

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

На правах рукописи

КНИЖИН
Игорь Борисович

**ХАРИУСЫ (*THYMALLUS* CUVIER, 1829) ГОЛАРКТИКИ
(СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕОГРАФИЯ, ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ)**

03.00.10 – ихтиология

03.00.18 – гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2009

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных и экологии
Иркутского государственного университета

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук *Васильева Екатерина Денисовна*

доктор биологических наук *Мина Михаил Валентинович*

доктор биологических наук *Решетников Юрий Степанович*

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится 21 октября 2009 г. в 14⁰⁰ часов на заседании Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 002.213.02 при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33; факс: 7(495) 952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2009 г.

Ученый секретарь
Совета по защите докторских
и кандидатских диссертаций,
кандидат биологических наук,

Т.П. Крапивко

Актуальность исследований. Хариусы (*Thymallidae*) представляют собой группу рыб, интерес к которой со стороны исследователей, рыбопромышленников и рыболовов-любителей не ослабевает более двух веков. Выяснение таксономической структуры р. *Thymallus*, ареалов видов его составляющих, их филогенетических связей, центров происхождения и путей расселения, являются фундаментальными научными задачами. Многообразие форм хариусов и их широкое распространение в водоемах Голарктики, от 40° до 77° с. ш. обусловлены палеогеографическими и климатическими изменениями, произошедшими в Евразии в конце плиоцена начале голоцена. В связи с этим изучение фенетического и генетического разнообразия представителей рода дает возможность провести реконструкцию ряда эволюционных событий за последние несколько миллионов лет. Прикладным аспектом проводимых исследований может быть разработка мер по организации ведения рыбного хозяйства, охраны и воспроизводства хариусовых рыб на популяционном и видовом уровнях. Хариусы являются не только компонентом водных экосистем умеренных широт, но в ряде регионов играют важную роль в обеспечении потребностей населения в качестве одного из продуктов питания. По этой причине их промысловая эксплуатация должна основываться на четкой таксономической дифференциации и знаниях популяционной структуры видов этой группы.

За период изучения, представления о видовом составе рода *Thymallus* претерпели значительные изменения. Это связано с постепенным накоплением сведений о распространении и разнообразии различных форм и использованием в систематике разных методологических подходов. Ретроспектива таксономических исследований свидетельствует о том, что состав рода оценивался неодинаково. Из данных, представленных в специализированных интернет ресурсах (www.fishbase.com, www.calacademy.org), можно увидеть, что за время их изучения использовалось около 50 научных названий видов, 27 подвигов и 11 экологических форм. В последние десятилетия многие из описанных таксонов либо сводились в синонимию, либо им присваивался отличный от первоначально установленного статус (Световидов, 1936; Берг, 1948; Тугарина, 1981, 2002; Макоедов, 1999; Книжин и др., 2004, 2006, 2007, 2008, 2009; Зиновьев, 2005; Романов, 2005; Книжин, Вайс, 2007; Pivnička, Hensel, 1978; Weiss et al., 2007). Недостатком проведенных ранее таксономических ревизий р. *Thymallus* является то, что в их основе лежат результаты сравнительного анализа морфометрических признаков (Световидов, 1936; Зиновьев, 2005) или формальные номенклатурные преобразования (Богущая, Насека, 2004). Однако, используя упомянутые подходы, невозможно понять причины мозаичности ареала сибирского хариуса *T. arcticus* и наличие зон сипатрического обитания его подвигов. Требуют уточнения таксономический статус и границы распространения форм, населяющих системы Амура, Байкала, Енисея, Оби и водоемов центрально-азиатского бассейна. Трудность выполнения указанных задач состоит в том, что на практике не представлялось возможным выявить единую совокупность диагностических признаков, пригодных для идентификации таксонов. Более того, применение многих из них из-за трансгрессивности носит ограниченный харак-

тер. Интерпретация результатов молекулярно-генетических данных (Северин, 1985, 1986; Скурихина, 1984; Скурихина и др., 1986; Макоедов, 1999; Redenbach, Taylor, 1999; Stamford, Taylor, 2004 и др.) не всегда была однозначной вследствие ограниченности анализируемых материалов и отсутствия единства во взглядах исследователей. Оценивая историю исследования хариусовых рыб, Балушкин (2003) справедливо отметил, что «пока никому из ученых не удалось предложить новую, более совершенную классификацию группы, способную на основе данных, накопленных за более чем полвека, отразить закономерности и результаты эволюционных процессов, происходящих на уровнях локальных популяций, рас и видов...» (с. 7). Полученные в последние годы данные о фенетическом и генетическом разнообразии хариусов Голарктики, однозначно указывали на необходимость использования других методических подходов для таксономической ревизии р. *Thymallus*, что и определило цель и задачи проведенных исследований.

Цель исследования. На основе комплексного исследования с применением современных методов анализа оценить и описать таксономическое разнообразие хариусов Голарктики, определить их филогенетические связи, центры видообразования и пути распространения, а также морфо-экологические особенности образа жизни.

Задачи исследования:

1. Изучить фенетическое разнообразие и оценить филогенетические отношения хариусов водоемов Голарктики.
2. Установить ареалы различных видов хариусов.
3. Определить признаки или их комплексы, позволяющие диагностировать различные таксоны.
4. Рассмотреть причины симпатрического обитания и формообразования у хариусовых рыб.
5. Сформировать представление о центрах видообразования и путях расселения хариусов.
6. Обобщить сведения об особенностях образа жизни представителей р. *Thymallus*.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Обоснована целесообразность проведения таксономической дифференциации представителей р. *Thymallus* посредством последовательного использования критериев (морфологического, генетического, географического), лежащих в основе концепции линнеевского вида или линнеона (*sensu* Берг, 1948).

2. Развито представление об эволюционных и палеогеографических факторах, обусловивших причины симпатрического обитания в крупных реках Азии видов хариусов различных филетических линий.

3. На основе комплексного применения современных методов анализа предложена оригинальная концепция о таксономическом разнообразии хариусов, центрах видообразования и возможных путях их распространения в водоемах Голарктики.

4. Современный ареал хариусов сформировался в результате тектонических и гляциальных преобразований, произошедших в Евразии и Северной Америке за последние 4.5-0.015 млн. лет.

5. Микроэволюционные процессы у хариусов в озерных водоемах, на начальном этапе проявляются в возникновении у них симпатрических форм в результате биотопической и определяемой ею морфологической дивергенции.

Научная новизна. Впервые, на основе комплексного использования данных морфологического и молекулярно-генетического анализов, проведена ревизия таксономического состава р. *Thymallus*. Показано, что в целях таксономии целесообразно использовать подход, в основе которого лежат критерии концепции линнеевского вида (линнеона). Определены комплексы признаков, позволяющие диагностировать таксоны видового и подвидового ранга, и разработан ключ для их определения. Впервые описано 2 новых вида и 1 подвид. Повышен до видового ранг ряда форм, ранее рассматривавшихся в качестве подвидов сибирского хариуса. Уточнены ареалы и зоны симпатрического обитания различных видов хариусов, выявлены формы с неясным таксономическим статусом, исследование которых необходимо продолжить. Рассмотрены факторы, обусловившие микроэволюционные процессы у хариусов в водоемах различного типа. Представлено обоснование гипотезы о центрах видообразования и путях расселения хариусовых рыб.

Практическое значение работы. Результаты исследований являются основой для разработки мер охраны и рационального использования хариусовых рыб. Полученные данные необходимы для организации мониторинга за состоянием популяций ценных видов рыб в водоемах Евразии. Материалы исследований являются частью информационной научно-образовательной семантической системы «Байкал», используются в лекционных курсах «Проблемы микроэволюции», «Общая биология», «Общая ихтиология», «Частная ихтиология», «Рациональное использование и охрана ресурсов животного мира».

Апробация работы. Основные положения работы представлены на международных, всесоюзных, всероссийских и региональных конференциях, совещаниях и симпозиумах, в том числе: «Круговорот вещества и энергии» (Листвянка, 1985), «Биологические проблемы Севера» (Якутск, 1986), «Проблемы экологии Прибайкалья» (Иркутск, 1988), «Ресурсы животного мира Сибири» (Новосибирск, 1990), «Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб» (Ленинград, 1994), «Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири» (Томск, 1996), «Биоразнообразие и динамика экосистем Севера Азии (Новосибирск, 2000), «Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков: морфология, систематика, экология» (Алма-Ата, 2004), «Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири» (Чегдомын, 2007), II летний симпозиум научно-образовательного центра «Байкал» (Иркутск, 2007), международном симпозиуме «Ecology and fish biodiversity in large rivers of North-East Asia and Western North America» (Харбин, Китай, 2006), First International conference on the grayling (Йорк, Англия, 2006) и др. Результаты работы представлены в фор-

ме научных отчетов по проектам РФФИ №№ 98-04-49428, 01-04-49376, РФФИ-Байкал 05-04-97214, РФФИ-БНТС Австрии № 06-04-90611, РФФИ-Монголия № 07-04-90113, Интеграция № K0788, Университеты России № УР.07.01.009, Глобального экологического фонда № IV0049-01.

Личный вклад автора. Изучение хариусовых рыб проводится автором с 1982 г. За это время организованы и проведены экспедиционные работы (бассейн оз. Байкал, реки: Ангара, Енисей, Лена, Амур, Обь, Кобдо, Дунай, Исонзо, Сава и др.), результатом которых стал сбор материала для морфологических и молекулярно-генетических исследований, анализа биологических показателей и экологических особенностей хариусов с большей части ареала рода. Непосредственно автором проведена камеральная обработка и статистический анализ данных по морфологии, питанию и другим биологическим показателям хариусовых рыб. Совместно с коллегами из европейских научных центров (С. Вайс, Э. Фруфе, М. Коскинен, К. Праймер, С. Сушник, Т. Копун) осуществлялись обсуждение результатов молекулярно-генетических исследований и подготовка публикаций. Автор является руководителем и исполнителем российских и международных проектов, поддержанных РФФИ, федеральными межотраслевыми программами «Интеграция» и «Университеты России», Глобального экологического фонда, а также программой Eurasia Pacific Uninet (Австрия).

Публикации. Результаты исследований отражены в 33 публикациях, в том числе 2 учебных пособиях, 20 статьях, из которых 19 опубликованы в российских и зарубежных журналах из списка утвержденного ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 267 страницах текста, который включает 23 таблицы и 40 рисунков. В списке литературы приведены 434 источника, из которых 189 - на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность коллегам, принимавшим непосредственное участие в исследованиях: С. Вайсу, Т. Копун (Университет Карла-Франца, г. Грац), А.Л. Антонову (ИВЭП ДВО РАН), А.Ф. Кириллову (ИПЭС АН РС (Я)), Э. Фруфе (Университет Порту), С.С. Алексееву (ИБР РАН), Б.Э. Богданову, С.С. Самариной, А.Н. Зайцевой (ЛИН СО РАН), С. Сушник (Университет Любляны), С.Н. Сафронову (Ю.-Сахалинский государственный университет), С.Ф. Титову (ГосНИОРХ), М. Коскинену, К. Праймеру (Университет Хельсинки), Е.А. Васильевой (Иркутский государственный университет). Искренне признателен А.С. Осинину (МГУ), Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ им. Северцова), А. Перса (Университет Лиона), Л.В. Сухановой, С.В. Кирильчику (ЛИН СО РАН), Т.Г. Бычковой («Вопросы ихтиологии»), О.Н. Масловой (ВНИРО), коллективу кафедры зоологии позвоночных и экологии Иркутского государственного университета за всемерную помощь и поддержку.

ГЛАВА 1. РЕТРОСПЕКТИВА ИЗУЧЕНИЯ ХАРИУСОВЫХ РЫБ.

За отправную точку исследования хариусовых рыб условно можно принять время выхода работы Линнея (Linnaeus, 1758), где дано описание европейского хариуса *Salmo thymallus* из бассейна р. Рейн. К началу XX века стали известны названия еще 9 видов из азиатских и североамериканских водоемов, яв-

ляющихся синонимами этого таксона (Bloch, Schneider, 1801; Valenciennes, Cuvier, 1848; Cope, 1865; Milner, 1874; Henshall, 1898). Во второй половине XIX века описаны амурский *T. grubii* (Dybowski, 1869) и монгольский *T. brevirostris* (Kessler, 1879) хариусы. Из водоемов южного Алтая в Китае Буланже (Boulenger, 1898) описан вид – *Phylogephyra altaica*. В ревизионном обзоре Световидова (1936) рассматривается 4 вида хариусов: монгольский *T. brevirostris*, европейский *T. thymallus*, сибирский *T. arcticus* и косогольский *T. nigrescens*. У сибирского хариуса им выделяется 4 подвида: западносибирский *T. a. arcticus*, восточносибирский *T. a. pallasii*, амурский *T. a. grubii* и байкальский *T. a. baicalensis*. Пивничка и Хенсел (Pivnička, Hensel, 1978) пришли к выводу, что сибирский хариус является подвидом европейского, а амурский и байкальский хариусы – самостоятельные виды. В XX веке у сибирского хариуса выделяли до 13 подвидов: *T. a. arcticus*, *T. a. baicalensis*, *T. a. brevicephalus*, *T. a. brevipinnis*, *T. a. dentatus*, *T. a. grubii*, *T. a. lacustris*, *T. a. mertensii*, *T. a. nigrescens*, *T. a. pallasii*, *T. a. signifer*, *T. a. montanus*, *T. a. yaluensis*. У европейского хариуса был описан подвид – *T. t. kamensis* (Лукаш, 1929) из р. Кама, а у монгольского – *T. brevirostris kozovi* из верховьев р. Кобдо (Дашдорж и др., 1968). В последнем обзоре по пресноводным рыбам России (Дорофеева, 2002) упоминается о 3 видах: европейском, сибирском и монгольском хариусах. В составе сибирского хариуса указано 8 подвидов. Тот же состав рода приводится Зиновьевым (2005). В работах американских ихтиологов подвиды у сибирского хариуса не выделяются (McPhail, Lindsey, 1970; Armstrong, 1986; Scott, Crossman, 1998; Stamford, Taylor, 2004). Богуцкая и Насека (2004) в результате номенклатурной ревизии повысили ранг подвидов сибирского хариуса до вида. Большинство исследователей рассматривали хариусов в ранге самостоятельного семейства *Thymallidae*. Согласно другой классификации их относят к подсемейству *Thymallinae*.

Значительный вклад в изучение изменчивости признаков у хариусовых рыб, их экологических форм, эколого-физиологических, трофологических и генетических характеристик внесли: П.Я. Тугарина (1956, 1958, 1964, 1972, 1980, 1981, 2002 и др.), Е.А. Зиновьев (1970, 1980, 1983, 1984, 1992, 2005 и др.), А.Н. Макоедов (1982, 1983, 1985, 1987, 1996, 1999), А.Н. Гундризер (1966, 1967, 1970, 1979), И.А. Черешнев (1982, 1986, 1994, 1996, 1998), Л.С. Скурихина (1984), С.О. Северин (1985, 1986), М.Б. Скопец (1986, 1988, 1991, 1993, 1998), А.Л. Антонов (1995, 1999, 2001, 2004), В.И. Романов (1998, 2002, 2004, 2005, 2007), Redenbach, Taylor (1999), Stamford, Taylor (2004) и другие ученые.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

Исследования хариусовых рыб проводились автором в бассейнах европейских (Дунай, Рона, Исонзо, Рейн) и азиатских (Обь, Енисей, Ангара, Лена, Амур, Кобдо) рек, а также оз. Байкал и его притоках. Часть материала из рек: Обь, Томь, Енисей, Лена, Яна, Индигирка, Колыма, Радуга (Камчатка), Теньги, Уанга (Сахалин), Улья, Ветвей (Охотское побережье), Миссури (США), Амур, Коппи, Ботчи, по просьбе автора, получены от коллег. Всего собрано и обработано около 3000 особей, из которых 2120 экз. использованы в представленной работе (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1. Объем представленного материала.

Таксоны	Анализ				
	Биоанализ и морфометрия	Питание	мтДНК	я-ДНК	Белковая изменчивость
<i>T. thymallus</i>	158	-	1	-	100
<i>T. arcticus</i>	265	122	47	14	53
<i>T. nikolskyi</i>	44	44	4	-	-
<i>T. baicalensis</i>	716	647	124	240	52
<i>T. b. nigrescens</i>	35	35	4	34	-
<i>T. svetovidovi</i>	26	-	4	-	-
<i>Thymallus sp.</i> (ленский хариус)	451	328	43	-	11
<i>T. grubii grubii</i>	151	123	19	79	-
<i>T. g. flavomaculatus</i>	67	48	26	24	-
<i>T. tugarinae</i>	93	93	12	44	-
<i>T. brevirostris</i>	73	61	36	-	-
<i>T. brevicephalus</i>	7	-	2	-	-
<i>T. burejensis</i>	34	6	4	-	-
Всего, экз.	2120	1507	326	435	216

Все рыбы подвергались биоанализу. Кроме того, проводились морфологический и молекулярно-генетический анализы, а также изучался состав питания. Морфометрический анализ и оценка признаков выполнены автором по схеме Правдина (1966). Исследовали 29 пластических и 12 меристических признаков, определяли длину тела по Смитту (L_{sm}), пол, стадию зрелости и возраст (Чугунова, 1959). Состав кормовых объектов изучался в соответствии с рекомендациями, изложенными в Методическом пособии ... (1974). Для уточнения ареалов и фенетических особенностей хариусов просмотрены коллекции зоомузеев МГУ, ЗИН РАН, университета А. Гумбольдта. У всех особей регистрировались альтернативно варьирующие признаки - окраска тела и рисунок из пятен на спинном плавнике, оценки которых проводили преимущественно на свежем материале и по фотографиям.

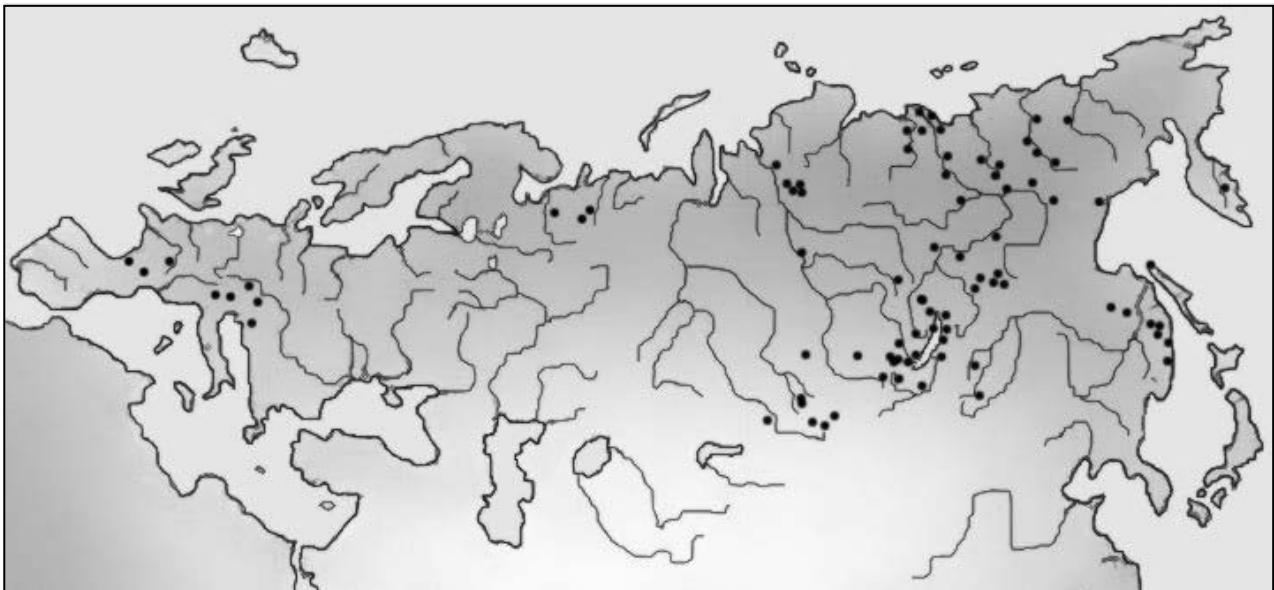


Рис. 1. Карта-схема Евразии. Точками указаны места сбора материала.

Статистический анализ морфометрических признаков, построение дендрограмм и диаграмм рассеяния выполнялись по алгоритмам модулей лицензионных программных пакетов Statistica 5.5A, SPSS 8.0, MS Excel 2003 с учетом рекомендаций, изложенных в работах Плохинского (1970), Рокицкого (1973) и статистическом учебнике компании Statsoft (www.statsoft.ru) (Боровиков, Боровиков, 1998). Для анализа методом главных компонент (РСА) использовалась вариационно-ковариационная матрица. Достоверность различий и их величина определялись, соответственно, по *t*-критерию, принимая уровень значимости нуль-гипотезы $p \leq 0.001$, и коэффициенту *CD* (Майр, 1971).

Изучение последовательностей митохондриальной (контрольная область, ген АТФазы6) и ядерной ДНК осуществлялось в сотрудничестве со специалистами европейских научных центров: С. Вайсом, Э. Фруфе, С. Сушник, Т. Копун, М. Коскиненом, К. Праймером. Анализ белковой изменчивости проводился С.Ф. Титовым (ГосНИОРХ).

У особей амурских таксонов выделяли суммарную ДНК методом высоко солевой экстракции. Амплифицировали контрольную область (1002 пары оснований), 87 пар оснований гена пролиновой т-РНК и 11 пар оснований гена фенилаланиновой т-РНК. Нуклеотидные последовательности определяли при помощи автоматических секвенаторов ABI-310 или ABI-377. Выравнивание осуществляли вручную, используя пакет программ Sequence Navigator, после чего обрабатывали в программе PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2000). Модель накопления замен в ДНК выбиралась с помощью программы Modeltest 3.04 (Posada, Crandall, 1998). Филогенетические дистанции рассчитывали методом ближайшего соседа (NJ). Для сравнения использовали невзвешенный метод максимальной экономии (MP). Средние попарные значения дивергенции внутри основных кластеров и между ними вычисляли как *p*-дистанции в программе MEGA 2.1 (Kumar et al., 2001). Средние генетические расстояния между кладами рассчитывали из попарных дистанций между гаплотипами на основе модели эволюции последовательностей, используемой при построении NJ-дерева.

Для филогенетического анализа хариусов байкальского и ангаро-енисейского бассейнов анализировали последовательности особей 18 популяций (реки: Гогоченда, Нероткар, Варламовка, Н. Тунгуска, Тальцинка, Тья, Грамна, Молокон, Томпуда, Шегнанда, Баргузин, Селенга, м. Ухан; озер: Якчинских, Урунге Нур, Монгоша, Соболиное, Хубсугул) (Книжин и др., 2006, 2008). Последовательности определяли на автоматическом секвенаторе ABI-3100. После выравнивания их импортировали в алгоритм программы MEGA 3.1 (Kumar et al., 2004). Дерево строили NJ-методом на основе расчета попарных генетических расстояний, используя модель нуклеотидных замен Kimura-2. Бутстрэп поддержку узлов ветвления оценивали по 1000 репликаций. Межгрупповые различия вычисляли с использованием опции чистой дивергенции нуклеотидных последовательностей (*Da*) в программе MEGA3.1. Генетическую связь между последовательностями оценивали по расстояниям Рейнолдса (Reynolds et al., 1983), рассчитанным на основе попарных значений критерия F_{st} , в

программе Arlequin (Schneider et al., 2000). Матрицу расстояний анализировали NJ методом с использованием пакета программ PHYLIP 3.62 (Felsenstein, 1993).

В анализе филогенетических отношений хариусов Монголии, Алтая и Саяна использовали материалы по хариусам из оз. Ачит Нур и р. Бохмороон Гол, а также данные опубликованных в работе Стамфорда и Тэйлора (Stamford, Taylor, 2004). Амплифицировали всю контрольную область мтДНК и прилегающие фрагменты обоих фланкирующих генов т-РНК. ДНК очищали с использованием набора NucleoSpin Extract Kit (Machery-Nagel). Последовательности определяли на секвенаторе ABI-3130. Филогенетический анализ выполняли по алгоритмам пакета программ PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Построение филогенетического NJ-дерева проводили на основе расчета попарных генетических расстояний, используя модель нуклеотидных замен Kimura-2. Поддержку узлов ветвления оценивали по 1000 репликаций. Межгрупповые различия с поправкой на внутригрупповые (*p*-дистанции) вычисляли в программе MEGA 3.1. (Книжин и др., 2008).

Для оценки отношений различных таксонов хариусов проводилась филогенетическая реконструкция путем совместного анализа контрольной области и гена АТФазы6 мтДНК. Анализ осуществили методами максимального правдоподобия (ML) и экономии (MP), а также баезианским методом. Наиболее подходящая модель эволюции последовательностей была выбрана в программе Modeltest. Она включала стандартную модель НКY85 в совокупности с оценками дискретности гамма распределения гетерогенности замен (G) и инвариантных сайтов (I). Поддержка узлов ветвления оценивалась по 1000 репликаций. Детально особенности использованной данной методики изложены в работе Фруфе с соавторами (Froufe et al., 2005).

Электрофорез белков хариусов выполняли по стандартным методикам (Davis, 1964; Peacock et al., 1965). Всего анализировалось 15 ферментных систем, кодируемых 37 генными локусами. При статистической обработке первичных биохимических данных определяли частоты аллелей полиморфных локусов и проверяли соответствие распределения генотипов соотношению Харди-Вайнберга-Кастла с использованием пакета программ "BIOSYS1" (Swofford, Selander, 1989). Дендрограммы филогенетических деревьев строили по найденным генетическим расстояниям (Nei, 1978) методом UPGMA.

Оценка таксономического статуса. Использовался подход, суть которого заключается в применении критериев, не противоречащих эволюционным принципам, лежащим в основе различных концепций вида (типологической, филогенетической, биологической). Необходимость такого подхода следует из обзора, представленного в работе Миной (2007). В ней показано, что авторы известных концепций (Майр, 1971; Dobzhansky, 1950, 1970; Patterson, 1985; Craft, 1989; Wheeler, Platnick, 2000 и др.) в попытках систематизировать те или иные группы организмов, по сути, в разной степени опирались на критерии линнеевского вида (линнеона) *sensu* Берг (1948).

Данные молекулярно-генетического анализа необходимы для выяснения путей эволюции и филогенетических связей членов рассматриваемой группы

организмов. Другой целью их использования является проверка наличия репродуктивной изоляции у симпатричных форм. Поскольку результаты генетических исследований трудно применять на практике, для диагностики преимущественно используют морфометрические признаки, а также особенности окраски рыб. Последние должны характеризоваться стабильностью воспроизводства тех или иных элементов на ареале и в ряду поколений. Интеграция результатов морфологических и генетических исследований позволяет проверить соответствие сформировавшихся гипотез об уровне и времени дивергенции изучаемых таксонов и выявить параллелизмы в их изменчивости. В результате становится возможным определить комплексы признаков, по которым имеет смысл диагностировать различные группировки. При обнаружении симпатрического обитания фенотипически и экологически различных группировок устанавливается уровень их дивергенции и проверяется наличие репродуктивной изоляции. Если таковая имеется, либо есть иные доказательства её наличия, то исследованные формы должны рассматриваться как самостоятельные виды. При значительных генетических различиях, сходству по морфометрическим признакам и в то же время удаленности ареалов, анализируемые группировки могут считаться разными видами. Их идентификация успешно осуществляется по качественным и некоторым морфометрическим признакам. Генетически близкие, аллопатрические формы хариусов, характеризующиеся незначительными фенетическими различиями, которые являются следствием межпопуляционной изменчивости, возможно считать подвидами. Решение о целесообразности их выделения должно основываться на знаниях степени генетической и пространственной изоляции, а также уровне морфологической дивергенции.

ГЛАВА 3. ПРИЗНАКИ ФЕНОТИПА И ИХ ПРИГОДНОСТЬ ДЛЯ ТАКСОНОМИИ ХАРИУСОВЫХ РЫБ.

Традиционно таксономия хариусов базировалась на использовании набора морфометрических признаков определенного для большинства лососевидных рыб (Световидов, 1936; Правдин, 1966). В меньшей степени для их дифференциации опирались на остеологические признаки и окраску тела (Norden, 1961; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Тугарина, 1981; Макоедов, 1999; Зиновьев, 2005). Систематизация оценок морфометрических признаков хариусовых рыб, проведенная Световидовым (1936), равно как и ревизии, выполненные позднее (Берг, 1948; Pivnička, Hensel, 1978; Тугарина, 1981; Макоедов, 1999; Черешнев и др., 2002; Зиновьев, 2005), свидетельствовали об их ограниченной пригодности для дифференциации таксонов. Результаты исследования остеологических признаков не позволяют в полной мере оценить их эффективность для таксономии этой группы рыб (Norden, 1961; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Русских, Зиновьев, 1977; Тугарина, 1981; Sanford, 2000; Зиновьев, 2005). Имеющиеся в литературе сведения, дают возможность составить лишь общее представление о краниологических характеристиках некоторых видов хариусов. Различия их костных структур проявляются лишь в конфигурации и размерах (Зиновьев, 2005). Кроме того, для сравнительных исследований часто использовался ограниченный либо смешанный материал, основу которого составляли музейные коллек-

ции или сборы регионального масштаба. Методическим артефактом, которого не удавалось избежать, являлось и то, что для сравнения привлекались оценки признаков, полученные разными авторами, что увеличивает их погрешность (Мина и др., 2005). Применение стандартных статистических методов позволяет провести оценку степени сходства и определить возможность использования совокупности либо отдельных морфометрических признаков для дифференциации таксонов. В отличие от меристических, использование пластических признаков сопряжено с изучением аллометрии. В этом случае возникает проблема, проявляющаяся в недооценке физиологического состояния и, как следствие, фенетического статуса одноразмерных выборок различных форм хариусов.

Использование окраски тела для таксономии довольно затруднительно, так как оценки операторов могут различаться. По этой причине следует оговаривать условия, при которых они проводились, и опираться на те её проявления, которые стабильно воспроизводятся.

В целях таксономической дифференциации хариусов использовались и другие характеристики, такие как рисунок на их спинном плавнике (Зиновьев, Богданов, 1976; Зиновьев, 1988, 2005; Макоедов, 1983, 1987, 1999; Романов, 2002, 2004; Черешнев и др., 2002; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006). Впервые общая картина распространения видов и подвидов хариусов, обладающих специфичными чертами рисунка на плавнике, представлена А.Н. Макоедовым (1999). Опубликованные в последующие годы данные, показали, что некоторые иллюстрации, представленные в упомянутой работе (байкальский, монгольский и амурский хариусы), имеют мало общего с реально существующими объектами (Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006, 2007, 2008; Романов, 2004, 2005). Романовым (2002) проводилось сопоставление типов ветвления последних лучей на спинном плавнике. Нами рассматривались альтернативно варьирующие (качественные) элементы спинного плавника, состояние которых у различных форм отличалось стабильностью в ряду поколений и на ареале. Использование данного признака в таксономии может иметь решающее значение и значительно облегчает процедуру дифференциации видов. Совокупность сведений о рисунке спинного плавника, особенностях окраски и морфометрических признаках хариусов, в целом, хорошо согласуются с результатами молекулярно-генетических исследований, в то время как использование их по отдельности не всегда информативно.

ГЛАВА 4. ФЕНЕТИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ХАРИУСОВ ЕВРАЗИИ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ.

4.1. Бассейн р. Амур. Исследования морфологического и генетического разнообразия хариусов показали, что в Амуре обитают четыре формы хариусов, три из которых, на части ареала симпатричны (Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004, 2006, 2007). Одна из них - это амурский хариус *T. grubii*, представленный в верхнем течении реки номинативным подвидом *T. g. grubii*, упоминаемым в ряде работ как «верхнеамурская форма». Вторая – желтопятнистый хариус *T. g. flavomaculatus*, обитающий в верховьях ряда крупных притоков нижнего Амура. Третья ранее рассматривалась как «крупночешуйная форма»

(Антонов, 1999, 2001; Книжин и др., 2004; Froufe et al., 2003, 2004), была описана в ранге вида *T. burejensis* (Антонов, 2004), четвёртая форма - нижеамурский хариус *T. tugarinae* (Книжин и др., 2007). Недавно, в верховьях р. Л. Буря был обнаружен и пятый вид - ленский хариус – *Thymallus sp.* (гл. 4.2, 4.3.), обитающий в условиях полной симпатрии с бурейским *T. burejensis* и вышеамурским *T. g. grubii* хариусами (Книжин и др., 2008).

Многомерный анализ (РСА), проведенный по совокупности меристических признаков, симпатричных форм хариусов в бассейне Амура подтвердил обитание в нем фенетически обособленных группировок, одну из которых составляют нижеамурский хариус, вторую образуют вышеамурский и желтопятнистый хариусы, а третью - бурейский хариус (рис. 2).

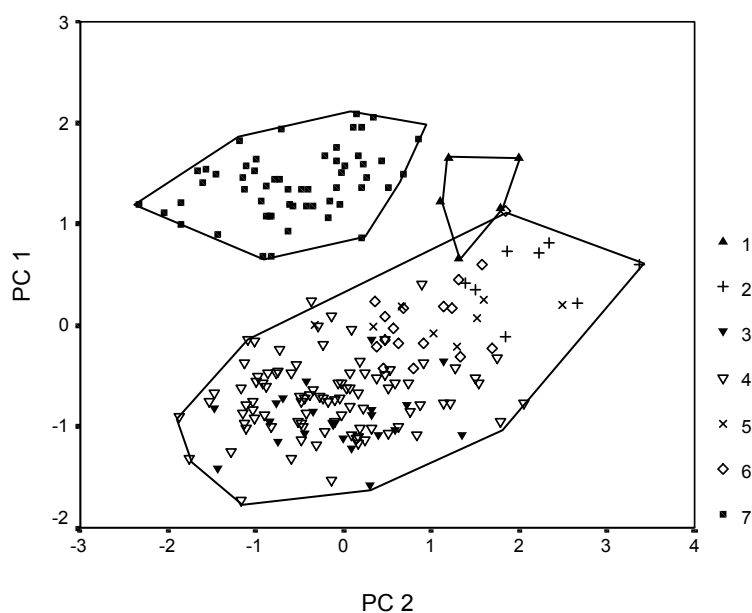


Рис. 2. Распределение амурских хариусов *Thymallus* в пространстве первых двух главных компонент (PC) по 12 меристическим признакам. Обозначения: 1 – *T. burejensis*, р. Левая Буря; 2, 5-6 – *T. grubii flavomaculatus*, реки: Бута, Мерек, Анюй; 3-4 – *T. grubii grubii*, реки Онон и Ингода; 7 – *T. tugarinae*, р. Анюй.

Кластеризация амурских хариусов методом UPGMA по той же совокупности меристических признаков соответствует характеру их различий по коэффициенту *CD*. Существенные различия у вышеамурского и нижеамурского хариусов отмечаются по длине основания спинного плавника, наибольшей и наименьшей высоте тела. У нижеамурского хариуса меньше антедорсальное расстояние, больше высота задней части спинного и длина грудных плавников. Расхождения между указанными видами есть по меристическим признакам - числу чешуй в боковой линии и позвонкам, которых у нижеамурского хариуса меньше, а число лучей в спинном плавнике - больше. Сравнение желтопятнистого и нижеамурского хариусов выявило их различия по длине основания спинного плавника, числу чешуй в боковой линии, лучей в спинном плавнике и позвонков. Вышеамурский хариус по сравнению с желтопятнистым обладает большей величиной антедорсального расстояния. Подвиды амурского хариуса расходятся по наименьшей высоте тела и длине основания спинного плавника, высоте его задней части, а также длине брюшных плавников, числу лучей в

спинном плавнике и элементам окраски тела. Сравнение буреинского хариуса с другими амурскими таксонами обнаружило значительные различия по многим меристическим и пластическим признакам. Ленский хариус из р. Л. Буря от амурских таксонов отличается окраской тела, рисунком спинного плавника, а также некоторыми морфометрическими признаками.

На NJ-дереве последовательности мтДНК амурских хариусов сформировали несколько кластеров с высокой вероятностной поддержкой (70-100% для NJ-деревя и 99-100% для МР-деревя) (рис. 3).

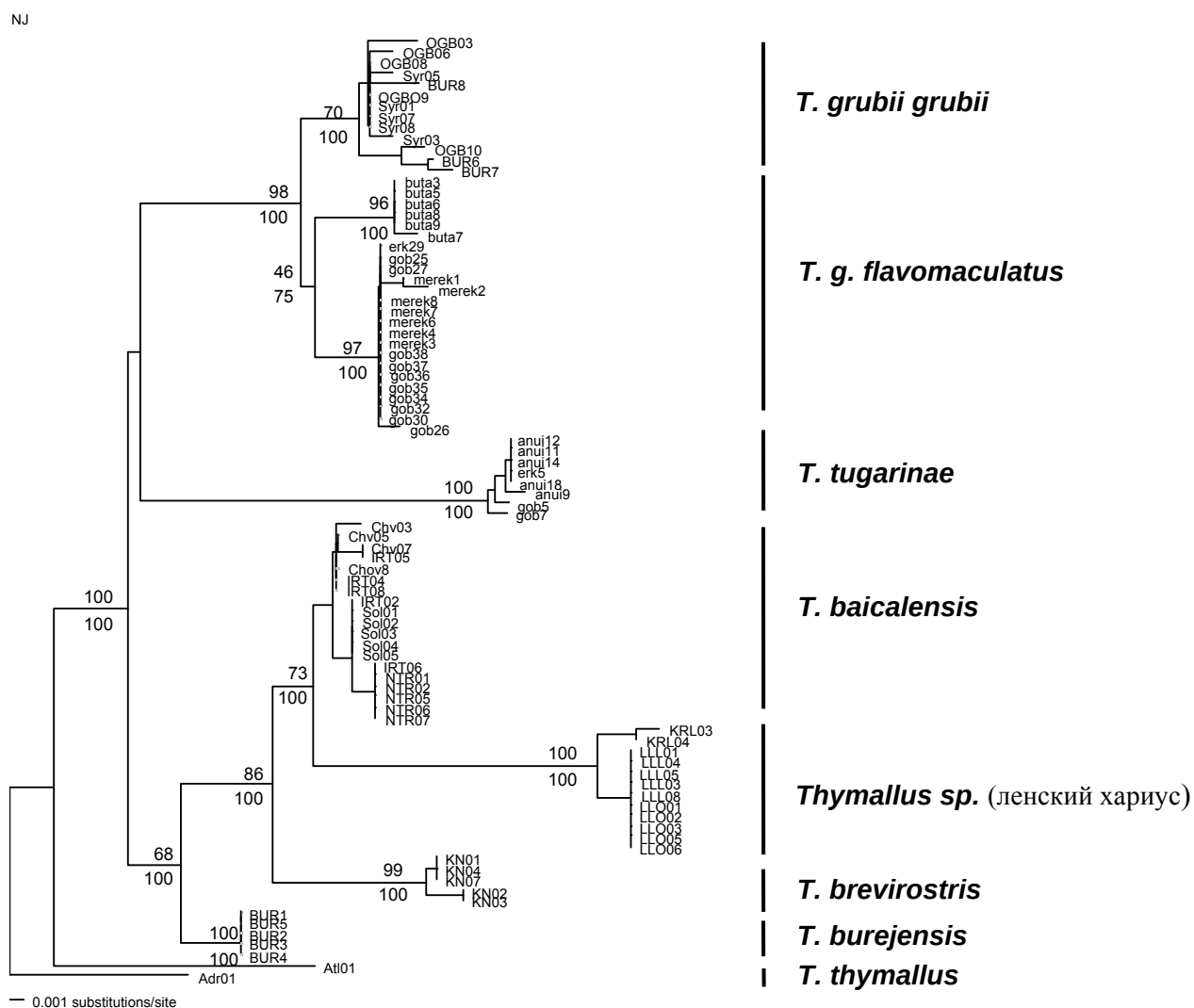


Рис. 3. NJ-деревя, построенное по оценкам дивергенции нуклеотидных последовательностей фрагмента контрольной области мтДНК (длиной 600 пар оснований), рассчитанных согласно НКУ-модели эволюции. Над ветвями значения бутстрэп поддержки узлов ветвления NJ-деревя, под ветвями – МР-деревя (1000 репликаций) (Книжин и др., 2004).

Отдельные ветви включали: верхнеамурского, желтопятнистого, нижеамурского, байкальского, ленского, монгольского и буреинского хариусов. Ветвь, представляющая буреинского хариуса, значительно дивергирует от других амурских таксонов и представляет базальный кластер по отношению к сибирскому и монгольскому хариусам. Максимальное значение дивергенции у амурских хариусов достигает 4.4%. Последовательности желтопятнистого хариуса образуют кластер, состоящий из двух сестринских групп (1%). В свою

очередь желтопятнистый и верхнеамурский хариусы удалены по отношению к гаплотипам нижеамурского хариуса. В целом гаплотипы амурских таксонов, кроме буреинского и нижеамурского хариусов, образуют монофилетичную группу (98-100% бутстрэп поддержка). Максимальное значение дивергенции между монофилетичными кластерами с высокой вероятностной поддержкой выявлено у ленского и верхнеамурского хариусов – 5.4%. Гаплотипы байкальского хариуса относительно родственны (2.4%) гаплотипам ленского хариуса и по сравнению с другими таксонами более близки монгольскому хариусу *T. brevirostris*. При построении консенсусного МР-дерева, выявлена лишь полихотомия с тремя линиями представляющими: 1) верхнеамурского и желтопятнистого хариусов; 2) нижеамурского хариуса; и 3) все другие рассмотренные формы. Результаты молекулярно-генетического анализа свидетельствуют о том, что р. Амур населяют хариусы трех филетических линий, одна из которых объединяет верхнеамурского, желтопятнистого и нижеамурского хариусов, вторая представлена буреинским, а третья – ленским хариусами (Froufe et al., 2003; Книжин и др., 2004). Установлено, что все амурские таксоны характеризуются репродуктивной изоляцией при наличии у них зон частичной или полной симпатрии (Froufe et al., 2003). Кроме генетических характеристик, они обладают комплексами признаков, подтверждающими их видовой ранг. К наиболее важным из них относятся - форма и расположение пятен на спинном плавнике, окраска тела, а также некоторые морфометрические признаки. Таким образом, бассейн Амура населяют: амурский, нижеамурский, буреинский и ленский хариусы, что говорит о том, что эту реку можно рассматривать как зону филетической радиации.

4.2. Бассейн оз. Байкал, реки Ангара и Енисей. Для Байкала обычно указывали две разновидности – белый и чёрный хариусы. Световидов (1936) пришёл к выводу, что в оз. Байкал обитает подвид сибирского хариуса – байкальский хариус *T. a. baicalensis* и его экологическая форма – белый хариус *T. a. baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis*. В сводках о пресноводных рыбах России и других работах они указываются либо как подвиды сибирского хариуса, либо как самостоятельные виды *T. baicalensis* и *T. brevipinnis* (Тугарина, 1981; Скурихина, 1984; Дорофеева, 1998, 2002; Богуцкая, Насека, 2004). Существовало мнение, что Иркутское водохранилище, реки Ангара и Енисей населяет номинативный подвид сибирского хариуса *T. a. arcticus* (Световидов, 1931, 1936; Егоров, 1985). Считалось, что в оз. Хубсугул обитает эндемичный подвид сибирского хариуса – косогольский хариус *T. a. nigrescens* (Дорогостайский, 1923; Баасанжав и др., 1983; Дорофеева, 1998, 2002; Тугарина, 2002). В ряде работ его рассматривали в ранге вида (Световидов, 1936; Берг, 1948; Дашидоржи, Бадамбямбаа, 1973; Pivnička, Hensel, 1978; Scott, Crossman, 1998; Богуцкая, Насека, 2004). По мнению Дашидоржи и Бадамбямбаа (1973), кроме косогольского хариуса в оз. Хубсугул обитает и сибирский хариус *T. arcticus*. Результаты сравнительного анализа морфологических признаков свидетельствуют о необоснованности вывода об их таксономической дифференциации. Показано, что косогольский хариус представлен тремя экологическими формами (Тугарина, 2002).

В озерах, расположенных в истоке одного из притоков р. В. Ангара - ключе Якчий, нами обнаружена карликовая форма хариуса, сходная по ряду признаков с хариусами, населяющими большую часть р. Лена. Её обитание также установлено и в верховьях других северных притоков Байкала – Тья (Книжин и др., 2004, 2006, 2008) и Баргузин (Матвеев, Книжин, 1996).

Результаты многомерного анализа (РСА) по совокупности меристических признаков, подтвердили отсутствие каких-либо заметных различий хариусов из р. Ангара с двумя формами байкальского хариуса (рис. 4). Отдельные группировки с незначительным перекрытием представляли косогольский и ленский хариусы (Книжин и др., 2006).

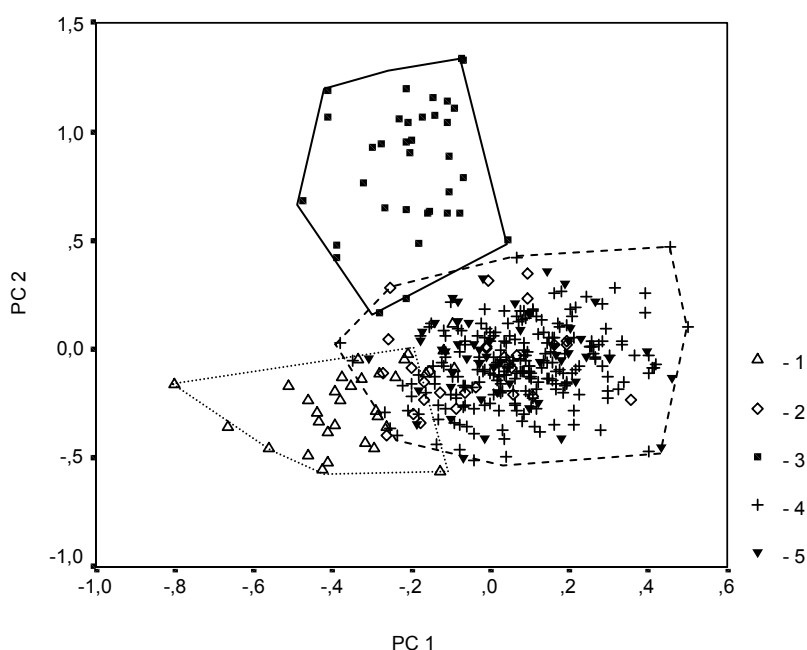


Рис. 4. Диаграмма рассеяния хариусов оз. Байкал в пространстве двух первых главных компонент (РС) по 12 меристическим признакам. Обозначения. 1 – ленский хариус (Якчинские озера), 2, 4 – чёрный байкальский хариус (оз. Байкал, р. Тальцинка), 3 – косогольский хариус (оз. Хубсугул), 5 – белый байкальский хариус (р. Селенга).

Оценивая фенетические особенности байкальских форм, можно заключить, что между белым и чёрным хариусами есть различия по числу жаберных тычинок, длине парных плавников и высоте задней части спинного плавника. По другим признакам, которые ранее предлагались Световидовым (1931) и Тугариной (1981) в качестве диагностических (H , pc), их величины не превысили формального подвидового уровня. Косогольский хариус отличается от байкальских форм числом жаберных тычинок и пилорических придатков, а ленский – числом чешуй в боковой линии. Кроме того, байкальский, косогольский и ленский хариусы характеризуются специфичными чертами окраски тела и рисунка на спинном плавнике.

Исследование генетических характеристик хариусов байкальского бассейна (Knizhin et al., 2000; Koskinen et al., 2002; Книжин и др., 2008) позволило оценить филогенетические связи байкальских форм и определить уровень их дивергенции с другими представителями р. *Thymallus*. Полученные результаты ставят под сомнение видовой ранг косогольского хариуса. В ходе исследований

также выяснено, что байкальские популяции хариусов из разных локальностей имеют множество общих гаплотипов. На NJ-дендрограмме (рис. 5) видно, что хариусы из рек Н. Тунгуска и Тальцинка не входят в состав ветви, образованной всеми другими популяциями.

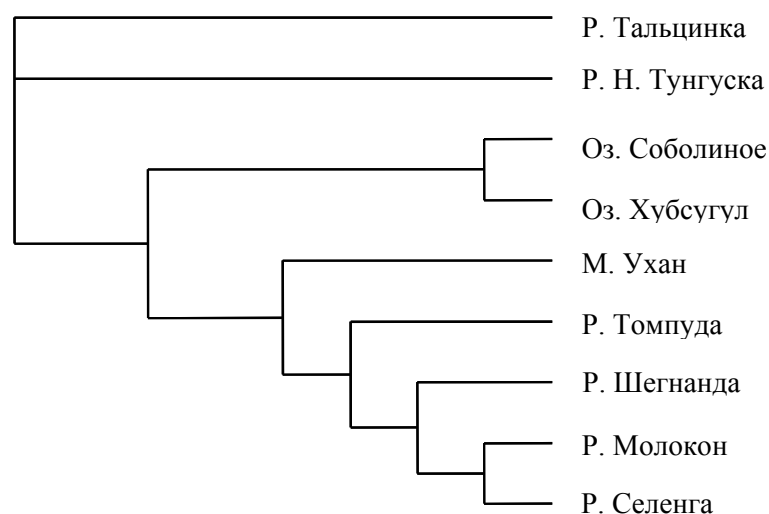


Рис. 5. NJ-дендрограмма, отражающая уровень генетической дивергенции популяций хариусов байкальского и ангаро-енисейского бассейнов, построенная по дистанциям Рейнолдса (Reynolds et al., 1983).

Хариусы из озер Соболиное (южный Байкал) и Хубсугул формируют пару, характеризующуюся некоторыми отличиями от других популяций. Белый байкальский хариус не обнаружил существенных генетических отличий от чёрного байкальского хариуса. Уровень генетических различий свидетельствует о продолжающейся дивергенции этих форм, которая в дальнейшем может привести к их обособлению на уровне вида. Однако, исходя из принимаемой скорости мутаций, определенной для лососевидных рыб, пока нет оснований ожидать у них значительной дивергенции. Это говорит о том, что диагностика двух форм байкальского хариуса по мтДНК возможна лишь по прошествии эволюционно значимого периода. Полученные данные не позволяют говорить об их полной репродуктивной изоляции, что подтверждается результатами анализа ядерной ДНК. Кроме них, на филогенетическом дереве в ветвь, представляющую упомянутые формы, вошли все последовательности косогольского хариуса (Koskinen et al., 2002). Оценивая уровень фенетических и генетических различий косогольского хариуса с байкальскими формами, его таксономический статус можно определить в ранге подвида байкальского, а не сибирского хариуса. Отсутствие значительной дивергенции собственно байкальских форм с хариусами Иркутского водохранилища, Ангары и Н. Тунгуски не подтверждает их принадлежность к номинативному подвиду сибирского хариуса.

Установлено, что у популяций, в некоторой степени изолированных, но связанных с байкальским бассейном, встречаются такие же гаплотипы, как и у хариусов, населяющих водоемы, сильно удаленные от самого озера и, вероятно, имеющие то же происхождение, что и байкальские хариусы (оз. Хубсугул).

Считалось, что в Хантайском озере (бассейн нижнего Енисея) обитают два подвида сибирского хариуса – западносибирский *T. a. arcticus* и восточно-

сибирский *T. a. pallasii* или камчатский *T. a. mertensii* (Романов, 2005). Анализ их фенетических особенностей свидетельствует о том, что они хорошо диагностируются по окраске тела, рисунку на спинном плавнике и в меньшей степени по морфометрическим признакам. Молекулярно-генетическое исследование показало, что они являются репродуктивно изолированными группировками, одна из которых идентична байкальскому, а вторая – сибирскому хариусам (Weiss et al., 2007) (рис. 6). Таким образом, было выяснено, что сибирский хариус населяет только нижнее течение Енисея, а на большей части его бассейна обитает другой вид - байкальский хариус.

Изучение байкальского и ленского хариусов в зонах их симпатрического обитания в притоках Байкала показало, что, кроме фенетических, они характеризуются и генетическими различиями. На NJ-дереве полученные последовательности мтДНК образуют три ветви (Книжин и др., 2008). Первая (1) представлена последовательностями байкальского хариуса, в том числе особями этого вида из бассейнов рек Тья и Баргузин. Вторая (2) сформирована последовательностями сибирского хариуса из дельты Лены и рек арктического побережья. Третью (3) ветвь составили последовательности ленского хариуса из верховьев Лены и байкальских притоков. Уровень дивергенции ветвей 1 (оз. Байкал) и 2 (дельта Лены) - 2.6%, 1 и 3 – 2.3%, 2 и 3 – 3.2%.

Установленные различия и существование участков симпатрического обитания ленского и байкальского хариусов, а также наличие репродуктивной изоляции байкальского и сибирского хариусов в бассейне Енисея являются доказательством их видовой самостоятельности (Книжин и др., 2008).

Форму хариуса из верхнего течения р. Енисей относили к номинативному подвиду сибирского хариуса *T. arcticus* (Dulma, 1973; Pivnička, Hensel, 1978; Баасанжав и др., 1983, 1985; Баасанжав, Цэнд-Аюш, 2001). Изучение её фенетических особенностей показало, что она обладает комплексом диагностических признаков, позволяющих отличить её от других известных таксонов и рассматривать как отдельный вид. Кроме специфичных черт окраски тела, включая рисунок на спинном плавнике, верхнеенисейский хариус *T. svetovidovi* в сравнении с другими видами характеризуется большими значениями высоты головы у затылка, ширины межглазничного расстояния, наибольшей и наименьшей высоты тела и высоты задней части спинного плавника (Книжин, Вайс, 2009). То, что хариус из верховьев Енисея, не может быть отнесен к подвиду сибирского хариуса, следует из положения его последовательностей мтДНК на филогенетическом дереве (рис. 9, гл. 4.4). Он генетически отличается от симпатричных с ним в бассейне Енисея сибирского и байкальского хариусов и более близок к верхнеобскому и монгольскому хариусам. В свою очередь они относительно близки к байкальскому хариусу, и существенно дивергированы по отношению к сибирскому хариусу (Weiss et al., 2007; Книжин и др., 2008).

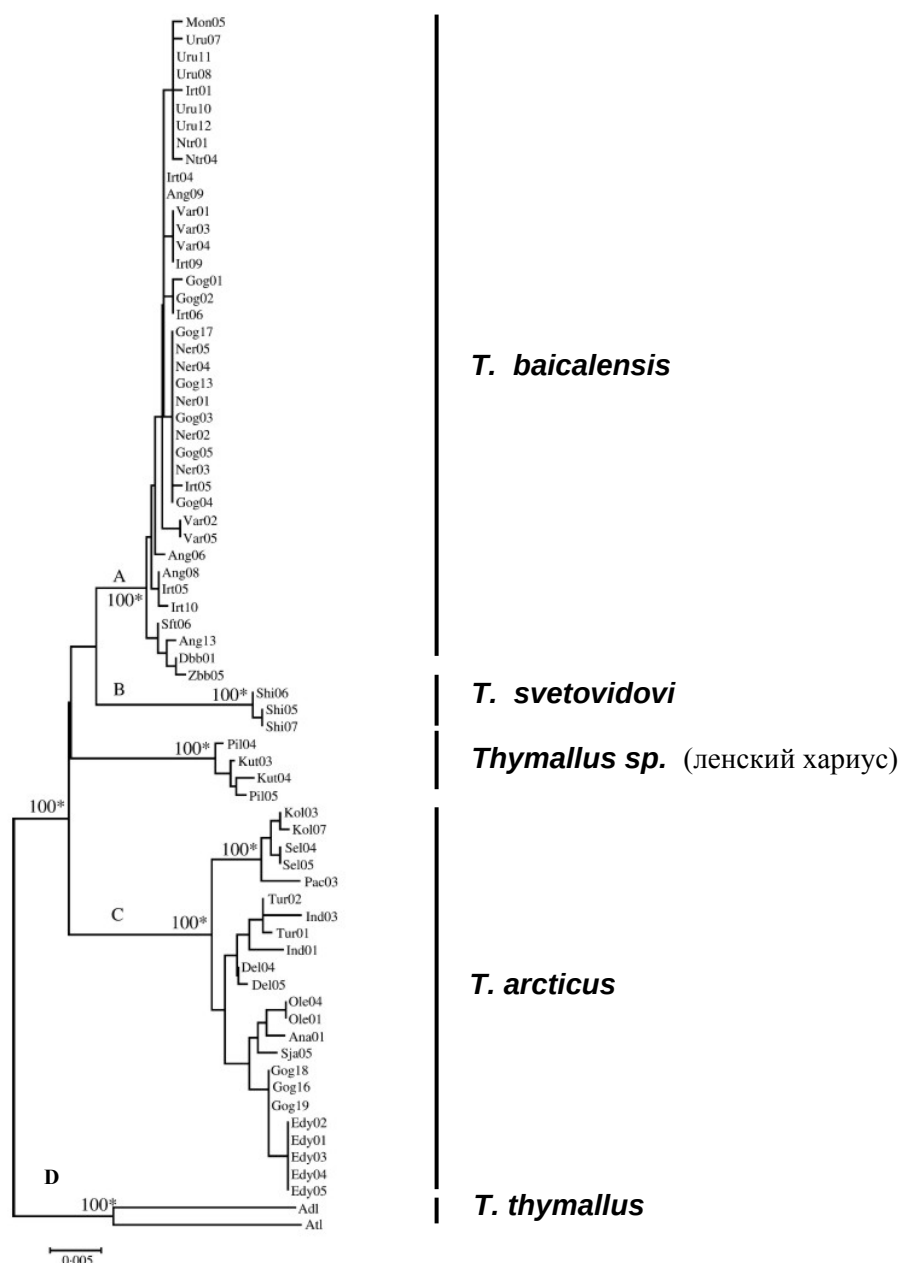


Рис. 6. NJ-филогенетическое дерево хариусов *Thymallus*, построенное на основе расстояний Kimura-2 параметра всей контрольной области мтДНК (Weiss et al., 2007).

Таким образом, в бассейне оз. Байкал и ангаро-енисейском бассейне установлено обитание 5 таксонов: сибирский *T. arcticus*, байкальский *T. baicalensis*, косогольский *T. b. nigrescens*, ленский *Thymallus sp.* и верхнеенисейский *T. svetovidovi* хариусы.

4.3. Реки арктического побережья Евразии и Северной Америки. Основной ареал сибирского хариуса приходится на азиатскую часть материка, от Урала до водоёмов Северной Америки. Однако часть популяций вида обитает и в уральских реках в условиях полной либо частичной симпатрии с европейским хариусом (Пробатов, 1936; Зиновьев, 1979, 2005; Weiss et al., 2006, 2007). По существующим представлениям, северные и северо-восточные реки Азии, от Хатанги до Чукотки и Аляски, населяют его подвиды - восточносибирский *T. a. pallasii*, камчатский *T. a. mertensii* и аляскинский *T. a. signifer* хариусы (Бори-

сов, 1928; Сыч-Аверинцева, 1932; Световидов, 1936; Берг, 1948; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Егоров, 1985; Макоедов, 1999; Дорофеева, 1998, 2002; Черешнев и др., 2002; Романов, 2002, 2005).

Участком, позволяющим по-новому взглянуть на внутривидовую структуру сибирского хариуса, является р. Лена. В её бассейне нами обнаружены две формы хариусов - нижнеленская и верхнеленская (Froufe et al., 2005; Книжин и др., 2006; Weiss et al., 2006). Одна из них населяет дельту и верховья некоторых правых притоков, а вторая - обитает на большей части реки. Проведенное сравнение показало, что обнаруженные формы хорошо диагностируются по окраске тела и рисунку на спинном плавнике (Книжин и др., 2006, 2008; Книжин, Вайс, 2007). По другим признакам их различия превысили формальный подвидовой уровень лишь по числу лучей в спинном плавнике. Исследование генетических характеристик показало, что они представляют различные (3.2%) монофилетические группировки (Weiss et al., 2006; Книжин и др., 2008) (рис. 7). Нижнеленская форма генетически и морфологически близка сибирскому хариусу *T. arcticus* из рек арктического побережья (Тугарина, Книжин, 1986; Weiss et al., 2006, 2007). С точки зрения молекулярной генетики, и, исходя из полученных фенетических характеристик, верхнеленскую форму нельзя отнести ни к одному из подвидов сибирского хариуса. После того, как были установлены зоны симпатрического обитания этой формы с байкальским, сибирским, амурским, нижнеамурским и буреинским хариусами в различных бассейнах сибирских рек стало ясно, что она должна рассматриваться в ранге вида. Описание верхнеленской формы в ранге подвида сибирского хариуса выполнено Матвеевым с соавторами (2005). По нашему мнению, в упомянутой работе не соблюден ряд требований МКЗН (2004) в связи с чем автор оставляет за собой право не использовать предложенное название для данного таксона. В рамках представленной работы он упоминается как ленский хариус *Thymallus sp.*

Как показали наши и ранее проведенные исследования (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1980; Черешнев и др., 2001, 2002; Романов, 2005), пределы варьирования морфометрических признаков популяций, относимых к разным подвидам сибирского хариуса *T. a. pallasii*, *T. a. mertensii*, *T. a. signifer* сильно перекрываются. В работе Черешнева с соавторами (2002) обсуждаются морфометрические признаки, по которым можно дифференцировать указанные подвиды. Однако приводимые данные говорят о том, что различия этих таксонов по многим признакам проявляются лишь в оценках их средних значений (Walters, 1955; Барсуков, 1958; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1980; Макоедов, 1999; Книжин и др., 2006; Weiss et al., 2006). Как справедливо замечено Романовым (2005), исследовавшим изменчивость признаков у популяций сибирского хариуса, исходя из диагностической схемы, предложенной Черешневым с соавторами (2002), хариусов низовьев Оби и Енисея можно отнести к его камчатскому подвиду. Следуя такому выводу, трудно объяснить причины мозаичности ареала данного таксона, популяции которого в этом случае имеют пространственный разрыв около 3.5 тыс. км.

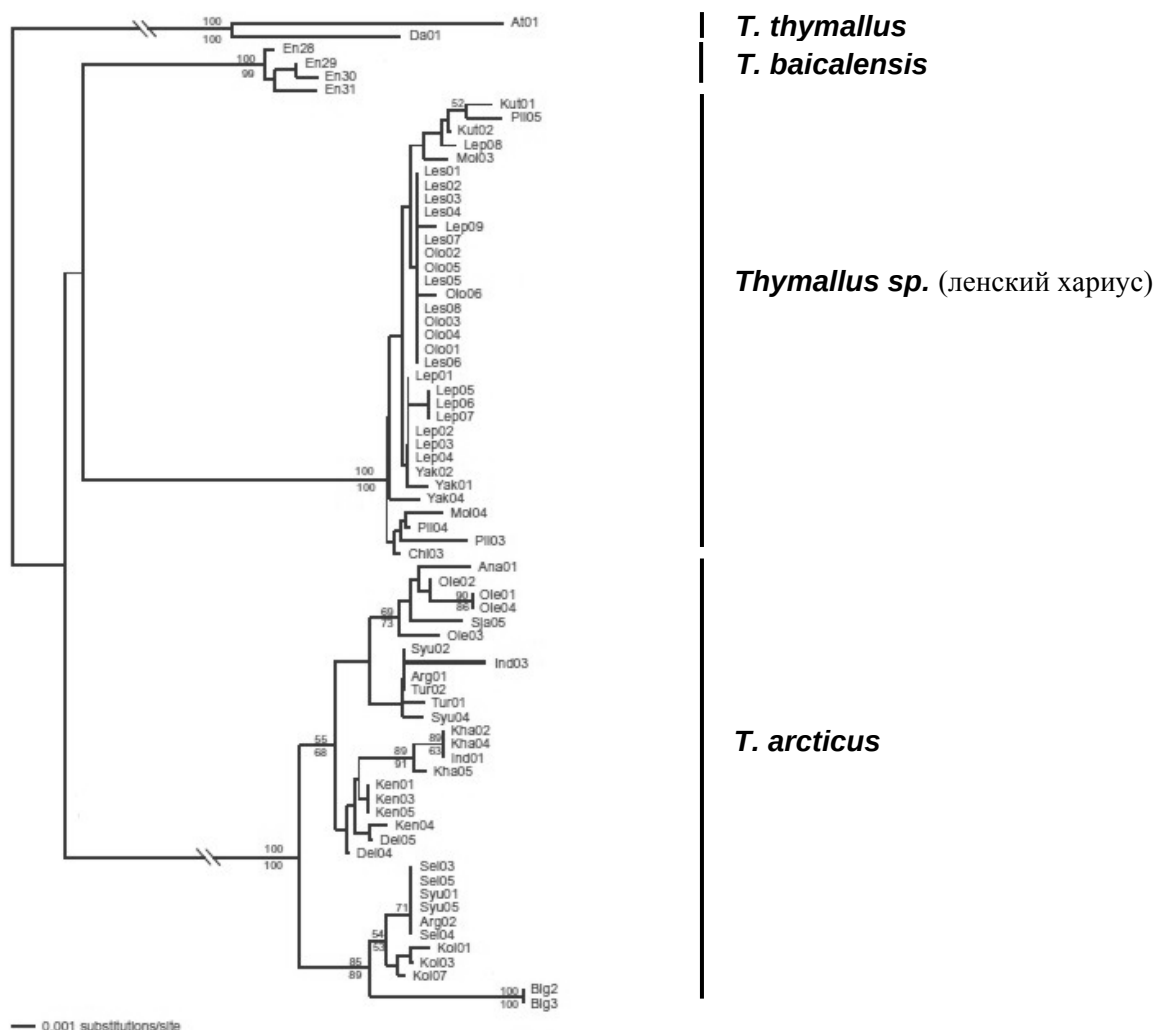


Рис. 7. NJ-филогенетическое дерево, построенное на основе оценок дивергенции последовательностей фрагмента контрольной области мтДНК хариусов *Thymallus* (длиной 1023 пар оснований) по дистанциям Кимура-2 параметра и 98 пар оснований фланкирующего гена т-РНК. Над ветвями приводятся значения бутстрэп поддержки узлов ветвления NJ-дерева, под ветвями – MP-дерева (1000 репликаций) (Weiss et al., 2006).

Анализ элементов рисунка на спинном плавнике у аллопатрических популяций сибирского хариуса, свидетельствует о наличии клинальной изменчивости этого признака (Книжин и др., 2006). Структура расположения и форма элементов рисунка спинного плавника имеет большее сходство у его краеареальных популяций, в то время как центральную часть ареала населяют хариусы, имеющие некоторые отличия.

Генетические характеристики сибирского хариуса *T. arcticus* изучались североамериканскими исследователями (Lynch, Vyse, 1979; Hop, Gharrett, 1989; Redenbach, Taylor, 1999; Stamford, Taylor, 2004). Результаты их работ подтверждают генетическое единство сибирского хариуса в реках арктического побережья Евразии и С. Америки, что полностью согласуются с полученными нами данными. Опираясь на результаты собственных исследований, а также данные Романова (2005), можно сделать вывод о нецелесообразности выделения у сибирского хариуса таксонов подвидового ранга.

4.4. Центральнo-азиатский бассейн. По существующим представлениям в Центральнo-азиатском бассейне обитают монгольский *T. brevirostris* и сибирский *T. arcticus* хариусы (Световидов, 1936; Dulma, 1973; Pivnička, Hensel, 1978; Баасанжав и др., 1983, 1985, 1988; Дорофеева, 1998, 2002; Баасанжав, Цэнд-Аюш, 2001; Зиновьев, 2005). Вопросы, касающиеся распространения сибирского хариуса в водоемах бассейна р. Кобдо и возможности его гибридизации с монгольским хариусом, долгое время оставались не выясненными. Полученные в последние годы данные по морфологии и генетике хариусов Евразии (Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006; Романов, 2005; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2006, 2007), позволили по-новому взглянуть на таксономический статус форм, населяющих водоемы западной Монголии.

Нами исследованы морфологические и генетические характеристики двух симпатричных форм из озер в истоках р. Кобдо, считавшихся сибирским и монгольским хариусами. Их сравнение по коэффициенту *CD* не обнаружило значительных различий по меристическим признакам, в то время как по пластическим – они имеются. Обе формы различаются длиной челюстей, рыла, заглазничного расстояния, анте- и постдорсального расстояний, брюшных и грудных плавников, высотой спинного плавника в передней части, а также высотой анального плавника. Факторный (РСА) и кластерный анализы (UPGMA) по совокупности меристических признаков показали отсутствие у них какой-либо дифференциации.

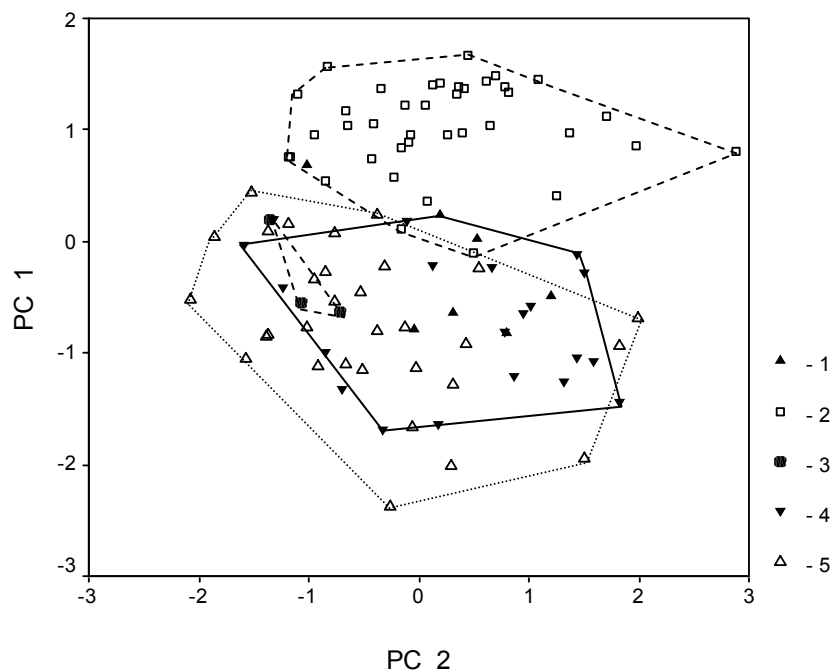


Рис. 8. Диаграмма рассеивания особей выборок хариусов *Thymallus* водоёмов Алтая в пространстве первых двух главных компонент (РС) по 12 меристическим признакам. 1 – *T. brevirostris* (крупная форма) (оз. Хох Нур, бассейн р. Дзабхан), 2 – *T. nikolskyi* (р. Бия, верхнее течение р. Обь), 3 – *T. brevirostris* (мелкая форма) (оз. Толбо Нур), 4 – *T. brevirostris* (крупная форма) (верховья р. Кобдо, озёра Хотон Нур, Хурган Нур), 5 – *T. brevirostris* (мелкая форма) (верховья р. Кобдо, озёра Хотон Нур и Хурган Нур) (Книжин и др., 2008).

Кроме того, в различных участках р. Кобдо обнаружены формы хариусов с признаками внешнего строения, имеющими промежуточное значение. Все исследованные особи характеризовались наличием зубов на челюстях, нёбе и сошнике, сочленением нижней челюсти за вертикалью заднего края глаза, общими специфичными чертами окраски, а также рисунка, формы и размеров спинного плавника, что указывало на их таксономическое единство. Проведенное сравнение показало, что хариусы западной Монголии характеризуются значительными различиями с хариусами из верхнего течения реки Обь (рис. 8).

Результаты анализа мтДНК исследованных особей из бассейнов рек Кобдо и Дзабхан свидетельствовали об их генетической идентичности. На филогенетическом NJ-дереве (рис. 9) можно увидеть, что все последовательности хариусов бассейна р. Кобдо, предварительно отнесенные к разным видам, формируют одну ветвь. Какой-либо структуризации гаплотипов внутри этой ветви не отмечается.

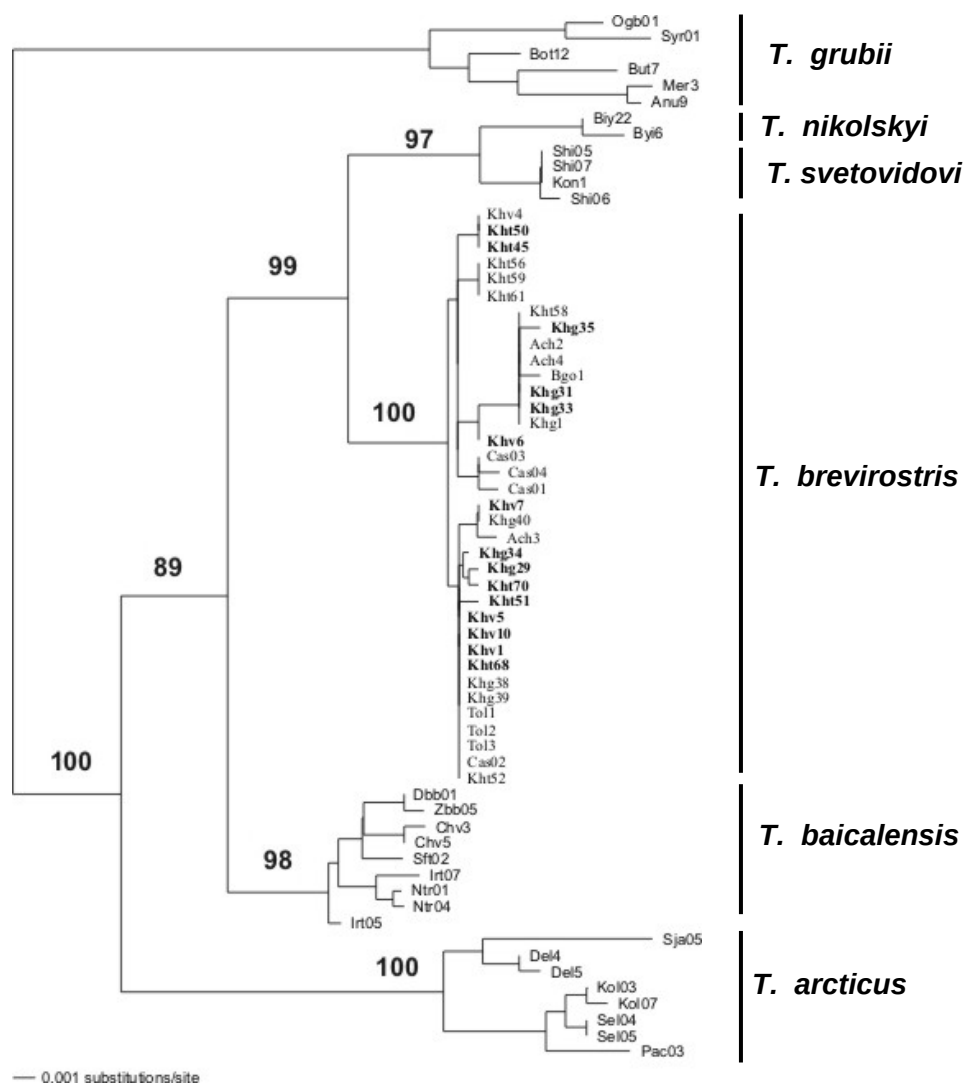


Рис. 9. NJ- филогенетическое дерево хариусов *Thymallus*, построенное на основе расстановки Kimura-2 параметра всей контрольной области митохондриальной ДНК, рассчитанных между 65 последовательностями (Книжин и др., 2008).

Полученные данные указывают на то, что исследованные группировки хариусов представляют внутривидовые формы монгольского хариуса. После-

довательности верхнеобского хариуса из р. Бия образуют сестринскую ветвь по отношению к монгольскому хариусу с уровнем дивергенции - 1.5%. В свою очередь верхнеобский хариус генетически более близок верхненисейскому. Ветвь, представляющая сибирского хариуса, существенно дистанцирована от клады объединяющей выше упомянутые таксоны (3.1–3.7%).

Монгольский, верхнеобский и верхненисейский хариусы, в целом, являются монофилетичной группой (бутстреп поддержка 99%), относительно близкой байкальскому хариусу уровень дивергенции с которым у них вполнину меньше (1.6-2.0%) по сравнению с сибирским хариусом. Минимальный уровень расхождения по гаплотипам (1 или 2 замены оснований) у западномонгольских форм свидетельствует об их недавнем и монофилетическом происхождении. Исходя из этого, отнесение одной из них к сибирскому хариусу не имеет каких-либо оснований. Молекулярно-генетическое исследование хариусов западной Монголии не выявило особей, которых можно было принять за сибирского хариуса, либо за имеющих гибридное происхождение.

Таким образом, результаты фенетического и молекулярно-генетического исследования опровергают мнение об обитании сибирского хариуса в водоемах Монголии и его гибридизации с монгольским хариусом (Книжин и др., 2008; Книжин, Вайс, 2009). Генетическое единство форм монгольского хариуса, их однородность по меристическим признакам, сходство в характере варьирования окраски тела и рисунка спинного плавника при одновременной дивергенции по длине челюстей, степени развития зубов, форме головы и ряду биологических показателей свидетельствуют об эпигенетической природе возникновения выявленных различий и активно протекающем микроэволюционном процессе.

4.5. Бассейн р. Обь. Считалось, что р. Обь населяет сибирский хариус *T. arcticus* (Pallas, 1776). В конце XIX века Н. Кащенко (1899) из притоков верхнего течения этой реки (реки Катунь и Томь) описал два вида - хариус Никольского *T. nikolskyi* и хариус оседланный *T. sellatus*. В работах Световидова (1936) и Берга (1948) вопрос о пересмотре ареала сибирского хариуса в бассейне Оби и возможности обитания в нем других форм хариусов не обсуждался, а описанные Кащенко (1899) виды были сведены в синонимию с сибирским хариусом.

Установленные различия в кариотипах и по большинству морфометрических признаков у южных и северных популяций хариусов обского бассейна позволили сделать вывод о значительной широтной изменчивости *T. arcticus* в бассейне р. Обь (Северин, Зиновьев, 1982; Северин, 1988). Сомнения в правильности такого утверждения возникают из анализа данных, приводимых в упомянутых работах. С одной стороны, рассматриваются пространственно изолированные популяции, что предполагает отсутствие у них обмена генетической информацией, а с другой, указывается наличие постепенного изменения значений анализируемых признаков (в том числе и кариологических) в определенном векторе, чего в действительности не установлено. Представленные результаты сравнения говорят о заметной дивергенции кариотипов хариусов верхней и нижней Оби ($2n = 100-102$ и $98-100$, соответственно). Из 45 проанализированных морфометрических признаков верхнеобских и нижнеобских вы-

борок 73% показали достоверные различия (Северин, Зиновьев, 1982). Тем не менее, авторы допускали лишь возможность их отнесения к подвидам сибирского хариуса. Так сформировалось мнение, что р. Обь населяет лишь сибирский хариус. История исследования этого вида в значительной мере представляла собой изучение некоего таксономического фантома, ранг которого *a priori* оценивался, исходя из ошибочно определенного диагноза и ареала.

Исследование генетических особенностей хариусов р. Обь ограничено нашими данными из её верховьев. Тем не менее ситуация в этой реке во многом сходна с той, что выяснена в ходе исследования других речных бассейнов Азии. В пользу того, что нижнеобская группировка действительно представляет собой отличную от верхнеобской филетическую линию, свидетельствуют не только их различия по окраске тела, рисунку на спинном плавнике, некоторым морфометрическим признакам, но и данные молекулярно-генетического анализа (Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2006, 2007). Судя по данным, представленным в выше упомянутых работах и нашим материалам, можно сделать вывод, что в притоках нижнего течения Оби обитает типичная форма сибирского хариуса, а её верховья заселены другим таксоном - верхнеобским хариусом *T. nikolskyi*. Кроме того, оз. Маркаколь (бассейн р. Иртыш) населяет эндемичная форма хариуса, таксономический статус которой первоначально был определен в ранге подвида сибирского хариуса *T. a. brevicephalus* (Митрофанов, 1961; Митрофанов и др., 1986). Небольшое число исследованных нами особей этой формы (7 экз.) и опубликованные ранее данные позволили определить ряд признаков, делающих возможным дифференцировать её от других таксонов рода. Различия маркакольского хариуса от других видов имеются по рисунку на спинном плавнике, а именно форме, размеру и числу рядов пятен, а также некоторым морфометрическим признакам (гл. 5). По генетическим характеристикам маркакольский хариус более близок к монгольскому, верхнеобскому и верхнеенисейскому хариусам (гл. 4.2, 4.4). Как упоминалось, все они существенно генетически различаются с сибирским хариусом из рек арктического побережья Евразии и Сев. Америки (Книжин и др., 2008, по нашим неопубликованным данным). Исходя из уровня фенетической и генетической дивергенции видов, населяющих водоемы верхнеобского, верхнеенисейского и центрально-азиатского бассейнов, таксономический статус маркакольского хариуса предварительно можно повысить до видового. Результаты анализа последовательностей мтДНК хариусов из притока р. Томь (р. Мрассу) показали, что в её верховьях обитает группировка генетически близкая байкальскому, а не какому-либо из обских хариусов (по нашим неопубликованным данным).

В заключении можно сказать, что все обсуждаемые формы хариусов из р. Обь, характеризуются специфичными чертами окраски тела и особенностями элементов рисунка на спинном плавнике, а также некоторыми морфометрическими признаками, позволяющими проводить их дифференциацию (гл. 5). Ошибочная оценка фенетического и генетического разнообразия привела к тому, что различия, установленные между верхнеобскими и нижнеобскими хариусами, были отнесены за счет межпопуляционной изменчивости сибирского

хариуса. Следствием этого явилось неверное определение диагностических признаков вида, которые включали диапазоны варьирования их значений, собственных, по крайней мере, двум или трем самостоятельным таксонам.

4.6. Реки Европы. Реки Европы от Пиренеев до Урала населяет европейский хариус *T. thymallus*. Его морфологический облик изучен довольно хорошо. Отмечая высокий уровень полиморфизма, большинство исследователей не нашли оснований для выделения в рамках этого вида таксонов подвидового ранга (Зиновьев, 1979, 1980, 1983, 1988, 2005, 2007; Зиновьев и др., 1975; Первозванский, 1983; Surre et al., 1986; Анацкий, 1996 и др.). Наши исследования морфометрических признаков популяций этого вида из бассейнов рек западной Европы и их сравнение друг с другом по коэффициенту *CD* также показали отсутствие сколько-нибудь значительных различий у выборок популяций рек адриатического, атлантического и черноморского бассейнов. В настоящее время известны зоны симпатрического обитания и гибридизация европейского и сибирского хариусов (Пробатов, 1936; Зиновьев, 1979, 1988; Шубин, Захаров, 1984). Показано, что гибридные особи имеют большее внешнее сходство с европейским, нежели сибирским хариусом (Зиновьев, 1979). В уральских реках различия этих таксонов, превысившие формальный подвидовой уровень, зарегистрированы по числу жаберных тычинок и пилорических придатков, которых у европейского хариуса больше, а чешуй в боковой линии – меньше. По пластическим признакам межвидовые различия отмечаются по длине рыла и головы (Зиновьев, 1979, 1988). Сопоставление полученных нами оценок меристических признаков европейского хариуса из западной части ареала с данными других авторов по этому виду из рек восточной Европы в целом выявляет их сходство.

Молекулярно-генетические исследования европейского хариуса, проведенные на основе анализа изменчивости последовательностей мт- и ядерной ДНК (Koskinen et al., 2000, 2002; Gross et al., 2001; Weiss et al., 2002; Gum et al., 2005), подтверждают сходство популяций вида из речных бассейнов центральной и северной Европы. Исследования генетических особенностей его южных популяций не показали у них существенных отличий от северных группировок. Была лишь отмечена некоторая обособленность хариусов адриатических рек, что дало основание предложению о выделении в этой части ареала подвида – адриатического хариуса (Sušnik et al., 1999, 2000, 2001). В целом европейского хариуса можно охарактеризовать как комплексный вид, внутри которого уровень генетической дивергенции на всем ареале составляет около 4% (Weiss et al., 2002). Исследования белковой изменчивости европейского и сибирского хариусов в зонах симпатрического обитания в уральских реках (Шубин, Захаров, 1984, 1999; Шубин и др., 1989) свидетельствуют об их значительной дивергенции и, соответственно, доказывают их видовую самостоятельность.

ГЛАВА 5. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ФЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ХАРИУСОВ.

Необходимость использования данных молекулярной генетики для оценки структуры р. *Thymallus* обусловлена несоответствием представлений о составе рода, видовых ареалах с результатами филогенетических реконструкций.

Молекулярно-генетические данные следует рассматривать как необходимый компонент таксономических исследований, который в совокупности с принятыми в систематике традиционными подходами позволяют продвинуться в понимании картины, отражающей разнообразие представителей этой группы рыб и их филогеографию.

Проведенное нами изучение родственных отношений видов и форм хариусов на основе использования различных генетических маркеров не выявило между ними каких-либо противоречий (Froufe et al., 2005). Исследования показали, что существует четыре основные филетические линии хариусов, которые дивергировали приблизительно одновременно и впоследствии их эволюция протекала уже в относительной изоляции друг от друга в промежутке 1.6-4.8 млн.л. назад. Максимальный уровень дивергенции (4.8%), отмечается у нижнеамурского и верхнеамурского хариусов, а минимальный - у европейского хариуса с кладой, включающей сибирского, монгольского, верхнеобского, верхнеенисейского, ленского и буреинского хариусов (1.6%). На полученном дереве (рис. 10) видно, что клада (1) сформирована двумя сестринскими ветвями, включающими верхнеамурского и желтопятнистого хариусов. Судя по положению на дереве, можно предположить их монофилетическое происхождение от предковой формы, населявшей амурский бассейн до того, как он приобрел современные очертания. Клада (2) включает последовательности нижнеамурского хариуса, который в свою очередь симпатричен с желтопятнистым и буреинским хариусами в ряде притоков нижнего Амура. Уровень их генетической дивергенции составляет 4.6%. Клада (3) включает гаплотипы буреинского хариуса *T. burejensis*, которого отличает значительный уровень дивергенции от упомянутых выше таксонов (3.2-5.0%) и других видов, составляющих эту ветвь (2.4-3.7%). Положение последовательностей этого вида, возможно, говорит о его большей филетической близости с популяциями сибирского хариуса рек северо-востока Азии и Северной Америки. Еще одна относительно самостоятельная ветвь представлена ленским хариусом, уровень дивергенции которого с сибирским хариусом составляет 3.2%. В целом можно сказать, что клада (3), кроме буреинского хариуса, сформирована ветвями, которые при формальном подходе следует принять либо за таксоны подвидового ранга в рамках *T. arcticus* complex, либо рассмотреть основания для придания им видового статуса. Клада 4, представлена последовательностями европейского хариуса.

Таким образом, результаты молекулярно-генетического исследования дали картину, которая, с одной стороны, либо подтверждает чрезвычайно высокий уровень полиморфизма сибирского хариуса, либо указывает на отсутствие оснований считать большинство рассмотренных форм в качестве его подвидов.

Одной из нестыковок при оценке филогенетических отношений представителей рода и принятой ранее таксономической структуры р. *Thymallus* являлось положение на дереве последовательностей монгольского и верхнеенисейского хариусов, которые имеют заметно меньший уровень дивергенции чем, например, амурский хариус со всеми другими формами, считавшимися подвидами сибирского хариуса. Кроме того, позиция монгольского хариуса и уровень

его дивергенция с другими таксонами не соответствуют мнению о его близости к предковой форме. Все это противоречит представлениям о внутривидовой структуре сибирского хариуса и о структуре всего р. *Thymallus* в целом.

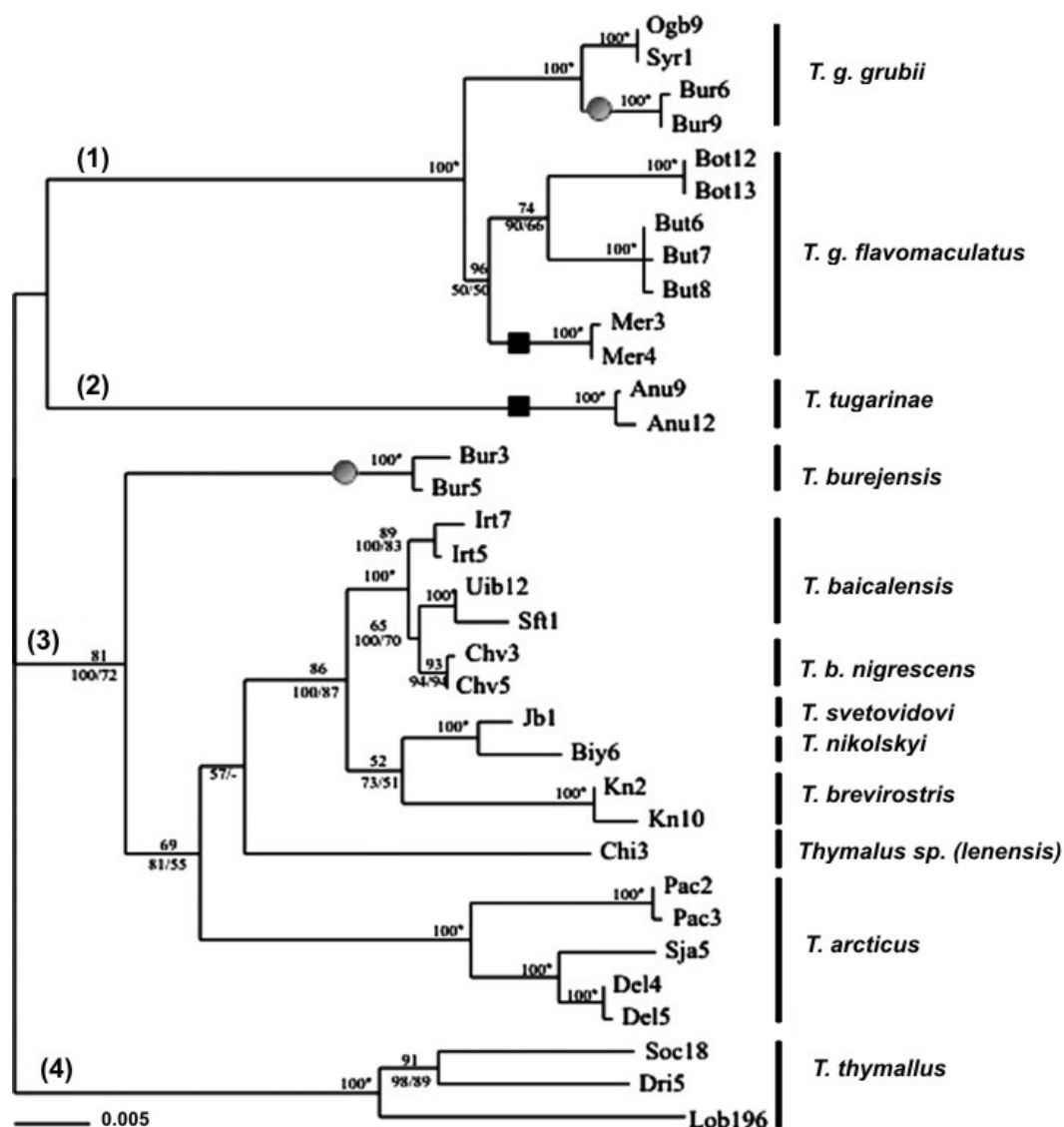


Рис. 10. Филогенетическое ML-дерево, построенное с использованием модели НКУ+G+I для совместного анализа последовательностей контрольной области и гена АТФб мтДНК. Для основных ветвей (1-4) значения бутстреп поддержки узлов ветвления (выше 50%) ML-дерева приводятся сверху; под ветвями, слева - для МР-дерева (1000 репликаций). 100* - значения бутстреп поддержки узлов ветвления выше 95%. Обозначения: ●, ■ - симпатричные таксоны хариусов в бассейне р. Амур (Froufe et al., 2005).

Исследование белковой изменчивости хариусов также позволило сделать вывод о степени их генетической подразделенности (по нашим неопубликованным данным). Обнаружено 5 уникальных маркерных локусов, позволяющих дифференцировать байкальского и сибирского хариусов и 7 локусов для сибирского и европейского хариусов. Выборки распределились на 3 основных кластера, представляющих байкальского, сибирского, ленского и европейского хариусов. Результаты сравнения байкальского и ленского хариусов по аллозимным локусам указывают на их аллопатрическое происхождение. Уровень различий европейского хариуса с другими таксонами подтверждает его самостоя-

тельный видовой статус. Также обращает на себя внимание тот факт, что величина дивергенции между обитающими в одном бассейне сибирским и ленским хариусами превышает уровень, установленный между генетически изолированными популяциями сибирского хариуса рек Лена, Яна и Индигирка.

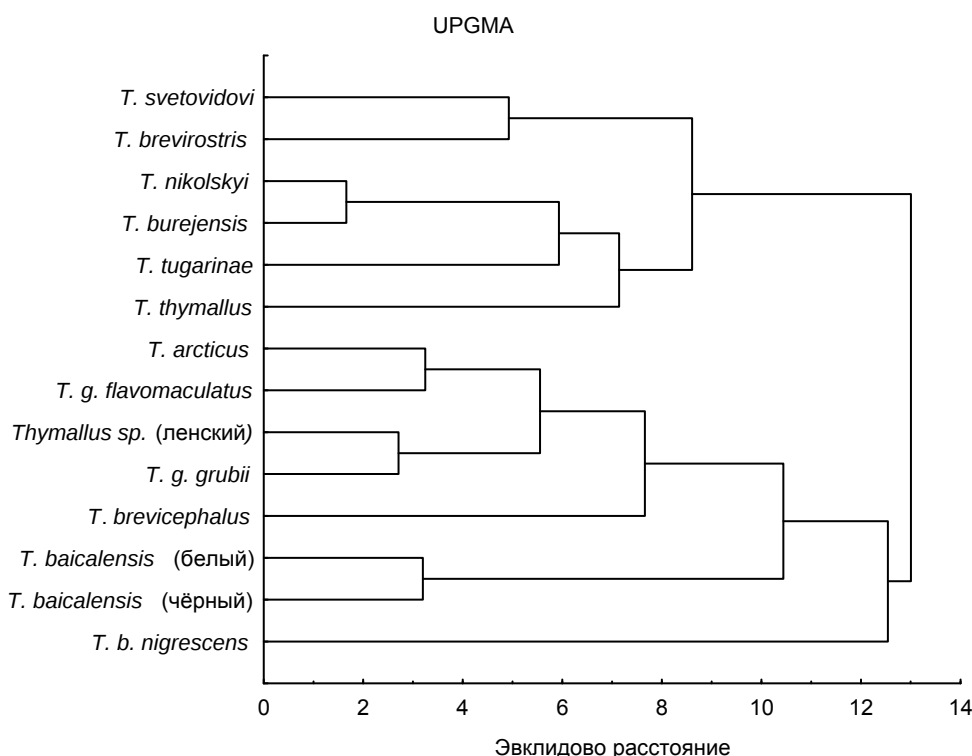


Рис. 11. Дендрограмма, отражающая уровень дивергенции таксонов рода *Thymallus* по совокупности 12 меристических признаков.

Общая картина, отражающая фенетические отношения хариусовых рыб, получена по результатам кластерного анализа совокупностей их счетных признаков методом UPGMA (рис. 11). На дендрограмме видно, что уровень дивергенции видов и подвидов хариусов неодинаков и лишь отчасти соответствует их положению на филогенетическом дереве (рис. 10). Можно заметить, что кроме таксонов, представляющих самостоятельные ветви, есть и те, которые различаются на очень низком уровне. Тем не менее, исходя из определенного уровня генетической дивергенции и пространственной изоляции, их таксономический ранг не вызывает сомнений. К таковым относятся буреинский - верхнеобский и амурский - европейский хариусы. Одной из причин такого расположения ветвей, вероятно, является отмечаемый у рыб р. *Thymallus* параллелизм изменчивости их признаков (Зиновьев, 1980). Наблюдаемое несоответствие результатов многомерного анализа счетных признаков и существовавших ранее представлений о фенетических отношениях и структуре р. *Thymallus*, говорит о том, что для идентификации ряда видов и подвидов невозможно использовать лишь одну совокупность признаков. Проведенное исследование позволило определить виды диагностику которых следует осуществлять по качественным признакам, когда использование для этой цели морфометрических либо генетических данных в качестве операциональных характеристик невозможно. В этом случае, многомерный анализ в совокупности с методами попар-

ного сравнения необходим для установления уровня различий симпатрических группировок хариусов и определения комплекса диагностических признаков.

Особенности рисунка на спинном плавнике и окраски тела. Ключевыми вопросами в анализе разнообразия хариусов являются обсуждение рисунка, размеров и формы их спинного плавника (рис. 12), а также окраски тела.

Отличительными чертами рисунка на спинном плавнике европейского хариуса *T. thymallus* являются широкие красно-бордовые вертикальные полосы на последних межлучевых перепонках, переходящие в кайму на верхнем крае, а также отсутствие выраженных рядов пятен в его передней части. Рисунок на плавнике особей этого вида на ареале практически не изменяется (Макоедов, 1999; Зиновьев, 2005). Наши оценки элементов этого признака также свидетельствуют об его относительном однообразии. У сибирского хариуса рисунок состоит из нескольких горизонтальных рядов небольших по размеру пятен с матовой окантовкой. В передней части плавника видны лишь 3-4 ряда из узких горизонтально вытянутых пятен. В средней части плавника и на последних 5-6 межлучевых перепонках число их рядов больше 5, пятна принимают овальную или чуть вертикально вытянутую форму. Некоторые из пятен верхних рядов, сливаясь, образуют короткие узкие полосы или дуги. Задний край плавника в сложенном состоянии у крупных особей достигает жирового плавника или заходит за него. Вариабельность рисунка у популяций вида на ареале проявляется по форме и размерам пятен на последних межлучевых перепонках при сохранении его общей структуры в передней и средней частях. У хариусов, населяющих реки от Печоры до Чукотки и Камчатки, а также Аляски и верховья р. Миссури, в задней части плавника, кроме мелких округлых пятен, могут встречаться и пятна вытянутой формы, которые можно определить как короткие узкие полосы. Длинные полосы на последних межлучевых перепонках считались диагностическим признаком восточносибирского хариуса *T. a. pallasii*. Изменение состояния этого элемента рисунка на последних межлучевых перепонках прослеживается у популяций сибирского хариуса с запада на восток (Урал-Колыма) и с востока на запад (Миссури - Аляска - Колыма). Оно выражается в постепенном замещении небольших по размеру овальных пятен, коротких полос или дуг в задней части плавника на длинные узкие вертикальные полосы.

Схожий с сибирским хариусом вариант рисунка имеет маркакольский хариус. Число рядов пятен на плавнике в средней и задней частях также больше 5, но их форма и размеры имеют ряд отличий. Пятна в задней части заметно крупнее, чем у сибирского хариуса. Кроме того, сливаясь друг с другом, они образуют сплошные чуть извилистые широкие 2-3 горизонтальные полосы.

Различия в рисунках спинного плавника верхнеобского и сибирского хариусов проявляются по числу рядов пятен, которых у верхнеобского не больше 5, а также их форме. Плавник верхнеобского хариуса небольшой, его задний край не выше переднего, закруглен и в сложенном состоянии далеко не доходит до жирового плавника.

Рисунок на плавнике байкальского хариуса характеризуется концентрацией различных по размеру пятен в его задней части в виде 3-4, редко 5, нечет-

ких рядов. Некоторые пятна верхнего ряда, сливаясь с каймой, образуют широкие и короткие полосы. Различия у форм байкальского хариуса проявляются лишь в размерах высоты задней части плавника и интенсивности его окраски. У чёрного байкальского и косогольского хариусов пятна на спинном плавнике - яркие, а у белого - бледные. Высота задней части плавника чёрного байкальского хариуса в сравнении с белым и косогольским хариусами заметно больше.

Отличительной чертой ленского хариуса являются 3-4 полных рядов из горизонтально вытянутых овальных пятен, проходящих по всему плавнику, а также хорошо заметная кайма того же цвета на его верхнем крае.

Рисунок на плавнике монгольского хариуса состоит из 4-5, чуть восходящих рядов из пятен красно-кирпичного или красно-алого цвета. Некоторые из пятен верхнего ряда вертикально вытянуты и соединяются с каймой. У крупных особей из речного русла рисунок на плавнике более бледный, чем у рыб из озер. Формы монгольского хариуса имеют небольшой по размерам плавник. Высота его заднего края не больше передней части. У верхнеенисейского хариуса рисунок на плавнике имеет некоторые общие черты с маркакольским и сибирским хариусами. В отличие от сибирского, размер пятен по мере их приближения к заднему краю плавника увеличивается в 2-3 раза. Некоторые из пятен верхнего ряда сливаются друг с другом, образуя сплошную горизонтальную полосу с неровными краями. Нижние ряды состоят из отдельных пятен меньшего размера, округлой, овальной или зерновидной формы. Отличия от маркакольского хариуса проявляются в форме и размере пятен, а также числу извилистых верхних рядов, которых у последнего 2 или 3.

Реку Амур населяют хариусы с различными вариантами рисунка. В отличие от верхнеамурского, для желтопятнистого хариуса, при их сходстве в общей структуре расположения пятен, характерно яркое жёлто-оранжевое пятно на последних межлучевых перепонках. Буреинский хариус при отсутствии каймы на верхнем крае плавника, имеет некоторое сходство в рисунке с сибирским хариусом из Колымы, Индигирки и некоторых рек охотоморского побережья. Это выражается в наличии у него узких вертикальных полос на последних межлучевых перепонках и числу рядов из пятен в средней части плавника, которых больше 5. Передняя часть плавника буруинского хариуса заполнена мелкими округлыми пятнами с матовым обрамлением, сгруппированными в чуть восходящие ряды. Нижнеамурскому хариусу характерно шашечное расположение пятен в нижних рядах и широкая кайма на верхнем крае плавника.

Считалось, что крупные пятна алого или красно-бордового цвета над брюшными плавниками характерны только особям сибирского хариуса. Однако этот элемент окраски также хорошо выражен у чёрного байкальского, амурского, нижнеамурского и буруинского хариусов. В меньшей степени это свойственно белому байкальскому, маркакольскому и верхнеенисейскому хариусам. Монгольский, европейский, верхнеобский, косогольский и ленский хариусы не обладают данным признаком.

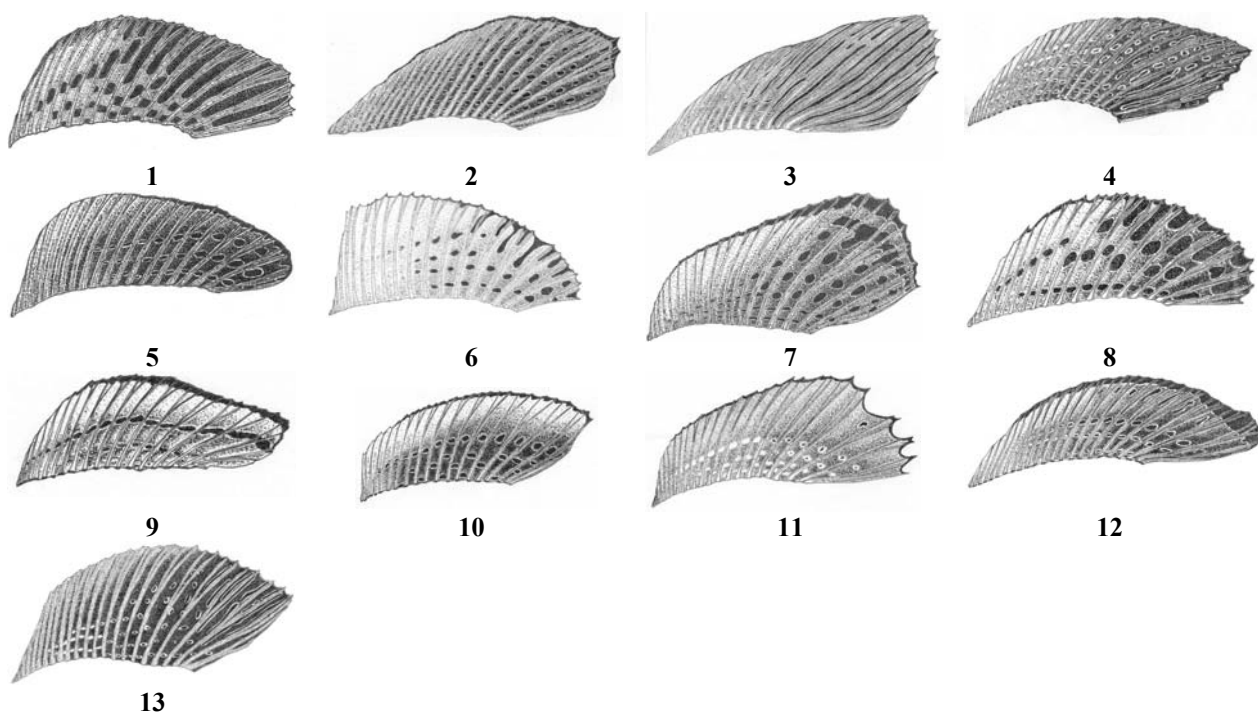
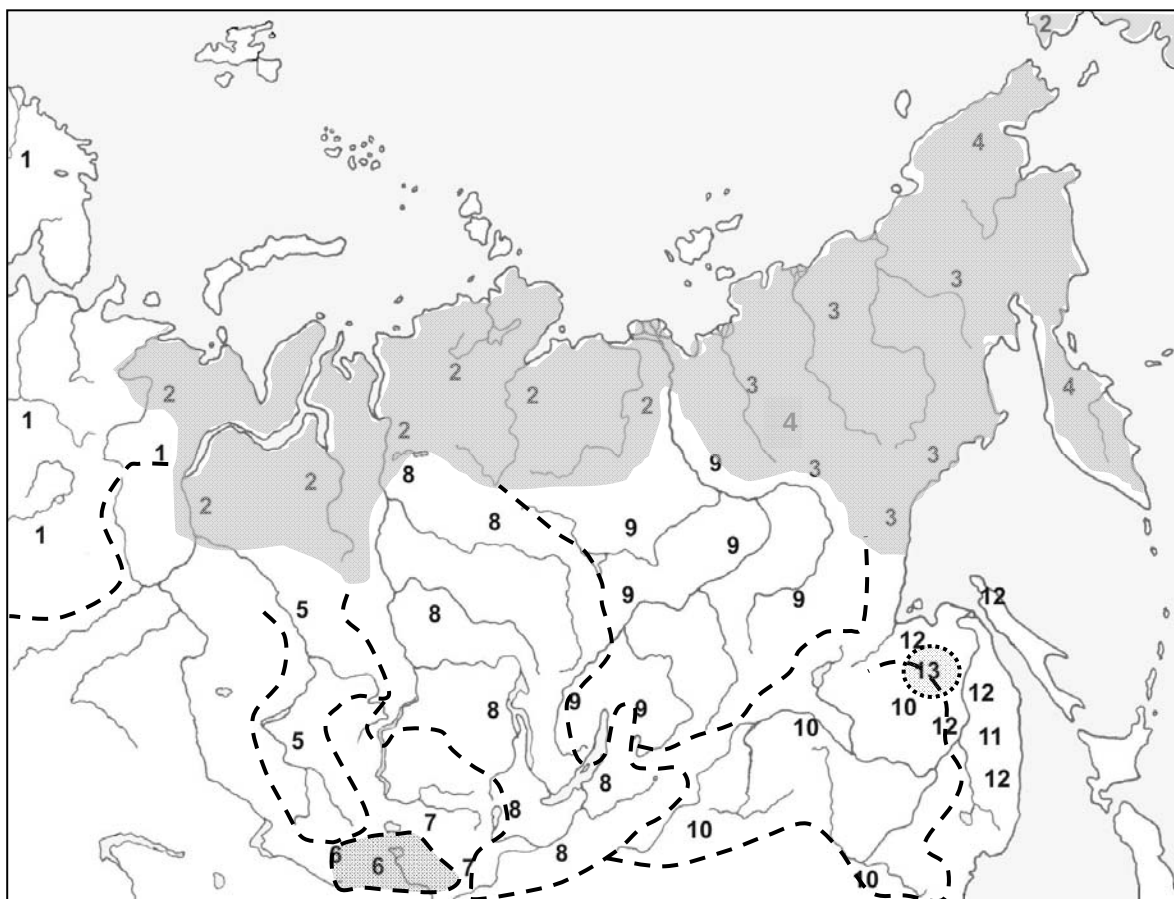


Рис. 12. Варианты рисунка спинного плавника хариусов в водоемах Евразии и Северной Америки. 1 – европейский хариус, 2-4 – сибирский хариус, 5 – верхнеобский хариус, 6 – монгольский хариус, 7 – верхнеенисейский хариус, 8 – байкальский хариус, 9 – ленский хариус, 10-11 – амурский хариус, 12 – нижеамурский хариус, 13 – буреинский хариус.

У верхнеенисейского хариуса, в отличие от других видов рода, хвостовой стебель и основание хвостового плавника яркого желто-оранжевого цвета. У

европейского, сибирского, байкальского, амурского, нижеамурского, бурейнского хариусов они красноватые или бордово-красные.

Монгольский и верхнеобский хариусы имеют ровную серебристую окраску чешуйного покрова без красных или жёлтых пятен. У косокольского хариуса окраска тела серо-чёрная. Того же цвета чешуйный покров бывает у особей мелкой формы монгольского хариуса, а также карликовых популяций байкальского хариуса из высокогорных районов Восточного Саяна и Прибайкалья.

Яркий фиолетовый оттенок жаберных крышек характерен особям ленского хариуса. У других видов они либо серо-стальные, либо серо-чёрные с бирюзовым оттенком. Кроме того, на теле ленского хариуса есть продольные прерывистые полосы из зигзагообразных чёрных пятнышек. У нижеамурского хариуса вдоль рядов чешуй проходят тонкие сплошные извилистые полосы ярко-жёлто-бурого цвета. Их подобие отмечено у бурейнского и желтопятнистого хариусов, но тональность полос другая. У особей карликовых популяций в течение жизни сохраняется мальковый тип окраски.

Другие признаки. У большинства видов хариусов конечный рот и овальная форма рыла. Исключение составляют европейский хариус, у которого рыло удлинённое, а верхняя челюсть нависает над нижней и нижеамурский хариус, у которого рот ковшеобразный.

Зачаточные зубы есть у всех видов хариусов на челюстях, сошнике и нёбе (Norden, 1961; Зиновьев, 2005; Тугарина, 1981). Однако указывая на то, что зубов нет, мы отмечаем невозможность их обнаружения без использования специальных приемов. У монгольского хариуса зубы хорошо заметны на челюстях, а также сошнике, небе и языке. У других видов они обычно отсутствуют на языке, небе и сошнике или есть только на его головке в небольшом количестве.

Монгольского хариуса отличает положение места сочленения нижней челюсти с черепом, которое находится за вертикалью заднего края глаза. У европейского хариуса, в отличие от других видов, рукоятка сошника длиннее ширины его головки (Тугарина, 1981).

В результате анализа филогентических связей, генетических характеристик, фенотипических особенностей, а также данных о распространении различных форм хариусов в водоемах Голарктики стало возможным определить их диагностические признаки и уточнить таксономический ранг.

ГЛАВА 6. СОСТАВ РОДА *THYMALLUS* CUVIER, 1829.

Исследование фенетических признаков, генетических характеристик, данных об особенностях распространения хариусов в водоемах Голарктики, полученных автором, и опубликованные материалы позволили определить состав рода *Thymallus*, включающий 11 видов. В представленных ниже кратких описаниях приводятся характерные признаки, в том числе и диагностические, установленные в результате анализа 2120 особей (табл. 1). Сведения о последовательностях мт и ядерной ДНК размещены в GenBank.

6.1. Описание видов.

1. *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) – сибирский хариус

II 74-103 (87); D VII-XIII (X) 10-16 (13), всего 20-26 (23); P I 13-17 (15); V II 8-11 (9); A III-VII (IV) 7-12 (9); sb 15-22 (19); rb 7-10 (9); vert. 51-59 (54); pc 13-29 (19). Рыло овальное или приостренное - 4.4-6.9% L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть не заходит за середину глаза, её длина - 4.5-7.3% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 7.6-10.5% L_{Sm} . Длина головы - 16.9-21.0% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 28.2-34.3% L_{Sm} . Наибольшая высота - 16.7-24% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 19.4-29.8% L_{Sm} с высотой в задней части - 9.2-37.0% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 13.6-19.6%, брюшных - 13.3-30.4% L_{Sm} . Концы последних могут достигать анального отверстия или заходить за него. Хвостовой стебель - 14.0-18.8%, высотой - 7.4-8.8% L_{Sm} . Чешуйный покров воронено-серебристый с бирюзовым или оливковым отливом. Мелкие чёрные пятна есть от головы до середины тела. Жаберные крышки серые с бирюзовым оттенком. На нижней челюсти есть чёрное пятно. От грудных до брюшных плавников, проходят две параллельные жёлто-бурые полосы. Над брюшными плавниками имеется крупное ало-красное пятно. Хвостовой стебель, анальный и хвостовой плавники красно-бордовые. Брюшные плавники с 4-6 продольными косыми полосами красно-вишневого цвета. Грудные плавники серо-желтые. По спинному плавнику проходят 6-20 почти горизонтальных рядов из красно-бордовых пятен. В передней части пятна мелкие с матовой окантовкой, в задней - их размер увеличивается, они принимают округлую или вытянутую форму в виде узких вертикальных полос, сливающихся с узкой каймой того же цвета. Реки арктического побережья Евразии - от Печоры до Чукотки, Камчатки, Охотского побережья и Сев. Америки. Кариотип. $2n = 98-104$ (Северин, 1983).

2. *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 – байкальский хариус

II 80-110 (97); D VI-X (VIII) 10-15 (12), всего 17-23 (20); P I 13-17 (15); V II 8-11 (10); A III-VI (IV) 7-11 (9); sb 14-23 (20); rb 7-12 (9); vert. 50-60 (55); pc 10-25 (16). Рыло овальное - 4.7-7.5 % L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 4.4-7.0% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 7.9-11.3% L_{Sm} . Длина головы - 16.8-21.9% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 32.0-39.0% L_{Sm} . Наибольшая высота - 16.3-25.0% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 15.8- 25.5% L_{Sm} с высотой в задней части - 5.7-22.9% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии не достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 12.8-17.9%, брюшных - 10.2-18.3% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 14.3-19.3% L_{Sm} с высотой - 4.4-7.7% L_{Sm} . Чешуйный покров от серебристого до серо-чёрного цвета с бирюзовым оттенком. Мелкие чёрные пятна есть от головы до середины тела. Жаберные крышки тёмно-серые. От грудных до брюшных плавников, проходят две параллельные тёмные полосы. Над брюшными плавниками есть большое красноватое пятно разной интенсивности. Хвостовой стебель, анальный и хвостовой плавники в нерестовый период красноватые. Грудные плавники серо-желтые. Брюшные плавники с 4-5 косыми красновато-бордовыми полосами. В задней части спинного плавника проходят 3-5 неровных рядов из красно-бордовых пятен. Пятна верхнего ряда больше тех, что расположены ниже. Некоторые из пятен, сливаясь с алой каймой, образуют широкие полосы, проходящие до середины лучей. Оз. Байкал и притоки, реки Ангара, Енисей. Кариотип. $2n = 86-98$ (Северин, 1983).

2.1. *Thymallus baicalensis nigrescens* Dorogostaisky, 1923 - косогольский хариус

II 87-100 (94); D VII-IX (8) 10-13, всего 18-22 (19); P I 13-16 (15); V II 9-11 (10); A IV-VI (V) 8-11 (9); sb 21-30 (26); rb 8-10 (9); vert. 54-57 (55); pc 16-29 (24). Рыло овальное - 5.7-7.0 % L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 5.0-6.0% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 9.2-10.7%

L_{Sm} . Длина головы - 18.5-21.2% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 31.5-36.3% L_{Sm} . Наибольшая высота - 16.2-19.8% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 16.3- 22.3% L_{Sm} с высотой в задней части - 6.9-12.2% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии не достигает жирового плавника. Длина грудных плавников - 13.6-17.0%, брюшных - 12.6-16.3% L_{Sm} . Хвостовой стебель удлинённый - 15.5-19.2%, высотой - 6.0-7.2% L_{Sm} . Чешуйный покров однотонный, серо-чёрный или почти чёрный. Мелкие чёрные пятна есть у головы. Жаберные крышки тёмно-серые. От грудных до брюшных плавников проходят две параллельные тёмные полосы. Хвостовой стебель, грудные, анальный и хвостовой плавники однотонно серые. Брюшные плавники с 4-5 косыми красноватыми полосами. В задней части спинного плавника проходят 3-5 неровных рядов из красно-бордовых пятен. Некоторые из пятен, сливаясь с узкой алой каймой, образуют широкие полосы, проходящие до середины лучей. Оз. Хубсугул.

3. *Thymallus burejensis* Antonov, 2004 – бурейский хариус

II 76-91 (82); D VII-X (IX) 13-18 (15), всего 21-27 (24); P I 14-16 (15); V II 9-10; A III-V (IV) 8-11 (10); sb 18-22 (20); rb 8-10 (9); vert. 51-54 (52); pc 15-27 (20). Рыло овальное - 5.3-6.3 % L_{Sm} . На челюстях есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза - 5.1-6.3 % L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 9.0-10.7% L_{Sm} . Длина головы - 17.9-20.3% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 26.2-29.8% L_{Sm} . Наибольшая высота - 21.5-25.7% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 23.0-29.7% L_{Sm} с высотой в задней части - 9.5-21.0% L_{Sm} . Его задний край у крупных особей с глубокими выемками, в сложенном состоянии достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 14.8-19.0%, брюшных - 15.3-20.7% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 15.0-18.3% с высотой - 6.9-8.3% L_{Sm} . Чешуя крупная, по бокам зеленовато-бирюзового цвета с вороненым отливом. Мелкие чёрные пятна есть у головы. Жаберные крышки серые с бирюзовым оттенком. Между рядами чешуй проходят извилистые желтовато-бурые полосы. На нижней челюсти есть чёрное пятно. От грудных до брюшных плавников, проходят две параллельные жёлто-бурые полосы. Над брюшными плавниками имеется крупное ало-красное пятно. Хвостовой стебель, анальный и хвостовой плавники красно-бордовые. Брюшные плавники с 4-6 продольными косыми полосами красно-вишневого цвета. Грудные плавники серо-желтые. Вдоль основания спинного плавника проходят несколько рядов различных по форме пятен. В передней части они мелкие, округлые с широкой светлой окантовкой, расположены в 3-4 ряда. В задней части количество рядов больше 5. Пятна на последних 3-4 перепонках в виде вертикальных узких полос разной длины и не достигают верхнего края. Кайма отсутствует. Верховья р. Левая Буря.

4. *Thymallus brevicephalus* Mitrofanov, 1961 – маркакольский хариус

II 81-91 (86); D VII-VIII 14-15, всего 19-24 (22); P I 13-16 (14); V II 9-10 (9); A IV 8-10 (9); sb 16-19 (18); rb 8-9 (8); vert. 50; pc 11-14 (13). Рыло овальное - 5.3-6.2% L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть не заходит за середину глаза, её длина в среднем - 5.4% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.7-10.4% L_{Sm} . Длина головы в среднем - 18.3 % L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 31.4-34.9% L_{Sm} . Наибольшая высота - 19.2-23.3% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника в среднем - 22.9% L_{Sm} с высотой в задней части - 8.9-20.0% L_{Sm} . Задний край плавника в сложенном состоянии не достигает жирового плавника. Длина грудных и брюшных плавников в среднем - 17.0% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 13.9-18.3% L_{Sm} . Чешуйный покров воронено-серебристый. Мелкие чёрные пятна есть у головы. Жаберные крышки тёмно-серые. На нижней челюсти есть чёрное пятно. От грудных до брюшных плавников, проходят две параллельные жёлто-бурые полосы. Над брюшными плавниками имеется бледное ало-красное пятно. Хвостовой стебель, анальный и хвостовой плавники красно-бордовые. Брюшные плавники с 5 косыми красно-бордовыми полосами. Грудные и анальный плавники серо-желтые. По спинному плавнику проходят 6-8 чуть восходящих рядов из

округлых красно-бордовых пятен с матовой окантовкой. В передней части пятна мелкие, в задней - их размер увеличивается. Пятна верхних рядов, сливаясь, образуют 2-3 горизонтальные широкие извилистые полосы. Оз. Маркаколь.

5. *Thymallus brevirostris* Kessler, 1879 – монгольский хариус

ll 73-88 (80); *D* VI-VIII (VII) 10-14, всего 17-21 (19); *P* I 13-16 (14); *V* II 8-10 (9); *A* III-V (IV) 7-10 (9); *sb* 15-22 (19); *rb* 9-11 (10); *vert.* 49-57 (51); *pc* 20-35 (27). Рыло овальное или приостренное - 5.0-8.3 % L_{Sm} . На челюстях, нёбе, головке сошника и языке есть зубы. Верхняя челюсть заходит за передний край глаза - 4.7-8.3 % L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 9.2-14.3% L_{Sm} , её сочленение с черепом лежит за вертикалью заднего края глаза. Длина головы 30.6-37.1% L_{Sm} с высотой у затылка - 12.1-18.0% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 30.6-37.1% L_{Sm} . Наибольшая высота - 16.4-23.5% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 15.9-22.5% L_{Sm} с высотой в задней части - 6.1-10.6% L_{Sm} . Его задний край не выше переднего, в сложенном состоянии не достигает жирового плавника. Длина грудных плавников - 12.5-16.3%, брюшных - 11.9-16.4% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 14.4-20.0% L_{Sm} с высотой - 5.5-7.7% L_{Sm} . Чешуйный покров однотонный, воронено-серебристый. Мелкие чёрные пятна есть по всему телу или отсутствуют. Хвостовой стебель, грудные, анальный и хвостовой плавники серые с бирюзовым оттенком. Брюшные плавники с 4-6 косыми полосами красно-бордового цвета. На спинном плавнике есть 4-5 горизонтальных рядов из пятен краснокирпичного или ало-красного цвета. Пятна нижних рядов овальные с узкой окантовкой. Некоторые пятна верхнего ряда вертикально вытянуты и соединяются с алой каймой. Водоемы центрально-азиатского бассейна (бассейны рек Кобдо, Дзабхан, озера в верховья Иртыша в Китае). Кариотип. $2n = 96-108$ (Северин, 1983).

6. *Thymallus grubii* Dybowski, 1869 – амурский хариус

6.1. *Thymallus grubii grubii* Dybowski, 1869 – верхнеамурский хариус

ll 81-102 (90); *D* VII- XI (VIII) 10-16, всего 18-23 (21); *P* I 12-16 (14); *V* II 8-10 (9); *A* III-V (IV) 7-11 (9); *sb* 15-21 (18); *rb* 8-12 (10); *vert.* 48-57 (54); *pc* 10-22 (15). Рыло овальное - 5.0-6.6% L_{Sm} . На челюстях есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 5.1-7.1% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.7-11.3% L_{Sm} . Длина головы - 17.5-21.5% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 27.7-34.5% L_{Sm} . Наибольшая высота - 16.9-21.8% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 18.2-25.7% L_{Sm} с высотой в задней части - 6.7-22.7% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии не достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 13.9-17.1%, брюшных - 12.9-19.2% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 15.7-19.6%, высотой - 6.0-7.3% L_{Sm} . Чешуйный покров серебристый. По всему телу разбросаны многочисленные мелкие чёрные пятнышки (пестрины). Жаберные крышки серые с бирюзовым оттенком. От грудных до брюшных плавников, проходят две параллельные жёлто-бурые полосы. Над брюшными плавниками есть крупное малиновое пятно. Грудные, анальный и хвостовой плавники жёлто-оранжевые. Брюшные плавники с 5-6 продольными косыми красно-вишневыми полосами. По спинному плавнику проходят восходящие 4-5 рядов небольших красно-бордовых округлых пятен с матовой окантовкой. Пятна верхнего ряда не сливаются с каймой того же цвета. Перепонки последних лучей у основания желтовато-оранжевого оттенка. Притоки верхнего и среднего Амура (Онон, Ингода, Шилка, Амгунь, Л. Буря).

6.2. *Thymallus g. flavomaculatus* Knizhin et al., 2006 - желтопятнистый хариус

ll 82-101 (90); *D* IX- XV (X) 10-15, всего 21-26 (24); *P* I 13-16 (15); *V* II 8-11 (9); *A* III-V (IV) 8-10 (9); *sb* 16-22 (18); *rb* 8-11 (9); *vert.* 50-57 (54); *pc* 14-24 (17). Рыло овальное - 5.3-6.5% L_{Sm} . На челюстях есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает зрачка, её длина - 5.0-6.5 % L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.8-10.6% L_{Sm} . Длина головы - 17.8-20.6% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 27.1-30.9% L_{Sm} . Наибольшая высота - 18.3-25.5% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 22.4-30.6% L_{Sm} с высотой в задней части - 8.3-

23.7% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 13.6-17.5%, брюшных - 12.4-21.6% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 15.6-19.7%, высотой - 6.2-8.0% L_{Sm} . Чешуйный покров серебристый или воронено-серебристый. У головы есть немногочисленные чёрные пятнышки. Жаберные крышки серые с бирюзовым оттенком. Между рядами чешуй проходят извилистые тонкие оранжевые полосы. От грудных до брюшных плавников, есть две параллельные жёлто-бурые полосы. Над брюшными плавниками имеется крупное малиново-красное пятно. Грудные, анальный и хвостовой плавники серо-жёлтые. Брюшные плавники с 5-6 продольными косыми красно-вишневыми полосами. Пятна на спинном плавнике мелкие, округлые с широкой матовой окантовкой в виде 4-5 чуть восходящих рядов, не сливаются с узкой каймой того же цвета. На последних межлучевых перепонках имеется крупное жёлто-оранжевое пятно. Верховья некоторых притоков нижнего Амура, верховья рек побережья Японского и Охотского морей, а также Татарского пролива.

7. *Thymallus nikolskyi* Kaschenko, 1899 – верхнеобский хариус

Il 76-91 (81), *D* VI-X (VIII) 14-18 (15), всего 21-25 (23); *P* I 14-17 (15); *V* II 9-11 (10); *A* IV-V 8-10 (9); *sb* 17-21 (19); *rb* 9-10 (9); *vert.* 50-55 (53); *pc* 17-27 (16). Рыло овальное - 5.4-6.8% L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает переднего края глаза, её длина - 4.8-6.3% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.2-10.6% L_{Sm} . Длина головы - 17.5-20.6% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 30.8-35.7% L_{Sm} . Наибольшая высота тела - 20.1-26.6% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 20.5-27.9% L_{Sm} с высотой в задней части - 6.9-15.4% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии далеко не доходит до жирового плавника. Длина грудных плавников - 14.3-17.6%, брюшных - 13.2-17.1% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 14.9-19.0% с высотой - 7.1-8.4% L_{Sm} . Чешуйный покров серебристый. По бокам тела, от головы до спинного плавника, есть несколько чёрных овальных пятнышек. Жаберные крышки, грудные, анальный и хвостовой плавники серые. Брюшные плавники с 4-5 косыми красными полосами. Вдоль основания спинного плавника проходят 4-5 рядов из округлых ало-красных пятен. Верхний ряд пятен не сливается с узкой каймой того же цвета. Верхнее течение р. Обь (оз. Телецкое, реки Чуя и Катунь). Кариотип. $2n = 100-102$ (Северин, 1983).

8. *Thymallus svetovidovi* Knizhin et Weiss, 2009 – верхнеенисейский хариус

Il 73-87 (82); *D* VII-IX (VIII) 12-15, всего 20-23 (22); *P* I 13-16 (15); *V* II 9-11 (10); *A* III-V (IV) 8-10 (9); *sb* 17-23 (19); *rb* 8-10 (9); *vert.* 50-52 (51); *pc* 19-28 (24). Рыло овальное - 5.2-7.1% L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 5.1-6.0% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.9-10.4% L_{Sm} . Длина головы - 18.5-21.0% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 33.0-37.0% L_{Sm} . Наибольшая высота тела - 23.3-28.4% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 21.1-27.1% L_{Sm} с высотой в задней части - 16.8-24.4% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 15.5-19.9%, брюшных - 17.0-21.1% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 13.4-15.8%, высотой - 7.4-8.8% L_{Sm} . Чешуйный покров одно-тонный, темно-серый с бирюзовым оттенком. На теле, в его передней части, есть мелкие чёрные пятнышки или они отсутствуют. Жаберные крышки стального цвета с бирюзово-фиолетовым отливом. На нижней челюсти есть овальное чёрное пятно. От грудных до брюшных плавников, проходят две параллельные полосы грязно-бурого цвета. Над брюшными плавниками чешуя имеет легкий красноватый оттенок. Грудные плавники жёлто-серые. Брюшные плавники с 4-5 косыми красно-бордовыми полосами. Анальный плавник у основания желто-оранжевый, а его край - желтовато-красный. Хвостовой стебель и основание хвостового плавника яркого желто-оранжевого цвета с красноватым отливом, а концы лопастей жёлто-красные. По спинному плавнику проходят 6-9 рядов из красно-алых пятен. В его задней части некоторые из пятен, расположенные ближе к кайме, вертикально или горизонтально вытянуты, изогнуты и сливаются с пятнами соседних

перепонки, образуя извилистую полосу. Истоки р. Енисей, верховья р. Абакан, р. Боршоо Гол (бассейн оз. Увс Нур).

9. *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) – европейский хариус

l 76-101 (84-92); *D* VI-XII 11-17, всего 19-24 (22); *P* I 11-16 (14); *V* II 8-11 (9-10); *A* III-V(IV) 8-11(10); *sb* 18-29 (23); *rb* 7-11 (9-10); *vert.* 50-55 (52); *pc* 13-32 (20-21). Рыло овальное - 5.9-8.6% L_{Sm} . Рот полунижний. На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Длина рукоятки сошника, длиннее ширины его головки. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 4.0-6.1% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.4-9.7% L_{Sm} . Длина головы - 17.4-21.4% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 30.6-37.1% L_{Sm} . Наибольшая высота тела - 18.9-26.8% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 18.3-26.9% L_{Sm} с высотой в задней части - 8.1-23.1% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии не достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 12.0-17.3%, брюшных - 11.8-17.5% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 13.8-18.9%, высотой - 6.3-8.2% L_{Sm} . Чешуйный покров воронено-серебристый. По бокам, от края жаберных крышек до середины тела, разбросаны мелкие чёрные пятнышки округлой формы. У особей из рек западной Европы они имеются на голове и жаберных крышках. Жаберные крышки тёмно-серые. Грудные и анальный плавники серо-жёлтые. На брюшном плавнике есть 3-6 красноватые косые полосы. Над брюшными плавниками у самцов в нерестовый период могут проявляться бледные пятна красно-алого цвета. В передней части спинного плавника красно-бордовые пятна разного размера не упорядочены в четкие ряды. В задней части они принимают вид широких вертикальных полос проходящих вдоль лучей от каймы до основания. Бассейны европейских рек. Кариотип. $2n = 100-106$ (Северин, 1983).

**10. *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 –
нижеамурский хариус**

l 75-91 (83); *D* VII- XII (IX) 13-17, всего 23-26 (25); *P* I 12-16 (14); *V* II 9-11 (10); *A* III-V (IV) 8-10 (9); *sb* 16-22 (18); *rb* 8-11 (10); *vert.* 49-55 (52); *pc* 11-20 (15). Рыло овальное - 4.8-6.4% L_{Sm} , рот ковшеобразный. На челюстях есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 5.5-7.1% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 8.9-11.6% L_{Sm} . Длина головы - 17.0-20.5% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 26.2-31.9% L_{Sm} . Наибольшая высота тела - 19.8-25.8% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 24.3-33.3% L_{Sm} с высотой в задней части - 11.3-24.5% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии достаёт жирового плавника или основания лучей хвостового плавника. Длина грудных плавников - 14.9-18.3%, брюшных - 14.3-22.2% L_{Sm} . Хвостовой стебель - 14.0-19.5%, высотой - 6.8-8.3% L_{Sm} . Чешуйный покров с боков светло- или темно-серый, у крупных рыб - зеленовато-перламутровый или зеленовато-фиолетовый. От грудных до брюшных плавников проходят две параллельные желтовато-бурые полосы. Жаберные крышки серые с зеленоватым или легким фиолетовым отливом. У границы *cleithrum* и *subcleithrum* имеется чёрное овальное пятно. Между рядами чешуй, проходят прерывистые ярко-оранжевые полосы. Над основанием брюшных плавников есть большое красно-бордовое или малиновое пятно. Хвостовой стебель того же цвета. Грудные и брюшные плавники серо-жёлтые. На брюшных плавниках есть 4-5 косые красноватые полосы. Анальный и хвостовой плавники темно-бордовые. По спинному плавнику проходит 4-5 (редко 3-4) рядов из горизонтально вытянутых овальных пятен. Верхний ряд состоит из крупных пятен не сливающихся с широкой каймой того же цвета. Нижние ряды неполные, пятна на них расположены в шашечном порядке. Нижнее и среднее течение притоков нижнего Амура. Реки побережья южной части Охотского и Японского морей, а также амурского лимана на юг до р. Псю включительно и северо-западного Сахалина.

11. *Thymallus sp.* – ленский хариус

ll 78-104 (91); *D* VI-XI (VIII) 10-16 (13), всего 19-24 (21); *P* I 12-17 (14); *V* II 8-10 (9); *A* III-V (IV) 7-10 (9); *sb* 15-22 (19); *rb* 8-11 (9); *vert.* 50-59 (56); *pc* 10-20 (15). Рыло овальное - 4.8-6.7% L_{Sm} . На челюстях и головке сошника есть мелкие зубы. Верхняя челюсть достигает середины глаза, её длина - 5.5-7.1% L_{Sm} . Длина нижней челюсти - 7.9-11.6% L_{Sm} . Длина головы - 17.1-22.0% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 15.9-23.4% L_{Sm} . Наибольшая высота – 15.9-23.4% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника - 17.3-26.0% L_{Sm} с высотой в задней части – 6.3-22.1% L_{Sm} . Его задний край в сложенном состоянии у крупных самцов иногда достаёт жирового плавника. Длина грудных плавников - 12.3-17.3%, брюшных - 11.8-19.0% L_{Sm} . Хвостовой стебель – 13.9-19.1% с высотой – 5.8-7.5% L_{Sm} . Чешуйный покров серебристый или жёлто-бурый с фиолетовым отливом. Жаберные крышки ярко фиолетовые. На нижней челюсти есть чёрное овальное пятно. Вдоль рядов чешуй, проходят прерывистые зигзагообразные полосы из чёрных пятнышек. От грудных до брюшных плавников проходят параллельные желто-бурые полосы. Грудные и анальный плавники серо-жёлтые. У основания брюшных плавников чешуя красноватого оттенка. Хвостовой стебель, жировой и основание хвостового плавников красно-бордовые. На брюшном плавнике 3-4 косые полосы того же цвета. На спинном плавнике 3-5 (обычно 3-4) ряда из горизонтально вытянутых красно-бордовых пятен разного размера. Верхний ряд пятен не сливается с узкой каймой того же цвета. Бассейн р. Лена, кроме дельты и верховьев её некоторых правых притоков от Алдана и ниже, верховья северных притоков оз. Байкал (Тыя, В. Ангара, Баргузин, возможно, Турка), верховья рек Л. Буря (реки: Серегекта, Умальта-Макит, Усмань), Уда и, вероятно, верховья р. Зeya.

6.2. Ключ для определения хариусов *Thymallus* Cuvier, 1829

На основе некоторых из диагностических признаков, установленных у различных видов и подвидов хариусов, можно составить ключ для их определения.

1(2) Хорошо развитые зубы есть на челюстях, сошнике, небе и языке. Сочленение нижнечелюстной кости с черепом находится за вертикалью заднего края глаза.

T. brevirostris – монгольский хариус

2(1) Слаборазвитые зубы есть на челюстях, на небе и языке отсутствуют. На сошнике есть только на головке в виде небольшого пучка или отсутствуют. Сочленение нижней челюсти с черепом находится до вертикали заднего края глаза.

3(4) Рот полунижний. Рукоятка сошника заметно длиннее ширины его головки. Длина рыла 30.2-41.2% *с*.

T. thymallus – европейский хариус

4(3) Рот конечный или полуверхний. Рукоятка сошника не длиннее ширины его головки. Длина рыла 23.2-36.3% *с*.

5(18) Горизонтальных рядов пятен в средней и задней частях спинного плавника не более 5. В задней части плавника пятна в виде коротких или длинных узких вертикальных полос отсутствуют.

6(7) По бокам тела, от головы до хвостового стебля, разбросаны многочисленные чёрные пятнышки (пестрины).

T. grubii grubii – верхнеамурский хариус

7(6) Небольшие чёрные пятна на теле в небольшом количестве есть либо в передней части, либо упорядочены в продольные ряды.

8(9) Жаберные крышки ярко фиолетовые. Вдоль рядов чешуй проходят зигзагообразные прерывистые чёрные полосы, состоящие из мелких пятен.

Thymallus sp. – ленский хариус

9(8) Жаберные крышки другого цвета. Зигзагообразные чёрные полосы на теле отсутствуют.

10(12) Рот ковшеобразный. Пятна на спинном плавнике крупные, без матовой окантовки. Нижние ряды пятен имеют шашечное расположение. Последние межлучевые пе-

репонки по цвету не выделяются. Кайма на верхнем крае плавника широкая, в задней части до 2 см.

11(13) Пятна на спинном плавнике в виде горизонтальных полных рядов. Край спинного плавника в сложенном состоянии достаёт жирового. Длина основания спинного плавника 24.3-33.3 (28.5)% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 26.2-31.9 (28.6)% L_{Sm} .

T. tugarinae – нижеамурский хариус

12(10) Рот конечный. Пятна на спинном плавнике мелкие, с матовой окантовкой. Нижние ряды пятен не имеют шашечного расположения. На последних межлучевых перепонках есть большое желто-оранжевое пятно. Кайма на верхнем крае плавника узкая, в задней части до 0.5 см.

T. grubii flavomaculatus – желтопятнистый хариус

13(11) Пятна на спинном плавнике сконцентрированы в задней части. Край спинного плавника в сложенном состоянии не достаёт жирового. Длина основания спинного плавника 16.3-22.3 (18.8)% L_{Sm} . Антедорсальное расстояние - 31.5-36.3 (34.1)% L_{Sm} .

14(15) Чешуйный покров серо-чёрный или почти чёрный. Жаберных тычинок 21-30 (26). Число пилорических придатков 16-29 (23).

T. baicalensis nigrescens - косоогольский хариус

15(14) Чешуйный покров светлый. Жаберных тычинок не больше 23. Число пилорических придатков 12-25 (16).

16(17) Над брюшными плавниками есть красно-алое пятно разной интенсивности. В тот же цвет окрашены хвостовой стебель и основание хвостового плавника. Некоторые из пятен верхнего ряда, сливаясь с каймой, образуют широкие короткие полосы, проходящие до середины лучей. Чешуй в боковой линии 80-110 (97).

T. baicalensis – байкальский хариус

17(16) Над брюшными плавниками красно-алое пятно отсутствует. Хвостовой стебель и основание хвостового плавника серебристого цвета. Пятна верхнего ряда с каймой не сливаются. Чешуй в боковой линии 76-91 (81).

T. nikolskyi – верхнеобский хариус

18(5) Горизонтальных рядов пятен в средней и задней частях спинного плавника больше 5. В задней части плавника есть пятна в виде коротких или длинных узких вертикальных полос.

19(24) Хвостовой стебель и основание хвостового плавника имеют красноватый оттенок. Над брюшными плавниками есть большое красно-алое пятно.

20(22) Красно-алая кайма на верхнем крае спинного плавника имеется. Его задняя часть у крупных особей без глубоких овальных межлучевых выемок. В передней части плавника пятна мелкие горизонтально вытянутые с узкой матовой окантовкой.

21(23) В средней и задней частях спинного плавника от 6 до 20 рядов из мелких овальных пятен. В задней части пятна могут быть в виде коротких или длинных вертикальных полос. Пятна верхних рядов не сливаются в горизонтальные полосы. Число пилорических придатков 13-29 (19). Позвонков (без уростиля) больше 50.

T. arcticus – сибирский хариус

22(20) Красно-алая кайма на верхнем крае спинного плавника отсутствует. Его задняя часть у крупных особей с глубокими овальными межлучевыми выемками. В передней части плавника пятна мелкие округлые с широкой матовой окантовкой.

T. burejensis – буруинский хариус

23(21) В средней и задней частях спинного плавника есть 6-7 горизонтальных рядов из крупных овальных пятен. Пятна верхних рядов, сливаясь, образуют 2-3 параллельные горизонтальные извилистые полосы. Число пилорических придатков 11-14 (12.7). Позвонков (без уростиля) не больше 50.

T. brevicephalus - маркакольский хариус

24(19) Хвостовой стебель и основание хвостового плавника жёлто-оранжевые. Над брюшными плавниками есть плохо различимое красноватое пятно либо оно отсутствует.
T. svetovidovi – верхнеенисейский хариус

6.3. Формы хариусов с неясным таксономическим статусом.

Из юго-восточной части ареала описан корейский хариус *T. a. yaluensis* (Mori, 1928). Исходя из анализа фенетических и генетических характеристик амурских хариусов, эта форма не может быть отнесена к подвиду сибирского хариуса. Вопросы, касающиеся её таксономического статуса из-за недостатка данных, пока остаются открытыми.

Кафановой (1970) сделано описание краснхвостого хариуса *T. a. arcticus natio rufocaudatus* из озера расположенного в верховьях р. Чулышман (верховья р. Обь). Его отличительные признаки совпадают с приводимыми нами диагностическими признаками верхнеенисейского хариуса *T. svetovidovi*. После исследования генетических характеристик этой формы, её систематическое положение можно будет определить окончательно. Хариус со схожим типом окраски, обитает в оз. Тальмень (верховья р. Катунь) (Голубцов, Малков, 2007). Определенно судить о таксономическом статусе этой формы без данных о её генетических и фенетических особенностях пока не представляется возможным.

В верховьях р. Томь обнаружена форма генетически близкая байкальскому хариусу. Два подвида сибирского хариуса: озерный – *T. a. lacustris* и зубастый *T. a. dentatus* описаны из близко расположенных озёр в верхнем течении р. Большой Енисей (Гундризер, 1967, 1979). Сравнение признаков этих форм даёт основание заключить, что они во многом сходны. Представленные в описаниях экологические особенности, позволяют предположить, что они существуют в условиях относительной изоляции, обусловившей их формирование как мелких озёрных группировок. Полученные оценки генетических характеристик хариусов юга Сибири, не позволяют считать эти формы в качестве популяций, относящихся к сибирскому хариусу.

Таким образом, таксономический ранг ряда форм хариусов водоемов юга В. Сибири из-за недостатка данных всё ещё требует уточнения в связи с чем их исследование необходимо продолжить.

ГЛАВА 7. ПРИЧИНЫ СИМПАТРИЧЕСКОГО ОБИТАНИЯ, ВОЗНИКНОВЕНИЯ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ У ХАРИУСОВЫХ РЫБ.

Рассматривая причины совместного обитания хариусов в речных и озерных бассейнах Сибири, следует заметить, что такое явление может быть обусловлено не только существованием вторичных контактов аллопатрических таксонов, но и результатом симпатрического видообразования, в основе которого лежит адаптивная радиация. Суть этого явления заключается в возникновении биотопической дифференциации, морфологических различий и последующей генетической изоляции субпопуляций.

Особенностью распространения видов хариусов в речных и озерных бассейнах Евразии является их относительная локализация в определенных участках. Уровень генетической и фенетической дивергенции симпатричных таксонов указывает на то, что их становление как самостоятельных видов, вероятно, происходило аллопатрически. В озерно-речных системах биотопическая и фенотипическая дифференциация внутри вида проявляется в возникновении нескольких экотипов – речного, озерно-речного, озерного, ручьевого (Зиновьев, 2005). В зависимости от степени биотопической локализации и обеспеченности кормовыми ресурсами они могут либо трансформироваться в переходные группировки, либо сохранять характерные им биологические показатели.

Адаптивная радиация, как один из механизмов видообразования у лососевидных рыб чаще всего отмечается в относительно крупных олиготрофных озерах. То, что такого рода явление не было описано для представителей р. *Thymallus*, можно объяснить их большей склонностью к речному образу жизни и меньшей - к озерному. В водоемах западной Монголии адаптации хариусов в основном следует связывать с их способностью приспосабливаться к озерному существованию. В Долине Озёр сценарий появления симпатричных форм описан для алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* Warp. (Дгебуадзе, 2001). В зависимости от изменения условий обитания карликовая форма этого вида способна превращаться в крупную. Считать, что у монгольского хариуса происходят схожие внутривидовые трансформации, нет достаточных оснований. Однако определенные аналогии у обоих видов прослеживаются. Как и осман, монгольский хариус в истоковых озерах р. Кобдо представлен крупной - хищной и мелкой – бентосоядной формами. Две симпатричные формы монгольского хариуса также отмечаются в оз. Чулуг-Коль (Тува). В других водоемах центрально-азиатского бассейна обитают популяции, не дифференцируемые на крупную и мелкую формы, а в разной степени, обладающие промежуточными признаками обеих. Тем самым, они представляют звенья, демонстрирующие непрерывный ряд изменчивости внешних морфологических признаков и пищевой специализации популяций вида. Отмечаемая морфологическая дивергенция, является либо следствием значительной фенотипической пластичности, либо результатом биотопической дифференциации, произошедшей у исходной формы за относительно короткое эволюционное время. О степени их репродуктивной изоляции без анализа ядерной ДНК пока судить преждевременно. Скорее всего, обмен генетической информацией не прекращался, так как места размножения и время нереста у них совпадают. Озера западной Монголии представлены небольшим числом видов, в которых позицию конечного звена пищевой цепи занимают осман или монгольский хариус. Их эпигенетическая дифференциация обусловлена различиями гидрологического режима и обеспеченностью рыб кормовыми ресурсами (Рыбы МНР, 1985). Так оз. Толбо Нур в сравнении с озерами Хотон Нур и Хурган Нур характеризуется слабой, нестабильной проточностью, и, как следствие, более высокой температурой воды, интенсивным развитием водорослей и низкой прозрачностью в летний период. Хариус, в отличие от османа, является холодноводной рыбой, что объясняет причины разли-

чий в составе и численности этих видов в разных по типологии озерах. Схожая ситуация, а именно наличие двух симпатричных форм наблюдается у байкальского хариуса. Генетическое единство обеих форм при наличии у них некоторых морфологических и экологических различий указывают на то, что тенденция на их разрыв прослеживается. Еще одна группировка в байкальском бассейне представленная тремя экологическими формами косогольского хариуса в оз. Хубсугул (Тугарина, 2002). Внешний облик, морфологические и генетические особенности данного таксона, несмотря на наличие у него ряда общих для выше упомянутых форм байкальского хариуса признаков, указывают на его продолжительную изоляцию. Это в основном выразилось в появлении у него отличий в окраске тела и по некоторым морфометрическим признакам. Однако отсутствие существенной генетической подразделенности косогольского с байкальскими белым и чёрным хариусами указывают на их таксономическое единство и активно продолжающийся микроэволюционный процесс. Вероятно, что через эволюционно значимое время у косогольского хариуса могут сформироваться признаки позволяющие говорить о нем как о таксоне видового ранга.

Таким образом, обитание различных видов и внутривидовых форм хариусов в отдельных бассейнах можно объяснить либо возникновением вторичных контактов, явившихся следствием тектонических и гидрологических перестроек, либо симпатрическим видообразованием, в основе которого лежит адаптивная радиация. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что образование симпатрических форм у хариусов в озерах на начальном этапе обусловлено биотопической и определяемой ею морфологической дивергенцией.

ГЛАВА 8. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ХАРИУСОВЫХ РЫБ.

Необходимость рассмотрения экологических особенностей хариусов в рамках представленной работы следует из переоценки ранга ряда таксонов его составляющих. В данной главе на основе собственных и опубликованных другими исследователями материалов (Demoll, Maier, 1941; Jancovič, 1964; Новиков, 1966; Лукьянчиков, 1967; Дашдорж и др., 1968; Кириллов, 1972, 1976; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Дашидоржи, Бадамбямба, 1973; De Bruyn, McCart, 1974; Калашников, 1978; Тяптиргянов, 1980; Зиновьев, 1981, 1985, 2005; Тугарина, 1981, 2002; Тугарина, Храмцова, 1981; Северин, Зиновьев, 1982; Войтович, Войтович, 1983; Гундризер, Попков, 1984; Глумов, Зиновьев, 1985; Баасанжав и др., 1985; Митрофанов и др., 1986; Armstrong, 1986; Wooland, 1987; Баасанжав и др., 1988; Романов, 1988; Dancevich et al., 1988; Скопец, Прокопьев, 1990; Fiedler, 1991; Northcote, 1995; Анацкий, 1996; Попов, 1997; Павлов, Савваитова, 1999; Скопец, 1988, 1991, 1993; Scott, Crossman, 1998; Волобуев, Рогатных, 1999; Baars, 2000; Баасанжав, Ценд Аюш, 2001; Hermann, 2001; Черешнев и др., 2002; Stearns, Hendry, 2004 и др.), проанализированы экологические характеристики различных видов р. *Thymallus* – рост, продолжительность жизни, созревание, плодовитость. Кроме того, обсуждаются нагульные и нерестовые миграции, поведение хариусов на нерестилищах, структура их популяций, некоторые черты эмбрионального развития, питание и пищевые отношения. Некоторые из биологических показателей представлены в табл. 2.

Таблица 2. Некоторые биологические показатели хариусов *Thymallus*.

Таксон	Максимальный возраст, лет	Созревание	Абсолютная плодовитость	Максимальная длина, мм	Максимальная масса, г
<i>T. thymallus</i>	28	2-7	360-31800	520	6000
<i>T. arcticus</i>	22	3-9	838-19609	540	2692
<i>T. brevirostris</i>	19	3-5	1690-21450	665	6000
<i>T. nikolskyi</i>	8	3-4	3500-5000	340	600
<i>T. baicalensis</i>	15	2-6	529-28362	470	4000
<i>T. b. nigrescens</i>	14	4-6	1000-4550	350	490
<i>Thymallus sp.</i> , ленский	11	2-5	1200-8800	373	772
<i>T. g. grubii</i>	7	3-4	-	303	332
<i>T. g. flavomaculatus</i>	8	4-5	1710-4793	325	445
<i>T. tugarinae</i>	8	4	-	320	415
<i>T. burejensis</i>	7	-	-	348	612
<i>T. a. brevicephalus</i>	6	3	960-1990	320	445
<i>T. svetovidovi</i>	11	3-4	1210-3604	396	870

Рассмотренные экологические особенности различных таксонов рода *Thymallus* свидетельствуют о том, что все они характеризуются схожими биологическими показателями и адаптивными способностями в сходных местах обитания. Несмотря на накопленные к настоящему времени обширные данные, есть виды, изучение которых необходимо продолжить. В первую очередь к ним относятся - амурский, буреинский, верхнеенисейский и маркакольский хариусы, а также формы, таксономический статус которых пока не определен.

ГЛАВА 9. ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ И ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ ХАРИУСОВ.

В ходе изучения таксономического разнообразия хариусов высказан ряд гипотез об их происхождении, эволюции и расселении в водоемах Голарктики. Опираясь на основное положение теории Вавилова (1926) можно согласиться с гипотезой Световидова (1936), о том, что происхождение различных видов этой группы следует связывать с южными участками речных бассейнов Сибири и Дальнего Востока. Одним из таких центров является Алтае-Саянский горный район, где обитают монгольский *T. brevirostris*, байкальский *T. baicalensis*, верхнеобский *T. nikolskyi*, маркакольский *T. brevicephalus*, верхнеенисейский *T. svetovidovi* хариусы и ряд форм с неустановленным таксономическим статусом. Другим участком можно считать бассейн р. Амур, который населяют амурский *T. grubii*, нижеамурский *T. tugarinae*, буреинский *T. burejensis* и ленский *Thymallus sp.* хариусы. Таким образом, между 40⁰ и 52⁰ северной широты Азии обитают 9 видов р. *Thymallus*. В более высоких широтах до 77⁰ с. ш. отмечается лишь 2 вида: сибирский *T. arcticus* и ленский *Thymallus sp.* хариусы. Западный и северо-восточный участки ареала рода соответственно населяют европейский *T. thymallus* и сибирский *T. arcticus* хариусы.

О времени дивергенции представителей р. *Thymallus* в основном можно судить по данным молекулярно-генетических исследований (Redenbach, Taylor, 1999; Sušnik et al., 1999; Koskinen et al., 2002; Froufe et al., 2003, 2005; Stamford, Taylor, 2004; Weiss et al., 2002, 2006). Изучение мтДНК хариусов показало, что форма, давшая начало европейскому хариусу, пространственно удалена от

первичного ареала (рис. 13а) около 4-4.5 млн. лет тому назад почти на границе плиоцена и плейстоцена (Weiss et al., 2002; Froufe et al., 2005). Её проникновение и дальнейшее расселение в водоемах Европы могло произойти через южную часть гидросети палео-Оби, имевшей сток в плиоцене в направлении Понто-Каспийского бассейна (рис. 13б). После прекращения этой связи, формирование вида продолжалось в полной изоляции от азиатских хариусов (Макоедов, 1999; Koskinen et al., 2002; Weiss et al., 2002; Gum et al., 2005).

События аналогичного характера происходили в тот же период у хариусов, населявших водоемы Монголии и бассейн палео-Амура. Связи монгольских и верхнеамурских водотоков в плиоцене подтверждаются данными Селиванова (1967), обнаружившего в этом регионе остатки нескольких озерно-речных систем: Дархатской, Усть-Кяхтинской, Ононской и Аргунской. Изменяющийся рельеф к концу плиоцена привел к ступенчатому обособлению бассейна палео-Амура от водоемов, расположенных в центральной и северной частях Азии (Коржуев, 1956; Селиванов, 1967; Сычевская, 1983). В результате обособились две географические зоны - центрально-азиатская и дальневосточная. Изоляция и изменение климата явились причинами, обусловившими направление микроэволюционных процессов у хариусов в водоемах трансформировавшихся азиатских бассейнов, из которых происходило их расселение.

Бассейн Амура формировался длительное время. Верховья пра-Зеи текли в долину Уды и далее в Охотское море (Билибин, 1938; Никольская, 1961, 1972). В южном направлении несла свои воды Пра-Бурья, а на северо-восток - Пра-Амур. Верхний Пра-Амур, Пра-Зея и Пра-Бурья в позднем неогене составляли единую систему. В дочетвертичное время Пра-Зея и Пра-Амур были изолированы, первая впадала в Желтое море, а второй - в Японское море. Их соединение произошло в поздне- или средне-четвертичное время (Чемяков, 1964). Предполагается, что независимо от Амура был и ряд рек, которые сейчас впадают в Охотское море. Фактом является существование в прошлом единой гидросистемы Сахалина и Пра-Амура, которые разделились около 7 тыс. л. назад (Линдберг, 1972; Гладенков и др., 2002; Богатов и др., 2006). Это подтверждается обитанием в реках северного Сахалина нижнеамурского хариуса. Анализ данных геоморфологов позволяет понять причины разнообразия хариусов амурского бассейна, определенные участки которого в настоящее время заселены репродуктивно изолированными таксонами и известны зоны их симпатрии. Особенности распределения различных видов хариусов в Амуре и других восточных реках, а также уровень генетических и фенетических различий, свидетельствуют о том, что их формирование происходило аллопатрически, а современные ареалы являются результатом возникновения вторичного контакта какое-то время изолированных участков речных бассейнов. Период сменяющихся оледенений и трансгрессий вод внутрь континента в меньшей степени повлиял на их становление, в связи с чем амурский бассейн можно определить как межледниковый рефугий. Река Бурья могла выполнять роль буферной зоны между реками охотского побережья, амурским бассейном и верховьями притоков Лены (рис. 13в). Формирование бурейского хариуса, скорее всего, явилось

следствием долговременной изоляции Пра-Буреи от амурского бассейна из-за тектонических, а впоследствии и гляциальных процессов. Так появился очаг, из которого хариусы могли расселяться по рекам тихоокеанского и арктического побережья Азии вплоть до Аляски. Вероятно, в данном регионе существовали две группировки, одна из которых дала начало амурским формам, а другая - хариусам водоемов северо-восточной Азии и Сев. Америки (Черешнев, 1996; Макоедов, 1999). Результаты наших исследований не противоречат этой гипотезе.

Возникновение сибирского хариуса следует связывать со становлением гидросети севера Азии и Сев. Америки в плейстоцене. На то, что формы хариусов, населяющие этот регион, имеют общее происхождение, указывают особенности их распространения, характерные черты рисунка на спинном плавнике и генетические характеристики. Это согласуется с выводами Черешнева (1996) сделанными в ходе анализа палеогидрологических и гляциальных процессов, произошедших с конца плиоцена до середины плейстоцена. Однонаправленного сценария их распространения не существовало, на что указывает мозаичность распределения различных форм сибирского хариуса в водоемах севера Азии. Вероятно, это было вызвано тектоническими процессами, прекратившими связь Индигирки с сибирско-аласкинским речным комплексом, разделившими Анадырско-Пенжинскую систему, реки Тауй и Яму, а затем и влияние ледников прервавших связь Беринги с Аляской (Черешнев, 1996). Возникновение подпрудных водоемов и образование связей рек арктического побережья (Решетников, 1980; Arkhipov, 1996; Grosswald, 1998; Peltier, 1998) в значительной мере определили пути распространения и последующую изоляцию части популяций сибирского хариуса в ряде локальностей.

Полученные к настоящему времени данные показали, что время дивергенции североазиатских и североамериканских хариусов определяется промежутком от 0.75-2.13 млн. лет назад (Redenbach, Taylor, 1999; Stamford, Taylor, 2004; Weiss et al., 2006). Последнее оледенение (15-150 тыс. л. назад) оказало наибольшее влияние на распространение сибирского хариуса в арктических реках. Из-за сдерживающего влияния автохтонной фауны продвижения его популяций в другие участки крупных азиатских рек так и не произошло (рис. 13 г).

Происхождение ленского хариуса следует связывать с изменением водоразделов рек в Забайкалье в нижнем плейстоцене. Связь амурского и ленского бассейнов прекратилась из-за поднятия Станового хребта (Коржуев, 1956; Худяков и др., 1972). Верховья ленского бассейна впоследствии стали участком, где ленский хариус формировался как вид. То, что контакты сибирских рек в этот период существовали, следует из результатов генетических исследований хариусов, ленков и тайменей (Froufe et al., 2003; 2005).

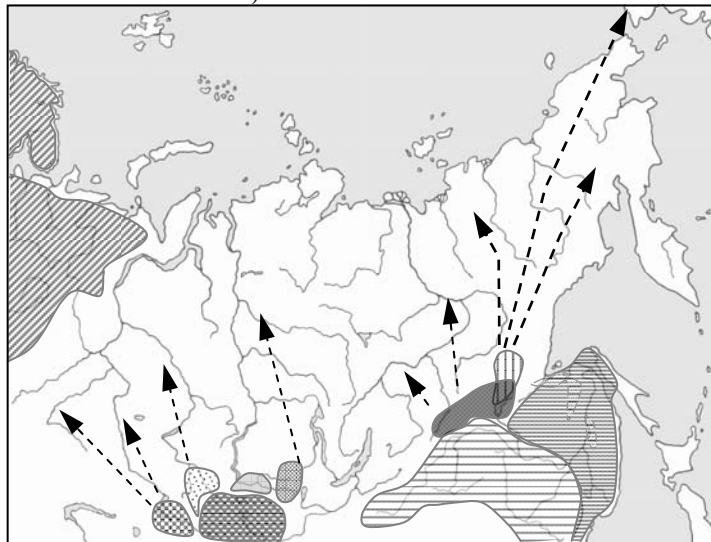
В ледниковый период, связи речных систем указанных бассейнов, по-видимому, неоднократно возобновлялись. В пользу этого говорит факт обнаружения ленского хариуса в северных притоках Байкала, верховьях Л. Буреи и Уды (Охотское побережье) (Книжин и др., 2006, 2008).



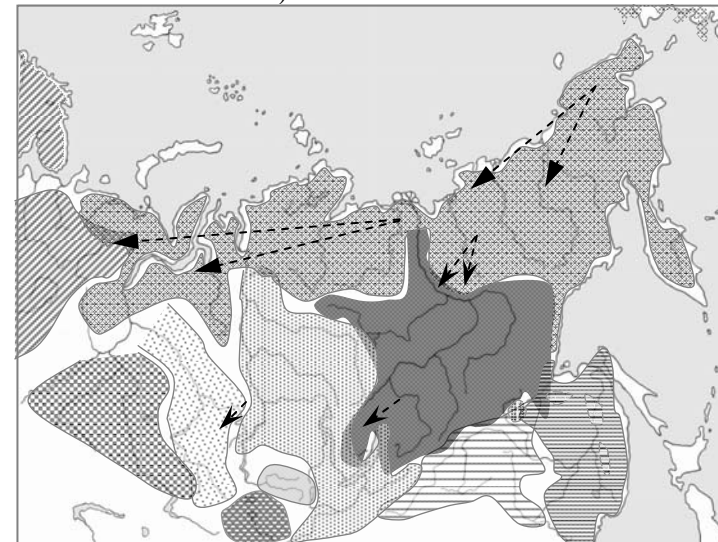
а) 5-6 млн. л. н.



б) 3-4.5 млн. л. н.



в) 0.2-2.5 млн.л.н.



г) 0.01-0.15 млн. л. н.

Рис. 13. Схема центров происхождения видов и путей расселения хариусов. Приблизительные оценки временных событий основаны на данных анализа мтДНК (Redenbach, Taylor, 1999; Koskinen et al., 2002; Weiss et al., 2002, 2006; Froufe et al., 2003, 2005; Stamford, Taylor, 2004).

Палеогеографические события плейстоцена, явились причиной изоляции, последующего расселения и возникновения форм хариусов в реках центральной Азии, а также Оби и Енисее. В конце плиоцена начале голоцена между хребтами алтае-саянских гор на северо-западе и Тибетом с юго-запада происходило перераспределение речных потоков (рис. 13в). Это сопровождалось установлением сухого климата и резкими перепадами температур. В этот период сократилось видовое разнообразие ихтиофауны Монголии и районов южного Алтая (Сычевская, 1983; Bânârescu, 1991). Существовавшая связь рек Монголии с обским и енисейским бассейнами прекратилась. Эти процессы привели к разной по продолжительности изоляции популяций хариусов в ряде локальностей. Только так можно объяснить обитание в данном регионе нескольких эволюционно молодых, генетически близких таксонов. То же касается и хариуса оз. Маркаколь, который в данном водоеме, как самостоятельный таксон возник после прекращения связи с Зайсаном в межледниковое время (Митрофанов, 1961).

Результаты морфологического и молекулярно-генетического анализов позволяют утверждать, что байкальский хариус проник в оз. Байкал из енисейского бассейна в позднем плейстоцене. Время его появления в указанном водоеме составляет от 110 до 450 тыс. лет назад (Koskinen et al., 2002) или менее. В это же время в оз. Хубсугул формировалась эндемичная группировка косогольского хариуса (Koskinen et al., 2002; Книжин и др., 2006).

В настоящее время локальное обитание различных видов хариусов в реках, не относящихся к их основному ареалу, могло быть вызвано существованием временных контактов рек на водораздельных участках вследствие тектонических и гляциальных процессов (рис. 13г).

Предлагаемая схема центров происхождения видов хариусов и их расселения в водоемах Евразии во многом согласуется с палеогеографическими данными, результатами филогенетической реконструкции, представлениями о генетическом и фенотипическом разнообразии хариусов, а также палеогеографическими гипотезами об аналогичных процессах, отмечаемых для сиговых и некоторых видов лососевых рыб (Глубоковский, 1977; Дорофеева, 1977; Решетников, 1977, 1980; Шапошникова, 1977; Алексеев и др., 1999, 2000; Алексеев, Кириллов, 2001; Froufe et al., 2003, 2008).

ВЫВОДЫ

1. В состав рода *Thymallus* Cuvier, 1829 входят 11 видов, населяющие бассейны рек умеренных широт Евразии и Северной Америки.

2. Оценку таксономического статуса различных форм хариусов следует проводить по комплексам морфометрических и альтернативных (качественных) признаков, включающих элементы окраски тела, рисунка на спинном плавнике, а также их генетическим характеристикам.

3. В водоемах умеренных широт Евразии и Северной Америки от 40° и 52° с.ш. обитает 9 видов хариусов, в более высоких широтах до 77° с. ш. отмечается лишь 2 вида. Наибольшее видовое разнообразие хариусов в водоемах Саяно-Алтайского нагорья и бассейне р. Амур, а также палеогеографические

данные, свидетельствует о том, что данные регионы являются центрами их происхождения и последующего расселения в водоемах Голарктики.

4. Определенные уровни морфологической и генетической дивергенции хариусов показали, что сибирский хариус населяет лишь нижние участки рек арктического побережья Евразии от Печоры до Лены, а также другие реки северо-востока Азии и Северной Америки. Особенности варьирования диагностических признаков у его популяций на ареале и генетические характеристики свидетельствуют о наличии клинальной и межпопуляционной изменчивости в связи с чем выделение у данного таксона внутривидовых группировок нецелесообразно. Расселение вида в реках Евразии происходило в период 0.010-0.150 млн. л. н. по цепи подпрудных водоемов вдоль ледовых щитов с востока на запад.

5. Существование репродуктивно изолированных симпатричных видов хариусов в р. Амур указывает на их аллопатричное происхождение в различных участках его бассейна, изоляция и объединение которых были обусловлены тектоническими преобразованиями и изменением уровня мирового океана. Река Бурея могла выполнять роль буферной зоны между реками побережья Охотского моря, собственно амурским бассейном и верховьями притоков р. Лена в которые и происходило проникновение исходных форм современных видов хариусов.

6. Обитание нескольких эволюционно молодых генетически близких видов хариусов в реках юга Сибири и западной Монголии является следствием дивергенции группировки, населявшей этот регион в третичный период, произошедшей в результате изоляции верхних участков Оби, Енисея, центрально-азиатского бассейна и изменения климата в плейстоцене. Полученные результаты не позволяют рассматривать монгольского хариуса в качестве формы наиболее близкой предковой.

7. Морфологическое единство европейского хариуса, а также уровень его генетической дивергенции с другими таксонами р. *Thymallus* свидетельствуют о том, что формирование этого вида происходило в условиях продолжительной изоляции от азиатских форм, а также существовании связей европейских речных систем в плейстоцене.

8. Локализация ленского (северные притоки Байкала, верховья р. Л. Бурея), монгольского (оз. Канас, истоки р. Иртыш в Китае), байкальского (верховья р. Томь) и сибирского (верховья правых притоков нижней Лены) хариусов в верховьях рек, не относящихся к их основному ареалу, указывает на то, что проникновение этих видов в данные водоемы происходило по существовавшим в прошлом временным связям сопредельных речных бассейнов. Более широкое распространение этих видов, вероятно, сдерживается прессом автохтонной фауны.

9. Возникновение симпатрических внутривидовых форм хариусов установлено в олиготрофных озерах (Байкал, Хубсугул, озера центрально-азиатского бассейна). Результаты изучения морфологических и генетических характеристик доказывают их монофилетическое происхождение, эпигенетиче-

скую природу сформировавшихся различий и отмечается тенденция к возникновению у них репродуктивной изоляции. Тем не менее, таксономическая дифференциация этих группировок на данной стадии микроэволюционного процесса пока невозможна. Начальным этапом формообразования у хариусов является биотопическая и определяемая ею морфологическая дивергенция исходной группировки.

10. Экологические особенности и биологические показатели свидетельствуют об единых адаптивных механизмах, возникающих у различных таксонов рода *Thymallus* в сходных условиях обитания.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Учебные пособия:

1. Редкие и малоизученные позвоночные животные Предбайкалья: распространение, экология, охрана /Дурнев Ю.А., Мельников Ю.И., ... **Книжнин И.Б.** и др.– Иркутск: Изд-во Иркутского гос. ун-та, 1996. - 288 с.
2. Рыбы озера Байкал и водоёмов его бассейна /**Книжнин И.Б.** и др.- Иркутск: Учеб. пособ. Иркутский ун-т, 2004. – 104 с.

Статьи в рецензируемых изданиях из списка утвержденного ВАК:

1. **Книжнин И.Б.**, Вайс С. Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э. 2004. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) //Вопр. ихтиологии. Т. 44. С. 59-76.
2. **Книжнин И.Б.**, Вайс С. Дж., Богданов Б.Э., Самарина С.С., Фруфе Э. 2006. О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* (*Thymallidae*) в бассейне озера Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 46. Вып. 1. С. 38-47.
3. **Книжнин И.Б.**, Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж. 2006. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) реки Лена //Вопр. ихтиологии. Т. 46. Вып.2. С. 182-194.
4. **Книжнин И.Б.**, Вайс С. Дж., Сушник С. 2006. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*; *Thymallidae*): разнообразие форм и их таксономический статус //Вопр. ихтиологии. Т. 46. Вып. 4. С. 442-459.
5. **Книжнин И.Б.**, Антонов А.Л., Вайс С. Дж. 2006. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (*Thymallidae*) //Вопр. ихтиологии. Т. 46. Вып. 5. С. 581-589.
6. **Книжнин И.Б.**, Богданов Б.Э., Васильева Е.А. 2006. Морфобиологическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (*Thymallidae*) высокогорных озёр бассейна верхнего течения реки Ангара // Вопр. ихтиологии. Т. 46. Вып. 6. С. 709-721.
7. **Книжнин И.Б.**, Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С. Дж. 2007. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (*Thymallidae*) из бассейна Амура //Вопр. ихтиологии. Т. 47. С. 139-156.
8. **Книжнин И.Б.**, Вайс С. Дж., Богданов Б.Э., Копун Т. 2008. Новые данные о распространении верхнеленской формы хариуса (*Thymallidae*) в бассейне озера Байкал и ее таксономическом статусе //Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 2. С. 166-172.

9. **Книжнин И.Б.**, Вайс С.Дж., Богданов Б.Э., Копун Т., Музалевская О.В. 2008. Хариусы (Thymallidae) водоемов западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие //Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 6. С. 745-766.
10. **Книжнин И.Б.**, Кириллов А.Ф. 2008. Особенности распространения и межпопуляционные различия сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pall.) в бассейне реки Лены //Пробл. регион. экологии. Вып. 2. С. 56-59.
11. **Книжнин И.Б.**, Вайс С.Дж. 2009. Новый вид хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. nova из бассейна Енисея и его положение в роде *Thymallus* //Вопр. ихтиологии. Т. 49. Вып. 1. С. 5-14.
12. Koskinen M.T., **Knizhin I.**, Primmer C.R., Schlötterer C., Weiss S. 2002. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of freshwater, Lake Baikal //Mol. Ecol. V.11. P. 2599-2611.
13. Froufe E., Alekseyev S., **Knizhin I.**, Alexandrino P., Weiss S. 2003. Comparative phylogeography of salmonid fishes (Salmonidae) reveals late to post-Pleistocene exchange between three now-disjunct river basins in Siberia //Divers. Distrib. Vol.9. P. 269-283.
14. Froufe E., **Knizhin I.**, Koskinen M.T. et al. 2003. Identification of reproductively isolated lineages of Amur grayling (*Thymallus grubii* Dybowski 1869): concordance between phenotypic and genetic variation //Mol. Ecol. V. 12. P. 2345-2355.
15. Froufe E., Alekseyev S., **Knizhin I.**, Weiss S. 2005. Comparative mtDNA sequence (control region, ATPase 6 and NADH-1) divergence in *Hucho taimen* (Pallas) across four Siberian river basins //J. Fish Biol. V. 67. P. 1–14.
16. Froufe E., **Knizhin I.**, Weiss S. 2005. Phylogenetic analysis of the genus *Thymallus* (grayling) based on mtDNA control region and ATPase 6 genes, with inferences on control region constraints and broad-scale Eurasian phylogeography //Mol. Phylog. Evol. V. 34. P. 106-115.
17. Sušnik S., **Knizhin I.**, Snoj A., Weiss S.J. 2006. Genetic and morphological characterization of a Lake Ohrid endemic, *Salmo* (*Acantholingua*) *ohridanus* with comparison to sympatric brown trout, *Salmo letnica* // J. Fish Biol. V.68. (Supplement A), P.2-23.
18. Weiss S., **Knizhin I.**, Kirillov A., Froufe E. 2006. Phenotypic and genetic differentiation of two major phylogeographic lineages of arctic grayling *Thymallus arcticus* in the Lena River, and surrounding Arctic draining basins //Biol. J. Linn. Soc. V. 88. P. 511-525.
19. Weiss S., **Knizhin I.**, Romanov V., Kопун Т. 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // J. Fish Biol. V.71 (sc), P. 371–386.

Статьи в других изданиях и тезисы докладов:

1. Тугарина П.Я., **Книжнин И.Б.** 1986. К вопросу о морфологической неоднородности рыб рода *Thymallus* водоемов Якутии //Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Биологические проблемы Севера. Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Вып. 4. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 64-65.
2. **Книжнин И.Б.** 1994. Популяционные особенности киренского стада восточно-сибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasi* Val. Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб /Матер. пятого Всеросс. Совещ. Систе-

матика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. (Ю.С. Решетников ред.). ГосНИОРХ, С.- Петербург, 1994, с. 100-102.

3. *Матвеев А.Н., Книжнин И.Б.* 1996. Проблемы систематики хариусовых рыб бассейна озера Байкал //Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири / Матер. конф. по изуч. водоемов Сибири. С. 93-94.
4. *Книжнин И.Б., Вайс С.Дж., Кирильчик С.В., Суханова Л.В.* 2001. К вопросу о систематическом положении хариусов озера Байкал. //Тр. каф. зоол. позв-х. Т.1. С. 147-151.
5. *Книжнин И.Б., Самарина С.С., Васильева Е.А., Богданов Б.Э.* 2001. К морфологии и биологии сибирского хариуса *Thymallus arcticus* верховьев р. Оки (Восточный Саян) //Тез. докл. Всерос. конф. «Современные проблемы гидробиологии Сибири». 14-16 ноября. С. 44-45.
6. *Книжнин И.Б., Самарина С.С., Васильева Е.А., Богданов Б.Э.* 2001. Особенности питания хариусов некоторых водоемов юга Восточной Сибири. //Тез. докл. Всерос. конф. «Современные проблемы гидробиологии Сибири». 14-16 ноября. С. 45-47.
7. *Книжнин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж.* 2004. К вопросу о разнообразии хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) в бассейне реки Лены / Матер. междунар. науч. конф. Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков: морфология, систематика, экология: Казах. нац. ун-т им. аль-Фараби, Алма-Аты, 21-23 января 2004 г. С.144-145.
8. *Книжнин И.Б., Вайс С.Дж.* 2007. Современные представления о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallidae*) Евразии /Матер. межд. науч.-практ. конф. «Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири», посвящ. 20-летию организ. Буреинского гос. прир. зап-ка, п. Чегдомын, 10-12 августа 2007 г. Хабаровск: Приамурское географ. об-во. С. 103-112.
9. *Антонов А.Л., Книжнин И.Б.* 2008. Дополнение к ихтиофауне Буреинского заповедника //Тр. Государственного прир. зап-ка "Буреинский", Вып. 4. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, С.77-79.
10. *Самарина С. С., Книжнин И. Б.* 2003. Питание сибирского хариуса -*Thymallus arcticus* в водоемах Ангаро-Енисейского бассейна // Мат-лы Всерос. конф. Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Ч.3. Тольятти, С. 249.
11. *Knizhin I.B., Weiss S.J., Kirilchik S.V.* 2000. mtDNA sequence diversity across the genus *Thymallus* both within and surrounding the Lake Baikal basin //BDENE, Novosibirsk, Russia, August 21-26, 2000, Novosibirsk: IC&G, Vol.5. P.2. P.180-182.
12. *Weiss S., Knizhin I.* 2006. Worldwide Diversity of Grayling (*Thymallus* spp.): current state of knowledge and research challenges /1st International Conference on the Grayling, The University of York, England 12 -13, July 2006.