания 63,0 мм), II - монгольского (длина основания 57,8 мм), III - западносибирского (длина основания 38,7 мм), IV - восточносибирского (длина основания 48,5 мм). Обозначения: А - вид с боку, В - вид сверху; 1 - alisphenoideum, 2 - exoccipitale, 3 - epioticum, 4 - ethmoidale laterale, 5 - frontale, 6 - mesethmoideum, 7 - parietale, 8 - parasphenoideum, 9 - prooticum, 10 - pteroticum, 11 - supraoccipitale, 12 - sphenoticum, 13 - basisphenoideum, 14 - basioccipitale.

У монгольского хариуса – *Th brevirostris* Kessler указанные кости толще и крупнее. Слезная кость почти прямоугольной формы с отростком, отходящим от переднего края. Головка сошника массивная с многочисленными крупными зубами, рукоятка узкая и короткая. Мезетмоид широкий спереди и клиновидно заостренный сзади имеет хорошо развитые лопасти.

Сибирскому хариусу – *Th arcticus* (Pallas) свойственна некоторая выпуклость нижнего края слезной кости, что вместе с заостренностью заднего конца приближает ее форму к треугольной. Отросток также смещен вперед, но относительно крупнее, чем у монгольского хариуса. Сошник мал, рукоятка его короткая с выраженным вертикальным гребнем. Мезетмоид сравнительно короткий, задний край его часто разделен на 2 лопасти.

Менее заметны видовые особенности в форме dentale, maxillare, cleithrum. Dentale европейского хариуса имеет больший угол схождения лопастей, причем конец верхней проецируется не далее середины нижней. Как известно, зубы развиты слабо. У монгольского хариуса эта кость длинная, клиновидная, с многочисленными мощными зубами. Верхняя лопасть лишь на 1/4 короче нижней. Dentale сибирского хариуса отличается заметным изгибом верхнего края, расширяющейся назад верхней лопастью, которая короче нижней на 1/3.

Отмеченные Тугариной и Дашидоржи (1972) отличительные особенности формы заглазничных костей и табулярий монгольского хариуса в сравнении с байкальским на наш взгляд несущественны ввиду чрезвычайно высокой индивидуальной вариабельности этих элементов. Вместе с тем к видовым показателям можно отнести строение основной затылочной кости, форму и величину рудимента проатласа. Для других элементов скелета не отмечено видовой спецификации из-за значительной индивидуальной изменчивости или высокой стабильности.

Подвидовые различия в скелете Существенных расхождений в относительной величине и форме костей черепа у западно- и восточносибирского хариусов не наблюдается. Однако мезетмоид у представителей первого подвида заметно длиннее и невробраниум в слуховой области выше. Небольшие различия имеются в форме лобной и слезной костей. Так, восточносибирский хариус выделяется развитыми костными гребнями на лобных костях и более выпуклым нижним краем lacrimale. Различия ряда костных структур отмеченные П.Я. Тугариной (1981) у черного и белого байкальских хариусов в большинстве случаев статистически недостоверны, либо настолько велики (ширина черепа на уровне prefrontale и sphenoticum), что заставляют предполагать ошибку или опсчатку, а в остальных случаях укладываются в рамки индивидуальной, межпопуляционной и онтогенетической вариабельности параметров.

Размерно-возрастная изменчивость. Практически все исследованные измерительные признаки изменяются в онтогенезе даже у взрослых половозрелых рыб, причем по разному для разных популяций и таксонов трех видов (Русских, Зиновьев, 1977). Лишь длина сошника, высота и ширина hyomandibulare увеличиваются во всех случаях. Длина основания черепа (относительно длины тела) уменьшается у европейского и сибирских хариусов и не изменяется у монгольского. Изменения с ростом в длине frontale, высоте dentale и, возможно, ряда других признаков видоспецифичны, однако для окончательных суждений, как и по поводу стабильности и величины подвидовых особенностей необходимы дополнительные данные.

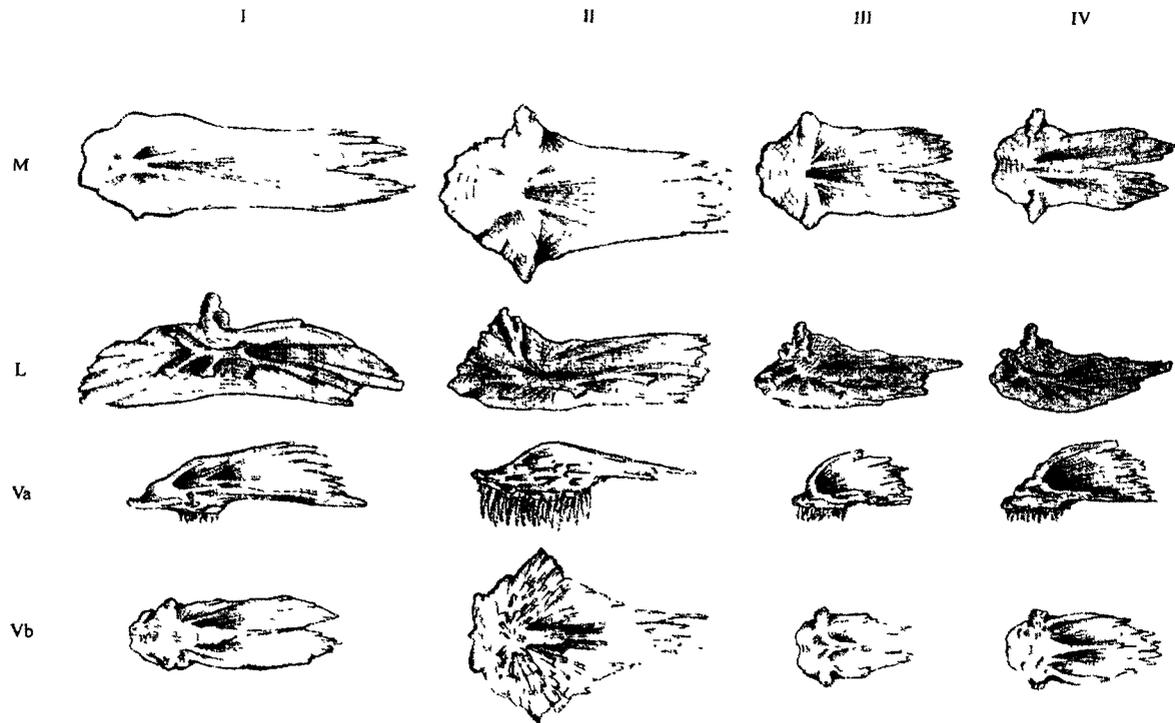


Рис. 2. Типичная форма mesetmoideum (M), lacrimale (L), vomer (V; a – вид сбоку, b – вид сверху) хариусов: I – европейского, II – монгольского, III – западносибирского, IV – восточносибирского.

Возрастным изменениям подвержена и форма костей головы, особенно покровных. К примеру, в процессе роста соотношение высоты и длины *suboperculum* у европейского и сибирского хариусов увеличивается и уменьшается у монгольского.

Индивидуальная изменчивость Наиболее высоки индивидуальные вариации в форме и размерах дермальных окостенений. Количественно варьирует только число лучей жаберной перепонки, костей окологлазничного кольца, позвонков и табулярий. Количество последних весьма изменчиво и колеблется от 2 до 7 с каждой стороны, причем часто слева и справа не совпадает, хотя Л.С. Берг (1940) указывает на присутствие 3 *tabularia* у представителей рода *Thymallus*.

Значительна изменчивость костей жаберной крышки, особенно у сибирского хариуса, язычной пластинки, костной хвостовой пластинки. Из крышечных костей максимальны отклонения в величине и форме *suboperculum*, прежде всего ее отростка. Амплитуда варибельности индексов костей может достигать 10-15% (длина верхней челюсти, высота подкрышки, предкрышки, ширина крышечной кости), хотя обычно не превышает 4-7%. Наименее изменчивы хондральные окостенения: сочленовная, квадратная, крыловидные кости.

ГЛАВА 5. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

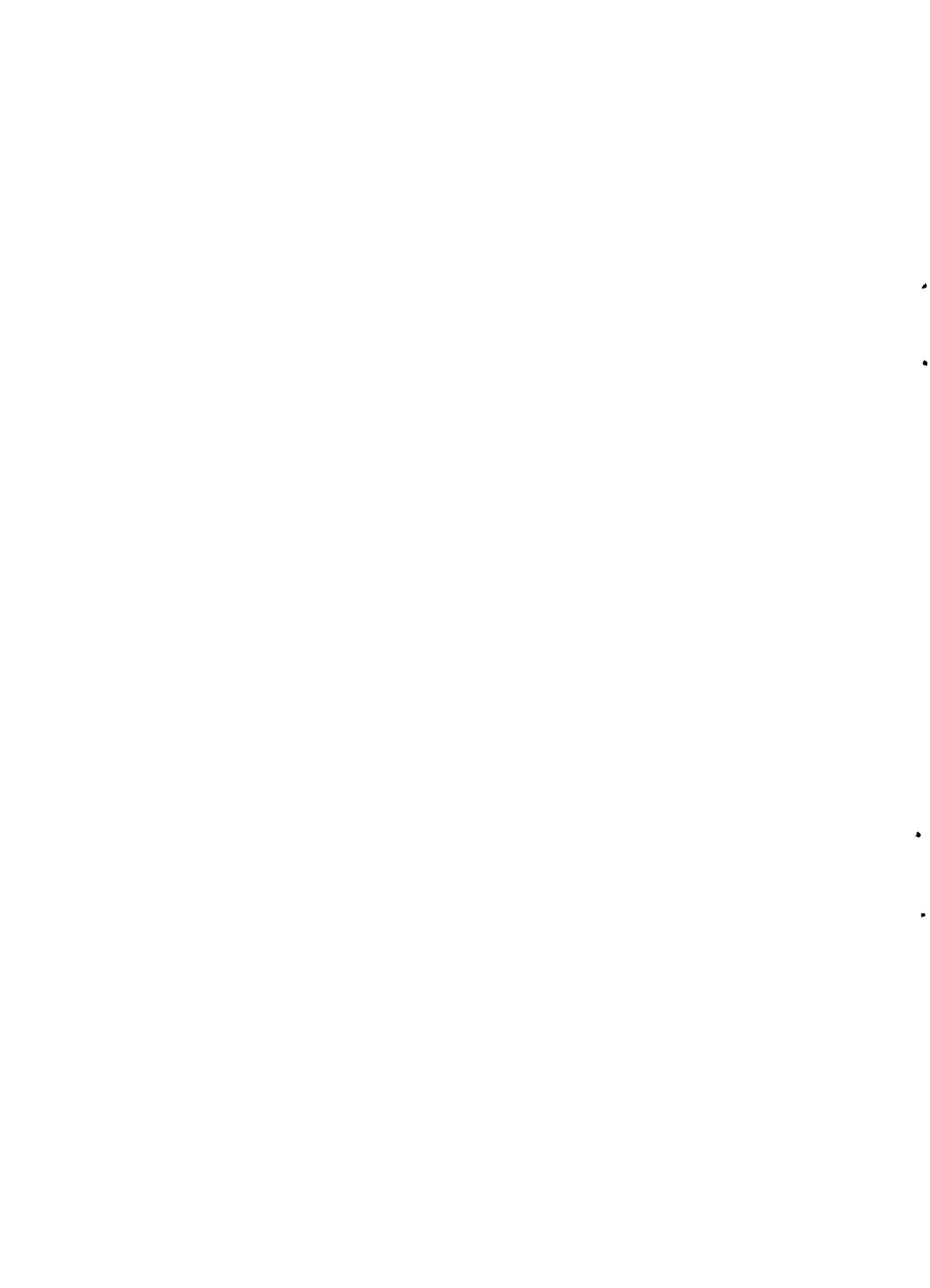
Метод морфофизиологических индикаторов довольно широко используется в экологии рыб (Шварц, 1958; Добринская, 1964; Шварц и др., 1966; Божко, 1969; Смирнов и др., 1972, 1974 и мн. др.), однако детальных исследований разных форм их индивидуальной и групповой изменчивости еще немного. Практически нет сведений о лабильности экстремумов и среднепопуляционных значений органометрических признаков в ряду поколений, хотя они необходимы для экоморфологии и внутривидовой таксономии. Подобные данные отсутствуют и по европейскому хариусу, для которого определены лишь некоторые показатели (Corti, 1949; Solewski, 1960; Vasilii, 1967; Lusk, 1969; Lusk, Skacel, 1978) и их половая и возрастная динамика (Зиновьев, 1973, 1979).

Хронографические, сезонные, половые и межпопуляционные изменения морфофизиологических признаков хариуса прослежены у представителей разнотипных популяций бассейна Камы (ручьевого экотип – рр. Пыж, Сосновка, Васильевка, Межевая Утка и речной экотип – рр. Вильва, Сылва и др.) в течение 1972-2002 гг. (свыше 2000 экз. каждого экотипа). Заключаются они в следующем:

1. Индивидуальная варибельность максимальна у молодых рыб до половой зрелости, затем уменьшается (кроме индексов гонад и печени). У взрослых особей среднецикловых популяций она выше, чем у представителей ручьевого экотипа. Изменчивость в индексе веса селезенки достигает двадцатикратной величины и трех-, пятикратной – для печени, почек, сердца.

2. Амплитуда индивидуальных колебаний морфофизиологических признаков в разные годы наблюдений сохраняется, но средние обычно сдвигаются в сторону смещения одного из экстремумов. Годовые отклонения среднепопуляционных значений выше у речных хариусов, нежели у ручьевых и равны в весе печени, селезенки и желудочка сердца (соответственно до 50, 90 и 18% от нижнего предела среднегодовых значений признаков).

3. Годовые вариации, одноименных показателей не идентичны в



По-видимому, преждевременно говорить о видовой или подвидовой специфике исследованных показателей у хариусов и включать их в диагноз этих таксонов. Во избежание обесценивания материалов в экологических исследованиях по органометрии рыб должны быть указаны даты сбора рыб в пробах, размеры, вес, пол и возраст и состояние материала – в свежем или фиксированном виде.

ГЛАВА 6. ОКРАСКА И ФОРМА СПИННОГО ПЛАВНИКА ХАРИУСОВЫХ, ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

К настоящему времени в нашей картотеке собрано более 3,5 тысяч подсушенных спинных плавников хариусов почти всех таксонов из более чем 100 изолированных друг от друга местообитаний. Ранее автором была высказана мысль, что «все исследованные виды и подвиды (к тому времени были материалы из 410 плавников, в том числе западно- и восточносибирского, амурского подвидов) хариусов достаточно хорошо различаются по окраске спинного плавника (D), следовательно она может использоваться в качестве диагностического признака» (Зиновьев, Богданов, 1976). Впоследствии эта идея была развита и углублена А.Н. Макоедовым (1983, 1987, 1989, 1999), прежде всего на основе анализа многих популяций хариуса северо-востока России (Скопец, 1990; Курлыкова, Макоедов, 1995; Макоедов, Курлыкова, 1999; Черешнев и др., 2002 и др.). Естественно, что наиболее близко соответствие указанного выше вывода для 3 видов хариусов – европейского (полосы рельефны, черного цвета, а красные пятна в виде полос уступают по площади и четкости рисунка черному цвету, с возрастом последний становится фоном, а красные, бурые пятна неопределенной формы разрастаются и превращаются в доминирующие), монгольского (тусклые немногочисленные бурокрасные пятна из 3-4 полос на сером и у крупных на черном фоне в задней половине плавника) и сибирского (все многоцветье красных пятен и полос, либо задней части плавника – западно-сибирский и байкальский подвиды, либо по всей его поверхности – все остальные таксоны и формы).

Рисунок на спинном плавнике появляется, как правило, незадолго до созревания и первого нереста, обычно при длине 12-15 см у европейского хариуса (в заполярных популяциях позднее), у монгольского длинноциклового хариуса, у байкальских черного и белого хариусов по достижении 20 см. У других таксонов и экоформ сибирского хариуса также между указанными величинами. Для карликовых короткоцикловых популяций и экотипов это происходит раньше и формирование взрослых вариантов окраски быстрее независимо от таксона.

Размерно-возрастные изменения окраски проявляются однотипно у разных популяций и таксонов: в увеличении насыщенности окраски, увеличении размеров глазчатых и других пятен (красных, бурых, оранжевых, изумрудных, сизых) и красных полос, их яркости, рядов полос, нередко в превращении темных пятен-полос в размытую фоновую окраску. Появление «взрослой» окраски происходит при разной длине и в разном возрасте, обычно в соответствии с принадлежностью популяции к коротко-, средне- или длинноциклическому типу (Зиновьев, Богданов, 1976). Интересно, что молодь всех евразийских (и североамериканских) хариусов имеет однотонно серый спинной плавник, но по достижении длины 10-15-20 (до 30) см она изменяется и становится специфичной на уровне подвидов и видов

У европейского хариуса на серо-желтоватом фоне располагается 3-5 черных полос, перемежающихся с рядами обычно небольших красных пятен с светлыми ореолами У самых крупных особей, особенно в Заполярье черные пятна сливаются, образуя темный фон, а красно-бурые пятна также сливаются, образуя широкую по всем межлучевым перегородкам (особенно в задней части D) полосы разнообразной формы. По передне-верхней стороне D у них проходит красно-буро-оранжевая широкая полоса. Количество красных и черных полос обычно 3-4, но нередко доходит до 6.

Окраска монгольского хариуса близка таковой европейского, сходна с описанной, но заметно бледнее и с примесью зеленоватого цвета. Количество рядов красно-бурых пятен чаще всего 3-4, редко достигает 5. Возрастная динамика слабее остальных таксонов хариусовых. У короткоцикловых озерных высокогорных популяций вида окрашивание D происходит раньше (16-18 см), но количество бурых полос также не более 3-5, цвета заметно ярче и несколько иная форма пятен.

У западно-сибирского хариуса рисунок D составлен из рядов округлых четких красно-бурых пятен на серо-сизом или темном фоне на задней половине плавника, хотя иногда заходят и на переднюю половину, чаще в озерных популяциях (оз. Марка-Куль, Пойон-Холь и др., рр. Кальджир, Сосьва). Естественно, что окраска D байского хариуса существенно отличается от таковой хариуса р. Харбей и других заполярных местообитаний подвида, хотя и сохраняет черты подвида. Обычно на юге ареала независимо от типа популяций пятна крупнее и ореолы вокруг них шире. Количество рядов пятен варьирует от 3 до 5, у крупных особей (более 35-40 см) до 6-8. Крайне редко пятна на 2-3 последних межлучевых перепонках преобразуются в несплошные полоски.

Окраска D черного байкальского хариуса складывается из 3-5 рядов крупных красно-бурых пятен от второго-четвертого ветвистых лучей, чаще расположенных хаотически. Бордюрная полоса по верхнему краю лучей плавника иногда есть, нередко отсутствует. В монографии А.Н. Макоедова (1999) окраска D у байкальского хариуса (без указания принадлежности к определенному таксону) передана неверно. Следует отметить, что D белого байкальского хариуса окрашен сходно с черным, но тусклее по цвету, содержит меньше полос и охватывает меньшую часть плавника (обычно от 4-5 ветвистого луча, а вперед иногда заходят совсем слабоокрашенные неясные пятна).

Восточно-сибирский хариус характеризуется черно-лиловым D с сильно вытянутыми красно-бурыми (иногда с фиолетовым отливом) пятнами, обычно в виде полос на последних 4-7 межлучевых перепонках. Отмечены значительные межпопуляционные различия особенно в западной части (Таймыр, Лена) и восточной части ареала, прежде всего по фоновой окраске, вытянутости и ширине красных полос и количеству рядов пятен (от 3-5 до 6-8, редко больше).

Окраска D камчатского хариуса очень сходна с таковой восточно-сибирского, за исключением редкости полос в задней трети плавника (если они есть, то обычно несплошные и охватывают не более 4-5 перепонку, чаще 1-3 последние). Наблюдается высокая размерно-возрастная изменчивость окраски D, как и у предшествующего подвида, окрашивание появляется с 15-17 см. Количество рядов пятен колеблется от 3-5 у рыб длиной 17-30 см и до 7-10 у самых крупных особей. В последнее время окраска D хариусов северо-востока России достаточно подробно описана (Макоедов, 1983, 1987, 1999; Скопец, 1990; Курлыкова, Макоедов, 1995; Черешнев и др., 2002 и др.).

Окраска D верхнеамурского хариуса близка окраске D хариусов Верхней Лены и бас. Витима, хотя характерная косая верхняя сплошная полоса красно-бурых пятен присутствует не всегда (реки Букукун, Агуца), также как бордюрная красная полоска (р. Бурей – Антопов, 2004), варьирующая по толщине и наличию и в других популяциях амурского хариуса. Сахалинский хариус по окраске D не отличается от нижнеамурского. С возрастом верхняя косая сплошная полоса от начала до конца D обычно сменяется и располагается ниже, чем у молодых рыб. Количество рядов полос в наших пробах не превышало 4.

Естественно, что существует огромная индивидуальная изменчивость окраски практически у всех таксонов и экоформ хариусов и нужна некоторая формализация для вычленения основных типов окраски, характеризующих указанные выше виды и подвиды. Есть даже мнение, что у европейского хариуса она является индивидуальной меткой хариуса, что на наш взгляд возможно лишь для популяций с невысокой численностью. Следует считать, что существует 5 типов расположения пятен и полос (черных у европейского хариуса и красных в остальных случаях): 1) линейное или параллельное основанию D (чаще у молодых особей); 2) волнистое или криволинейное (у большинства особей); 3) косолинейное; 4) шахматное; 5) хаотическое (чаще у байкальских и монгольского хариусов). Разные комбинации указанных типов с учетом отдельных пятен и полос создают более 100 вариантов окраски D. Крайне редко встречаются рыбы без пятен и полос на D.

Половой диморфизм в окраске D выражен слабо – ярче у самцов и крупнее пятна, констатированы чаще у европейского и западносибирского хариусов. Приведенные П.Я. Тугариной (1981) рисунки D являются лишь случайными вариантами, а не доказывают половых различий у байкальских хариусов.

Величина и форма D, несмотря на высокую индивидуальную вариабельность, видо- и подвидоспецифичны, хотя есть особенности ручьевых и озерных экотипов (низкий и короткий D). Половой диморфизм однонаправлен – у самцов больше длина основания и высота задней части плавника, у монгольского и белого байкальского хариуса эти различия слабы. Общеизвестны и возрастные преобразования D, так что разросшиеся задние лучи сложенного плавника могут доходить до жирового и даже до основания хвостового плавника, особенно у европейского, западно- и восточносибирского, а также у камчатского хариусов. Очертания D – заостренные у европейского, монгольского хариусов и округлые у всех остальных, хотя у самых крупных особей закономерность может нарушаться.

По поводу функции необычно увеличенного спинного плавника (особенно у самцов) существуют разные точки зрения. На наш взгляд она заключается в необходимости усиления килевой и стабилизирующей функций этого плавника в условиях быстрого течения в зоне обитания хариуса, а также в приобретении им добавочной функции руля горизонтальных поворотов. Самцы должны обладать большей поворотливостью и килеватостью в связи с большей зврифгией и большей затратой мышечной энергии во время нереста (поиск и защита территории, обслуживание нескольких самок и др.), что объясняет большую развитость у них спинного плавника и коррелятивно связанной с этой функцией длины основания (и толщины) анального плавника, а также с гипертрофией брюшных плавников.

Исходным типом спинного плавника явился сравнительно короткий, низкий и тускло окрашенный плавник, сохранившийся у монгольского хариуса, давший начало равновысокому крупному плавнику европейского хариуса и гипертрофированному плавнику большинства сибирских подвидов (Зиновьев, Богданов, 1976).

Дополнительные аргументы в пользу этого пути эволюции приведены А.Н. Макошовым (1983, 1999 и др.).

ГЛАВА 7. БИОЛОГИЯ ХАРИУСОВЫХ РЫБ

7.1. ВОЗРАСТ И РОСТ

К настоящему времени известно более 500 исследований по возрасту, структуре популяций и росту хариусовых рыб, подавляющее большинство из них основано на анализе чешуйного материала. Сравнение возраста, определенного по чешуе и отолитам дает сходные результаты до 7-8 лет у хариусов Аляски (Mc. Cart et al., 1972; Creig, Paulin, 1975; Sikstrom, 1983 и др.). в дальнейшем возможна недооценка возраста по первой из возрастрегистрирующих структур. То же показано на примере хариусов северо-востока России (Скопец, Прокопьев, 1990; Скопец, 1993). «Обычно отолиты продолжают образовывать достаточно ясные «кольца» на протяжении всей жизни рыб, тогда как чешуи образуют «компактную кромку», которая делает кольца неразличимыми (De Bryan, Mc. Cart, 1974, цит. по Armstrong, 1986). Максимальный возраст хариусов, определенный по чешуе не превышает 10-14 лет (до 16 лет – Петров. 1933), а по отолитам достигает 18-22 лет (Armstrong, 1986). Тем не менее пока никем не доказано, что зоны на отолитах старшевозрастных рыб являются годовыми. Наши исследования по европейскому хариусу и ряду популяций с крупными особями сибирских подвидов дают почти полное соответствие (85-97%) по данным чешуеметрии и отолитам до 9-10 летнего возраста. Затруднения могут вызывать лишь заполярные и приполярные (либо высокогорные) популяции с крайне замедленным ростом, для которых характерны: малое количество склеритов в годовой зоне и печатная фиксация годовых колец из 1-2 склеритов «зимней» зоны. Поскольку особи длиной более 48-50 см встречаются редко, считаем склеритометрический метод наиболее удобным и вполне адекватным при анализе роста, хотя для определения предельных значений возраста желательнее сопряжение этих данных с отолитометрией, либо с результатами анализа других возрастрегистрирующих структур.

Определение возраста по чешуе обычно не вызывает сомнений, годовые зоны выражены отчетливо, что отмечалось давно (Hutton, 1923; Световидов, 1931, 1936; Platts, 1935; Jones, 1953 и мн. др.). Вместе с тем есть 2 затруднения: 1) наличие у части особей, особенно в южных районах ареалов «мальковых» колец (Jones, 1953; Balon, 1962; Зиновьев, 1967; Михель, Зиновьев, 1976) и 2) возможность отсутствия регистрации первой годовой зоны из-за ухода мальков на зимовку с неполностью сформированным чешуйным покровом (до 40-50 мм), чаще всего в условиях короткого вегетационного периода в Арктике (Богданов, Михель, Зиновьев, 1978), и некоторых водоемах Аляски (Task, цит. по Armstrong, 1986). И в том и в другом случае возможны объективные ошибки в определении возраста в 1 год. Естественно, что определенную роль в объективности возрастных оценок играет зона изъятия чешуи, причем оптимальной является та, где чешуя появляется раньше и она крупнее (на ней и больше склеритов), а также реже резорбируется (Grande, 1964; Vlachuta et al., 1986; Meunier, 1988 и др.). Нами избрана зона под первой 1/3 D в первом-третьем рядах над боковой линией, которая удовлетворяет всем указанным требованиям.

Морфология чешуи хариусов исследовалась многократно, но наиболее подробно в кандидатской диссертации С.Э. Коротасовой по хариусам Приуралья (2003).

Общая продолжительность жизни хариусов обычно не превышает 10-11 лет, иногда 13+ (49 см, Otterstrom, 1914) до 14+ (55 см, Somme, 1935) и 16 лет (Петров, 1933), в водоемах северо-востока России до 14-18 (20) лет (Скопец, Прокопьев, 1990; Скопец, 1993; Черешнев и др., 2001), в водах Аляски – до 22 лет (по отолитам, Armstrong, 1986). Отдельные особи в прошлом доживали до более «преклонного» возраста, достигая при этом веса 6,5 кг в оз. Траун (Борне, цит. по Jancovic, 1964), 4,6 кг в оз. Пиелисарви (Готтберг, цит. по Бергу, 1948), 3,3-4,25 кг в Северной Швеции (Smitt, 1895), 2,75 кг в водах Норвегии (Huitfeldt-Kaas, 1917). В настоящее время существование столь крупных особей маловероятно, предельной величины следует признать длину (по Смитту) 55-62 см, вес 2-2,5 кг, хотя и такие особи крайне редки (встречаются в труднодоступных районах Урала, Сибири и Дальнего Востока). В Монголии и сейчас встречаются рыбы до 3-4 кг весом (оз. Хоттон и др. – Дашидорж и др., 1968).

Возрастная структура популяций всех таксонов и форм хариусов в настоящее время характеризуется доминированием рыб от 1 до 5+ лет, старшие особи редки, хотя в северных районах ареала р. *Thymallus* она сдвигается вправо на 2-3 года, а у байкальских хариусов (Тугарина, 1981 и др.), восточно-сибирского и камчатского хариусов до 10 лет (Скопец, Прокопьев, 1990; Скопец, 1993; Черешнев и др., 2001). В этих же пределах находятся популяции монгольского вида: в р. Каргы доминируют рыбы до 4-5+ лет (Гундризер, 1966; наши данные), в р. Дзабхан до 7+ лет (Тугарина, Дашидорж, 1972), в оз. Киндыкты-коль – до 10 (максимум 12+ лет: Гундризер, 1966; наши данные 70^x годов), в р. Моген-Бурен – до 9-10 лет (наши данные), в оз. Хоттон – более старшевозрастные рыбы. Практически повсеместно, кроме труднодоступных районов ареалов, происходит измельчение хариусов, сокращение возрастных рядов, все чаще численно преобладают молодые неполовозрелые особи. Естественно, что наиболее ограничен возрастная состав короткоцикловых ручьевых и озерных экотипов хариусов разных таксонов. Популяции хариусов речного экотипа из равнинных водотоков обладают промежуточными показателями между речными популяциями горных рек и ручьевыми.

Сопоставление линейного роста хариусов осложняется, помимо указанного выше (малые кольца, отсутствие регистрации первой годовой зоны, а также отбора чешуйных проб в разных участках тела рыб и одновременности сборов), использованием 5 различных промеров длины рыбы (общей – Lt, по Смитту – L_{sm}, до конца чешуйного покрова – I, длины по Смитту от вершины верхней челюсти, длины до основания средних лучей С) с наибольшими расхождениями первых трех измерений. При этом нередко в работах не указывается избранная длина рыбы. Анализ соотношения этих длин дан Е.А. Зиновьевым (1967), им и впоследствии несколькими авторами получены индексы перевода одних длин в другие (Naiksatam, 1971; Lusk, 1975; Lusk, Scapel, 1978; Михель, 1978; Witkowski et al., 1984; Зиновьев, Коротасова, 2003), что позволяет унифицировать полученные разнородные результаты. Оказалось, что видовые и экотипические расхождения хотя и существуют, но невелики, следовательно, для анализа роста возможно использование средних индексов, полученных на массе особей и популяций (Михель, 1978; Зиновьев, Коротасова, 2003).

Процессы линейного и весового роста у хариусов соответствуют общим для рыб закономерностям (Бердичевский, 1964): линейные приросты, как абсолютные,

так и еще более относительные с возрастом падают, а весовые увеличиваются. Показатели роста отражают как географические закономерности – максимальным темпом роста у европейского хариуса выделяются западные и южные популяции ареала (Великобритания, Франция, Италия и др.), минимальным – северные популяции Арктики, Субарктики (Норвегия, Фенноскандия, Полярный Урал, п/ов Канин и др.), в восточных и прочих районах ареала рост средний. Вместе с тем практически в каждом регионе есть медленнорастущие, средне- и быстрорастущие популяции. Обзоры по европейскому хариусу составлены (Somme, 1936; Seez, 1937; Bauch, 1955; Vasilii, 1967; Зиновьев, 1967, 1992; Hellowell, 1969; Wooland, Jones, 1975; Lusk, Scacel, 1975; Sedlar, 1978; Witkowski et. al., 1984; Анацкий, 1995; Коротаева, Зиновьев, 1997; Коротаева, 2003), эти данные есть и по другим представителям рода. Обычно замедленным ростом выделяются короткоцикловые популяции независимо от местоположения. Географические особенности роста объясняются преимущественно протяженностью вегетационного периода – от 8-10 месяцев на юге и западе ареала, до 2-3 месяцев на севере. Аналогичные закономерности проявляются и в других таксонах хариусовых рыб в частности, у аляскинского хариуса (Скопец, 1971), хотя особенности могут искажаться в связи с высокогорным местообитанием, что практически соответствует pessимальным условиям. Вместе с тем, для многих заполярных популяций характерен компенсационный рост, когда старшевозрастные особи сравниваются по размерам и по весу с южными популяциями. Естественно, что основными факторами, обеспечивающими темп роста являются состояние кормовой базы, количество, доступность и калорийность пищевых объектов, температурный режим для нормального функционирования пищеварительных ферментов, объем энергетических затрат на движение, питание, сопротивление течению и др.

Наиболее вариабельны показатели линейного роста в абсолютных величинах на третьем и шестом годах жизни, в относительном плане (% от максимальных значений) – на первом году жизни. Амплитуда колебаний веса, как у отдельных особей, так и в разнотипных популяциях обычно увеличивается с возрастом, сокращаясь в конце жизненного цикла скорее всего из-за малочисленности крупных рыб в пробах и вследствие естественного отбора крайних вариантов. Интересно, что до самого старшего возраста доживают чаще всего наиболее медленнорастущие особи в популяциях любого таксона, очевидно из-за вылова более быстрорастущих любителями или промыслом.

Среди наиболее быстрорастущих популяций и таксонов хариусов Евразии следует отметить представителей европейского вида из Великобритании, некоторых субальпийских и балканских популяций, белого байкальского хариуса, в меньшей степени черного байкальского хариуса, большинство остальных популяций обладает средними показателями, а низким темпом роста, как указывалось, в первую половину жизненного цикла обладают наиболее северные представители рода и в течение всей жизни, либо короткоцикловые популяции, либо длинноцикловые обитатели высокогорных озер.

Следует отметить, что помимо высокой индивидуальной пластичности ростовых показателей, чрезвычайно высока и межпопуляционная изменчивость. Зачастую в одном регионе соседние популяции различаются больше, чем в крайних районах ареала. Что касается полового диморфизма в линейном росте, то он крайне лабилен и динамичен – практически повсеместно самцы растут быстрее самок по длине и весу, однако различия (до 2-3 см в год после наступления половой зрелости) обычно статистически недостоверны, как отмечалось и ранее (Световидов, 1936).

Интересно, что чаще половые различия проявляются в популяциях с высокой численностью.

Анализ возрастной динамики соотношения $L_{sm}-R_{sq}$ свидетельствует о криволинейном (параболическом) характере зависимости длина рыбы – радиус чешуи, что было установлено еще А.Н. Световидовым (1936). Наиболее адекватным методом обратных расчислений был признан логарифмический, что подтверждено на примере европейского хариуса (Зиновьев, 1967), однако этот метод мало использовался при анализах роста (Красновская, 1939; Balon, 1962; Янкович, 1960). Были попытки обратных расчислений по методу Ф.И. Вовка (1955) Хохманом (Hochman, 1964), однако материал для построения эмпирической кривой (61 экз.) был явно недостаточен. Нами проверены оба этих метода на основании промеров более 1 тыс. хариусов. Оказалось, что зависимость «тело-чешуя» в линейном масштабе слабо параболическая, в логарифмическом – прямая, однако различия невелики и вполне приемлемый самый простой и употребимый метод расчислений – Е. Леа. Кривую по Вовку не удалось построить, так как корреляционное поле точек $L_{sm}-R_{sq}$ было близко к прямолинейной зависимости. Значительные расхождения в результатах реконструкции темпа роста обнаружались при работе по 4 секторам чешуи – переднему, переднему диагональному, боковому и заднему. Оказалось, что результаты расчислений роста по разным секторам чешуи хариуса различаются больше, нежели при расчислении роста разными методами по одному сектору (Зиновьев, 1967). Судя по сопоставлению эмпирического роста с результатами обратных расчислений данные по заднему и боковому радиусам завышены (в первые годы жизни), а по переднему занижены, по передне-диагональному ближе к совпадению. В связи с этим и более равномерным ростом в онтогенезе диагональный радиус признан основным для обратных расчислений хариусов (Зиновьев, 1967, Wooland, Jones, 1975; Коротчаева, Зиновьев, 1997 и др.).

Очевидной видовой или подвидовой специфики в темпе роста хариусовых, на наш взгляд, не обнаруживается. Во всех районах ареала рода *Thymallus* обнаруживаются указанные выше 3 группы популяций по росту: быстро-, средне- и медленнорастущие, хотя иногда предлагается даже 5 градаций – очень быстрый, быстрый, средний, медленный, очень медленный (Gertichova, 1978). Естественно, что в ряде случаев можно выделить годовые периоды быстрого роста и его замедления, т.к. после наступления половой зрелости обычно линейные приросты замедляются. В сезонном плане в средних широтах наиболее интенсивный рост происходит в июне, у молоди в июле (с прогревом воды у взрослых в июле он падает) и августе, вообще же приросты длины и веса наблюдаются в течение всего периода открытой воды, в подледный период этого не происходит.

Соотношение длины и веса меняется с возрастом и популяционно специфично, не обнаруживая строгой привязки к видам или подвидам. Зависит оно от формы тела, и отчасти может быть отражено в коэффициенте упитанности (по Фультону и Кларку) – как индексе, показывающем соотношение длины, толщины и высоты тела. Чаще всего коэффициент «упитанности» (condition factor) увеличивается в онтогенезе, но может иметь и остальные типы связи с возрастом (уменьшается или не изменяется). Обычно коэффициент упитанности по Фультону более 1,2 в среднем для популяции характерен для быстрорастущих рыб в благоприятных условиях, от 1,1 до 1,19 – среднерастущих и меньшие значения – для медленнорастущих популяций или неблагоприятных условий обитания (недостаток корма, карликовые популяции и др.). Нужно отметить, что у фиксированных в формалине рыб коэффициент всегда выше

на 0,1-0,2, иногда более, что следует учитывать при сравнительном анализе Индивидуальные вариации коэффициента упитанности по Фультону не выходят за пределы 0,7-1,9, а среднепопуляционные колеблются от 1,03 до 1,4, чаще 1,1-1,3. Следует отметить, что иногда коэффициент упитанности рассчитывают по L или L_{sm} , а не по l , как принято, что дает пониженные значения коэффициентов (Reed, McCann, 1971; Скопец, 1991 и др.).

7.2. ПИТАНИЕ ХАРИУСОВЫХ

Сведений о характере питания хариусов еще больше, нежели данных по росту. Еще в XIX в. Дей (Day, 1887) мог сказать, что «хариус поедает любую пищу, которую способен отыскать, передвигаясь около дна». Кроме обычных компонентов пищи Jarrell (1836) и Couch (1877) удостоверяют, что хариус часто заглатывает песок и камешки и в его желудках находили крупинки золота и алмазы (в тексте - бриллианты). Обзоры и большие собственные данные приводят Д. Янкович (1960), J. Dahl (1962), Е.А. Зиновьев (1967, 1969). Вместе с тем количественная (весовая) методика анализа состава пищи используется преимущественно в нашей стране, большинство же исследований, особенно до середины XX в., посвящено качественной стороне питания, либо учету компонентов по их количеству, что также не вполне отражает их роль.

Пищевой спектр европейского хариуса содержит несколько сотен видов разнообразных беспозвоночных и позвоночных животных из 25-35 отрядов и свыше 60 семейств, однако доминируют в составе пищи в каждом водоеме обычно представители 2-5 отрядов, чаще всего из Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, нередко моллюски, в озерах и солоноватых водах - ракообразные. Еще в начале XX в. установлено, что топография мест обитания хариуса, характер прибрежной растительности, определяют специфику его питания и указывалось на первичность бентофагии при условии богатства бентоса (Навозов, 1912; Scheuring, 1936).

Многократно описаны сезонные и возрастные изменения питания хариусов в течение года (Дык, 1939, 1958; Никольский и др., 1947; Jančović, 1960; Мюллер, 1961; Егоров и др., 1962; Dahl, 1962; Соловкина, 1962, 1966; Кучина, 1962; Зиновьев, 1967, 1969; Hellawell, 1971; Тугарина, 1972, 1981; Шустов, 1974; Сидоров, 1974, 1976, 1979; Tuunainen, 1978; Купчинская и др., 1981; Мартынов, 1983; Шубина, Мартынов, 1977; Зайцев, Юшков, 1985; Шубина, 1986; Скрыбин, 1987 и мн. др.). Еще Radforth (1940) заметил, что хариус поедает пищу наиболее доступную в месте обитания.

Данные по избирательности питания хариусов (Dick et al., 1983), суточной ритмике (Зиновьев, 1967), суточном рационе (Тугарина, Ходарева, 1963; Зиновьев, 1967, 1969; Тугарина, 1981), а также скорости переваривания крайне малочисленны. Краткий очерк исследований по питанию хариуса С. Америки сделан Armstrong (1986), причем отмеченные закономерности те же, что и для хариусов Евразии. Интересно, что во многих местообитаниях заметное место в пище хариуса занимают водоросли (р. Урал - Шапошникова, 1964: водоемы Западной Европы, Иркутское водохранилище - Тугарина, Гоменюк, 1965; бас. Камы, Охотоморье, Приморье - наши данные и др.) и кусочки высших растений, что нехарактерно для типичного полизоофага. Большинство авторов не признают за этими объектами пищевой ценности (попутный или случайный вид корма), однако Margreiter (1938) считает, что

растительные объекты (ягоды, листья, зерна) частично перевариваются хариусом. Скорее всего, это действительно имеет место, т к порой в реках Дальнего Востока и других бедных бентосом водоемах желудки хариуса бывают туго набиты семенами травянистых растений или соцветиями ивы.

Многие авторы отмечают, что хариусы пожирают икру лососей (Castel, 1802; Smitt, 1895; Сабанеев, 1911, Михин, 1958; Duncker, 1960; Muller, 1961, Ксензов, 1968 и мн. др.), нельмы (Кучина, 1962), форели (те же авторы), корюшки, тайменя, сига (Дрягин, 1960 и др.), подуста (Penaz, Lusk, 1965) и свою собственную. Естественно, что больший процент икры в рационе характерен для хариусов лососевых рек Чукотки, Камчатки, Охотоморья, Сахалина. В пище хариусов бас. Камы и в меньшей степени Печорского региона и Кольского полуострова по нашим данным икра хариуса и тайменя встречается единично и более часто икра речного голяна (Зиновьев, 1969).

Среди позвоночных обычный компонент пищи хариуса – рыба, роль которой увеличивается с возрастом и осенью. Так, в водах Ботнического залива он поедает колюшку, подкаменщика, пескаря, в водоемах Германии, Швеции – голяна, сига, окуня, плотву, подкаменщика, ручьевую миногу, колюшку. К Мюллер (Muller, 1961) считает, что хариус переходит на рыбный корм в озерах и прудах раньше, чем в реках, но обычно не моложе 6 лет, однако в наших материалах рыба отмечается у 3-4 летних хариусов (более 16-20 см), иногда личинки подкаменщика и голяна отмечаются уже у однодневиков (8-10 см). Рацион хариуса разнообразят в Ладожском озере голян, в озерах Мончегундры и р. Оредеж – колюшка, в бас оз. Имандра – колюшка, ерш, хариус, молодь лососевых, в Прикарпатье – мелкие рыбы, особенно пестроногий подкаменщик, в Печорском регионе и р. Каре – молодь сиговых, подкаменщик, колюшка, голец усатый, личинки миноги (авторы указаны в работе Зиновьева. 1969). При этом, как указывает Е.С. Кучина (1962) свыше 50% хариусов притоков Усы осенью потребляют рыбу (голян, бычок), го же показано Л.Н. Соловкиной (1966) и Г.П. Сидоровым (1974) для хариуса Вашуткиных озер.

«Камский» хариус ест тех же рыб, что и «печорский» за исключением миноги, которой в Прикамье нет, но изредка ловит шиповку, а также молодь голавля, уклси и, вероятно, других карповых. В бас Оби и Енисея в пище крупного хариуса также отмечаются представители молоди лососевых, сиговых, сибирского подкаменщика, корюшка, некоторые виды карповых. При этом у зубастого сибирского хариуса в бас. Хамсары хищничество проявляется с 2+ лет, а со следующего года жизни рыба (голян, пескарь, голец) становится основой рациона (Гундризер, 1979) В оз. Байкал и Прибайкалье в рационе байкальских хариусов встречаются бычки желтокрылка, длиннокрылка, песчаная широколобка, редко шиповка, окунь, причем для белого байкальского хариуса рыба нередко является доминирующим кормом (Световидов 1931; Кожов, 1934; Тугарина, 1958, 1964, 1981), в одном желудке бывает до 160 мальков бычка. В пищевом спектре восточно-сибирского хариуса также представлен сибирский подкаменщик и молодь других видов рыб, речной голян, минога, нередко покатыные сеголетки лососей. Аналогичное потребление рыб характерно и для камчатского хариуса (бычки, молодь лососей), при этом он может кормиться и разлагающейся снеткой кеты, от чего приобретает неприятный запах (Скопец, Прокопьев, 1990). Некоторое значение рыба имеет и для амурского, косоогольского и монгольского хариусов, хотя последний обитает в малокомпонентных ихтиоценозах и ему свойственен каннибализм и наличие в пище тибетских голец (до 6-8 см длиной), вероятно и молоди османов. Изученность этих хариусов по характеру

питания самая невысокая в роде. Североамериканский хариус также не избегает рыбой пищи, поедая мальков нерки и девятииглую колюшку (Williams, 1969; DeBryian, McCart, 1974 и др.).

Следовательно, рыбный стол хариусовых в разных районах ареалов не менее обилен и разнообразен, чем пища из насекомых, моллюсков, ракообразных, червей и прочих групп животных, хотя, естественно, беспозвоночные составляют основу рациона этих рыб на всех стадиях онтогенеза

Помимо рыбы в пище крупных хариусов Печоры значительное место занимают наземные позвоночные – землеройки (Теплов, 1943), в реках и озерах Кольского полуострова – полевки и лемминги (Берг, Правдин, 1964), в бас. Камы иногда бурозубки (Зиновьев, 1969). Кроме того, в 4 желудках из 30 тыс. просмотренных автором констатировано наличие 5 лягушат (*Rana arvalis*) Лемминги также отмечены в желудках крупных особей восточно-сибирского и реже амурского хариусов. Они, а также землеройки встречаются в желудках и хариуса Аляски (Reed, 1964; DeBryian, McCart, 1974; Alm, 1978).

Суточная ритмика питания хариуса отражается в качественном и количественном спектре, специфична для разных возрастных групп хариусов, чаще всего наблюдается 2 пика пищевой активности – утренний и вечерний, хотя вскоре после нереста рыбы кормятся весь день и ночью. Оптимальные часы кормежки различаются в разные сезоны года и смещаются в связи с состоянием погоды или массовым вылетом водных насекомых (Чернов, 1934; Зиновьев, 1967). Обычно суточный ритм питания зависит от подвижности гидробионтов, то есть от освещенности и прогрева воды. Индексы наполнения и набор компонентов в течение суток изменяются вдвое-втрое и более (Зиновьев, 1967). Максимальные индексы наполнения желудков редко превышают 500-600 ‰, что соответствует и литературным данным по всем таксонам хариусовых рыб.

Естественно, что наибольшая пищевая активность приурочена к периоду открытой воды, разному по протяженности в различных физико-географических зонах, потому и суточные ритмы и сезонные изменения далеко неодинаковы на юге, центре и севере ареала, а также в районах наличия проходных рыб, за счет икры и молоди которых могут значительное время поддерживаться высокие индексы наполнения желудков, и не всегда интенсивность роста прямо коррелирует с широтой или долготой местоположения популяции или таксона. То же касается роли амфибионтных насекомых и сухопутных насекомых, сносимых в воду с прибрежных лугов, кустарников или лесных сообществ. К примеру, роль наземных насекомых (из отрядов Нумсoptera, Lepidoptera, Diptera, Немiptera и др.) намного выше у популяций ручьевого экотипа, нежели у речного. Поэтому первые характеризуются «верховым» типом питания, а вторые (и озерные хариусы) – донным.

При этом количество пустых желудков почти одинаково у незрелых и взрослых особей. С возрастом уменьшается и относительный объем съеденной пищи. Средние для 6 месяцев подледного периода индексы наполнения желудков изменяются от 50 до 14,1 ‰ с минимумом в январе и марте. Если летом в составе пищи в каждой популяции наблюдается одновременно (в усредненных пробах за месяц) до 15-20 групп кормовых объектов (отряды), то к осени их диапазон сокращается до 10-12, а зимой в подледный период – до 5-8, причем чаще всего в это время превалируют личинки ручейников, либо личинки хирономид, реже встречаются водяные клопы, водные жуки и их личинки, личинки двукрылых, иногда моллюски и другие объекты. Эти закономерности характерны для средней полосы России, в заполярных и

высокогорных районах могут нарушаться. Вопрос об избирательности питания хариусов слабо изучен, как и о калорийности, усвояемости и скорости переваривания пищевых компонентов, а также о суточных рационах в разных градиентах условий среды. Тем не менее ясно, что все хариусы являются полизоофагами, несмотря на почти повсеместное наличие в пище растительных компонентов, в некоторые этапы онтогенеза хищниками и чрезвычайно пластичны по пищевому спектру, что в значительной мере обеспечивает их широчайшее распространение и высокий адаптивный потенциал.

Работ по анализу корреляции характера питания хариусов с величиной кормовой базы, темпом роста и тем более с особенностями морфологического строения практически нет, за исключением вполне реальных соображений по корреляции жаберных тычинок с планктонным типом питания озерных хариусов (Гундризер, 1967) или зависимости быстрого роста белого байкальского хариуса от высокого потребления рыбы (до 60% рациона) уменьшения числа жаберных тычинок и повышения числа пилорических придатков в сравнении с черным байкальским хариусом (Световидов, 1931), но вопросы весьма актуальны и перспективны.

Судя по многогодичным сборам для речной и ручьевой популяций хариуса (2,74 тыс. экз., у многих других популяций более ограниченные сезонные данные) в бас. Камы происходит закономерное изменение пищевого спектра – расширяется в мае-июне после нереста, достигает максимума в июле – первой половине сентября, с заметным снижением осенью (конец сентября-октябрь) и еще большим уменьшением зимой. Пустые желудки крайне редки в период открытой воды, но появляются в октябре, ежемесячно их процент растет с 8 до 16 (X-XII) достигая максимума в январе-марте – 29-27 и снижаясь в апреле – 15% с появлением проталин.

7.3. РАЗМНОЖЕНИЕ

По характеру размножения разные таксоны, экотипы и другие экологические группы хариусовых сходны больше, чем в росте и пищевом рационе. Вместе с тем и в этих важнейших для воспроизводства показателях наблюдается огромное разнообразие. В частности, период нереста в пределах ареала рода охватывает 5 месяцев – с марта по июль, причем вся амплитуда колебаний представлена у европейского хариуса (обзор дан автором, 1971), хотя есть указания на более ранний (январь – Северная Италия. *Sanestrini, 1872*) и поздний (август – р. Ангара, *Мишарин, 1950*; Косогол – *Томилов, Дашидорж, 1965*) нерест, которые являются сомнительными. Ранее в сезонном аспекте икротетание характерно для западных и южных регионов ареала с короткой и малоснежной зимой (март-апрель), в большинстве местобитаний Евразии это май – середина июня, в заполярье и высокогорьях – вторая половина июня – июль. Продолжительность нереста в каждой популяции обычно охватывает 7-12 дней, иногда растягивается из-за похолоданий.

Температурный диапазон в период нереста также довольно широк для холодноводного объекта: от 2,5 до 14,5°C, чаще всего в пределах 4-11,6°C. Температурный оптимум различен в разных физико-географических зонах и ограничен у большинства популяций 5,6-8°C. Нерест как правило начинается во второй половине суток, с прогревом воды, продолжаясь до ночи, в приполярных районах – весь световой день.

Нерестилища у всех видов и подвидов хариусов однотипны – мелкогалечные отмели (размер галек 1-3 см, редко более) в местах с медленным течением (менее 1 м/с) на глубине 0,05-1,0 м, в реках чаще 0,1-0,5 м, в озерах от 1-2 и до 4 м (Зиновьев, 1971). При отсутствии или недостатке типичных нерестилищ в качестве субстрата нередко используется глинистый, либо песчаный грунт, реже скальные обломки, а в некоторых заполярных равнинных водотоках и участки зарослей водной или околородной растительности.

Возраст полового созревания у хариусов варьирует в широких пределах, у европейского хариуса от 2 до 7 лет, у сибирского от 2 до 8-9 лет, у монгольского от 3 до 5 лет в реках и до 7-8 лет в крупных высокогорных озерах. Естественно, что возраст наступления зрелости и первого нереста увеличивается с юга на север, однако и в бассейне почти каждой крупной реки может варьировать до трехкратной величины (2-6 лет) в популяциях карликовых (2-3 года) и длинноцикловых (4-6 лет) экотипов. Массовая половозрелость в большинстве популяций приурочена к длине по Смитту 20-25 см (равнинные и полугорные реки) и 27-34 см (горные реки и субарктические регионы, реже 37-40 см), в разных субэкотипах ручьевого экотипа от 12 до 18-19 см, в озерных короткоцикловых популяциях Саян и Алтая 14-20 см. Соответственно меняются и весовые параметры, чаще всего первый нерест происходит по достижении 100-200 г, реже 300-400 г или более (до 600 г), в карликовых ультракороткоцикловых популяциях от 20 (минимальный вес одной зрелой самки в мае был 16 г) до 40 г и у типичного ручьевого хариуса от 40 до 70 г. Явления яловости или несежедного нереста редки, хотя возможны в pessимальных условиях.

Возрастной состав нерестовых популяций хариусов зависит от темпа созревания, размеров водоема (обычно чем больше, тем шире возрастной диапазон) и состояния численности, охватывает всех взрослых рыб от 3-4 лет до конца жизненного цикла. В большинстве местообитаний нерестовые популяции относятся ко II типу по классификации Г.Н. Монастырского (1953), когда впервые нерестующие особи составляют более 50-70% производителей, реже (в труднодоступных районах) наблюдается III тип с преобладанием повторно нерестующих рыб. Возраст и размеры при первом нересте у самцов и самок хариусов, как правило, одинаковы, хотя во многих работах говорится о раннем на 1 год созревании самцов.

Соотношение полов у нерестующих хариусов чаще всего близко 1:1, но нередко самцов несколько больше и самцы крупнее самок. Преобладание же самок в нерестовой популяции, на наш взгляд, свидетельствует о ее неблагоприятном состоянии (перелов, гибель от перегрева, замора, интоксикация поллютантами или воздействие высокой концентрации взвешенных веществ и др.). Практически повсеместно с возрастом происходит увеличение процента самцов, в сравнении с самками, хотя на ранних фазах жизненного цикла обычно самок больше, среди крупных рыб до 8+ лет доминируют самцы, а у самых больших особей (более 50 см, 1,5 кг) самки не встречаются, что говорит о их меньшей жизнестойкости. По характеру соотношения полов у разноразмерных и разновозрастных рыб хариусов следует отнести к III группе (Замахаев, 1959). Естественно, что соотношение полов меняется не только у разных популяций, но и в одной популяции в разные годы.

Обычно первыми приступают к нересту у европейского хариуса наиболее крупные особи (Сабанеев, 1911; Владимирская, 1957; и др.), что свойственно и камским популяциям. К примеру, на Вишере и Велсе вначале нерестуют крупные и средней величины самки длиной более 40 и 34-38 см с относительно большим

развитием гонад (K_{sp}), а завершают нерест мелкие и средние особи; почему-либо оставшие в степени зрелости гонад от остальных рыб. Отсюда закономерно предполагать, что нерестовая миграция стимулируется не только потеплением воды или отсутствием поблизости нерестилищ, но и мерой готовности рыб к нересту. Самые «спелые» с максимально развитыми гонадами самки двигаются в поисках нерестилищ в мелкие притоки, менее подготовленные остаются на месте до полного созревания, не расходуя энергетических ресурсов на нерестовую миграцию. Аналогичный ритм нерестовой активности наблюдается и у сибирских хариусов, по монгольскому виду таких наблюдений нет.

Нерестовое поведение, изученное в эксперименте и природе Фабрициусом и Густавсоном (Fabricius, Gustafson, 1955) на популяциях хариуса Швеции находит полное подтверждение в наблюдениях по водоемам Франции (Viver, 1958) и бас. Камы (Зиновьев, 1979), практически идентично таковому у хариусов Северной Америки (Ward, 1951). Продолжительность нерестовых актов состоящих из ряда последовательных фаз (сближение, дрожание, оргазм) колебалось в наших наблюдениях от 5 до 21 сек., причем в течение 1 часа у одной самки происходило не более 4-5 нерестовых актов, нередко с разными самцами. Разные авторы сообщают об откладке хариусом икры в «ямки-гнезда», либо на поверхность грунта, что, на наш взгляд, зависит от его плотности и величины производителей, т.к. даже у представителей одной популяции часть икры может быть прикрыта гравием или остается на поверхности, причем последнее, по нашим наблюдениям, встречается значительно чаще. Наличие же «гнездокопательных» движений у самок (и отчасти у тесно к ним прижатых самцов) даже в условиях твердого глинистого или крупногалечного грунта свидетельствуют о наследственной детерминированности и древности этой черты брачного поведения у хариусов. Интересно, что у крупных самок весом более 1 кг образуются мозолеобразные утолщения кожи по верхнебоковым краям хвостового стебля (и имеются повреждения анального плавника) от погружения хвостовой части тела в грунт.

Плодовитость – важнейший физиолого-экологический показатель вида и популяций, определяющий уровень и темп воспроизводства, до сих пор изучена недостаточно, причем известный мировой библиографический список для р. *Thymallus* (Armstrong, Нор, Triplehorn, 1986) по этому показателю (и другим вопросам) далеко не полон (Зиновьев, 1995). Полученные нами материалы по динамике плодовитости для 108 популяций разных таксонов хариусов (более 2100 экз.) существенно дополняют известные в литературе данные. В частности, оказалось, что разные экотипы европейского хариуса хорошо различимы как по размерам впервые нерестующих рыб, так и по возрастной структуре нерестовых популяций, абсолютной и относительной плодовитости и размерам икры перед нерестом. При этом вполне возможно подразделение по этим признакам каждого экотипа на 2-3 субэкотипа (Зиновьев, 1995), причем озерный экотип также неоднороден, как и остальные, но пока мало изучен, почему в настоящее время его можно дифференцировать лишь на длинноцикловый (обычен) и короткоцикловый озерный (встречается в небольших озерах высокогорий).

Абсолютная плодовитость европейского хариуса, как и у других видов рыб практически всегда прямо коррелирует с длиной, весом, возрастом и темпом роста, особенно на первых годах жизни (Зиновьев, 1969, 1978, 1995). К примеру, для речного экотипа (р. Велс) коэффициент корреляции с первыми тремя биологическими параметрами составляет соответственно 0,87-0,81-0,86, у озерного экотипа

(Сейдозеро) 0,93-0,88-0,86 и у представителей ручьевого экотипа (р. Васильевка) 0,73-0,65-0,50. Более тесная зависимость плодовитости обнаруживается с весом, затем с длиной и в меньшей степени с возрастом, что было также определено на популяциях хариуса Югославии (Aganovic, 1965), Верхней Печоры (Кулида, 1976), характерно для байкальских хариусов (Тугарина, 1981) и очевидно, типично для всех видов рыб.

Прирост абсолютной плодовитости от прироста веса рыбы на 10 г, длины на 10 мм и возраста на 1 год составляет соответственно для ручьевого, речного и озерного экотипов европейского хариуса: 173,4-677-2711,6, 170-594,3-2013,2 и 223,3-319,8-1029 икринок. Аналогичные изменения свойственны и остальным таксонам хариусовых рыб. Взаимосвязь плодовитости с коэффициентом упитанности по Фуллерону и Кларк нестабильна, может меняться в одной и той же популяции в разные годы.

Общезвестна зависимость АП от диаметра икры. Обычно АП прямо пропорциональна весу гонад и обратно пропорциональна диаметру ооцитов. Отсюда, АП может возрастать либо за счет увеличения массы яичников, либо вследствие уменьшения размеров ооцитов или обоими способами. Поскольку рост гонад ограничен размерами брюшной полости, то сохранение высокой АП происходит по второму пути, что чаще всего наблюдается в короткоцикловых популяциях. Так, средний диаметр ооцитов перед выметом у речного хариуса составляет 2,5-2,6 мм, у озерного 2,7 мм и ручьевого 2,15 мм (иногда меньше). Кроме высокой межпопуляционной динамики плодовитости имеют место и значительные внутривидовые вариации и значительные межгодовые отклонения среднепопуляционных значений из-за изменения возрастной структуры нерестовых популяций, физиологического состояния производителей, гидрометеорологической и токсикологической обстановки в период, предшествующий нересту. Как правило, наибольшая индивидуальная и межпопуляционная вариабельность АП характерна для длиннопериодных экотипов, а ОП – для короткоцикловых.

Под популяционной плодовитостью (ПП) разные авторы понимают разные величины, определяемые разными методами (обзор дан Иванковым, 1985). Наиболее часто используется показатель ПП как плодовитость одной средней самки, что совпадает со средним значением АП данной популяции. Положение не меняется если расчет идет на 100 самок или 100 производителей, либо 1000, особенно если соотношение полов равно 1:1. В первом случае ПП будет больше средней АП в 100 раз, во втором – в 50. ПП у представителя речного экотипа европейского хариуса горной реки Велс составляет на 100 самок 510670 икр., равнинной реки Сылтава 200600 икр., озерного экотипа (Сейдозера) – 320065 икр., ручьевого экотипа из переходного субэкотипа р. Васильевки 288760 икр., из типичного субэкотипа р. Пыж – 146500 икр., из суперкороткоциклового субэкотипа р. Большая – 81900 икр.

В отношении понятия видовой плодовитости (ВП) также нет единства мнений – это сумма отложенной одной самкой за всю жизнь (Йогансен, 1955) или количество икры, выметываемое всеми самками вида в ареале за один нерестовый сезон (Вольскис, 1973) и др. Так как подсчет ВП вторым способом весьма проблематичен, то чаще всего приходится прибегать к первому подходу, тем более зная средние значения АП в каждой возрастной группе от впервые нерестующих рыб до самых старших в нерестовом стаде. Если взять те же популяции, что фигурировали выше, то ВП у хариуса р. Велс равно 50282 икр., в Сейдозере – 24222 и в речке Васильевке – 10453, то есть изменяется почти в 5 раз. Следовательно, ВП зависит от числа

возрастных групп в нерестовой популяции, более характерна для популяции, нежели для вида, что «размывает» понятие ВП, скорее данный показатель лучше именовать потенциальной популяционной плодовитостью (ППИ).

Поскольку показатели ПП, ВП, ППП недостаточны для оценки воспроизводительной способности популяций, Г.Д. Поляковым (1971) была предложена формула для определения скорости воспроизводства (V_p) – то есть числа вновь рожденных самок на одну исходную самку в пересчете на 1 год. Оказалось, как и следовало ожидать, самой высокой V_p обладают короткоцикловые популяции (7,4), представители речного экотипа занимают второе место (5,0) и самая низкая V_p присуща озерному хариусу (4,3). Интересно, что младшевозрастные (впервые созревающие) производители воспроизводят больше самих себя, остальные меньше, хотя наиболее значимы в воспроизводстве популяции средневозрастные рыбы.

Представленные данные по плодовитости хариусов 108 популяций из 3 видов и 5 основных подвидов (табл. 9) иллюстрируют чрезвычайно высокую индивидуальную и межпопуляционную изменчивость АП, не обнаруживая очевидных видовых либо подвидовых особенностей за исключением невысокой плодовитости у монгольского хариуса. Самые малые значения АП имеют карликовые, короткоцикловые популяции ручьев и мелких рек, либо длинноцикловые медленнорастущие хариусы ряда горных рек. Наибольшими значениями обладают рыбы из средних и крупных рек. Максимум изменчивости характерен для европейского хариуса, причем вся амплитуда (280-29600 икр.) сосредоточена в бас. Камы (возможно в связи с большей изученностью – более 1,3 тыс. экз. из 50 популяций). Очевидно, что и другие таксоны обладают близкой вариабельностью, но из-за недостатка материала она ниже. В частности, максимальные значения АП у западно-сибирского хариуса (р. Хулга) 20572 икр. (Шишмарев, 1979) выше приведенных в табл. 9 значений, то же касается черного и белого байкальских хариусов – до 16055 и 28362 икр., соответственно (Тугарина, 1981), восточно-сибирского подвида – до 13781-14896 икр. (оз. Дж. Лондона, оз. Чистое – Черешнев и др., 2002), камчатского хариуса – до 19609 икр. (бас. р. Анадырь – Черешнев и др., 2002). Вполне вероятно, и монгольский хариус обладает более высокой изменчивостью АП, нежели известно к настоящему времени, так как в наших анализах нет крупных особей, которые обычны у этого вида.

В целом разница между минимальными и максимальными индивидуальными значениями АП в р. *Thymallus* превышает 100 раз (280-29600 икр. и до 36240 икр. в р. Каре – Пробатов, 1936) для ОП в 13 раз (4,8-58,5 икр./г), в длине впервые нерестующих особей в 3 раза (12,8-38 см), в весе в 31 раз (16-500 г) Столь же велики расхождения в размерах зрелой икры перед выметом: от 1,8-2,3 мм у самых карликовых и многочисленных короткоцикловых популяций до 2,6-3,4 мм у крупных особей длинноцикловых речных и озерных экотипов, по весу икришки варьирует от 11-17 мг в озерах, до 8-16 мг в реках и 3-8 мг у ручьевых хариусов (Зиновьев, 1995). Нет сомнения, что столь высокая изменчивость всех показателей связанных с размножением и особенно плодовитости отражает колоссальные адаптивные возможности хариусовых, причем ее величина и границы динамики специфичны в большей мере для популяций и экотипов, нежели для видов или подвидов.

Табл. 9

Материалы автора по плодовитости хариусовых рыб

Таксон	Экотип	Длина	Вес	АП	ОП	Кол-во экз / популяций
Th. thymallus	Озерный длинноцикловый	<u>253-386</u> 297-327	<u>160-710</u> 315-470	<u>1072-10530</u> 3201-4591	<u>5,2-15,9</u> 9,6-9,8	57/2
	Речной средне- и длинноцикловый	<u>190-515</u> 225-384	<u>75-1300</u> 133-623	<u>810-29600</u> 1963-8530	<u>5,7-31,1</u> 11,4-20,2	576/14
	Ручьевой короткоцикловый	<u>128-288</u> 153-206	<u>16-289</u> 37-100	<u>280-6209</u> 545-2835	<u>7,7-58,5</u> 14,3-30,6	798/30
Th. arcticus arcticus	Озерный короткоцикловый	<u>172-278</u> 194-233	<u>41-336</u> 62-164	<u>512-2880</u> 867-1898	<u>5,5-22,6</u> 9,5-14,1	66/4
	Речной средне- и длинноцикловый	<u>188-385</u> 219-354	<u>68-710</u> 119-556	<u>1080-9900</u> 2040-7725	<u>6,2-28,3</u> 11,3-23,7	151/15
	Ручьевой короткоцикловый	<u>100-249</u> 188-210	<u>40-270</u> 76-110	<u>520-2760</u> 1060-1794	<u>5,5-23,5</u> 9,0-14,0	31/2
Th. a. baicalensis	Озеро-речной	<u>242-300</u> 264	<u>120-380</u> 230	<u>1040-4850</u> 2098	<u>8,0-14,2</u> 9,1	16/2
Th. a. brevipinnis	Озеро-речной	<u>326-460</u> 381-391	<u>400-1300</u> 650-700	<u>3626-15790</u> 8540-8910	<u>6,0-19,4</u> 12,1-12,5	50/2
Th. a. arcticus р. Холодная и бас. Чикоя	Речный= ручьевой	<u>158-356</u> 188-281	<u>42-550</u> 76-263	<u>320-9000</u> 1033-3594	<u>5,5-24,0</u> 8,9-13,8	140/5
Th. a. pallasi	Речной средне- и длинноцикловый	<u>254-401</u> 303-341	<u>178-710</u> 288-475	<u>904-12000</u> 3530-6442	<u>5,0-26,8</u> 7,7-19,6	83/5
	Ручьевой короткоцикловый	<u>148-292</u> 168-237	<u>32,5-260</u> 52-164	<u>784-3500</u> 1744-2913	<u>8,6-37,1</u> 13,5-28,5	81/6
Th. a. a. angarensis	«Марсовик»	<u>360-450</u> 420	<u>500-1200</u> 830	<u>4500-29000</u> 17900	<u>9,0-24,2</u> 21,2	4/1
Th. a. mertensii	Речной	<u>268-385</u> 297-347	<u>251-840</u> 338-536	<u>1280-11560</u> 3843-5402	<u>4,3-21,8</u> 9,5-10,0	37/3
Th. a. grubei	Речной	<u>182-303</u> 237-266	<u>71-450</u> 189-254	<u>1025-10120</u> 2940-5474	<u>4,8-38,1</u> 11,8-25,9	64/3
	Ручьевой	<u>141-264</u> 164-220	<u>30-232</u> 42-130	<u>720-4284</u> 1428-2839	<u>11,2-44</u> 14,3-34,1	102/9
Th. brevirostris	Озерный короткоцикловый	<u>167-308</u> 200-299	<u>48-322</u> 87-293	<u>408-5720</u> 909-4756	<u>5,8-18,9</u> 10,5-16,2	40/3
	Речной длинноцикловый	<u>240-447</u> 299-410	<u>170-1060</u> 302-774	<u>1980-7840</u> 3807-5965	<u>6,5-13,6</u> 8,0-12,5	12/2
Для всего рода	Все экотипы	<u>130-515</u> 153-410	<u>16-1300</u> 37-774	<u>280-29600</u> 545-8530	<u>4,3-58,5</u> 7,7-34,1	2308/108

Примечание над чертой приведены пределы индивидуальных отклонений, под чертой – пределы среднепопуляционных величин

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. На основе полученных автором и литературных данных уточнены родовые и видовые признаки хариусовых рыб (в большинстве своем альтернативные). В пределах монотипического семейства насчитывается три вида *Th. thymallus*, *Th. arcticus* и *Th. brevirostris*. Все они могут быть признаны политипическими, несмотря на отсутствие очевидных подвидов у европейского и монгольского хариусов, так как образуют множество экологических форм с объединением в 3 экотипа (речной, ручьевой, озерный) и более 5 субэкотипов. Сибирский хариус представляет собой самый полиморфный вид «complex», в пределах Евразии распадается как минимум на 7 подвидов – западно-сибирский, восточно-сибирский, байкальский, камчатский, амурский (включая ялуанского), арктический (аляскинский), косоогольский.
2. Полиплоидное происхождение и многохромосомный кариотип хариусов, скорее всего, способствовали сохранению примитивных черт скелета, морфотипа и поведения, бурному формообразовательному процессу, но ограничили процесс видообразования. Параллелизм изменчивости хариусов охватывает практически все морфобиологические показатели и экологическую дифференциацию. Хариусовые рыбы представляют собой уникальную группу рыб в которой в равной мере осуществляются основные пути эволюционного процесса – генетический и эпигенетический.
3. Для всех таксонов и форм хариусов характерна однотипная размерно-возрастная аллометрия роста пластических признаков и счетных элементов. При этом видовые и подвидовые признаки становятся более четкими в процессе онтогенеза. Наиболее изменчивы с возрастом и ростом признаки головы (отрицательная корреляция с длиной тела), признаки плавников (часто обладают зигзагообразным характером изменчивости) и, в меньшей степени, признаки тела (в большинстве увеличиваются в онтогенезе).
4. Половой диморфизм однотипен у всех видов, подвидов, экотипов и популяций, однако степень его проявления, момент появления и усиление с возрастом специфичны для указанных группировок. У короткоцикловых популяций разных таксонов р. *Thymallus* они становятся заметными при длине (по Смитту) 14-16 см (иногда раньше), в среднецикловых – около 20 см, в длинноцикловых при 25-30 см (и более в самых холодноводных местообитаниях), то есть на 2-4 годах жизни, иногда позднее.
5. Межпопуляционная изменчивость большинства морфологических признаков у хариусов каждого таксономического ранга очень значительна, что очевидно и приводит к трансгрессивности почти всех систематических показателей. Особенно высока эта форма изменчивости у *Th. arcticus*, обеспечивая наличие ряда подвидов с 2-3 экотипами внутри каждого из них. При этом экотипическая дифференциация по спектру охватываемых признаков и глубине различий зачастую не уступает подвидовому уровню.
6. Из остеологических признаков наиболее видоспецифичны форма и размеры хондрокраниума, *lacrimale*, *mesethmoideum*, *vomer*, *dentale*, что позволяет использовать их для диагностики на этом уровне. По имеющимся материалам у общепринятых подвидов значительных различий в остеологических показателях не обнаруживается. Все измерительные признаки (15) черепа обнаруживают

- аллометрический рост в онтогенезе, их корреляция с длиной основания черепа преимущественно положительная. Высока и индивидуальная изменчивость. Признаки с низкой индивидуальной лабильностью (чаще хондральные окостенения) выделяются и слабыми изменениями в онтогенезе.
7. Морфофизиологические показатели у всех хариусовых и особенно на примере разнотипных популяций европейского вида чрезвычайно вариабельны, особенно у молодых рыб и взрослых особей длинноцикловых популяций. Также значительна сезонная и годовая их динамика. Наиболее односторонне сезонные отклонения, максимумы у большинства органов приходится на преднерестовый и позднерестовый период. Однотипны половые особенности – у одноразмерных самцов больше вес мозга, селезенки, сердца, при меньшем весе печени, но различия не всегда достоверны. Размерно-возрастные изменения в большинстве показателей также одинаковы по направлению: уменьшаются индексы веса мозга (более чем в 10 раз), глаза, печени, почек, селезенки, сердца, жабр и др. Межпопуляционные расхождения средних даже в пробах одноразмерных рыб настолько велики (индексы печени 0,5-1,5, селезенки 0,04-0,18, почек 0,3-0,6% и др.), что перекрывают и вуалируют возможные видовые или подвидовые отличия.
8. Форма, величина и окраска спинного плавника у хариусовых рыб видо- и подвидоспецифичны. Рисунок на D проявляется обычно не задолго до созревания и первого нереста – при длине 12-15 см у европейского хариуса, у монгольского и байкальских по достижении 20 см, у других таксонов и экоформ между указанными величинами. У карликовых популяций это происходит раньше и формирование «взрослых» вариантов окраски идет быстрее, в условиях Заполярья напротив позднее и медленнее. Характер размерно-возрастных изменений окраски однотипен у разных таксонов, что не препятствует усилению их специфичности. Наряду с этим повсеместно существует огромная индивидуальная изменчивость окраски D. Имеется 5 основных типов расположения пятен и полос (обычно красных): 1) линейное или параллельное основанию D (чаще у молодых особей); 2) волнистое или криволинейное (доминирует); 3) косолинейное; 4) шахматное; 5) хаотическое (чаще у байкальских и монгольского хариусов). Их комбинации с учетом числа полос и отдельных пятен создают более 100 вариантов окраски D. Ручьевые и озерные экотипы хариусов, как правило, характеризуются низким и коротким D. Максимальная гипертрофия D свойственна восточно-сибирскому хариусу, отчасти камчатскому, меньше амурскому, но отмечается и у самых крупных самцов других таксонов.
9. Предельные размеры, вес и возраст хариусов в настоящее время составляют 52-62 см (по Смитту), 1,5-2,5 кг (у монгольского хариуса до 4 кг и более) и 10-16 лет (по чешуе), до 16-22 (по отолитам). Структура популяций зависит от размеров водоема, температурного режима, кормовой базы, развитости промысла или любительского лова, принадлежности к определенному экотипу. В большинстве местообитаний доминируют молодые рыбы до 5+ лет, в малодоступных водоемах до 7-8, реже 9-11 лет. Практически повсеместно происходит измельчание популяций, сокращение амплитуды возрастных рядов. Одной из адаптаций к неблагоприятным условиям обитания является массовое образование короткоцикловых популяций и экотипов.

10. Процессы роста у хариусов соответствуют общим для рыб закономерностям: линейные приросты в онтогенезе уменьшаются, а весовые увеличиваются. Географические особенности роста зависят преимущественно от протяженности вегетационного периода – от 8-10 месяцев на юге и западе ареала р. *Thymallus* до 2-3 месяцев на севере. Вместе с тем практически в каждом регионе и у каждого таксона имеются медленно- (5 годовики менее 26 см), средне- и быстрорастущие (5 годовики более 30 см) популяции. При этом замедленным ростом выделяются короткоцикловые популяции, а также длиннотельные заполярные и высокогорные популяции. Подавляющее большинство популяций обладает средним темпом роста. Индивидуальная вариативность размеров в каждой возрастной группе чрезвычайно высока для всех таксонов, что и является основой появления внутривидовых группировок по росту, затем разнорастущих популяций и экотипов
11. По характеру питания хариус типичный полизоофаг, хотя в его пище обычны и растительные объекты (семена злаков, соцветия ивы, ягоды, листья, водоросли, обрывки прибрежных и водных растений). В пищевом спектре хариусов представлены 25-35 отрядов, более 60 семейств беспозвоночных и несколько сотен видов, но в каждом водоеме доминируют представители 2-5 отрядов, нередко моллюски, а в озерах и солоноватых водах – ракообразные. Закономерности сезонной и биотопической динамики аналогичны у хариусов Сибири, Д. Востока, Амура, Монголии и С. Америки. Общеизвестно пожирание хариусом икры лососей, нельмы, форели, тайменя, сиговых, корюшки, своей собственной, режы подуста, голяна, однако вред лососевым рекам несколько преувеличен. Обычный компонент пищи хариуса – рыба, роль которой увеличивается с возрастом и осенью. Из рыб и рыбообразных потребляются около 30 видов из 10-12 семейств, но в одном водоеме редко более 3 видов рыб. Чаще всего хариус переходит на рыбную диету после 6 лет, но нередко с 3-4 лет или 2+ лет. Зафиксированы случаи поедания личинок *Cottus gobio* уже двухлетками (8-10 см, р. Вишера). Подтверждены факты потребления крупным хариусом наземных позвоночных – полевок, леммингов, бурозубок и, крайне редко, лягушат. Суточная ритмика питания хариусов характеризуется наличием двух пиков пищевой активности – утреннего и вечернего, изменяющихся с весны по осень. Набор компонентов пищи и их вес изменяется в течение суток в 2-4 раза, иногда более. Крупные особи чаще питаются в ночное время.
12. Характер размножения у всех таксонов и экологических групп хариусов однопичен, несмотря на большое разнообразие основных параметров. Период нереста в ареале рода охватывает 5 месяцев – с марта по июль, температурный диапазон во время икротетания широк – от 2,5 до 14,5°C, с оптимумом в большинстве популяций 5,6-8°C. Возраст полового созревания и первого нереста также варьирует в больших пределах от 2 до 7 и даже 8-9 полных лет, длина – от 12 до 27-34 см (реже 37-40 см; длина по Смитту), вес от 20 (минимум 16 г) до 100-300, реже 400-600 г. Возрастной состав нерестовых популяций зависит от темпа созревания, размеров водоема, численности, развитости промысла. В большинстве водоемов доминируют впервые нерестующие особи, в труднодоступных районах и самых крупных водоемах – повторно нерестующие. Соотношение полов сильно колеблется, но чаще близко 1:1. Откладка икры в ямки или на поверхность грунта зависит от его плотности, варьируя даже в пределах одной популяции. Абсолютная плодовитость хариусов прямо

коррелирует с весом, длиной, возрастом и темпом роста самок, индивидуально изменяется более чем в 100 раз – от 280 до 29 600 икр. по весенним пробам. Разные экотипы хорошо различимы по размерам впервые нерестующих рыб, по возрастной структуре нерестовых популяций, средним значениям АП, ОП и диаметра икры перед нерестом.

Все указанное отражает высокие адаптивные возможности у хариусовых, причем их величина и границы специфичны в большей мере для конкретных популяций и экотипов, нежели для видов и подвигов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Учебные пособия и монографии

- 1 Рыбы заказника «Предуралье». Пермь: Изд-во ПГУ, 1984 39 с.
- 2 Животный мир Прикамья. Пермь 1989. 196 с. (В соавт. С. А. И. Шураковым, Ю. Н. Каменским, Г. А. Вороновым и др.).
- 3 Животный мир заказника «Предуралье». Уч.-мет. пос. Пермь. Изд-во ПГУ 1999. 143 с. (В соавт. с А. И. Шепелем).
- 4 Животные Прикамья. Кн. 2 Позвоночные. Учебн. пос. Пермь: Изд-во «Книжный мир», 2001. 168 с. (В соавт. с А. И. Шепелем, Г. А. Вороновым, Н. А. Литвиновым, Р. А. Юшковым).
- 5 Фауна и экология рыб Прикамья: история изучения и библиография. Пермь Изд-во ПГУ, 2001. 116 с. (В соавт. с В. Г. Костицыным).
- 6 Методы исследования пресноводных рыб Уч. пос. Пермь: Изд-во ПГУ, 2003. 113 с. (В соавт. с С. А. Мандрицей).
- 7 Жемчужины Прикамья (по страницам Красной Книги Пермской области). Пермь: Изд.-полигр. Комплекс «Звезда», 2003. 128 с. (В соавт. с С. А. Овесновым, Л. Г. Переведенцевой, А. И. Шепелем при участии И. А. и А. В. Лоскутовых).
- 8 Животный мир Вишерского края. Пермь: Изд-во «Книжный мир», 2004. 208 с. (В соавт. с А. И. Шепелем, С. В. Фишером, В. П. Казаковым).
- 9 Определитель рыб бассейна Средней Камы. 2004. Пермь. ПГУ. 31 с. (В соавт. с С. А. Мандрицей и М. А. Баклановым)
10. Экология хариусов Пермского Прикамья. Пермь: Изд-во ПГУ, 2005. (в печати)

2. Статьи и материалы конференций

1. Букирев А.И., Зиновьев Е.А. Хариус Средней Камы // Уч. зап. Перм. ун-та 1962. Т. 22, вып. 4. С. 124-130.
2. Зиновьев Е.А. К биологии хариуса Средней Камы // Уч. зап. Перм. ун-та Пермь, 1962. Т. XXII, Вып. 4. С. 147-153.
3. Зиновьев Е.А. К возрастной изменчивости некоторых морфологических признаков хариуса Средней Камы // Изв. ЕНИ при Перм. ун-те. Пермь. 1963. Т. XIV, вып. 6. С. 105-114.
4. Зиновьев Е.А. О росте язя (*Leuciscus idus* L.) и методах его обратных расчислений // Вопр. ихтиологии 1966. Т. 6. Вып. 2 (39). С. 290-302.
5. Зиновьев Е.А. Материалы по суточной ритмике питания европейского хариуса // Уч. зап. Перм. ун-та. 1967. № 179. С. 57-66.
6. Зиновьев Е.А. Плодовитость хариуса бассейна р. Камы // Уч. зап. Перм. ун-та. 1969. № 195. С. 57-66.
7. Зиновьев Е.А. Обзор исследований по питанию европейского хариуса // Уч. зап. Перм. ун-та. 1969 № 195 С. 75-82.
8. Зиновьев Е.А. Характеристика питания хариуса в разнотипных водоемах бассейна р. Камы // Уч. зап. Перм. ун-та. 1969. № 195. С. 83-94
9. Зиновьев Е.А. К познанию внутривидовой изменчивости европейского хариуса // Матер. итог науч. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань, 1970. С. 444-449

- 10 Зиновьев Е.А. Влияние антропогенных факторов на структуру и численность европейского хариуса // Охрана природы Киев, 1970 С 169-171 (на укр яз)
11. Зиновьев Е.А. Материалы по размножению европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) // Тр Урал отд СибНИИРХ 1971 Т. VIII С 133-142
12. Зиновьев Е.А., Фазылов Ю.К. К биологии и головной изменчивости морфологических признаков хариуса р Уфы // Учен зап. Перм ун-та. 1971 № 261 С. 90-105
- 13 Зиновьев Е.А. Об изменчивости некоторых морфо-физиологических показателей у европейского хариуса // Всес. конф по экол и физиол. рыб. М., 1973. С. 205-207
- 14 Зиновьев Е.А. Сопоставление по биологии рыб // Вопр. ихтиологии. 1973 Т. 13. вып. 3. С 580-581.
15. Зиновьев Е.А., Неронов Р.Ю., Михель А.Е., Русских В.С. К морфометрии речных популяций хариуса некоторых притоков Камы и Печоры // Уч. зап. Перм. ун-та. 1975. № 338, вып 1 С. 54-68.
- 16 Зиновьев Е.А. Характеристика разнотипных популяций хариуса и некоторые методические вопросы изучения внутривидовой дифференциации рыб // Матер. II Всес. совещ. "Вид и его продуктивность в ареале". Вильнюс, 1976. С. 53-56.
17. Зиновьев Е.А., Богданов В.Д. Окраска и форма спинного плавника хариусов как диагностические признаки // Современ. пробл. зоол и совершенств. методики ее преподавания в вузе и школе Пермь, 1976. С. 254-256.
18. Зиновьев Е.А. Поллиморфизм хариуса в придаточных водосмах Средней Камы // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб. науч. тр. Горький, 1977. Вып. 1. С. 139-141.
19. Русских В.С., Зиновьев Е.А. О видовой специфике и внутривидовой изменчивости остеологических признаков трех видов хариусов // Основы классиф. и филогении лососевидных рыб. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1977. С. 65-71.
20. Богданов В.Д., Михель А.Е., Зиновьев Е.А. К характеристике структуры чешуи роста молоди хариусов некоторых субарктических популяций // Сб. матер. по фауне Субарктики зап. Сибири / УНЦ АН СССР Свердловск, 1978 С. 23-32.
- 21 Зиновьев Е.А. Некоторые закономерности динамики плодовитости у хариуса // Основы рац. исп. рыбных ресурсов камских водохр.: Межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-т. Пермь, 1978. С 65-86.
- 22 Зиновьев Е.А. Внутривидовая дифференциация у хариусов Евразии // Структура и функции водных биоценозов, их рациональное использование и охрана на Урале. Свердловск, 1979. С 39-40
- 23 Зиновьев Е.А. Морфологическая характеристика двух видов хариусов р. Кожим // Рыбохоз. иссл. вод. Урала: Сб. Перм. лаб. ГосНИОРХ. Пермь, 1979. С 69-77
- 24 Зиновьев Е.А. О нерестовом поведении хариуса // Новые проблемы зоол. науки и их отражение в вуз. преп. Славрополь, 1979. Ч 2. С. 255-257.
- 25 Зиновьев Е.А. Параметры динамики и использования для внутривидовой таксономии морфофизиологических признаков (на примере хариусовых) // Пробл. экологии Прибайкалья. Иркутск. 1979 Т. I. С. 194-195.
26. Михель А.Е., Зиновьев Е.А. Сравнительный анализ роста восточно-сибирского хариуса // Новые проблемы зоологич. науки и их отраж. в вузовском преподавании. Ч 2 Славрополь, 1979. С 299-300.

27. Русских В.С., Зиновьев Е.А. Диагностическая ценность остеологических признаков на примере хариусов в зоне симпатрии // Структура и функции водн. биоценоз, их рац. исп. и охрана на Урале. Свердловск, 1979. С. 78-80.
28. Северин С.О., Зиновьев Е.А. Кариологические особенности хариусов на стыке ареалов (Урал) // Структура и функции водных биоценозов, их рац. исп. и охрана на Урале. Свердловск, 1979. С. 80-82.
29. Дорофеева Е.А., Зиновьев Е.А., Решетников Ю.С., Савваитова К.А., Шапошникова Г.Х. Основные итоги современного изучения филогении и классификации лососевидных рыб // Вопр. ихтиол. 1980. Т. 80, вып. 5. С. 3-28.
30. Зиновьев Е.А. Параллелизм изменчивости у европейского и сибирского хариусов // Лососевидные рыбы: Сб. науч. тр. Л.: Наука, 1980. С. 69-80.
31. Зиновьев Е.А. Экофенотипы европейского хариуса и их продукционные возможности // Матер. III Всес. совещ. "Вид и его продукт. в ареале". Вильнюс, 1980. С. 41-42.
32. Зиновьев Е.А. О специфике викарирующих видов хариуса в зоне перекрытия их ареалов // Круговорот энергии и вещества в вод-мах. Иркутск, 1981. С. 25-27.
33. Северин С.О., Зиновьев Е.А. Кариотип изолированных популяций *Thymallus arcticus* Pallas бассейна р. Оби. Вопр. ихтиол. 1982. Т. 22. Вып. 1. С. 27-35.
34. Антонов И.Г., Зиновьев Е.А. Спектрографический анализ чешуи хариусовых Евразии // Морфология, структура популяций и проблемы рац. исп. лососевидных рыб: Коорд. совещ. по лососевидным рыбам АН СССР. Л., 1983. С. 6-8.
35. Зиновьев Е.А. Экологическая и таксономическая структура р. *Thymallus* // Всес. совещ. по лососевидным рыбам. Л., 1983. С. 74-75.
36. Зиновьев Е.А., Устюгова Т.В. О гематологических показателях хариусовых и применимости их в таксономии // Коорд. совещ. по лосос. рыбам. Л., 1983. С. 77-78.
37. Глумов Е. В., Зиновьев Е. А. К морфобиологии хариуса Сейдозера // Биология водоемов Западного Урала. Пермь, 1985. С. 66-79.
38. Зиновьев Е.А. Экофенотипы лососевидных и их характеристика на примере европейского хариуса // III Всес. совещ. по биол. и биотехнике развед. сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 28-31.
39. Зиновьев Е.А. О реликтовой популяции хариуса в бассейне Верхней Волги // Биол. вод. Зап. Урала. Пермь, 1985. С. 80-86.
40. Зиновьев Е.А. О роли зон симпатрии в систематике и зоогеографии (на примере хариусовых рыб) // Круговорот энергии и вещ. в водоемах: Матер. VI Всес. совещ. Иркутск, 1985. Вып. 4. С. 42-43.
41. Зиновьев Е.А., Кузнецов А.Н. Хариус Подмосковья // Биол. рес. вод-ов Зап. Урала. Пермь, 1986. С. 150-155.
42. Устюгова Т.В., Зиновьев Е.А., Колмогорова Е.Я. Гематологические особенности хариусов, обитающих на западных и восточных склонах Урала // Мезенхима и ее производные в онто- и филогенезе: Науч. конф., посв. 100-летию со дня рожд. акад. А.А. Заварзина. Пермь, 1986. С. 45-47.
43. Зиновьев Е.А. Современное состояние изучения хариусовых рыб // Совр. сост. иссл. лососевидных рыб: III Всес. совещ. по лосос. рыб. Тольятти, 1988. С. 124-126.

44. Зиновьев Е.А. Хариусы *Thymallus thymallus* (L.) и *Thymallus arcticus* (Pallas) р. Кары // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. Л., 1988. Вып. 281. С 92-104.
45. Зиновьев Е.А., Устюгова Т.В. Хариус р Сосьвы // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала. Пермь, 1988. С 102-114.
46. Зиновьев Е.А. Популяционная изменчивость речного экотипа хариуса в направлении исток-устье // VI съезд ВГБО. Мурманск, 1991. Ч. 2. С. 26-27.
47. Бухаринов С.А., Зиновьев Е.А. Рост молоди хариуса р Быковка на ранних стадиях онтогенеза // Биол. ресурсы камских водохранилищ и их использование. Пермь, 1992. С. 116-121.
48. Зиновьев Е.А. Ручьевого экотип хариуса в бассейне Камы // Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. Пермь, 1992. С. 69-107.
49. Коротаяева С.Э., Зиновьев Е.А. Рост хариуса в бассейне р. Чусовой // Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. Пермь, 1992. С. 30-136.
50. Зиновьев Е.А. Плодовитость европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 1995. Вып. 1. С 153-167.
51. Коротаяева С.Э., Зиновьев Е.А. Некоторые закономерности роста хариуса в бассейне р. Печоры // Вестник Пермского университета Биология. 1997. Вып. 2. С. 169-173.
52. Костицын В. Г., Зиновьев Е. А. Клины и смещения признаков в предполагаемых зонах симпатрии дивергирующих форм амурского хариуса (род *Thymallus*) // I конгресс ихтиологов России. М.: Изд-во ВНИРО, 1997 С. 44.
53. Костицына Н.В., Зиновьев Е.А., Костицын В.Г. Микроэлементный состав тканей и органов европейского хариуса (*Thymallus thymallus* (L.)) как индикатор загрязнения малого равнинного водотока // Прир. наследие и геогр. краевед. Прикамья. Матер. II межрег. науч.-практ. конф. Пермь, 2000. Крат. сообщ. С. 132-133.
54. Зиновьев Е. А. Годовой ритм созревания гонад у разнотипных популяций хариусов Прикамья // Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. Ижевск, 2001 №5. С. 42-50.
55. Зиновьев Е. А., Коротаяева С. Э. Особенности измерения длины у хариусовых и соотношение длин у хариуса *Thymallus thymallus* L. // Биология и экология рыб Прикамья: Межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-т. Пермь, 2003. Вып. 1. С. 59-66.
56. Костицын В. Г., Зиновьев Е. А. Морфоэкологическая дивергенция хариусовых рыб (*Thymallidae*, *Salmoniformes*) амурского региона // Оценка запасов и проблемы регулирования рыболовства на внутренних водоемах России Сб. науч. тр. Пермского отдел. ГосНИОРХ. С-Пб. 2003. С. 104-115.
57. Костицына Н. В., Зиновьев Е. А. Геохимическая среда как один из факторов формирования экотипов хариусов // Биология и экология рыб Прикамья: Межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-г. Пермь, 2003. Вып. 1. С. 124-132.
58. Коротаяева С. Э., Зиновьев Е. А. Характеристика роста европейского хариуса на первом году жизни // Вестник Пермского ун-та. Биология. Пермь, Вып. 2. 2004. С. 94-98.
59. Зиновьев Е.А. Экотипы у хариусовых рыб (*Thymallidae*, *Salmoniformes*) // Экология. 2005. №5. С. 385-389.

Подписано в печать 16.11.2005 г. Печать офсетная.

Тираж 100 экз. Заказ № *262*

Отпечатано на ризографе ООО «Учебный центр «Информатика»
614990 г. Пермь, ул. Букирса, 15

Экотипы у хариусовых Евразии

Вид, подвид	Кол-во популяций	Тип популяций
<i>Thymallus thymallus</i>	Тысячи	I, II, III
<i>Th. arcticus</i>	-//-	
<i>Th. a. arcticus</i>	-//-	I, II, III
<i>Th. a. brevicephalus</i>	Менее 10	III
<i>Th. a. dentatus</i>	-//-	III
<i>Th. a. lacustris</i>	Десятки	III
<i>Th. a. baicalensis</i>	Менее 10	III, I
<i>Th. a. brevipinnis</i>	-//-	III
<i>Th. a. nigrescens</i>	-//-	III, I
<i>Th. a. pallasi</i>	Сотни	I, II, III
<i>Th. a. mertensi</i>	Более 10	I, III
<i>Th. a. grubei</i>	Сотни	I, II, III
<i>Th. a. signifer</i>	-//-	I, II, III
<i>Th. brevirostris</i>	Десятки	I, III, II?

Примечание: I – речной экотип, II – ручьевого экотип, III – озерный экотип; *Th. a. brevicephalus* скорее всего не валиден, возможно, это относится и к *Th. a. dentatus* и *Th. a. lacustris*; *Th. a. brevipinnis*, очевидно, является озерной формой черного байкальского хариуса.

Положение конца верхней челюсти относительно глаза у хариусовых Палеарктики

Таксоны	Экотипы	Не достигает вековой складки (в.с.)	На уровне переднего края в. с.	Почти или на уровне заднего края в. с.	Немного заходит за в. с.	Едва не достигает начала зрачка	На уровне переднего края зрачка	Немного заходит за передний край зрачка	Почти достигает середины зрачка	На уровне середины зрачка	Слегка заходит за середину зрачка	На уровне заднего края зрачка	Между зрачком и задним краем глаза	Заходит за задний край глаза
Европейский	I, II, III	редко един.	много много	масса много	много масса	часто много	редко нередко	редко	един.					
Западно-сибирский	I, II, III				редко	редко	много	масса	масса	нередко				
Ангарский	I, II						редко	масса	масса	един				
Черный байкальский	I, III					един	един	много	масса	много				
Белый байкальский	III						един.	много	масса	много				
Восточно-сибирский	I, II, III				един.	един.	много	масса	масса	много	нередко			
Камчатский	I						един.	много	масса	много	редко			
Арктический (С Америка)	I, III							обычн.	масса	обычн.				
Амурский	I, II, III				един.	един	редко	много	масса	много	нередко	един		
Монгольский	I, III								редко	много	масса	масса	нередко	един

Примечание: I – речной экотип, II – ручьевой экотип, III – озерный экотип.

Таксоны	Экотипы	Не достигает заднего края зрачка	На уровне заднего края зрачка	Слегка заходит за задний край зрачка	Далеко заходит за задний край зрачка	Почти достигает заднего края глаза	На уровне заднего края глаза	Немного заходит за задний край глаза	Далеко заходит (более 3 мм)
Европейский	I, II, III	един. един.	редко много	масса много	масса масса	много масса	нередко много	един. един.	
Западно-сибирский	I, II, III	един.	редко	много	много	масса	масса	много	един.
Ангарский	I, II	един.	редко	редко	много	масса	един.		
Черный Байкальский	II			редко	редко	много	масса	много	
Белый Байкальский	II					много	масса	много	
Восточно-сибирский	I, II, III	един.	редко	много	много	масса	много	много	редко
Камчатский	I		един.	редко	редко	масса	масса	нередко	
Арктический (С. Америка)	I						масса	много	
Амурский	I, II, III	един.	един.	много	много	масса	много	редко	
Монгольский	I, II						много	много	масса

Примечание: I – речной экотип, II – ручьевой экотип, III – озерный экотип.

Приложение 4

Амплитуда изменчивости в числе чешуй II у хариусов Палеарктики

Виды, подвиды	Индивидуальные колебания	Δ	Среднепопуляционные значения	Кол-во исследованных	
				популяций	экземпляров
Евразия					
Европейский	72-101	29	79-92	150	10000
Сибирский	73-11	34	79-92	25	2000
Марка-кульский	78-92	14	84-86	1	200
Зубастый-сибирский	75-87	12	80	1	50
Озерный саянский	84-96	12	88-90	3	100
Ангарский	83-103	20	90-95	2	300
Черный байкальский	88-110	22	96,5-100,3	1	400
Белый байкальский	87-108	21	97,4-98,3	1	150
Косогольский	81-102	21	87-88	1	100
Восточно-сибирский	76-107	31	81-96	30	1600
Камчатский	69-86	17	75,4-79,0	5	500
Амурский	79-104	25	86-92,6	22	1500
Монгольский	69-86	17	75,5-79	8	600
С. Америка					
Арктический, в том числе	73-103	30	77-94	73	2000
Аляска	74-101	27	77-94	41	1500
Британская Колумбия	89-99	10	92-96	3	50
Юкон	78-103	25	82-94	9	100
Северо-западная территория	73-98	25	82-92	19	300
Монтана	80-96	16	88	1	50

Примечание: приведены собственные и литературные данные (по С. Америке из работы М. Cart, Pepper, 1971).

№ 23360

РНБ Русский фонд

2006-4

25135