

УДК 597.553.2.591.4

НОВЫЙ ВИД ХАРИУСА *THYMALLUS TUGARINAE* SP. NOVA (THYMALLIDAE) ИЗ БАССЕЙНА АМУРА

© 2007 г. И. Б. Книжин*, А. Л. Антонов**, С. Н. Сафронов***, С. Дж. Вайс ****

* Иркутский государственный университет

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

*** Южно-Сахалинский государственный университет

**** Институт зоологии, Университет Граца, Австрия

* E-mail: knizhin@home.isu.ru

Поступила в редакцию 14.05.2005 г.

Приводятся сведения о новом виде – нижеамурском хариусе *Thymallus tugarinae* sp. nova, населяющем притоки нижнего и части среднего течения Амура. Ранее он отождествлялся с амурским хариусом *T. grubii*, который был описан Дыбовским (Dybowski, 1869) из рек Онон и Ингода (бассейн верхнего течения р. Амур). От других представителей рода вид отличается окраской тела, рисунком спинного плавника, а также некоторыми морфологическими признаками. Нижеамурский хариус симпатричен на большей части бассейна Амура с *T. grubii*, а в ее притоке – р. Бурея, и с буреинским *T. burejensis*. Особи с промежуточными признаками неизвестны, что указывает на репродуктивную изоляцию. Полученные результаты подтверждаются данными молекулярно-генетического анализа (Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004).

История исследования хариусовых рыб в бассейне Амура продолжается более двух веков. Впервые хариуса отметил Георги (Georgi, 1775) в небольших речках у г. Нерчинск (бассейн р. Шилка) и определил его как *Salmo thymallus* Linnaeus, 1785. Почти через столетие хариус из рек Онон и Ингода (бассейн верхнего течения р. Амур) был описан Дыбовским как новый вид – амурский хариус *Thymallus grubii* (Dybowski, 1869). Берг (1916), а затем Световидов (1936), проанализировавший признаки 11 рыб из разных частей Амура¹, отнесли амурского хариуса к подвиду сибирского – *T. arcticus grubei*². Позднее мнения о таксономическом статусе этой формы разделились. Одни исследователи считали амурского хариуса подвидом *T. a. grubei* (Шатуновский, 1983; Егоров, 1985; Карасев, 1987; Дорофеева, 1998, 2002), а другие – самостоятельным видом (Pivnička, Hensel, 1978; Тугарина, Храмцова, 1980; Макоедов, 1987; Черешнев, 1998; Сафронов и др., 2001, 2003; Сафронов, Никифоров, 2003; Богущкая, Насека, 2004; Книжин и др., 2004). В 1980-х годах

было установлено, что между хариусами из верхнего и из нижнего течения Амура имеются существенные морфологические и генетические различия (Тугарина, Храмцова, 1980, 1981; Шатуновский, 1983; Скурихина, 1984; Скурихина и др., 1985)³. Впоследствии, кроме *T. grubii*, для бассейна Амура указывался еще ряд самостоятельных видов: *T. burejensis* Antonov, 2004 – буреинский (Антонов, 2004), *Thymallus* sp. 1 – нижеамурский и *Thymallus* sp. 2 – желтопятнистый хариусы (Шедько, 2001; Богущкая, Насека, 2004).

В настоящее время не вызывает сомнений, что в Амуре обитают 4 формы хариусов, 3 из которых на части ареала симпатричны, но при этом репродуктивно изолированы (Антонов, 1995, 1999а, 1999б, 2001, 2004; Шедько, 2001; Богущкая, Насека, 2004; Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004). 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” (Froufe et al., 2003; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004). Вторая – желтопятнистый хариус *T. grubii flavomaculatus*, Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 (Книжин и др., 2006а), обитающий в верховьях ряда крупных притоков нижнего Амура. Третья – рассматривавшаяся прежде как “крупночешуй-

¹ Для морфологического анализа была использована смешанная выборка, включающая как нижеамурского, так и верхнеамурского хариусов, а также экземпляр из р. Ола, где, согласно современным представлениям, обитает восточносибирский хариус *T. arcticus pallasii* (Черешнев, 1998; Черешнев и др., 2002).

² Берг (1900) изменил первоначальное название *grubii* на *grubei*.

³ Впервые полное описание морфологических признаков нижеамурского хариуса р. Хор было сделано в работе Тугариной и Храмцовой (1980).

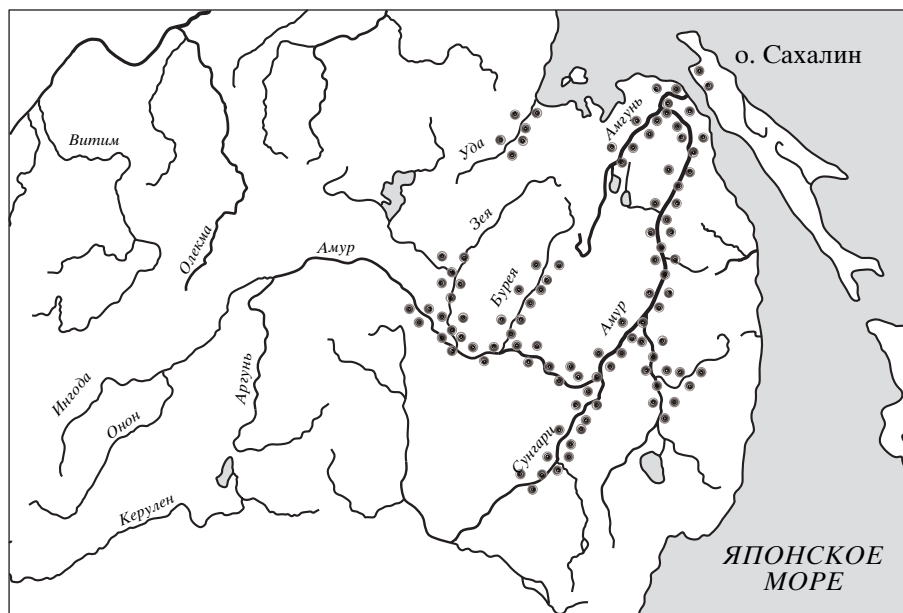


Рис. 1. Ареал нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova.

ная форма” (Антонов, 1999а, 1999б, 2001; Froufe et al., 2003, 2004; Книжин и др., 2004), была затем описана как вид *T. burejensis* (Антонов, 2004). Четвертая форма – “нижеамурский” хариус⁴, морфологически и генетически отличается от упомянутых выше и других представителей рода *Thymallus* и также может быть описана как самостоятельный вид (Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004), что и явилось целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в бассейне Амура, а также в реках северо-западной оконечности о. Сахалин в 1989–2004 гг. (рис. 1). Хариусов отлавливали удочкой, сачком, жаберными сетями с ячейей 25–30 мм. Всего отловлено 178 экз. нижеамурского хариуса, из которых 57 особей из р. Анюй и 19 – из р. Хунмакта (приток р. Уанга, о. Сахалин) подвергли полному морфологическому анализу по схеме Правдина (1966) с учетом рекомендаций и модификаций для хариусовых рыб (Световидов, 1936; Тугарина, Храмцова, 1980; Книжин и др., 2004). Для исключения методических неточностей оценку признаков проводил один оператор. Статистическая обработка и сравнение с хариусами из других водоемов выполнены стандартными методами (Плохинский, 1970; Рокицкий, 1973) с использованием пакетов программ Statistica 5.5A

(Боровиков, Боровиков, 1998) и SPSS 8.0. Для сравнительного анализа, кроме опубликованных ранее данных (Световидов, 1936; Тугарина, 1972; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Зиновьев, 1979; Тугарина, Храмцова, 1980; Шатуновский, 1983; Черешнев и др., 2002; Сафронов и др., 2003; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006а, 2006б), использованы материалы авторов по морфологии хариусов из других водоемов Сибири. При идентификации рыб учитывали особенности окраски тела, форму и рисунок спинного плавника, которые у хариусовых являются важными диагностическими признаками (Зиновьев, Богданов, 1976; Макоедов, 1987, 1999; Черешнев, 1994; Черешнев и др., 2002; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006а, 2006б, 2006в; Романов, 2004а, 2004б, 2005).

Для анализа морфологических признаков методом главных компонент (РСА) использовалась вариационно-ковариационная матрица. Значимость различий и их величину определяли соответственно по *t*-критерию с уровнем $p \leq 0.001$ и по коэффициенту *CD* (Майр, 1971).

Состав кормовых объектов нижеамурского хариуса изучали в соответствии с рекомендациями, изложенными в Методическом пособии (1974).

Для уточнения ареалов амурских хариусов были просмотрены коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) и Зоологического музея МГУ (г. Москва).

⁴ Вероятно, эта форма указывалась Шедько (2001) как *Thymallus* sp.1, а также Богущкой и Насекой (2004) под тем же названием – нижеамурский хариус.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

***Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss sp. nova – нижеамурский хариус (хариус Тугариной)**
(рис. 2, 3)

Thymallus grubei (non Dybowski, 1869) (sic.) – Berg, 1906: 398 (система Амура – part.); Берг, 1908: 67. (Амур – part.).

Thymallus (Thymalloides) grubei (non Dybowski, 1869) (sic.) – Берг, 1909: 55 (горные реки системы Амура – part.).

Thymallus arcticus grubei (non Dybowski, 1869) (sic.) – Берг, 1916: 105 (р. Амур – part.); Берг, 1923: 99 (бассейн Амура – part.); Линдберг, Таранец, 1929: 231 (р. Судзухе, бассейн Японского моря); Световидов, 1936: 209, табл. 4, рис. 8 (р. Камра, бассейн нижнего Амура); Таранец, 1936: 486 (бассейн Амура, реки Охотского побережья и реки, стекающие с восточных склонов Сихотэ-Алиня на юг до р. Судзухе – part.); Берг, 1948: 430

(бассейн Амура, реки Охотского моря от Тугура и Уды до р. Гижиги – part.); Никольский, 1956: 83 (бассейн Амура, от лимана до верховьев – part.); Самуйлов, Свирский, 1976: 87 (бассейн оз. Ханка); Дорофеева, 1998: 48 (бассейн Амура, реки восточного склона Сихотэ-Алиня на юг до р. Судзухе – part.); Антонов, 1999б: 110 (бассейн верхнего течения р. Буряя); Дорофеева, 2002: 164 (бассейн Амура, реки восточного склона Сихотэ-Алиня на юг до р. Судзухе – part.); Зиновьев, 2005: 8 (бассейн Амура, Уда, Приморье – part., Сахалин).

Thymallus grubei (non Dybowski, 1869) (sic.) – Pivnička, Hensel, 1978: 65 (бассейн Амура – part.); Тугарина, Храмцова, 1980: 590, рис. 1, 2 (реки Хор, Амгунь); Тугарина, Храмцова, 1981: 209; (реки Им, Хор, Амгунь); Макоедов, 1987: 906 (нижний Амур от р. Хор до устья); Макоедов, 1999: 68, рис. 3.17, 8 (бассейн Амура – part.).

Thymallus arcticus grubii (non Dybowski, 1869) – Богущкая, Насека, 1996: 14 (бассейн оз. Ханка).

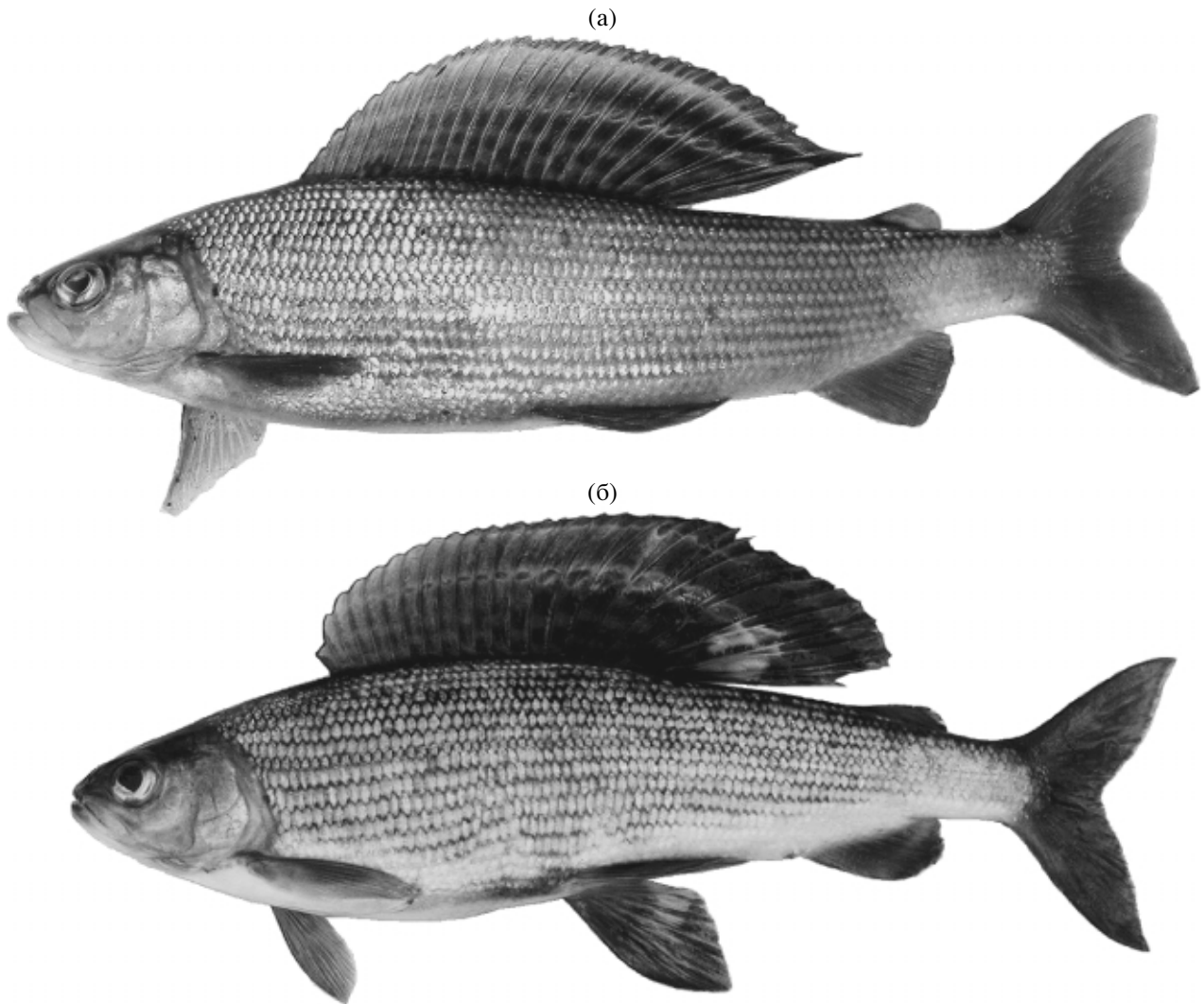


Рис. 2. Нижеамурский хариус *Thymallus tugarinae* sp. nova: а – р. Анжуй (нижний Амур), б – р. Теньги (северо-западный Сахалин).

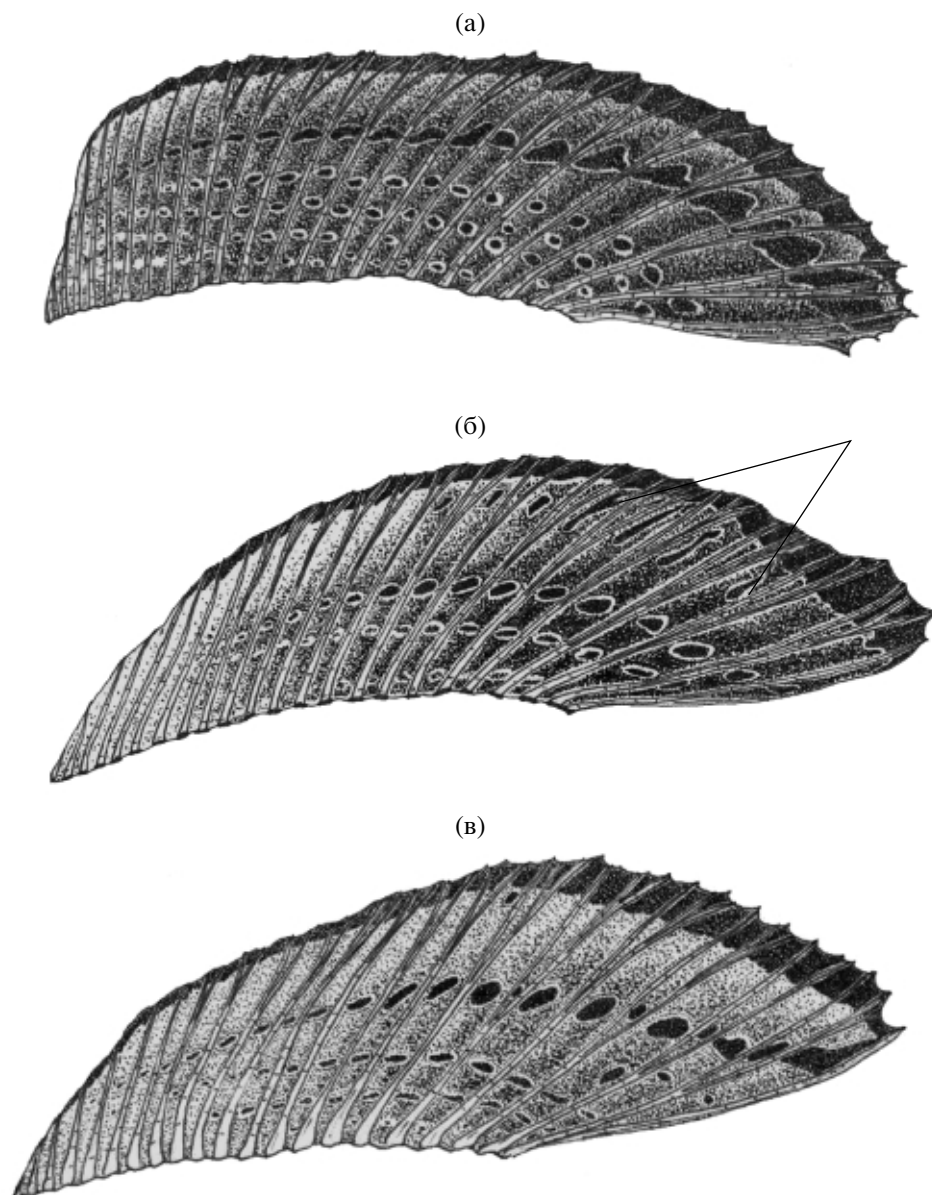


Рис. 3. Варианты рисунков спинного плавника нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova: а – р. Анюй, б – р. Бомболи (стрелками указаны пятна, которые встречаются лишь у некоторых особей), в – р. Чукен.

Thymallus sp. 1 – Шедько, 2001: 237 (реки бассейна нижнего Амура, р. Киевка, бассейн Японского моря).

Thymallus grubii (non Dybowski, 1869) – Сафронов и др., 2001: 269 (реки северо-западного Сахалина, бассейн нижнего Амура); Сафронов, Никифоров, 2003: 42 (реки северо-западного Сахалина, бассейн нижнего Амура); Сафронов и др., 2003: 355 (реки северо-западного Сахалина, бассейн нижнего Амура).

Thymallus sp. 1 “нижеамурский хариус” – Богуцкая, Насека, 2004: 149 (реки бассейна нижнего Амура, р. Киевка, бассейн Японского моря).

Thymallus sp. “нижеамурский хариус” – Книжин и др., 2004: 59, 68, рис. 3б, 4в (северо-западная часть о. Сахалин; реки среднего и нижнего течения Амура – парт.; Зея, Буря, Анюй, Хор, Амгунь и малые притоки

ниже р. Буря, а также Сунгари с притоками; вверх по Амуру до р. Б. Невер; реки, впадающие в южную часть Охотского и Японского морей – Ботчи, Тугур, Тумнин, Копши).

Голотип. Зоологический музей Иркутского государственного университета № Р-1, самец L_{Sm} 238.0 мм, р. Анюй, октябрь, 2003 г., коллектор А.Л. Антонов.

Паратипы. Зоологический музей Иркутского государственного университета № Р-2, 1 экз., самка L_{Sm} 244.0 мм, р. Анюй, октябрь, 2003 г., коллектор А.Л. Антонов; № Р-5, 57 экз., L_{Sm} 178.0–250.5 мм, р. Анюй, июль 2001 г., коллекторы: А.Л. Антонов, И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс; № Р-6,

19 экз., L_{Sm} 178.3–255.0 мм, р. Хунмакта, бассейн р. Уанга, северо-западный Сахалин, август 2003 г., коллектор С.Н. Сафронов.

Дополнительный материал. Зоологический музей Иркутского государственного университета № Р-7, 10 экз., собраны вместе с паратипами, молодь; р. Хунмакта, северо-западный Сахалин; август 2003 г.; коллектор С.Н. Сафронов. Зоологический музей Зоологического института РАН: № 13980 – р. Камра; № 16572 – устье р. Кия (приток Уссури); № 16628 – устье р. Хор; № 19600 – р. Подхоренок (приток Уссури); № 19856 – р. Мы (лиман Амура); № 19857 – р. Писуй (ниже г. Комсомольск); № 35334 – р. Бешеная (ниже г. Комсомольск); №№ 37358, 35368 – р. Налео (лиман Амура); № 41411 – р. Хиванда (ниже г. Комсомольск). Зоологический музей Московского государственного университета: № Р-6581 – р. Хальзан у Нижнетамбовского, годовики, L около 50 мм, 25 экз.; № Р-8044 – р. Иски (север Амурского лимана); № Р-8056 – р. Хиванда; № Р-8671 – р. Амур, р. Джалинда, 2 экз.; № Р-20128 – р. Комиссаровка (бассейн оз. Ханка).

Описание голотипа⁵. Меристические признаки: ll 76, sb 18, rb 10, D_1 10, D_2 17, P_2 14, V_2 10, A_1 5, A_2 9.

У границы *cleithrum* и *subcleithrum* ниже начала боковой линии имеется черное овальное пятно. На боках тела, между рядами чешуй, проходят прерывистые ярко-оранжевые полосы. Выше брюшных плавников есть размытое красновато-малиновое пятно, переходящее по брюшной части на хвостовой стебель. Спинной плавник в сложенном состоянии почти достигает жирового.

Пластические признаки, в % L_{Sm} : длина тела без хвостового плавника (l) 93.4, длина до конца чешуйного покрова (l_2) 76.7, антеанальное расстояние (aA) 70.2, антедорсальное расстояние (aD) 29.4, антевентральное расстояние (aV) 45.8, постдорсальное расстояние (pD) 36.5, пекто-вентральное расстояние (PV) 29.0, вентроанальное расстояние (VA) 26.6, длина грудного плавника (IP) 17.6, длина брюшного плавника (IV) 19.9, длина основания спинного плавника (ID) 28.7, его высота в передней части (hD_1) 13.7, его высота в задней части (hD_2) 21.6, длина основания анального плавника (IA) 10.1, его высота (hA) 14.3, длина хвостового стебля (lp) 16.5, наибольшая высота тела (H) 24.3, наименьшая высота тела (h) 7.5, длина головы (c) 18.8.

В % длины головы c : длина рыла (ao) 29.0, заглазничный отдел (f) 49.3, диаметр глаза (o) 26.5, длина верхней челюсти (lmx) 33.7, ее ширина (i/lmx) 11.1, длина нижней челюсти (lmd) 53.3, ши-

рина лба (k) 28.1, высота головы у затылка (cH) 85.0, высота головы у глаза (ch) 51.5.

Диагноз. ll 75–91, D_1 8–12, D_2 13–17, D 23–26, $vert.$ 49–55, pc 11–20.

По верхнему краю спинного плавника проходит широкая красно-бордовая кайма шириной 5–6 мм, расширяющаяся к его заднему краю (у крупных самцов до 10 мм и более). Ниже, параллельно ей, расположены 4–5 рядов (полос) пятен такого же цвета. Верхний ряд несколько отграничен от каймы и нижележащих полос и состоит из наиболее крупных, слегка вытянутых горизонтально овальных пятен. Самый нижний ряд пятен, прилегающий к основанию плавника, слабо выражен. Между рядов чешуй, вдоль тела, проходят извилистые ярко-оранжевые полосы. Верхняя челюсть заходит за передний край глаза. Длина основания спинного плавника составляет от 25.3 до 33.3% L_{Sm} . Тело, заметно уплощенное с боков, его высота в среднем равна 22.9% L_{Sm} . Зубы на сошнике отсутствуют.

Этимология. Вид назван в честь известного исследователя хариусов Сибири и Дальнего Востока, профессора Иркутского государственного университета – Полины Яковлевны Тугариной (Дгебуадзе и др., 2006).

Описание вида (составлено по типовым экземплярам хариуса из рек Анной и Хунмакта). Подробно морфометрические и меристические признаки приводятся в табл. 1. Большинство меристических признаков представлено в диагнозе.

В грудном плавнике от 12 до 16 ветвистых лучей (в среднем 14), в брюшном их не менее 9 и не более 11 (в среднем 10). В анальном плавнике неветвистых лучей 4–5 (чаще всего 4) и 8–10 (чаще 9) ветвистых. В боковой линии обычно около 80 чешуй. На 1-й жаберной дуге от 16 до 22 жаберных тычинок (чаще 18). Жаберных лучей 8–11 (в среднем 10). Тело высокое, до 25.8% L_{Sm} , с боков уплощенное. Голова небольшая – 19.1% L_{Sm} , ее высота у затылка в среднем 16.0% L_{Sm} и 83.6% c . Межглазничное расстояние в 3 раза меньше длины головы. Длина заглазничного отдела составляет половину длины головы. Рыло короткое, не более 6.4% L_{Sm} или 30.7% c . Рот полуверхний или конечный. Верхняя челюсть заходит за передний край глаза, ее длина в среднем равна 32.6% c . Нижняя челюсть чуть выступает вперед верхней, образуя подобие ковша, ее средняя длина равна 52.5% c . Зубы на челюстях мелкие, на языке и сошнике отсутствуют. Задний край глаза приходится на середину головы. Величина антедорсального расстояния изменяется в пределах от 26.2 до 31.8% L_{Sm} (в среднем 28.6%). Постдорсальное расстояние примерно на четверть больше антедорсального. Спинной плавник умеренно высокий и длинный, у половозрелых рыб обычно достигает жи-

⁵ Здесь и далее по тексту обозначения признаков как в табл. 1.

Таблица 1. Пластические и меристические признаки нижеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova.

Признаки	Нижний Амур			о. Сахалин	
	паратипы р. Анюй ($n = 57$)	р. Хор ($n = 100$) (Тугарина, Храмцова, 1980)	р. Дульди ($n = 50$) (Сафронов и др., 2003)	Лангры ($n = 100$) (Сафронов и др., 2003)	паратипы р. Хунмакта ($n = 19$)
L_{Sm} , мм	$\frac{212.0}{178.0-250.5}$	$\frac{230.0}{200.0-265.0}$	$\frac{215.0}{197.0-252.0}$	$\frac{263.8}{220.0-350.0}$	$\frac{219.9}{178.3-255.0}$
			В % L_{Sm}		
l	$\frac{94.7 \pm 0.07}{93.9-95.8}$	$\frac{93.0 \pm 0.13}{89.1-95.1}$	$\frac{93.3 \pm 0.24}{89.4-94.9}$	$\frac{94.3 \pm 0.12}{89.8-99.2}$	$\frac{94.1 \pm 0.15}{93.1-95.4}$
l_2	$\frac{78.1 \pm 0.23}{75.7-81.9}$	$\frac{74.3 \pm 0.15}{69.1-78.1}$	$\frac{76.3 \pm 0.31}{70.6-78.9}$	$\frac{79.6 \pm 0.25}{73.0-84.0}$	$\frac{77.59 \pm 0.28}{75.2-80.0}$
ao	$\frac{5.9 \pm 0.05}{5.3-6.3}$	$\frac{5.0 \pm 0.06}{4.2-6.0}$	$\frac{4.4 \pm 0.08}{3.3-5.1}$	$\frac{4.7 \pm 0.06}{3.2-6.1}$	$\frac{5.8 \pm 0.08}{4.8-6.2}$
o	$\frac{5.2 \pm 0.05}{4.5-5.8}$	$\frac{5.9 \pm 0.05}{4.7-7.2}$	$\frac{5.0 \pm 0.05}{4.4-5.7}$	$\frac{4.6 \pm 0.06}{3.7-6.8}$	$\frac{4.8 \pm 0.06}{4.3-5.3}$
f	$\frac{9.3 \pm 0.06}{8.6-9.9}$	$\frac{9.6 \pm 0.06}{8.5-11.2}$	$\frac{8.8 \pm 0.07}{7.8-9.6}$	$\frac{8.6 \pm 0.06}{7.4-10.2}$	$\frac{9.2 \pm 0.07}{8.7-9.7}$
c	$\frac{19.1 \pm 0.07}{18.2-19.9}$	$\frac{19.2 \pm 0.08}{16.5-20.5}$	$\frac{17.6 \pm 0.09}{16.7-18.7}$	$\frac{17.4 \pm 0.08}{15.1-19.6}$	$\frac{18.6 \pm 0.15}{16.9-19.9}$
cH	$\frac{15.9 \pm 0.11}{14.5-17.4}$	$\frac{15.9 \pm 0.09}{13.5-18.5}$	$\frac{14.7 \pm 0.12}{12.7-15.8}$	$\frac{14.8 \pm 0.1}{12.6-17.5}$	$\frac{15.8 \pm 0.19}{13.5-17.1}$
ch	$\frac{11.1 \pm 0.10}{9.6-12.5}$	$\frac{10.8 \pm 0.05}{9.5-13.5}$	–	–	$\frac{10.6 \pm 0.15}{9.0-11.5}$
k	$\frac{5.9 \pm 0.05}{5.3-6.7}$	$\frac{5.6 \pm 0.05}{4.2-6.7}$	$\frac{5.5 \pm 0.07}{4.9-6.4}$	$\frac{4.9 \pm 0.05}{4.0-6.1}$	$\frac{5.4 \pm 0.07}{4.8-6.3}$
l_{mx}	$\frac{6.1 \pm 0.05}{5.5-6.7}$	$\frac{6.5 \pm 0.05}{5.2-7.2}$	$\frac{7.2 \pm 0.09}{5.3-8.3}$	$\frac{6.9 \pm 0.7}{5.2-8.1}$	$\frac{6.1 \pm 0.06}{5.6-6.6}$
i/l_{mx}	$\frac{1.9 \pm 0.03}{1.6-2.4}$	$\frac{1.9 \pm 0.03}{1.2-2.7}$	$\frac{1.9 \pm 0.21}{1.4-2.3}$	$\frac{1.6 \pm 0.02}{1.1-1.9}$	$\frac{1.8 \pm 0.03}{1.6-2.2}$
l_{md}	$\frac{10.0 \pm 0.07}{9.2-11.0}$	$\frac{10.1 \pm 0.13}{8.5-11.2}$	$\frac{8.7 \pm 0.08}{7.7-9.9}$	$\frac{8.6 \pm 0.06}{7.3-9.7}$	$\frac{9.7 \pm 0.12}{8.9-10.5}$
H	$\frac{22.9 \pm 0.22}{19.7-25.8}$	$\frac{20.59 \pm 0.12}{18.5-23.5}$	$\frac{21.5 \pm 0.28}{18.8-26.2}$	$\frac{23.4 \pm 0.16}{19.7-26.7}$	$\frac{23.2 \pm 0.22}{21.3-24.8}$
h	$\frac{7.5 \pm 0.05}{7.0-8.2}$	$\frac{7.2 \pm 0.06}{5.5-8.5}$	$\frac{6.8 \pm 0.06}{6.1-7.6}$	$\frac{7.1 \pm 0.06}{5.8-9.7}$	$\frac{7.3 \pm 0.06}{6.8-7.8}$
w	$\frac{12.7 \pm 0.15}{10.6-14.1}$	–	–	–	$\frac{12.4 \pm 0.29}{10.2-14.5}$
aD	$\frac{28.7 \pm 0.18}{27.1-31.8}$	$\frac{27.8 \pm 0.14}{24.1-30.1}$	$\frac{27.9 \pm 0.20}{25.9-29.6}$	$\frac{27.7 \pm 0.14}{22.5-30.0}$	$\frac{27.3 \pm 0.19}{26.2-28.8}$
pD	$\frac{40.4 \pm 0.20}{37.7-43.1}$	–	$\frac{38.6 \pm 0.27}{35.7-41.8}$	$\frac{38.7 \pm 0.16}{28.9-44.0}$	$\frac{38.8 \pm 0.23}{37.3-40.8}$
aA	$\frac{70.5 \pm 0.19}{67.9-73.0}$	$\frac{69.2 \pm 0.15}{64.1-72.1}$	$\frac{67.5 \pm 0.41}{63.8-72.7}$	$\frac{70.1 \pm 0.19}{64.8-75.3}$	$\frac{69.7 \pm 0.25}{67.2-71.5}$
aV	$\frac{45.1 \pm 0.19}{42.5-46.9}$	$\frac{44.7 \pm 0.17}{39.1-47.1}$	$\frac{42.1 \pm 0.33}{38.8-45.2}$	$\frac{45.6 \pm 0.21}{36.3-53.3}$	$\frac{45.3 \pm 0.20}{43.2-46.7}$
lp	$\frac{17.3 \pm 0.13}{15.7-19.0}$	$\frac{15.5 \pm 0.12}{12.5-17.5}$	$\frac{16.8 \pm 0.24}{13.6-19.8}$	$\frac{16.1 \pm 0.11}{13.1-19.6}$	$\frac{15.9 \pm 0.14}{14.8-17.3}$
PV	$\frac{28.2 \pm 0.16}{26.2-30.3}$	$\frac{28.5 \pm 0.17}{25.1-31.1}$	$\frac{27.6 \pm 0.31}{22.9-30.7}$	$\frac{29.5 \pm 0.17}{23.1-34.1}$	$\frac{28.8 \pm 0.23}{26.9-30.8}$
VA	$\frac{26.1 \pm 0.23}{22.6-29.1}$	$\frac{26.5 \pm 0.16}{22.1-31.1}$	$\frac{25.9 \pm 0.27}{23.8-29.4}$	$\frac{24.9 \pm 0.15}{21.7-29.3}$	$\frac{26.0 \pm 0.21}{24.4-27.5}$

Таблица 1. Окончание

Признаки	Нижний Амур			о. Сахалин	
	паратипы р. Анной (<i>n</i> = 57)	р. Хор (<i>n</i> = 100) (Тугарина, Храмцова, 1980)	р. Дульди (<i>n</i> = 50) (Сафронов и др., 2003)	Лангры (<i>n</i> = 100) (Сафронов и др., 2003)	паратипы р. Хунмакта (<i>n</i> = 19)
<i>lD</i>	28.4 ± 0.22 25.3–32.2	29.1 ± 0.14 25.2–32.5	28.9 ± 0.30 26.4–32.6	29.2 ± 0.15 25.2–32.6	29.8 ± 0.37 26.2–33.3
<i>hD</i> ₁	11.6 ± 0.13 10.3–13.1	8.68 ± 0.19 7.5–10.5	–	–	11.4 ± 0.28 9.3–13.7
<i>hD</i> ₂	16.6 ± 0.40 12.2–21.3	15.2 ± 0.26 11.0–24.0	15.2 ± 0.38 8.5–19.3	19.9 ± 0.27 13.8–26.9	20.5 ± 0.71 14.4–24.4
<i>lA</i>	9.4 ± 0.10 8.1–10.6	9.4 ± 0.15 6.5–14.5	9.9 ± 0.14 7.9–11.4	10.3 ± 0.8 8.9–12.6	10.4 ± 0.21 9.2–13.1
<i>hA</i>	13.1 ± 0.17 11.2–14.7	14.2 ± 0.12 10.5–16.5	14.4 ± 0.23 11.5–17.1	12.4 ± 0.14 8.6–15.5	13.0 ± 0.33 11.0–16.2
<i>lP</i>	16.6 ± 0.09 15.5–17.7	17.3 ± 0.08 16.0–20.0	15.7 ± 0.15 13.9–17.4	15.5 ± 0.1 12.7–19.1	16.4 ± 0.20 14.8–18.3
<i>lV</i>	17.1 ± 0.19 14.6–20.4	18.9 ± 0.14 16.0–21.5	16.1 ± 0.19 14.6–18.1	17.2 ± 0.14 13.9–20.9	19.2 ± 0.57 14.3–23.8
<i>ll</i>	81.6 ± 0.41 75–91	84.9 ± 0.36 78–94	88.9 ± 0.73 78–95	84.7 ± 0.43 63–96	85.3 ± 0.61 79–91
<i>D</i> ₁	9.4 ± 0.12 8–11	9.5 ± 0.12 8–12	9.5 ± 0.15 8–11	9.8 ± 0.1 7–12	10.1 ± 0.20 8–12
<i>D</i> ₂	15.5 ± 0.14 13–17	15.5 ± 0.09 14–17	14.1 ± 0.26 9–16	15.5 ± 0.14 12–19	14.3 ± 0.19 13–16
<i>D</i>	24.9 ± 0.10 23–26	25.1 ± 0.10 24–27	23.6 ± 0.20 20–25	25.2 ± 0.15 20–28	24.4 ± 0.23 23–26
<i>P</i>	14.2 ± 0.09 13–16	14.0 ± 0.05 13–16	13.4 ± 0.11 12–14	13.7 ± 0.08 12–16	13.6 ± 0.15 12–15
<i>V</i>	10.0 ± 0.05 9–11	9.6 ± 0.06 8–10	9.9 ± 0.09 9–11	9.9 ± 0.07 9–12	9.9 ± 0.07 9–10
<i>A</i> ₁	4.2 ± 0.05 4–5	4.1 ± 0.04 3–5	3.6 ± 0.11 3–5	3.8 ± 0.07 3–5	4.2 ± 0.10 4–5
<i>A</i> ₂	9.0 ± 0.06 8–10	9.2 ± 0.05 8–10	9.2 ± 0.12 8–11	9.8 ± 0.11 8–15	9.1 ± 0.11 8–10
<i>sb</i>	18.2 ± 0.15 17–22	18.1 ± 0.08 16–20	16.3 ± 0.27 13–20	17.9 ± 0.16 14–22	17.7 ± 0.21 16–20
<i>rb</i>	9.9 ± 0.09 8–11	10.1 ± 0.08 8–10	9.7 ± 0.12 9–11	10.4 ± 0.05 9–11	9.3 ± 0.11 9–10
<i>vert.</i>	53.3 ± 0.11 52–55	$58.4 \pm 0.12^*$ 57–61	$57.0 \pm 0.19^*$ 55–59	$56.8 \pm 0.16^*$ 53–61	50.0 ± 0.14 49–51
<i>pc</i>	14.6 ± 0.20 12–18	14.3 ± 0.17 11–20	13.8 ± 0.48 9–20	16.5 ± 0.23 12–23	14.9 ± 0.50 11–20

Примечание. Обозначения признаков к табл. 1–3: *L*_{Sm} – длина по Смитту, *l* – длина туловища, *l*₂ – длина до конца чешуйного покрова, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *f* – длина заглазничного отдела головы, *c* – длина головы, *cH* – высота головы у затылка, *ch* – высота головы у глаза, *k* – ширина лба, *lmx* – длина верхней челюсти, *l/lmx* – ширина верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *w* – толщина тела, *aD* – антедорсальное расстояние, *pD* – постдорсальное расстояние, *aA* – антеанальное расстояние, *aV* – антеанальное расстояние, *lp* – длина хвостового стебля, *PV* – пектоанальное расстояние, *VA* – вентроанальное расстояние, *lD* – длина основания спинного плавника, *hD*₁ – высота передней части спинного плавника, *hD*₂ – высота задней части спинного плавника, *lA* – длина основания анального плавника, *hA* – высота анального плавника, *lP* – длина грудного плавника, *lV* – длина брюшного плавника, *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии, *D*₁ – число неразветвленных лучей в спинном плавнике, *D*₂ – число разветвленных лучей в спинном плавнике, *D* – общее число лучей в спинном плавнике, *P* – число разветвленных лучей в грудном плавнике, *V* – число разветвленных лучей в брюшном плавнике, *A*₁ – число неразветвленных лучей в анальном плавнике, *A*₂ – число разветвленных лучей в анальном плавнике, *sb* – число жаберных тычинок, *rb* – число жаберных лучей, *vert.* – число позвонков без уростия, *pc* – число пилорических придатков; над чертой – среднее и ошибка, под чертой – пределы. * – число позвонков с уростилем.

рогого. Его задняя часть выше передней, а максимальная высота 24.5% L_{Sm} . Длина основания спинного плавника в среднем равна 28.5% L_{Sm} . Грудные плавники короче брюшных. Последние далеко не достигают переднего края анального плавника, их длина колеблется от 14.3 до 23.9% L_{Sm} . Хвостовой стебель короткий – 17.1% L_{Sm} , и широкий, в среднем 7.4% L_{Sm} . Верхняя лопасть хвостового плавника немного короче нижней.

Окраска. Верхняя часть головы темно-серая. Жаберная крышка стального цвета с зеленоватым, реже фиолетовым отливом. Нижняя челюсть светло-серая, в передней части черная. Язык светлый. Спина темно-серая с зеленоватым оттенком. Бока светло- или темно-серые, у крупных рыб (более 250 мм) – зеленовато-перламутровые, а у темно окрашенных особей – зеленовато-фиолетовые. Вдоль тела, между рядами чешуй, проходят тонкие прерывистые полосы, состоящие из мелких ярко-оранжевых пятен. У некоторых особей, обитающих в небольших ключах, у основания спинного плавника имеются мелкие черные пятна. Над основанием брюшных плавников большое красно-бордовое или малиновое пятно с размытыми краями, шириной до 16 чешуй, продолжающееся кверху на 3–4 ряда выше боковой линии. Хвостовой стебель такого же цвета. У некоторых крупных особей низ тела, от брюшных плавников до анального, также красно-бордового оттенка. У границы *cleithrum* и *subcleithrum*, ниже начала боковой линии, имеется черное овальное пятно. Брюхо белое с двумя параллельными желтовато-бурыми полосами, проходящими от грудных до брюшных плавников.

Общий фон спинного плавника серый или темно-серый. По верхнему краю проходит широкая темно-красная кайма. Ниже, параллельно ей, расположена полоса, состоящая из довольно крупных пятен того же цвета (рис. 3а). У некоторых особей над верхним сплошным рядом имеется несколько дополнительных пятен, не образующих полосы. Такой вариант рисунка встречается довольно редко (рис. 3б). От основания до верхнего края плавника всего от 3 до 5 (обычно 4–5) рядов горизонтально вытянутых овальных пятен. Ряды, расположенные ниже, бывают неполными, а пятна, из которых они сформированы, всегда меньше по размеру. Слабо заметен ряд, прилегающий к основанию спинного плавника. Грудные плавники серые, а их концы желтоватые. Брюшные плавники желтовато-серого цвета с 3–5 красными полосами, проходящими почти вдоль лучей. Жировой плавник небольшой, вишневого цвета с бирюзовым отливом. Анальный и хвостовой плавники темно-бордовые. Интенсивность окраски может варьировать в зависимости от сезона и

условий обитания. Абсолютная длина рыб достигает 360 мм.

Сравнительные замечания. В ранее опубликованных работах приводятся различные взгляды на видовой состав рода *Thymallus*, который, по мнению Дорофеевой (1998, 2002), включает 3, а с точки зрения Богуцкой и Насеки (2004) – 11 видов. Такое расхождение в оценках является следствием, с одной стороны, отсутствия достаточных знаний о морфологическом и генетическом разнообразии хариусов, с другой – использования в систематике разных методологических подходов. Трудность идентификации представителей рода *Thymallus* заключается в том, что пределы варьирования значений многих признаков перекрываются (Световидов, 1936; Тугарина, Храмцова, 1980; Черешнев и др., 2002; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006в; Романов, 2004а, 2004б, 2005). Это относится и к нижеамурскому хариусу *T. tugarinae* sp. n. (табл. 2).

Сравнение нижеамурского хариуса с другими видами рода *Thymallus* по коэффициенту *CD* (Майр, 1971) показало, что по многим признакам уровень различий превышает величину 1.28 (табл. 2). На основании полученных нами и опубликованных в литературе данных (Тугарина, Храмцова, 1980; Сафронов и др., 2003; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004) можно сделать вывод, что у нижеамурского хариуса, в отличие от других хариусов Амура (кроме бурейнского), в среднем меньше число чешуй в боковой линии (*ll*), а число разветвленных лучей (D_2) и их общее количество в спинном плавнике (*D*) обычно больше. По сравнению с сибирским *T. arcticus* и амурским *T. grubii* хариусами, нижеамурский *T. tugarinae* sp. n. и бурейнский *T. burejensis* характеризуются более высоким телом (*H*). По длине брюшных плавников (*lv*) указанные виды уступают лишь восточносибирскому подвиду сибирского хариуса *T. a. pallasii*. У нижеамурского хариуса в среднем больше, чем у всех других таксонов, высота головы у затылка (*ch*) и у глаза (*ch*), длина основания спинного плавника (*ld*), а величина антедорсального расстояния (*ad*) – меньше. Нижеамурский и амурский хариусы уступают по средней длине обеих челюстей (*lmx*, *lmd*) только монгольскому.

Результаты кластерного анализа (UPGMA) видов и подвидов хариусов, населяющих водоемы Евразии, по 10 меристическим признакам⁶ представлены на рис. 4. На дендрограмме хариусы р. Анюй и о. Сахалин, идентифицируемые нами как нижеамурский хариус *T. tugarinae* sp. n., объ-

⁶ В связи с тем, что одни исследователи число позвонков приводят с уростилем, а другие – без него, данный признак в анализ не включен. Также в анализ не включено и общее число лучей в спинном плавнике (*D*).

Таблица 2. Пластические и меристические признаки разных видов и подвидов хариусов *Thymallus*

Признаки	<i>T. tugari-nae</i> (n = 76)	<i>T. grubii grubii</i> (n = 106)	<i>T. grubii flavomaculatus</i> (n = 48)	<i>T. burejensis</i> (n = 5)	<i>T. brevis-rostris</i> (n = 7)	<i>T. thymallus</i> (n = 64)	<i>Thymallus</i> sp. (n = 28)	<i>T. nikolskyi</i> (n = 39)	<i>T. arcticus baicalensis</i>		<i>T. arcticus nigrescens</i> (n = 35)	<i>T. arcticus pallasii</i> (n = 30)	<i>T. arcticus mertensii</i> (n = 117)
									(n = 45)	(n = 50)			
<i>l</i>	94.6 93.2–96.1	95.2 93.8–96.9	94.9 91.5–95.9	94.4 93.8–95.3	94.5 93.1–95.6	94.4 92.9–96.3	95.1 94.0–96.0	94.7 92.7–97.4	94.7 93.5–96.1	95.4 93.6–97.0	95.0 94.1–96.2	93.5 92.6–94.9	93.4 88.0–96.0
<i>l₂</i>	77.7 74.8–81.9	77.5 73.5–80.7	78.1 75.6–80.0	77.4 73.9–78.7	75.7 73.5–78.4	77.3 72.4–80.7	79.2 77.2–80.7	78.3 72.5–81.8	77.3 75.2–79.9	77.3 74.8–80.0	78.7 75.8–81.7	77.0 74.9–79.4	74.8 69.5–80.5
<i>ao</i>	5.9 4.8–6.4	5.9 5.0–6.6	5.8 5.3–6.5	5.8 5.7–5.9	6.9 6.4–7.5	6.7 5.9–7.7	5.8 5.3–6.3	6.2 5.4–6.8	6.4 5.8–7.5	6.2 5.5–7.0	6.2 5.7–7.0	5.4 4.4–6.0	4.8 3.0–6.2
<i>o</i>	5.2 4.4–6.0	5.1 4.3–6.0	4.8 4.3–5.7	4.5 3.9–5.4	3.5 3.2–3.7	4.2 3.5–5.4	4.5 3.9–4.8	4.9 4.4–5.4	4.6 4.0–5.3	4.3 3.8–4.8	3.9 3.1–4.6	4.2 3.4–5.1	4.7 3.7–6.0
<i>f</i>	9.3 8.6–10.0	9.7 8.3–10.8	9.5 8.9–10.7	9.6 9.4–10.1	12.4 11.7–13.1	9.1 8.5–10.2	9.0 8.6–9.7	9.5 8.7–10.5	9.6 9.0–10.2	10.0 9.2–11.2	10.5 9.8–11.3	9.8 9.1–10.4	10.5 9.0–12.5
<i>c</i>	19.1 17.0–20.5	19.8 18.3–21.5	19.0 17.8–20.6	19.1 18.1–20.2	22.0 21.3–23.2	19.0 17.4–20.6	18.7 17.9–19.9	19.3 17.5–20.6	19.9 18.8–20.9	19.6 18.3–21.3	19.6 18.5–21.2	18.6 17.5–19.5	19.2 16.5–21.0
<i>cH</i>	16.0 13.5–17.4	14.7 13.4–16.6	14.8 13.2–16.5	14.7 13.01–15.87	14.9 13.9–18.0	14.5 13.2–16.7	13.8 12.8–15.2	15.5 14.1–16.6	14.4 13.4–16.5	14.1 12.8–16.0	13.9 12.5–17.0	14.0 12.6–15.6	14.8 13.0–16.9
<i>ch</i>	11.0 9.1–12.5	10.5 9.1–12.3	10.5 9.2–11.8	9.8 9.1–10.4	10.1 9.5–11.0	9.8 8.3–11.6	10.0 8.9–11.3	10.6 9.4–12.0	10.2 8.7–11.9	10.1 9.2–11.9	9.7 8.9–11.3	9.2 7.9–10.5	10.1 8.5–12.0
<i>k</i>	5.8 4.8–7.7	5.9 5.2–7.4	5.7 4.9–6.2	5.4 5.0–6.1	7.0 6.6–7.6	5.4 4.5–6.1	6.0 5.6–6.6	6.1 5.5–6.7	6.2 5.4–7.0	6.1 5.2–6.8	6.0 5.5–7.8	5.1 4.7–6.1	4.9 3.7–6.0
<i>lmx</i>	6.2 5.5–7.1	6.2 5.3–7.1	5.7 5.0–6.5	5.6 5.1–6.1	7.2 6.7–7.9	5.3 4.7–6.1	5.0 4.6–5.4	5.6 4.7–6.3	5.5 4.8–6.4	5.8 5.3–6.7	5.5 5.0–6.0	5.2 4.5–5.7	5.4 4.5–7.2
<i>illmx</i>	1.9 1.6–2.5	1.8 1.4–2.2	1.9 1.6–2.2	1.9 1.8–2.1	2.2 2.0–2.5	2.1 1.6–2.9	1.9 1.6–2.2	1.9 1.6–2.3	2.1 1.4–2.4	2.0 1.6–2.4	2.2 2.0–2.6	1.8 1.6–2.0	1.6 0.9–2.0
<i>lmd</i>	10.1 8.9–11.6	10.1 8.7–11.3	9.7 8.8–10.6	9.5 9.2–10.0	12.2 11.5–13.1	8.6 7.5–9.6	9.0 8.6–9.5	9.6 8.2–10.6	9.9 9.0–10.9	9.9 8.9–11.1	9.9 9.2–10.7	8.9 7.8–9.8	9.4 7.2–11.5
<i>H</i>	22.8 19.8–25.8	19.3 16.8–21.3	20.9 18.3–25.5	23.1 21.4–25.6	–	22.5 19.3–26.8	19.4 17.7–21.3	22.6 20.1–26.6	19.6 16.6–24.6	19.6 17.1–22.1	18.2 16.2–19.7	20.6 18.1–23.2	20.9 17.1–25.1
<i>h</i>	7.4 6.8–8.3	6.5 6.0–7.3	7.0 6.2–7.6	7.5 6.9–8.0	–	7.5 6.6–8.2	6.6 6.1–7.1	7.6 7.1–8.4	6.7 6.1–7.8	6.3 4.4–7.3	6.5 6.0–7.2	7.6 7.1–8.1	7.6 6.5–9.3
<i>w</i>	12.6 10.3–14.5	12.4 10.3–15.4	12.1 10.2–14.9	9.2 8.4–10.5	–	11.4 8.9–15.5	13.7 12.6–14.8	13.5 11.2–15.3	12.3 10.6–13.4	11.7 9.7–14.2	11.9 9.0–13.3	11.4 8.7–13.6	–

Таблица 2. Продолжение

Признаки	<i>T. tugari-nae</i> (n = 76)	<i>T. grubii grubii</i> (n = 106)	<i>T. grubii flavomaculatus</i> (n = 48)	<i>T. burejensis</i> (n = 5)	<i>T. brevis-rostris</i> (n = 7)	<i>T. thymallus</i> (n = 64)	<i>Thymallus</i> sp. (n = 28)	<i>T. nikolskyi</i> (n = 39)	<i>T. arcticus baicalensis</i>		<i>T. arcticus nigrescens</i> (n = 35)	<i>T. arcticus pallasii</i> (n = 30)	<i>T. arcticus mertensii</i> (n = 117)
									(n = 45)	(n = 50)			
<i>aD</i>	28.6 26.2–31.8	31.7 27.7–38.3	29.3 27.6–30.8	31.9 30.9–32.8	–	33.8 31.2–37.1	33.2 31.7–34.7	33.6 30.8–35.7	34.8 33.0–37.0	34.9 33.2–36.9	34.1 31.5–36.3	29.4 28.2–30.9	31.5 28.1–38.1
<i>pD</i>	40.1 37.3–43.7	42.9 39.4–46.9	43.4 39.4–48.2	42.1 39.6–44.2	–	41.2 38.3–45.4	42.2 39.1–45.0	40.9 36.6–44.2	42.0 36.5–44.8	41.9 39.2–45.1	44.8 42.4–48.0	39.3 36.8–40.9	–
<i>aA</i>	70.2 67.2–73.0	69.8 66.0–73.1	69.3 66.5–72.4	68.9 67.6–70.4	–	70.6 65.9–74.1	70.3 67.9–73.1	69.8 64.1–72.2	69.8 67.4–72.9	71.7 69.1–74.5	70.8 68.6–75.1	69.8 66.4–72.4	68.5 62.1–76.1
<i>aV</i>	45.1 42.5–47.3	45.6 42.4–48.0	44.6 41.7–47.2	45.1 42.3–47.9	–	46.2 42.0–49.9	45.1 42.5–47.8	45.7 42.2–48.3	45.6 43.5–48.2	47.8 45.1–50.3	46.0 43.5–48.3	45.0 43.4–46.5	45.2 39.1–49.1
<i>lp</i>	17.1 14.0–19.5	17.5 15.7–19.6	18.1 15.6–19.7	16.5 15.3–17.4	–	16.1 14.2–19.0	16.8 15.3–18.1	17.1 14.9–19.0	18.0 15.6–19.9	17.0 14.5–19.0	17.4 15.5–19.2	15.8 14.6–17.4	14.9 12.5–17.0
<i>PV</i>	28.1 24.8–33.3	27.0 23.0–30.6	27.6 25.4–30.9	28.2 27.6–28.9	–	29.2 25.0–33.3	27.9 25.4–30.0	29.3 25.8–32.5	27.4 24.4–30.2	29.7 25.9–32.0	27.4 25.3–30.3	29.1 27.3–31.7	28.8 24.5–33.0
<i>VA</i>	26.0 22.6–29.1	25.3 21.8–28.4	25.3 22.7–27.3	23.8 20.6–25.7	–	24.7 20.6–27.5	26.9 25.4–28.9	25.2 22.6–27.7	25.2 23.5–27.1	25.3 22.7–28.7	25.3 22.5–27.8	25.5 23.2–28.6	24.4 21.5–28.5
<i>lD</i>	28.5 24.3–33.3	22.0 18.2–25.5	24.6 21.2–28.2	26.0 23.2–27.1	–	22.4 18.3–25.6	21.9 19.3–24.8	23.4 20.6–25.9	19.9 16.8–23.5	19.4 16.6–21.6	18.8 16.2–22.2	26.7 23.0–29.8	22.9 19.0–28.5
<i>hD₁</i>	11.6 9.4–13.8	11.2 8.9–16.2	10.4 7.8–12.0	11.0 9.5–12.1	–	11.8 9.1–13.5	10.0 8.6–11.5	11.8 9.0–13.9	11.6 8.9–14.2	11.4 9.8–13.9	11.4 9.7–13.5	10.4 8.1–13.4	7.97 5.0–12.5
<i>hD₂</i>	16.8 11.3–24.5	10.5 6.7–21.0	13.0 8.3–20.1	15.0 12.8–17.4	–	13.6 8.1–23.1	12.4 8.6–17.7	9.2 6.9–15.3	11.1 7.4–22.9	10.9 7.8–16.7	9.4 6.9–12.2	26.5 15.4–37.0	21.4 12.5–26.5
<i>lA</i>	9.5 7.5–13.1	9.3 7.9–11.0	9.3 7.6–12.2	9.3 8.0–9.9	–	9.4 7.6–11.4	9.6 8.7–10.8	8.9 7.4–15.4	9.0 7.6–10.7	8.3 7.5–9.6	8.8 7.2–9.9	9.9 8.4–11.6	9.2 6.5–11.5
<i>hA</i>	13.1 11.1–16.2	12.2 9.6–16.1	11.9 9.6–13.9	13.0 11.1–14.2	–	11.6 9.8–13.7	11.9 9.7–14.6	11.7 8.8–13.5	11.8 10.3–14.1	10.7 9.1–13.3	10.8 7.5–12.9	12.0 9.4–13.8	10.3 8.0–14.0
<i>lP</i>	16.5 14.9–18.3	15.2 13.9–17.1	15.6 13.6–17.5	17.0 14.8–18.9	–	14.8 12.0–17.3	14.7 13.0–15.6	16.2 14.3–17.6	15.2 14.1–17.0	16.0 14.7–17.6	15.6 13.6–16.9	17.3 14.6–19.6	15.3 12.5–18.0
<i>lV</i>	17.3 14.3–23.9	15.0 12.9–19.0	15.8 12.4–19.4	17.4 16.3–18.2	–	14.6 10.8–17.5	14.7 13.5–16.0	15.1 13.2–17.1	14.7 12.8–17.7	14.5 12.7–16.6	14.7 12.6–16.3	22.2 15.2–30.4	15.8 12.5–18.5
<i>ll</i>	82.6 75–91	90.6 82–102	90.5 82–101	83.6 80–91	80.7 77–84	86.3 80–94	91.8 86–103	81.3 76–91	97.4 89–104	99.5 88–110	94.2 87–100	93.3 87–110	75.3 69–86

Таблица 2. Окончание

Признаки	<i>T. tugari-nae</i> (n = 76)	<i>T. grubii grubii</i> (n = 106)	<i>T. grubii flavomaculatus</i> (n = 48)	<i>T. burejensis</i> (n = 5)	<i>T. brevi-rostris</i> (n = 7)	<i>T. thymal-lus</i> (n = 64)	<i>Thymallus</i> sp. (n = 28)	<i>T. nikolskyi</i> (n = 39)	<i>T. arcticus baicalensis</i>		<i>T. arcticus nigrescens</i> (n = 35)	<i>T. arcticus pallasii</i> (n = 30)	<i>T. arcticus mertensii</i> (n = 117)
									(n = 45)	(n = 50)			
<i>D</i> ₁	$\frac{9.6}{8-12}$	$\frac{8.2}{7-11}$	$\frac{10.4}{9-15}$	$\frac{9.8}{9-10}$	$\frac{7.4}{7-8}$	$\frac{7.7}{7-9}$	$\frac{7.8}{7-9}$	$\frac{8.0}{6-10}$	$\frac{7.2}{6-8}$	$\frac{7.8}{7-10}$	$\frac{7.9}{7-9}$	$\frac{10.2}{9-12}$	$\frac{10.3}{7-15}$
<i>D</i> ₂	$\frac{15.2}{13-17}$	$\frac{12.6}{10-16}$	$\frac{13.3}{10-15}$	$\frac{14.6}{14-15}$	$\frac{12.1}{12-13}$	$\frac{14.4}{12-16}$	$\frac{12.5}{11-14}$	$\frac{15.3}{14-18}$	$\frac{13.1}{11-15}$	$\frac{12.5}{11-15}$	$\frac{11.3}{10-13}$	$\frac{14.0}{12-16}$	$\frac{12.2}{10-16}$
<i>D</i>	$\frac{24.9}{23-26}$	$\frac{20.8}{19-23}$	$\frac{23.7}{21-25}$	$\frac{24.4}{23-25}$	$\frac{19.5}{19-20}$	$\frac{22.1}{20-24}$	$\frac{20.4}{19-22}$	$\frac{23.3}{21-25}$	$\frac{20.3}{19-23}$	$\frac{20.4}{19-22}$	$\frac{19.3}{18-22}$	$\frac{24.1}{22-26}$	$\frac{22.7}{20-25}$
<i>P</i>	$\frac{14.1}{12-16}$	$\frac{14.0}{12-16}$	$\frac{14.4}{13-16}$	$\frac{14.8}{14-16}$	$\frac{14.1}{14-15}$	$\frac{14.2}{12-16}$	$\frac{14.1}{13-15}$	$\frac{15.1}{14-17}$	$\frac{14.3}{13-16}$	$\frac{14.7}{13-16}$	$\frac{14.5}{13-16}$	$\frac{14.6}{13-16}$	$\frac{14.0}{9-15}$
<i>V</i>	$\frac{10.0}{9-11}$	$\frac{9.1}{8-10}$	$\frac{9.3}{8-11}$	$\frac{9.8}{9-10}$	$\frac{10.0}{-}$	$\frac{9.0}{8-10}$	$\frac{8.9}{8-9}$	$\frac{9.9}{9-11}$	$\frac{9.9}{9-11}$	$\frac{9.8}{9-11}$	$\frac{9.5}{9-11}$	$\frac{9.3}{9-10}$	$\frac{8.9}{6-14}$
<i>A</i> ₁	$\frac{4.2}{4-5}$	$\frac{4.1}{3-5}$	$\frac{4.4}{4-6}$	$\frac{4.4}{4-5}$	$\frac{4.3}{4-5}$	$\frac{4.1}{3-5}$	$\frac{3.8}{3-4}$	$\frac{4.2}{4-5}$	$\frac{4.2}{3-5}$	$\frac{4.5}{4-5}$	$\frac{4.7}{4-6}$	$\frac{4.0}{3-5}$	$\frac{4.2}{2-6}$
<i>A</i> ₂	$\frac{9.1}{8-10}$	$\frac{9.0}{7-11}$	$\frac{9.3}{8-10}$	$\frac{9.8}{9-11}$	$\frac{8}{7-9}$	$\frac{9.8}{9-11}$	$\frac{9.3}{9-10}$	$\frac{9.4}{8-10}$	$\frac{9.2}{8-10}$	$\frac{8.9}{8-11}$	$\frac{8.9}{8-11}$	$\frac{9.4}{8-10}$	$\frac{8.8}{7-10}$
<i>sb</i>	$\frac{18.1}{16-22}$	$\frac{17.8}{15-21}$	$\frac{18.3}{16-22}$	$\frac{20.0}{19-21}$	$\frac{18.6}{18-19}$	$\frac{23.9}{21-28}$	$\frac{18.6}{17-20}$	$\frac{19.4}{17-21}$	$\frac{18.2}{16-21}$	$\frac{20.7}{17-23}$	$\frac{25.9}{21-30}$	$\frac{18.7}{16-21}$	$\frac{17.3}{15-20}$
<i>rb</i>	$\frac{9.8}{8-11}$	$\frac{9.8}{8-12}$	$\frac{9.5}{9-11}$	$\frac{9}{-}$	$\frac{10.1}{10-11}$	$\frac{9.5}{8-11}$	$\frac{9.1}{8-11}$	$\frac{9.3}{9-10}$	$\frac{10.1}{9-12}$	$\frac{9.3}{8-10}$	$\frac{9.3}{8-10}$	$\frac{9.1}{8-10}$	$\frac{8.6}{8-10}$
<i>vert.</i>	$\frac{52.5}{49-55}$	$\frac{55.3}{53-57}$	$\frac{55.0}{53-57}$	$\frac{53.2}{53-54}$	$\frac{56.4}{56-57}$	$\frac{52.3}{51-55}$	$\frac{55.3}{54-57}$	$\frac{52.6}{51-55}$	$\frac{56.1}{54-58}$	$\frac{55.9}{52-59}$	$\frac{55.2}{54-57}$	$\frac{53.0}{51-55}$	$\frac{59.5^*}{57-64}$
<i>pc</i>	$\frac{14.8}{11-20}$	$\frac{15.1}{10-22}$	$\frac{17.3}{14-24}$	$\frac{18.0}{15-21}$	$\frac{25.6}{20-29}$	$\frac{20.0}{15-32}$	$\frac{15.9}{12-19}$	$\frac{20.4}{17-27}$	$\frac{16.2}{12-20}$	$\frac{15.8}{10-21}$	$\frac{23.6}{16-29}$	$\frac{19.9}{14-29}$	$\frac{18.9}{15-23}$

Примечание. *T. tugarinae* – реки Анюй (бассейн нижнего течения р. Амур), Хунмакта (северо-западный Сахалин); *T. grubii grubii* – реки Ингода и Онон (бассейн верхнего течения р. Амур); *T. grubii flavomaculatus* – реки Анюй, Мерек (бассейн нижнего течения р. Амур), Бута, Ботчи (Татарский пролив); *T. burejensis* – р. Левая Бурей; *T. brevirostris* – оз. Хох Нур (Центрально-Азиатский бассейн, Монголия); *T. thymallus* – реки Обр, Гурк, Соча (бассейны Черного и Адриатического морей); *Thymallus* sp. – р. Кутима (бассейн верхнего течения р. Лена); *T. nikolskyi* – реки Бия, Башкаус (бассейн верхнего течения р. Обь); *T. arcticus baicalensis*: (n = 45) – р. Нижняя Тунгуска (бассейн среднего течения р. Енисей), (n = 50) – оз. Байкал (черный хариус); *T. arcticus nigrescens* – оз. Хубсугул (Монголия); *T. arcticus pallasii* – реки Индигирка, Кольма (бассейны Восточно-Сибирского моря и моря Лаптевых), пластические признаки исследованы у 24 особей; *T. arcticus mertensii* – р. Камчатка (данные Тугариной, 1972). Выделены признаки, по которым при сравнении выборок с нижеамурским хариусом величина коэффициента различия CD превышает 1.28. С камчатским хариусом *T. a. mertensii* сравнение по числу позвонков не проводили. * – указано число позвонков с уростилем.

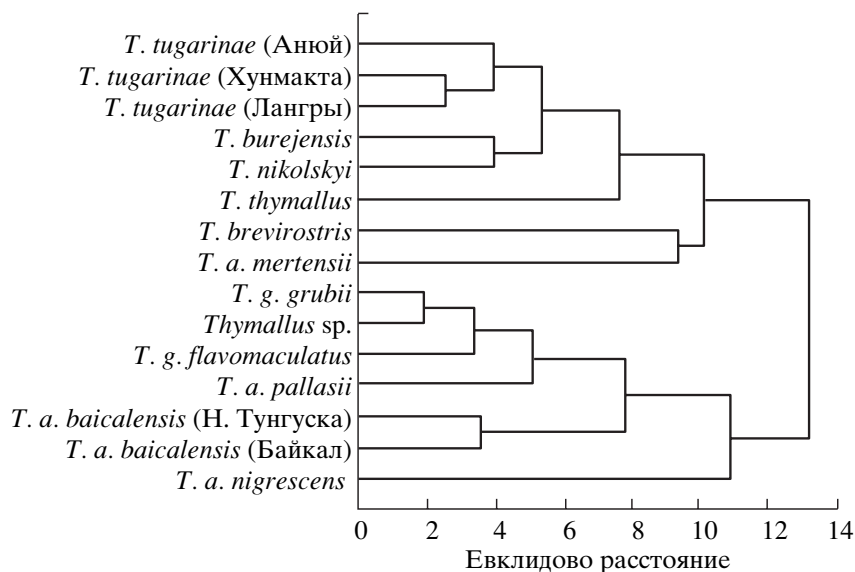


Рис. 4. Дендрограмма сходства видов и подвидов хариусов *Thymallus* по 10 меристическим признакам, построенная методом UPGMA (учитывалось только общее число лучей в спинном плавнике *D*). Обозначения: *T. tugarinae* sp. nova – нижеамурский хариус (р. Анжуй, р. Хунмакта), *T. burejensis* – бурейский хариус (р. Левая Бурей), *T. nikolskyi* – хариус Никольского (бассейн верхней Оби, реки Бия, Башкаус), *T. thymallus* – европейский хариус (бассейны Черного и Адриатического морей, реки Обр, Гурк, Соча), *T. brevirostris* – монгольский хариус (Центрально-Азиатский бассейн, оз. Хох Нур), *T. a. mertensii* – камчатский хариус (р. Камчатка; Тугарина, 1972), *T. g. grubii* – вышеамурский хариус (верхний Амур, реки Ингода, Онон), *Thymallus* sp. – верхнеленский хариус (бассейн верхней Лены, р. Кутима), *T. g. flavomaculatus* – желтопятнистый хариус (нижний Амур, реки побережья Татарского пролива), *T. a. pallasii* – восточно-сибирский хариус (реки Индигирка, Колыма), *T. a. baicalensis* – черный байкальский хариус (северный Байкал, р. Томпуда), *T. a. nigrescens* – косоогольский хариус (оз. Хубсугул).

единяются в отдельную ветвь. Однако, как видно из рис. 4, отражающего кластеризацию известных видов и подвидов рода *Thymallus*, определенно судить о филогенетических отношениях разных таксонов только на основе их сравнения по комплексу меристических признаков не представляется возможным.

Анализ публикаций (Тугарина, Храмова, 1980; Макоедов, 1987, 1999) и наши данные по популяциям хариуса из более чем 20 рек бассейна Амура (Антонов, 1995; Сафронов и др., 2003; Книжин и др., 2004) позволяют говорить о специфичности и стабильности основных черт рисунка спинного плавника нижеамурского хариуса. По сравнению с другими формами хариусов Евразии (Световидов, 1936; Берг, 1948; Тугарина, Дашидоржи, 1972; Тугарина, Храмова, 1981; Макоедов, 1999; Макоедов, Коротаева, 1999; Черешнев и др., 2002; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006а, 2006б; Романов, 2004б) его отличительными чертами являются наличие широкой красно-бордовой каймы на верхнем крае и расположенных ниже 4–5 (редко 3) рядов горизонтально вытянутых овальных пятен. Следует отметить, что рисунок спинного плавника у нижеамурского хариуса (*T. tugarinae* sp. n.) имеет много общего с таковым у хариуса (*Thymallus* sp.), населяющего верхнее, среднее и, частично,

нижнее течение Лены⁷ (Макоедов, 1999; Макоедов, Коротаева, 1999; Книжин и др., 2004). Несмотря на общее сходство в рисунке, а именно в расположении и форме пятен, ленский хариус отличается по числу их рядов (полос), проходящих вдоль основания плавника: у него их обычно 3 (очень редко 4). Кроме этого, ширина каймы на плавнике ленского хариуса в 2–3 раза меньше и составляет несколько миллиметров, в то время как у нижеамурского она может достигать 2 см. Помимо рисунка спинного плавника, сравниваемые формы различаются цветом прерывистых полос, проходящих между рядами чешуй (у нижеамурского хариуса они оранжево-желтые, а у ленского – черные), и общим числом лучей в спинном плавнике (у нижеамурского хариуса (24.9) их в среднем на 5 больше, чем у ленского (20.4)). Причины сходства рисунков спинного плавника у этих форм пока не совсем понятны. Возможно, это не более чем проявление параллелизма по данному признаку. Определенно можно лишь отметить их значительную генетическую и морфологическую дивергенцию (Knizhin et al., 2000; Koskinen et al., 2002; Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004; табл. 2). В отношении хари-

⁷ Таксономический статус верхнеленской формы хариуса в настоящее время обсуждается (Книжин и др., 2006б; Weiss et al., 2006).

уса, населяющего реки северо-западной части Сахалина, было показано, что он очень близок по многим признакам нижеамурскому хариусу р. Хор (Сафронов и др., 2003). У них одинаковые форма и окраска тела, идентичный рисунок спинного плавника и биологические показатели (Сафронов и др., 2003; Книжин и др., 2004). Это дало основание предположить, что хариус Сахалина и нижеамурский хариус являются одним видом. С этой целью методом главных компонент (РСА) проанализированы особи из р. Хунмакта (северо-западный Сахалин) и хариусы из р. Амур по 10 меристическим признакам. Первые две главные компоненты объясняют 81.3% общей дисперсии признаков. Собственные нагрузки векторов на первую и вторую главные компоненты приводятся в табл. 3. На диаграмме рассеяния (рис. 5), построенной в пространстве двух первых главных компонент, отмечается наличие области перекрывания у всех амурских форм. Тем не менее, можно увидеть, что некоторое расхождение анализируемых группировок все же просматривается.

В результате проведенных нами исследований у нижеамурского хариуса из Амура и Сахалина установлен хиатус по числу позвонков – соответственно 52–55 и 49–51 (см. табл. 1). Напротив, Сафронов с соавторами (2003) не отмечали такого у материковых и островных популяций этой формы, что указывает на наличие значительной межпопуляционной изменчивости у нижеамурского хариуса по данному признаку.

Обсуждая таксономический статус нижеамурского хариуса, нельзя не коснуться известной работы Мори (Mori, 1928), в которой описан корейский подвид *T. a. yaluensis*. К сожалению, из сделанного им описания нельзя определенно сказать, были ли использованы для этой цели фиксированные или свежееотловленные рыбы. Хариус из р. Ялу, по мнению автора, близок амурскому хариусу. Его отличительными признаками, по сравнению с последним, являются более короткое рыло, больший размер глаз и ширина лба. Величина значений приводимых Мори признаков в основном входит в пределы изменчивости нижеамурского *T. tugarinae* sp. n. и амурского *T. grubii* хариусов. Исключение составило лишь число тычинок на 1-й жаберной дуге, которое у особи из р. Ялу равно 13. Такое число тычинок отмечали Сафронов с соавторами (2003) у нижеамурского хариуса из р. Дульди и Антонов (2001)⁸ у желтопятнистого хариуса из притоков нижнего Амура. Нами этот предел для нижеамурского хариуса установлен не был. Величина индекса диаметра глаза у корейского подвида из р. Ялу меньше, чем

Таблица 3. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты для 10 меристических признаков

Признак	Главные компоненты	
	1	2
<i>ll</i>	0.996	0.027
<i>D</i>	-0.567	0.397
<i>P</i>	-0.025	0.237
<i>V</i>	-0.515	0.082
<i>A₁</i>	-0.052	0.149
<i>A₂</i>	0.068	0.160
<i>sb</i>	-0.041	0.251
<i>rb</i>	-0.169	-0.111
<i>vert.</i>	0.525	-0.182
<i>pc</i>	0.103	0.938

у известных нам амурских форм (3.75% длины тела) и других таксонов рода. Возможно, в описании корейского подвида сибирского хариуса диаметр глаза дается не по его отношению к длине тела по Смитту, а к длине всего тела до конца лучей хвостового плавника. Мори указывает на наличие 5 полос на спинном плавнике, однако пятна не бордово-красного цвета, как у амурских форм, а

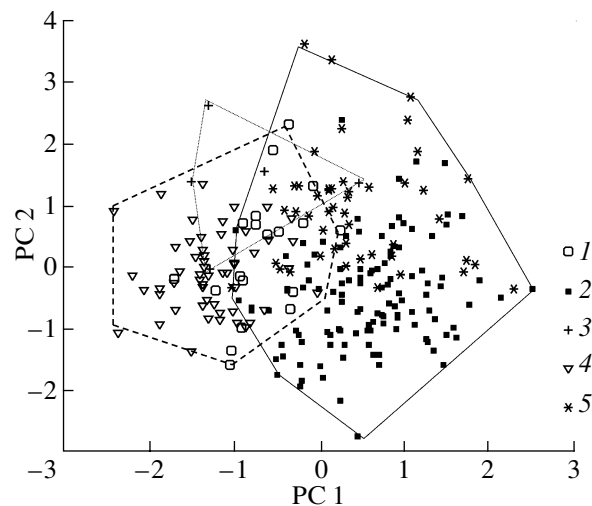


Рис. 5. Диаграмма рассеяния разных форм хариусов *Thymallus* в пространстве двух первых главных компонент (PC) по 10 меристическим признакам (в анализ включено только общее число лучей в спинном плавнике *D*): 1 – нижеамурский хариус *T. tugarinae* sp. nova (о. Сахалин); 2 – верхнеамурский хариус *T. g. grubii* (реки Ингода, Онон); 3 – бурейнский хариус *T. g. burejensis* (р. Левая Буряя); 4 – нижеамурский хариус *T. tugarinae* sp. nova (р. Анюй); 5 – желтопятнистый хариус *T. g. flavomaculatus* (реки Анюй, Мерек, Бута).

⁸ Возможно, это явилось результатом недоучета зачаточных тычинок на первой жаберной дуге.

черно-голубые. О бордово-красной кайме, проходящей по верхнему краю плавника, сведения не приводятся. Напротив, говорится лишь о том, что край плавника черный. Автор упоминает только о двух полосах, проходящих вдоль лучей брюшных плавников, в то время как у амурского, нижеамурского и бурейнского хариусов их не менее трех. Несоответствие есть и в описании окраски анального плавника, спинной части тела, а также цвета полос, проходящих вдоль рядов чешуй, которые не оранжево-бурые, как у нижеамурского, а коричневатые-серые. Как известно, у амурского хариуса *T. grubii* из Ингоды и Онона такие полосы отсутствуют (Книжин и др., 2004). С учетом приведенных данных не представляется возможным согласиться с выводом Мори (1928) о близости хариуса из р. Ялу к амурскому *T. grubii* или нижеамурскому *T. tugarinae* sp. n. видам. В описании не упоминаются признаки, свидетельствующие о наличии общих черт окраски *T. a. yaluensis* с бурейнским хариусом *T. burejensis*. Таким образом, вопросы, касающиеся филогенетических связей хариуса *T. a. yaluensis* и его таксономического статуса, пока остаются открытыми и требуют дополнительных исследований.

Существование репродуктивной изоляции нижеамурского хариуса *T. tugarinae* sp. n. от симпатрично обитающих в разных частях бассейна нижнего и среднего течения Амура бурейнского *T. burejensis* и обеих форм амурского *T. grubii* хариусов, а также его заметная дивергенция от всех известных видов рода *Thymallus* доказаны методами молекулярной генетики (Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004).

Комплекс диагностических признаков, отличающих новый вид *T. tugarinae* sp. n. от всех других известных представителей рода *Thymallus*, включает: рисунок спинного плавника, длину его основания, число ветвистых лучей в нем, прерывистые ярко-оранжевые полосы на боках тела, величину антедорсального расстояния, высоту головы у затылка и глаза, ковшеобразную форму рта, положение заднего края верхней челюсти относительно середины глаза.

На основе некоторых из этих характеристик может быть составлен ключ для определения хариусов бассейна Амура, который приводится ниже.

- 1(2) Красно-бордовой каймы по верхнему краю спинного плавника нет; на перепонках в задней его части есть короткие и длинные полосы, параллельные лучам.....
.....*T. burejensis* – бурейнский хариус
- 2(1) Красно-бордовая кайма по верхнему краю спинного плавника имеется; на межлучевых перепонках в задней его части корот-

кие и длинные полосы, параллельные лучам, отсутствуют, вместо них имеются пятна другой формы.

- 3(5) Между рядами чешуй проходят извилистые ярко-оранжевые полосы; мелкие черные пятна на боках у половозрелых особей отсутствуют, а если есть, то в небольшом количестве только у головы.

- 4(6) Кайма по верхнему краю спинного плавника широкая (до 1 см и более), красно-бордового цвета. Верхний ряд пятен, как и лежащие ниже ряды, параллельны основанию плавника. Нижняя часть плавника состоит из пятен, которые могут располагаться в виде “шашечного” рисунка. На последних межлучевых перепонках оранжево-желтое пятно отсутствует. Тело высокое, заметно уплощенное с боков. Рот ковшеобразного типа. Абсолютные размеры до 36 см.....

...*T. tugarinae* sp. nova – нижеамурский хариус (хариус Тугариной)

- 5(3) Ярко-оранжевых полос вдоль рядов чешуй нет; вместо них есть многочисленные мелкие черные пятна.....

.....*T. grubii grubii* – верхнеамурский хариус

- 6(4) Кайма по верхнему краю спинного плавника узкая, красно-алого цвета. Ниже каймы проходят не менее 5 рядов пятен. Верхний ряд пятен имеет восходящий характер, а ряды, расположенные ниже, параллельны основанию плавника. Нижняя часть плавника состоит из пятен с широкой матовой окантовкой. На последних межлучевых перепонках есть хорошо заметное оранжево-желтое пятно. Тело прогонистое. Рот конечный. Абсолютные размеры до 45 см.....

.....*T. grubii flavomaculatus* – желтопятнистый хариус

Таким образом, в результате проведенных исследований можно сделать вывод о таксономическом составе хариусов, населяющих бассейн Амура, ряд рек южной части побережья Охотского и Японского морей, а также Сахалина, который включает следующие виды и подвиды:

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

T. g. grubii Dybowski, 1869 – верхнеамурский хариус

T. g. flavomaculatus Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 – желтопятнистый хариус

2. *Thymallus burejensis* Antonov, 2004 – бурейнский хариус

3. *Thymallus tugarinae* sp. nova Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2006 – нижеамурский хариус (хариус Тугариной).

Учитывая высокие адаптивные способности хариусов, не исключено, что в труднодоступных участках Амурского бассейна возможно обнаружение новых форм, изучение которых расширит наши представления о микроэволюционных процессах и палеогидрологической истории региона.

Распространение. Нижнеамурский хариус населяет большую часть бассейна нижнего течения Амура, частично его среднее и верхнее течение до р. Б. Невер, возможно, и выше. Обитает в некоторых реках, впадающих в южную часть Охотского (реки Тугур и Уда: М. Б. Скопец, Е. Мачино, личное сообщение; р. Мухтель – И. Ольховский, личное сообщение) и Японского морей (Шедько, 2001), а также в реках лимана Амура на юг до р. Псю включительно и северо-западной оконечности о. Сахалин: Большая, Большой Вагис, Большая Нельма, Большой Няван, Волчанка, Глухарка, Иркыр, Комулан, Лангры, Пильво, Пырки, Сладкая, Теньги, Уанги (Сафронов, Никифоров, 2003, Сафронов и др., 2003). Его южной границей в бассейне Амура являются притоки рек Усури и, вероятно, Сунгари. На севере ареал нижнеамурского хариуса ограничен реками Тугур и Уда (см. рис. 1). В отличие от хариусов Сибири, он отсутствует в горных озерах. Симпатричен с номинативным подвидом амурского хариуса *T. g. grubii* в бассейне среднего и, частично, верхнего Амура. В бассейне нижнего Амура, в верховьях всех его крупных притоков (Амгунь, Анюй, Бикин, Гур, Кур, Хор), а также в реках Тугур и Уда (М. Б. Скопец, Е. Мачино, личное сообщение) он симпатричен с желтопятнистым хариусом *T. g. flavomaculatus*, а в р. Бурея – с буреинским хариусом *T. burejensis* (Антонов, 2004; Книжин и др., 2004). В зонах симпатрии с вышеназванными хариусами нижнеамурский хариус обычно обитает в нижних и средних участках рек, а в самых верховьях практически не встречается. Вверх по течению проникает до абсолютной высоты около 700 м.

Некоторые особенности биологии и экологии. Нерест нижнеамурского хариуса в реках бассейна нижнего Амура проходит с середины до конца мая, на 7–10 дней раньше, чем у желтопятнистого хариуса *T. g. flavomaculatus*. Осенний скат в притоках нижнего Амура происходит в сентябре–октябре.

Спектр пищевых компонентов нижнеамурского хариуса р. Анюй в июле представлен разнообразными организмами зообентоса. Основная доля по массе в пищевых комках рыб возрастных групп старше 3+ приходилась на личинок поденок и веснянок, а также имаго ручейников, перепончатокрылых и жуков. Подробно состав и частота встречаемости различных организмов в пищевых комках нижнеамурского хариуса пред-

Таблица 4. Состав пищи нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* sp. n. (р. Анюй, июль)

Компоненты	Доля по массе, %	Частота встречаемости, %
Trichoptera	37.1	69.7
Ephemeroptera	17.4	93.0
Plecoptera	9.1	48.8
Musci	1.7	34.8
Simuliidae	3.9	53.4
Blepharoceridae	5.89	67.4
Coleoptera	6.11	79.0
Formicidae	2.62	39.5
Hymenoptera	8.61	44.1
Pisces	0.01	2.3
Икра рыб	0.02	4.6
Фрагменты растительности	1.11	13.9
Прочие организмы	6.43	–
Число рыб, экз.		43

ставлены в табл. 4. Сравнение спектров питания нижнеамурского и желтопятнистого хариусов, отловленных в одних станциях, не выявило у них существенных различий по разнообразию пищевых компонентов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ, г. Москва) за критичные замечания и ценные советы, сделанные в ходе работы над рукописью; Е.Д. Васильевой, а также Н.Г. Богуцкой, А.В. Баллушкину и Е.А. Дорофеевой (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) за возможность ознакомления с музейными коллекциями хариусов; В.П. Шестеркину и В.И. Киму (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск), Э. Фруфе (Университет Порту, Португалия) за участие в полевых работах; М.Б. Скопцу и И.А. Черешневу (Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан) за консультации по сравнительной морфологии хариусов и их фото; С.С. Самариной (Иркутский государственный университет) за участие в обработке материалов по питанию; В.В. Герштейну, Ханкайский государственный заповедник, г. Спасск-Дальний за фото нижнеамурского хариуса из р. Комиссаровка (бассейн оз. Ханка, заповедник Ханкайский).

Работа выполнена при частичной поддержке Российского Фонда фундаментальных исследований (гранты: № 01-04 96305 “Хабаровск”, № 05-04-97214 “РФФИ-Байкал”), гранта международной неправительственной организации “Центр Дикого Лосося” (Портленд, США), а также ДВО РАН (грант № 03-3А-06-012) и гранта Министерства науки Республики Португалия (FCT № РОСТ1/33364/BSE/2000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А.Л.* 1995. О хариусах (род *Thymallus*) реки Бурея (бассейн Амура) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 35. № 6. С. 831–834.
- Антонов А.Л.* 1999а. Находки новых лососевидных рыб в бассейне Амура и перспективы их исследований // *Мат-лы междунар. науч. экол. конф. Амур на рубеже веков. Ресурсы, проблемы, перспективы*. Ч. 1. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. С. 97–99.
- Антонов А.Л.* 1999б. Материалы по ихтиофауне Бурейского заповедника // *Тр. гос. природного заповед. Бурейский*. Вып. 1. Владивосток–Хабаровск: Дальнаука. С. 108–115.
- Антонов А.Л.* 2001. Материалы о новых лососевидных рыбах из притоков Амура // *Чтения памяти В.Я. Леванидова*. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 264–268.
- Антонов А.Л.* 2004. Новый вид хариуса *Thymallus bugejensis* sp. nova (*Thymallidae*) из бассейна Амура // *Вопр. ихтиологии*. Т. 44. № 4. С. 441–451.
- Берг Л.С.* 1900. Рыбы Байкала // *Ежегод. Зоол. музея Импер. АН*. Т. 5. С. 326–372.
- Берг Л.С.* 1908. Коллекция рыб, собранных Н.А. Байковым в Манчжурии, в бассейне р. Мудань-цзяна // *Ежегод. Зоол. музея Импер. АН*. Т. 12. С. 67–68.
- Берг Л.С.* 1909. Рыбы бассейна Амура. Зап. Импер. АН. Т. 24. Вып. 9, 270 с.
- Берг Л.С.* 1916. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Изд-во Департамента земледелия, 563 с.
- Берг Л.С.* 1923. Рыбы пресных вод России. М.: Госиздат, 536 с.
- Берг Л.С.* 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, С. 466.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М.* 1996. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка. Науч. Тетради. Вып. 3. СПб: ГосНИОРХ–ЗИН РАН, 89 с.
- Богуцкая Н.Г., Насека А.М.* 2004. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изданий КМК, 389 с.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П.* 1998. Statistica – Статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Филинъ, 608 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Матвеев А.Н., Пронин Н.М., Савваитова К.А.* 2006. Памяти Полины Яковлевны Тугариной (04.11.1928 – 18.12.2004) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 2. С. 286–288.
- Дорофеева Е.А.* 1998. Род Хариусы *Thymallus* // *Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России*. Ю.С. Решетников (ред.). М.: Наука. С. 48–50.
- Дорофеева Е.А.* 2002. Род Хариусы *Thymallus* // *Атлас пресноводных рыб России*. Т. 1. Ю.С. Решетников (ред.). М.: Наука. С. 163–169.
- Егоров А.Г.* 1985. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (миноговые, осетровые, лососевые, сиговые, хариусовые, щуковые). Иркутск: Иркутск. книж. изд-во, 361 с.
- Зиновьев Е.А.* 1979. Морфологическая характеристика двух видов хариусов реки Кожим // *Сб. науч. тр. Пермск. лаб. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*. Вып. 2. С. 69–77.
- Зиновьев Е.А.* 2005. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь: Пермский гос. ун-т, 70 с.
- Зиновьев Е.А., Богданов В.Д.* 1976. Окраска и форма спинного плавника хариусов как диагностические признаки // *Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе*. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 254–256.
- Карасев Г.Л.* 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 296 с.
- Книжнин И.Б., Вайс С.Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э.* 2004. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 44. № 1. С. 59–76.
- Книжнин И.Б., Антонов А.Л., Вайс С.Дж.* 2006а. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (*Thymallidae*) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 5. С. 555–562.
- Книжнин И.Б., Вайс С.Дж., Богданов В.Э. и др.* 2006б. О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* (*Thymallidae*) в бассейне озера Байкал // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 1. С. 38–47.
- Книжнин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж.* 2006в. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) реки Лена // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 2. С. 182–194.
- Линдберг Г.У., Таранец А.Я.* 1929. Список рыб Владивостокского государственного музея // *Зап. Владивосток. отд. гос. Рус. географ. о-ва*. Т. 4(21). С. 221–266.
- Майр Э.* 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.
- Макоедов А.Н.* 1987. Межпопуляционные различия и история расселения хариусов *Thymallus*: исследования изменчивости окраски спинного плавника // *Вопр. ихтиологии*. Т. 27. Вып. 6. С. 906–912.
- Макоедов А.Н.* 1999. Родственные отношения хариусов Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК Психология, 108 с.
- Макоедов А.Н., Коротаева О.Б.* 1999. Популяционная фенетика рыб. М.: УМК Психология, 277 с.

- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 368 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Рокицкий П.Ф. 1973. Биологическая статистика. Минск: Вышэйш. шк., 319 с.
- Романов В.И. 2004а. Некоторые особенности изменчивости морфологических признаков у западносибирского хариуса *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Докл. III междунар. конф. Проблемы вида и видообразования. Томск, ТГУ, 20–22 октября 2004 г. С. 107–111.
- Романов В.И. 2004б. К вопросу о диагностике и ареале восточносибирского хариуса – *Thymallus arcticus pallasi* (Valenciennes) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Докл. III междунар. конф. Проблемы вида и видообразования. Томск, ТГУ, 20–22 октября 2004 г. С. 102–106.
- Романов В.И. 2005. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем южного Таймыра. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: Томск. гос. ун-т, 42 с.
- Самуйлов А.Е., Свицкий В.Г. 1976. Список рыб оз. Ханка // Биология рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 87–90.
- Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 1. С. 42–53.
- Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д. 2001. Распространение и биология амурского хариуса (*Thymallus grubii* Dybowski, 1869) на Сахалине // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 269–276.
- Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д., Лежинский С.Н. 2003. Таксономическое положение хариуса (род *Thymallus*) Сахалина и правобережных притоков Нижнего Амура // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 355–367.
- Световидов А.Н. 1936. Европейско-азиатские хариусы (Genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 3. С. 183–301.
- Скурихина Л.А. 1984. Генетическая дивергенция хариусов (род *Thymallus* Cuvier, 1829) Евразии в свете данных молекулярной гибридизации ДНК – ДНК. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 23 с.
- Скурихина Л.А., Медников Б.М., Тугарина П.Я. 1985. Генетическая дивергенция хариусов (*Thymallus*) Евразии и “сети видов” // Зоол. журн. Вып. 1. С. 245–251.
- Таранец А.Я. 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 4. Вып. 2. С. 485–540.
- Тугарина П.Я. 1972. Систематическое положение хариуса (Род *Thymallus*) бассейна р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 3(74). С. 452–463.
- Тугарина П.Я., Дашидоржи А. 1972. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler бассейна р. Дзабахан // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 5(76). С. 843–856.
- Тугарина П.Я., Храмова В.С. 1980. Морфофизиологическая характеристика амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb. // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 4. С. 590–605.
- Тугарина П.Я., Храмова В.С. 1981. К экологии амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb. // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 2. С. 209–222.
- Черешнев И.А. 1994. Таксономическая структура сибирского хариуса Северо-Востока Азии // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб.: ГосНИОРХ. С. 217–221.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 131 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Шатуновский М.И. (ред.). 1983. Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 276 с.
- Шедько С.В. 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 229–249.
- Berg L. 1906. Übersicht der Salmoniden vom Amur-Beckens // Zool. Anz. Bd. 30. S. 395–398.
- Dybowski B.N. 1869. Vorlanfuge Mittheilungen über die Fischfauna des Ononflusses and des Ingoda in Transbaicalien // Verh. zool.-bot. Ges. Vien. Bd. 19. S. 209–222.
- 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.
- 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. Phylogen. and Evol. V. 34. P. 106–115.
- Georgi I. G. 1775. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jahre 1772. Bd.1. Reise von Tomsk bis anden Baikal. St. Petersburg: Kayserliche Akad. Wiss., [v] + 506 s.
- 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 // Proc. 1-st Int. conf. Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, Russia, August 21–26, 2000. V. 5. Pt. 2. Novosibirsk: IC&G. P.180–182.

- Koskinen M.T., Knizhin I., Primmer C.R. et al.* 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.
- Mori T.* 1928. On the fresh water fishes from the Yalu River, Korea, with descriptions of new species // *J. Chosen Nat. Hist. Soc. Keijo.* No. 6. P. 54–71.
- Pivnička K., Hensel K.* 1978. Morphological variation in the genus *Thymallus* Cuvier, 1829 and recognition of the species and subspecies // *Acta Univ. Carolinae-Biologica* 1975–1976. V. 4. P. 37–67.
- 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 drainages // *Biol. J. Linnean Soc.* V. 88. P. 511–525.