

УДК 597.552.5:579
ББК 28.693.324:28.4

Е. А. Зиновьев, В. Д. Богданов

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
СИБИРСКОГО ХАРИУСА (*THYMALLUS ARCTICUS*, THYMALLIDAE)
СЕВЕРНОЙ И ПОЛЯРНОЙ ЧАСТИ УРАЛА¹

E. A. Zinoviev, V. D. Bogdanov

COMPARATIVE MORPHOBIOLOGICAL ANALYSIS
OF SIBERIAN GRAYLING (*THYMALLUS ARCTICUS*, THYMALLIDAE)
OF NORHTERN AND POLAR URALS

Дана характеристика ряда популяций хариуса северной и полярной части Урала. Описаны черты внешнего облика хариусов. Указаны основные диагностические признаки счетных и пластических показателей, отмечена многочешуйность северных популяций хариуса, хотя встречается и мозаичность проявления этого признака. Большая часть показателей характеризует хариусов северной и полярной частей Урала как подвид *Thymallus arcticus*, однако отмечены и межпопуляционные расхождения в средних значениях ряда показателей морфотипа в регионе. Описаны основные элементы биологии хариусов – структура популяций, возраст, рост, питание, размножение.

Ключевые слова: западно-сибирский хариус, систематика, экология, возраст, рост, питание, размножение.

The characteristic of a number of populations of grayling of Arctic Urals is given. The features of the external appearance of grayling are described. The main diagnostic features of the numerical and plastic figures are shown; polyepidousness of northern populations of grayling is marked, but one can also find a mosaic manifestation of this trait. Most of the parameters characterize the grayling of the Polar Urals as a subspecies of *Thymallus arcticus*, although interpopulation differences in average values of indicators of morphotype in the region are fixed. The basic elements of grayling biology – the population structure, age, growth, nutrition and reproduction, are described.

Key words: West-Siberian grayling, taxonomy, ecology, growth, age, nutrition, reproduction.

Исследования тундровых рек и озер Полярного Урала и Ямала в ихтиологическом плане пока еще малочисленны, особенно исследования представителей хариусовых рыб, хотя они являются не только основными промысловыми объектами во многих водоемах, но нередко и единственными видами рыб, причем их распространение и специфика выявляются лишь в последнее время [1–8], в целом же изученность заполярных популяций хариусов остается еще низкой, что и побудило нас к написанию данной статьи.

Материалы по сибирскому хариусу рек Сось и Кара были собраны экспедициями Пермского государственного университета в июне – сентябре 1973–1977 гг., а также в верховьях р. Макарузь (бассейн Хара-Маталоу – Сось) 25.07–16.08.1987 г. и экспедициями Института экологии растений и животных РАН по рекам Харбей и Паюта (28.06–23.09.1978 г. и 05.06–21.06.2005 г.). Обработка проведена в основном в лабораторных условиях на фиксированном в формалине материале, сборы на ПБА проведены в полевых условиях.

Полярным Уралом принято считать участок Урала от истоков р. Хулга на юге (широкая часть) до горы Константинов Камень на севере (резко суженная часть до 5–7 км).

Полярный Урал изрезан густой сетью рек, ручьев, временных водотоков с огромным числом разнотипных озер [9]. Реки отличаются в горах высокой водоносностью, бурным течением, перекатами, порогами, шиверами и живописными водопадами. Истоками многих рек являются тектонические, карстовые или плотинные озера, регулирующие сток в верховьях рек. Немало рек берет начало из болот или небольших озер в седловинах гор, часто они в верховьях мелководны. Обычно реки очищаются ото льда 25 мая – 10 июня, а в октябре вновь сковываются льдом, отличаются непостоянством режима, уровня и расхода воды. Часто реки промерзают зимой до дна, хотя крупные (Щучья, Харбей, Б. Хадата) – лишь на мелких перекатах.

¹ Работа выполнена при поддержке программ Президиума УрО РАН (проект 12-М-45-2062) и Президиума РАН (проект 12-П-4-10-43).

Краткое описание хариусов. Сибирский хариус отличается от европейского притупленной головой, укороченным рылом, меньшей величиной головы, более длинным и высоким спинным плавником, большей выраженностью зубов на челюстях и рядом других признаков, что было отмечено при первоописании и последующих сопоставлениях обоих видов [10–12]. К видовым признакам сибирского хариуса, кроме указанных показателей, относятся темные полосы от V к P по бокам брюшка, красные либо другого цвета полосы на брюшных плавниках, специфичная окраска D, а также почти всегда имеющиеся пятна (красные, розовые, медно-красные) на хвостовом стебле и на боках тела под D, и ряд других, в том числе остеологических [13]. Верхняя челюсть обычно достигает начала зрачка, но не доходит до его середины, иногда заходит за середину зрачка. При этом указанные признаки есть как в зонах симпатрии с европейским хариусом (реки Кожим, Кара, Сибирча), так и повсюду в гигантском ареале сибирского вида от Урала до Северной Америки включительно, причем во всех подвидах и формах. Окраска на D появляется с 3 лет (17–19 см, L_{Sm}), на V полосы заметны чуть позднее (20–22 см). Особенно красива молодь (9–13 см) из ручьев – множество пятен и черных «точек», причем LL пересекает до 16 темных овальных пятен, изменчивость окраски огромная – от множества ярких пятен до нескольких тусклых пятен, или их не видно совсем [14]. Жировой плавник у взрослых рыб обычно окрашен в красный цвет (до вишневого). Форма тела варьирует от вальковатой до равновысокой с изогнутым верхним и нижним профилем, нередко прогонистые особи, окраска светлая у молодых до 20–25 см, затем темнеет. Количество красных полос на D у взрослых особей колеблется от 3 до 7, причем в р. Сосье нередко последние 3–4 преобразуются в сплошные полосы. Окраска D отличается от окраски верхнеобских рыб (реки Бия, Катунь), т. к. пятна и полосы охватывают не только заднюю половину плавника – они продолжают вперед, что сближает сибирского хариуса с восточно-сибирским. Вместе с тем пятна на D с верховьев р. Обь к низовьям заметно уменьшаются в размерах, как и «озубленность» костей рта, что отмечалось и ранее [6, 15].

Счетные признаки. Средние значения 11 счетных показателей хариуса в 10 местообитаниях Полярного и Приполярного Урала отклоняются сравнительно немного (табл. 1), хотя индивидуальная вариабельность числа прободенных чешуй весьма высока – от 80 до 103, средние же величины близки. Интересно, что наибольшие расхождения у сибирского хариуса с европейским наблюдаются в зоне симпатрии (р. Кара) в условиях обитания в одной реке – достоверные различия наблюдаются в 6 признаках из исследованных 12 (50 %), практически тех же, что и в р. Кожим [10]. Видоспецифичность в счетных признаках складывается в основном за счет модальных величин при равной амплитуде индивидуальных значений, хотя в самых важных диагностических признаках – числе жаберных тычинок и числе неветвистых лучей D – зона перекрытия минимальна [11].

Если попарно сопоставить счетные признаки 11 популяций западно-сибирского хариуса Полярного Урала, то оказывается, что их межпопуляционная изменчивость в регионе невелика, выделяется лишь карская популяция по минимальному числу чешуй в боковой линии, максимальному количеству пилорических придатков и позвонков, остальные признаки и популяции мало отличаются друг от друга. Крайне интересно, что в меридиональном аспекте от истоков рек Бия [16], Катунь, Чулышман, озер Кулагаш-Бажи и Телецкое [17, 18] до средне- и североуральских притоков р. Обь с притоками (реки Иртыш, Тобол), например Сосьвы [19], Лозьвы, Ивделя, Сев. Тошемки [20, 21] и тем более до Полярного Урала, хариус морфологически изменяется очень сильно. В частности, среднее число чешуй LL увеличивается с 80–82 до 90–93, уменьшается размер пятен на спинном плавнике, увеличивается их площадь, уменьшаются размеры зубов во рту и их число, изменяется форма рыла – от «курносости» до конечного рта и многие другие показатели. Пилорические придатки становятся короче, толще, с кольцевыми выростами внутри, аналогичными спиральному клапану средней кишки, характерному для всех хариусовых. В озерных популяциях нередко происходит уменьшение числа лучей в спинном плавнике, но в анальном и парных плавниках этого нет. Фактически в этой группе признаков проявляется и географическая, и экологическая изменчивость. Красные пятна на хвостовом стебле и под D могут быть яркими, тусклыми или отсутствовать. Мальковые темные пятна через LL в передней половине тела нередко «уходят» вниз, почти достигая основания P.

Таблица 1

Счетные признаки западно-сибирского хариуса в водоемах Полярного Урала

Признак Водоем, автор	Челюсти LL прободенные	Жаберные тычинки	Позвонки	Шилорические придатки	Несветящие лучи D	Светящие лучи D	Всего лучей D	Светящие лучи A	Светящие лучи P	Светящие лучи V	Жаберные лучи	n
Хулга, 1970–1979, Шишмарев, 1979	83–95 91,5/0,94	13–18 16,1/0,57	–	–	–	11–16 14,2/0,36	–	8–10 9,7/0,24	–	–	–	12
Манья, 1981; Следь с соавт., 1990	87–96 90,82/0,63	18–23 19,6/0,20	–	–	–	12–14 13,15/0,11	–	8–10 9,0/0,18	–	–	–	39
Собь, 1972, 1974; наши данные	83–103 93,02/0,35	14–20 16,9/0,13	56–62 58,7/0,25	13–21 17,16/0,16	8–12 9,96/0,08	11–16 13,7/0,08	21–26 23,7/0,08	8–11 9,3/0,06	13–15 14,45/0,06	9–10 9,1/0,04	7–11 8,85/0,08	121
Озеро Безымянное, бас. Макаруль, 1987; наши данные	84–103 92,24/0,62	15–20 16,76/0,15	–	13–21 17,8/0,26	8–11 9,8/0,11	12–16 13,17/0,12	22–26 23,67/0,14	9–11 9,6/0,08	13–15 14,35/0,08	8–10 9,0/0,05	8–10 8,8/0,05	54
Харбей, 1978; наши данные	82–98 91,17/0,40	14–21 17,7/0,18	55–62 58,27/0,30	14–22 17,9/0,28	8–12 9,75/0,12	10–17 13,98/0,15	21–26 23,7/0,16	8–11 9,3/0,08	13–16 14,4/0,11	8–10 8,9/0,07	8–12 9,7/0,18	59
Паюта, 2005; наши данные	88–97 92,33/0,71	17–20 18,3(5)	–	17–20 18,2(5)	10–11 10,16(6)	13–15 14,0(6)	23–26 24,16(6)	9–10 9,8(6)	13–15 14,0(6)	9–10 9,5(6)	9–10 9,3(6)	15
Кара, 1975, 1977; Зиновьев, 1988	80–93 86,73/0,31	15–21 17,3/0,13	57–62 59,6/0,16	14–25 19,5/0,22	8–12 10,2/0,10	11–15 12,95/0,10	20–26 23,17/0,18	8–10 8,9/0,05	13–15 14,05/0,11	8–10 9,1/0,10	8–10 9,06/0,07	92
Озеро Пайхото*, Венглинский, Яковлева, 1976	85–100 89,60/0,90	13–20 16,6/0,40	–	–	–	–	14–27 20,3/0,40	8–10 9,1/0,20	–	–	–	16
Озеро Безымянное, Венглинский, Яковлева, 1976	85–95 90,0/0,60	14–19 17,0/0,3	–	–	–	–	18–23 20,6/0,30	7–10 8,5/0,10	–	–	–	23
Озеро Б. Хадата, Венглинский, Яковлева	81–95 92,2/0,51	16–21(22)* 18,4/0,46	–	–	–	–	21–28 24,4/0,21	8–11 9,9/0,12	–	–	–	48

* В скобках для р. Паюта указано число исследованных особей; число всех лучей в D в оз. Пайхото указано 14, но это, скорее всего, опечатка, т. к. меньше 17 у хариусов не бывает.

Пластические признаки. Как известно, измерительные показатели морфотипа рыб более изменчивы, нежели счетные [22, 23], что в полной мере отражается на заполярных представителях вида. Считается, что верхняя челюсть и сибирского хариуса длиннее, чем у европейского хариуса, и поэтому она достигает начала зрачка или его середины [23, 24], однако это не совсем так – захождение челюсти за начало зрачка обязано укороченному рылу. Кстати, по этому показателю хариус Полярного Урала практически не отличается в разных местообитаниях (табл. 2).

Таблица 2

Положение заднего края верхней челюсти относительно глаза у хариусов бассейна р. Нижняя Обь, %

Водоем	Далеко заходит за векообразную складку, но не далее середины глаза	У начала зрачка	Под началом зрачка	Чуть заходит за начало зрачка	Чуть не достигает середины зрачка	На уровне середины зрачка
Паюта	< 20 см	–	100,0	–	–	–
	20–30 см	–	100,0	–	–	–
	> 30 см	–	22,2	22,2	33,4	22,2
Харбей	< 20 см	–	–	11,1	66,7	22,2
	20–30 см	–	–	28,6	42,8	28,6
	> 30 см	–	–	–	60,0	40,0
Собь	< 20 см	10,0	–	20,0	40,0	30,0
	20–30 см	11,1	22,2	33,3	22,2	11,2
	> 30 см	–	–	100,0	–	–

Продолжение табл. 2

Водоём		Далеко заходит за вс, но не далее середины глаза	У начала зрачка	Под началом зрачка	Чуть заходит за начало зрачка	Чуть не достигает середины зрачка	На уровне середины зрачка
Бассейн Хара- Маталоу	< 20 см	–	–	15,0	30,0	35,0	20,0
	20–30 см	–	–	–	46,2	38,5	15,3
Кара	< 20 см	–	–	64,7	23,5	11,8	–
	20–30 см	–	–	23,0	38,5	38,5	–
	> 30 см	–	–	–	–	100,0	–
Лозьва	< 20 см	–	35,7	28,6	21,4	14,3	–
	20–30 см	–	–	45,4	27,3	23,3	–
	> 30 см	–	–	23,5	29,4	29,4	17,7
Среднее		0,9	5,9	21,5	36,5	29,2	6,0

Половой диморфизм хариуса Полярного Урала единообразен с половым диморфизмом европейского хариуса [24–26], а также с таковым множества популяций и таксонов сибирских хариусов [13, 27–29]. Наиболее заметны расхождения полов в длине основания D и высоте его задней части, длине основания A, длине V больших у самцов, а также в величине антедорсального расстояния и высоте A – больших у самок. Вместе с тем в условиях Заполярья половой диморфизм выражен не столь рельефно, как в более южных местообитаниях и проявляется позднее – лишь у крупных особей длиной более 30–34 см.

Размерно-возрастная изменчивость морфологических параметров. У всех хариусовых рыб она также однотипна [15, 27], за исключением видоспецифического признака – длины рыла, которая возрастает в онтогенезе у европейского вида и уменьшается у остальных таксонов и экоформ, что в полной мере находит отражение в популяциях западно-сибирского хариуса на Полярном и Приполярном Урале. Размерно-возрастные изменения пластических признаков хариусов бассейна р. Лозьва (включая реки Сосьва, Ивдель, Сев. Тошемка, верхнее течение р. Лозьва) в интервале 14–35 см охватывают большинство признаков головы – статистически достоверно уменьшаются длина рыла, диаметр глаза, длина верхней и нижней челюсти, длина головы (и ширина верхней челюсти), возрастает ряд пропорций тела (наибольшая высота тела и пектоцентрального расстояния) при уменьшении антедорсального расстояния и длины хвостового стебля, а также возрастают длина D и высота D в задней части при уменьшении длины лопастей хвостового плавника и его средних лучей. Остальные признаки относительно стабильны в указанном диапазоне роста рыбы. У хариуса р. Сосьва несколько больше достоверно изменяющихся признаков в интервале роста от 12 до 32 см (5 размерных групп) – 60 %. У хариуса р. Кара происходит трансформация практически всех пластических признаков [11]. Размерная изменчивость хариуса оз. Безымянное, истока р. Макара-Рузь (притока р. Хара-Маталоу), бассейна р. Сосьва вполне соответствует таковой собской популяции. Направление преобразований черт фенооблика хариуса р. Харбей соответствует описанному у остальных популяций вида в регионе, хотя достоверность достигается не всегда – всего в 50 % 44 исследованных показателей.

Межпопуляционные достоверные расхождения средних значений признаков в 4 исследованных популяциях хариусов в регионе достаточно многочисленны, но не глубоки (табл. 3), проявляются почти в каждом признаке. Только в трех из них – наименьшей высоте тела, антедорсальном и антеанальном расстояниях – различий практически нет. Наиболее выделяются пропорции головы, тела и плавников у хариусов из оз. Безымянное и истоков р. Макара-Рузь (пр. Хара-Маталоу), причем первые значения наибольшие, вторые наименьшие, что соответствует ходу размерно-возрастной изменчивости, т. к. средние размеры этой пробы наименьшие. Интересно, что этот хариус против указанной формы динамики выделяется самым утолщенным телом, длинным основанием спинного плавника. Хариус в зоне симпатрии с европейским видом (р. Кара) выделяется самым коротким рылом, узким лбом и короткой головой, при наибольшем расстоянии от D до жирового плавника, вентроанальном расстоянии, малой длине и высоте спинного плавника и коротких лопастях хвостового плавника (табл. 3). Сопоставление с хариусами озер Ямала [5] свидетельствует о более глубоких межпопуляционных различиях, но в силу малочисленности этих проб они в таблицу не включены.

Таблица 3

Среднепопуляционные значения ряда пластических признаков хариусов Полярного Урала

Признак	Река Сось	Озеро Безымянное (бассейн р. Сось)	Река Харбей	Река Кара
L_{Sm} , мм	259/6,86	215/5,03	257/8,81	303/4,50
В % L_{Sm}				
Длина рыла	4,62/0,04	5,03/0,04	4,93/0,06	4,27/0,07
Диаметр глаза	3,77/0,05	3,99/0,04	3,89/0,06	3,62/0,06
Заглазничный отдел головы	9,00/0,06	9,46/0,04	9,40/0,05	9,31/0,06
Высота головы	13,02/0,12	13,54/0,09	12,91/0,11	12,76/0,10
Ширина лба	5,27/0,05	5,53/0,05	5,35/0,05	4,69/0,05
Длина верхней челюсти	4,76/0,04	5,20/0,04	5,02/0,03	4,60/0,04
Ширина верхней челюсти	1,59/0,02	1,73/0,02	1,73/0,02	1,57/0,02
Длина нижней челюсти	8,16/0,07	8,88/0,06	8,40/0,06	7,53/0,08
Длина головы	17,25/0,16	18,53/0,09	17,91/0,09	16,75/0,11
Наибольшая высота тела	20,63/0,21	19,49/0,17	18,94/0,22	20,0/0,25
Наименьшая высота тела	7,11/0,07	7,61/0,05	7,28/0,04	7,34/0,05
Антедорсальное расстояние	31,25/0,17	31,18/0,16	30,76/0,18	30,99/0,18
Постдорсальное расстояние	40,11/0,19	40,44/0,14	38,98/0,22	40,70/0,18
Антевентральное расстояние	45,58/0,21	44,90/0,13	45,41/0,20	44,61/0,18
Антеанальное расстояние	70,3/0,22	69,66/0,13	70,51/0,25	70,36/0,28
P-V расстояние	30,24/0,22	28,07/0,23	28,82/0,17	29,66/0,23
V-A расстояние	26,57/0,15	25,79/0,14	26,01/0,17	26,81/0,16
Длина хвостового стебля	15,79/0,13	16,29/0,08	15,64/0,13	15,25/0,12
Наибольшая толщина тела	12,24/0,19	12,80/0,10	11,84/0,14	12,32/0,16
Расстояние D – жировой плавник	21,39/0,19	20,62/0,15	21,02/0,16	22,66/0,18
Толщина у заднего края жирового плавника	5,67/0,08	5,68/0,05	5,42/0,07	–
Длина основания D	25,31/0,23	25,66/0,18	25,16/0,22	24,11/0,21
Высота последнего неветвистого луча D	13,24/0,17	13,16/0,13	13,48/0,14	12,41/0,09
Высота последнего луча D	13,00/0,30	11,36/0,36	14,31/0,63	13,78/0,31
Высота 4 с конца луча D	13,40/0,39	13,14/0,40	16,79/0,60	15,26/0,31
Максимальная высота D	15,75/0,45	14,43/0,25	17,42/0,56	15,83/0,24
Длина A	8,53/0,09	9,34/0,09	9,07/0,09	8,65/0,07
Высота A	10,38/0,11	11,73/0,10	11,37/0,17	10,03/0,20
Длина P	14,16/0,07	14,92/0,09	15,08/0,10	13,95/0,08
Длина V	14,06/0,12	14,66/0,10	15,09/0,37	14,11/0,10
Длина верхней лопасти C	15,00/0,13	15,29/0,12	15,98/0,24	13,85/0,16
Длина нижней лопасти C	15,67/0,13	16,38/0,12	17,26/0,30	14,19/0,16
Длина средних лучей C	5,68/0,07	5,95/0,05	6,01/0,08	5,40/0,09
Длина жирового плавника	6,51/0,11	7,82/0,08	6,75/0,10	6,49/0,10
Количество экз.: ♂/♀	50; 25/25	30; 17/13	49; 24/25	56; 25/31

Биологические показатели. По структуре популяций хариусы от рек Манья, Сосьва, Лозьва до Полярного Урала выделяются доминированием средне- и старшевозрастных особей от 3+ до 7+ лет и более [19, 30, 31]. Естественно, что возрастной состав зависит от способа лова и величины ячеи используемых сетей либо спортивных орудий лова, тем не менее хариусы Полярного Урала отличаются наличием старшевозрастных рыб (9–12+ лет) и доминированием рыб 4–5- и 7–8-летнего возраста (табл. 4).

Таблица 4

Возрастной состав популяций хариуса Северного и Полярного Урала

Река, озеро	Метод лова	Возрастная группа									Количество экз.
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Сосьва, 1982, 1986	Кораблик	61,0	29,3	7,2	1,9	0,5	–	–	–	–	205
Лозьва, 2003–2009	Сети	6,2	13,6	20,5	27,9	18,7	3,4	3,4	2,4	–	322
Манья, 1981	Сети	4,7	2,8	24,5	14,2	15,1	17,0	17,9	2,8	1,0	106
Сось, 1974, 1977	Кораблик	17,1	15,3	18,2	26,5	16,4	3,6	1,5	1,4	–	275
Хара-Маталоу, 1977, 1987	Удочка	22,1	29,4	25,2	16,8	4,2	2,1	–	–	–	95
Харбей, 1978	Сети	4,0	7,5	17,6	28,2	23,2	11,1	5,7	2,3	0,4	478
Кара, 1974	Кораблик	49,1	24,5	12,3	8,3	4,5	1,5	–	–	–	326

Продолжение табл. 4

Река, озеро	Метод лова	Возрастная группа									Количество экз.
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Паюга, 2004	Сети	–	–	1,6	20,6	22,2	19,0	25,4	11,1	–	63
Озеро Б. Сядатато	Сети	–	1,0	12,0	24,0	30,0	31,0	11,0	1,0	–	164
Озеро Ингилогор	Сети	12,0	24,0	10,0	12,0	26,0	9,0	2,0	1,0	4,0	196
Озеро Пэдэрато	Сети	–	–	1,0	58,0	26,0	3,0	3,0	3,0	–	148
Озеро Б. Хадата Лор	Сети	–	9,0	41,0	20,0	23,0	6,0	–	–	1,0	256
Озеро Тасыннзато	Сети	–	6,0	47,0	38,0	–	–	–	6,0	3,0	86
Озеро Сидято	Сети	–	–	4,0	22,0	26,0	29,0	15,0	–	4,0	68

* Данные по р. Манья взяты из [30], по р. Лозьва – из диссертации И. Э. Бондарева по материалам А. В. Лугаськова и одного из авторов, остальные материалы – наши.

В целом представленные данные иллюстрируют увеличение возрастных рядов хариуса в бассейне р. Обь от северных районов к заполярным и, тем более, от южных участков ареала (реки Бия, Катунь, Чулышман, оз. Телецкое и др. [16–18]). Максимальные размеры в разных реках колеблются от 48,2 (L_{5m}) до 53 см, вес – от 1 400 до 1 600 г, т. е. намного больше, чем у среднециклового хариуса более южных местообитаний. Это происходит, хотя многие реки региона частично перемерзают, что ограничивает предельные величины жизненного цикла хариуса.

Половая структура популяций хариуса на Полярном Урале близка к 1 : 1, хотя в реках Харбей и Паюга было несколько больше самок – 55,6 и 63 %. В р. Манья летом количество самцов немного больше, чем самок – 1,2 : 1,0, тогда как осенью диспропорция возрастает – 2,0 : 1,0 [29, 32]. Следовательно, половая структура является динамичным показателем, что было продемонстрировано ранее для разных таксонов рода [10, 13, 33, 34], хотя чаще всего близка к 1 : 1.

Если сопоставить показатели линейного роста хариуса в бассейне р. Обь от верховьев до Заполярья, то прослеживается тенденция к уменьшению роста в направлении юг – север, хотя ряд данных не вписывается в эту обычную закономерность. Так, слишком низкие параметры роста указаны для бассейна рек Катунь и Чарыш [35], для оз. Кулагаш-Бажи (в верховьях р. Чулышман), в 8+ лет всего 314 мм [18], в оз. Марка-Куль по данным [22], в р. Мрас-Су – до 4+ лет [36], отчасти в реках Сосьва и Лозьва [19]. Вместе с тем хариус в Телецком озере, даже по данным 4 исследователей, в разные годы растет сходно и быстрее, чем в остальных обских местообитаниях [17].

Анализ результатов реконструкции темпа роста западно-сибирского хариуса в бассейне р. Обь свидетельствует об указанной выше закономерности по снижению приростов тела в длину в направлении с юга на север, особенно в первые годы жизни. Однако с возраста 4–5 лет наблюдается компенсация роста и его выравнивание в указанном диапазоне широт (табл. 5).

Таблица 5

Темп роста по расчисленным длинам (L_{5m} , метод Е. Леа, мм, МБС-10) у хариуса в бассейне р. Обь

Река	Возрастная группа								Количество экз.
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Бия	72	152	207	252	–	–	–	–	150
Пыж	69	157	200	272	–	–	–	–	108
Бассейн В. Иртыша	103	147	179	221	–	–	–	–	266
Ивдель	69	158	247	312	–	–	–	–	59
Вижай	78	145	204	269	–	–	–	–	65
Сев. Тошемка	71	161	183	–	–	–	–	–	47
Лозьва	72	146	215	283	309	336	363	395	258
Сосьва	76	141	201	229	–	–	–	–	54
Собь	67	126	192	243	299	333	–	–	76
Хара-Маталоу	56	110	178	245	299	321	–	–	80
Харбей	60	122	181	232	274	322	362	397	366
Кара	79	130	188	249	301	–	–	–	302
Паюга	56	122	194	256	312	337	379	408	62

Половое созревание хариусов Полярного Урала приурочено к 4–6 годам жизни, т. е. происходит позднее, чем в водоемах рек Средняя и Верхняя Обь, где оно приходится на 3–4 годы,

хотя в высокогорных озерах сдвигается на 1–2 года позже. Обычно по достижении длины по Смиуту 22 см (130 г) в притоках рек Лозьва и Сосьва, оз. Безымянное (верховья р. Макару-Рузь), изредка в р. Сосьва, самки приступают к первому нересту. В р. Лозьва это происходит при длине 275 мм (200 г), близкие значения свойственны популяциям в реках Харбей, Кара, чаще всего массовая зрелость приходится на рыб длиной 28–31 см (L_{Sm}) в возрасте 5–6 лет.

Сроки нереста охватывают в реках региона период с конца мая до середины июня, иногда из-за холодов нерест задерживается вплоть до конца этого месяца. Характер нерестилищ обычно для всех таксонов хариусов однотипен – мелкогалечные отмели с невысокой проточностью до 0,5 м/с и глубиной менее 0,5 м, в озерах – глубже. По опросным данным иногда в заполярных водоемах самки выметывают икру на растительный субстрат, хотя для данной группы это нехарактерно.

Плодовитость обычно колеблется в пределах 1,0–11,1 тыс. икринок, хотя может достигать у крупных особей 16,7–20,6 тыс. икринок, например в р. Хулга [31].

Выводы

Хариусы Полярного Урала морфологически выделяются многочешуйностью, приостренностью головы, мелкоглазостью, слабыми зубами на челюстях, специфичной окраской D, наличием темных полос от P к V по краю брюшка, наличием красных полос на V, розовых пятен на хвостовом стебле, на боках тела и другими чертами.

Обычно популяции многовозрастные – до 10–12 лет (400 и более мм, 1,4–1,6 кг) с доминированием взрослых особей. Темп роста достаточно быстрый, за исключением первого года жизни.

Созревание приурочено к 5–7 годам жизни, соотношение полов близко к 1 : 1, нерест происходит во второй половине июня.

По всем морфобиологическим параметрам наблюдается межпопуляционная изменчивость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (Реки Сыня, Войкар, Сосьва) / В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова, О. А. Госькова и др. / Урал. отд-ние РАН. – Екатеринбург, 2002. – 136 с.
2. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала / В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова, А. Л. Гаврилов и др. / Урал. отд-ние РАН. – Екатеринбург, 2004. – 167 с.
3. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (Реки Харбей, Лонготчеган, Щучья) / В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова, О. А. Госькова и др. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. – 236 с.
4. Богданов В. Д., Мельниченко И. П. Граница пресноводной европейской и азиатской ихтиофауны в арктической части Полярного Урала // Экология. – 2010. – № 5. – С. 372–377.
5. Венглинский Д. А., Яковлева А. С. Морфологическая характеристика хариуса водоемов Ямала и Полярного Урала // Закономерности роста и морфологические особенности рыб в различных условиях существования: Тр. ИЭРиЖ УНУ АН СССР. – 1976. – Вып. 99. – С. 41–50.
6. Зиновьев Е. А. Экологическая и таксономическая структура р. *Thymallus* // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по лососевым рыбам. – Л.: Наука, 1983. – С. 74–75.
7. Зиновьев Е. А., Богданов В. Д. О распространении европейского и сибирского хариусов на Урале // Аграрный вестн. Урала. – 2011. – № 4. – С. 42–44.
8. Мельниченко И. П. Рыбные ресурсы полярной части Урала и Западного Урала: дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2008. – 215 с.
9. Кеммерих А. О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 138 с.
10. Зиновьев Е. А. Морфологическая характеристика двух видов хариусов р. Кожим // Рыбохоз. исслед. вод. Урала: сб. Перм. лаб. ГосНИОРХ. – Пермь, 1979. – С. 69–77.
11. Зиновьев Е. А. Хариусы *Thymallus thymallus* (L.) и *Thymallus arcticus* (Pallas) р. Кары // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – 1988. – Вып. 281. – С. 92–104.
12. Пробатов А. Н. Хариус р. Кары // Изв. Перм. биол. ин-та при Перм. ун-те. – 1936. – Т. V, вып. 9–10. – С. 393–401.
13. Зиновьев Е. А. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: дис. ... д-ра биол. наук в виде науч. докл. – Пермь, 2005. – 75 с.
14. Богданов В. Д., Михель А. Е., Зиновьев Е. А. К характеристике структуры чешуи и роста молоди хариусов некоторых субарктических популяций // Сб. материалов по фауне Субарктики Западной Сибири / Урал науч. центр АН СССР. – Свердловск, 1978. – С. 23–32.
15. Зиновьев Е. А., Бакланов М. А. О специфике заполярных популяций хариусов Евразии // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): материалы Междунар. конф. – Ч. 1. – Петрозаводск, 2005. – С. 133–135.

16. Северин С. О., Зиновьев Е. А. Карิโอтип изолированных популяций *Thymallus arcticus* Pallas бассейна р. Оби // Вопросы ихтиологии. – 1982. – Т. 22, вып. 1. – С. 27–35.
17. Рыбы Телецкого озера / А. Н. Гундризер, Б. Г. Иогансен, В. В. Кафанова, Г. М. Краснощеков. – Новосибирск: Наука, 1981. – 160 с.
18. Кафанова В. В. Краснохвостый хариус оз. Нижнее Кулагаш-Бажи (Алтай) // Тр. НИИ биологии и биофизики / Том. гос. ун-т. – 1970. – Т. 1. – С. 80–89.
19. Зиновьев Е. А., Устюгова Т. В. Хариус р. Сосьвы // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала. – Пермь, 1988. – С. 102–114.
20. Бондарев И. Э., Зиновьев Е. А., Кравченко С. В. К экоморфологии хариуса бассейна реки Лозьва // Вестн. Тюмен. ун-та. – 2011. – № 12. – С. 108–115.
21. Зиновьев Е. А., Бондарев И. Э. Западно-сибирский хариус *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas, 1776) бассейна реки Лозьвы // Биология и экология рыб Прикамья: межвуз. сб. науч. тр. – Вып. 2. – Пермь, 2008. – С. 108–115.
22. Меньшиков М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. – Петрозаводск, 1951. – Т. III. – С. 292–306.
23. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 379 с.
24. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Ч. 1. – 467 с.
25. Берг Л. С. Рыбы пресных вод Российской империи. – М., 1916. – 563 с.
26. Зиновьев Е. А. Хариус бассейна реки Камы: дис. ... канд. биол. наук. – Пермь, 1967. – 257 с.
27. Зиновьев Е. А. Параллелизм изменчивости у европейского и сибирского хариусов // Лососевидные рыбы: сб. науч. тр. – Л.: Наука, 1980. – С. 69–80.
28. Книжин И. Б. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2009. – 52 с.
29. Тугарина П. Я. Хариусы Байкала. – Новосибирск: Наука, 1981. – 281 с.
30. Характеристика ихтиофауны бассейна р. Северной Сосьвы / Т. В. Следь, Л. В. Михайличенко, А. В. Лугасков и др. // Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. – Свердловск: УРО РАН, 1990. – С. 94–178.
31. Шимарев В. М. Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северной Сосьвы // Морфофизиологические особенности рыб р. Северной Сосьвы. – Свердловск, 1979. – С. 38–73.
32. Госькова О. А. К биологии сибирского хариуса р. Маньи // Материалы 4^{то} Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Ч. III. Рыбы. – Свердловск, 1984. – С. 14–15.
33. Зиновьев Е. А. Материалы по размножению европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) // Тр. Урал. отд-ния СибНИИРХ. – 1971. – Т. VIII. – С. 133–142.
34. Зиновьев Е. А. Плодовитость европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) // Вестн. Перм. ун-та. Биология. – 1995. – Вып. 1. – С. 153–167.
35. Водоемы Алтайского края: биологическая продуктивность и перспективы использования / Л. В. Веснина, В. Б. Журавлев, В. А. Новоселов и др. – Новосибирск: Наука, 1999. – 285 с.
36. Тюльпанов М. А. Рыбы бассейна реки Мрас-Су // Уч. зап. Томск. гос. ун-та. – 1964. – № 49. – С. 149–157.

Статья поступила в редакцию 3.09.2013

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Зиновьев Евгений Александрович – Пермский государственный национальный исследовательский университет; г-р биол. наук, профессор; зав. кафедрой «Зоология позвоночных»; zoovert@psu.ru.

Zinoviev Evgeniy Aleksandrovich – Perm State National Research University; Doctor of Biological Sciences, Professor; Head of the Department "Vertebrate Zoology"; zoovert@psu.ru.

Богданов Владимир Дмитриевич – Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург; г-р биол. наук; профессор, член-корреспондент Российской академии наук; зав. лабораторией экологии рыб и биоразнообразия водных экосистем; bogdanov@ipae.uran.ru.

Bogdanov Vladimir Dmitrievich – Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Department of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg; Doctor of Biological Sciences, Professor; Corresponding Member of Russian Academy of Sciences; Head of the Laboratory of Fish Ecology and Biodiversity in Aquatic Ecosystems; bogdanov@ipae.uran.ru.