

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ СИБИРСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS ARCTICUS* (PALL.) В БАССЕЙНЕ РЕКИ ЛЕНЫ

И. Б. Книжин, А. Ф. Кириллов

Иркутский государственный университет,
Институт прикладной экологии Севера

Представлены новые данные о распространении и морфометрических признаках сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pall.) в водоемах нижнего течения р. Лены. Кроме придельтового пространства, популяции вида обнаружены в ее правых притоках — Тирехтыхе и Восточной Хандыге. Более широкое распространение сибирского хариуса в р. Лене, вероятно, сдерживается прессом автохтонной фауны, представленной еще одним видом рода *Thymallus* — ленским хариусом *Thymallus* sp.

New data on the distribution and morphology of the arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pall.) in the downstream of the Lena River basin are presented. Additionally to the near delta area this species has been found in the Lena right tributaries — the Tirekhtyakh and Eastern Khandyga. More extensive spreading of the arctic grayling is likely restricted owing to the press of the autochthonous fauna which is represented by one more species of *Thymallus* genus — Lena grayling *Thymallus* sp.

Считалось, что бассейн р. Лены от верховьев до дельты населяет подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pall.) — восточносибирский хариус *T. a. pallasii* Val. [1]. Проведенные исследования показали, что на большей части ленского бассейна обитает другая форма — «верхнеленский» или «ленский» хариус (вид находится в стадии описания) — которая по комплексу генетических и фенотипических признаков может рассматриваться в ранге самостоятельного вида [2–4]. К настоящему времени известна лишь приблизительная граница, где у него возможна зона контакта. В последнее время получены новые данные, позволяющие уточнить сведения о распространении сибирского хариуса в водоемах нижнего течения р. Лены и определить степень фенотипических различий его популяций.

Материалом для исследования послужили выборки сибирского хариуса *T. arcticus* (Pall.) из водоемов нижнего течения р. Лена, а именно ее дельты и притоков: Кенгдей, Тюсер, Атырджак, Обитаемая, Тирехтых (оз. Улахан-Кель), Восточная Хандыга (р. Алдан) (рис.).

Для сравнения использованы данные авторов по морфологии сибирского хариуса *T. arcticus* из рек Оленек, Яна, Индигирка и Колыма. Анализ морфометрических признаков проводился по схеме И. Ф. Правдина [5]. Изучались 12 меристических признаков, а также рисунок спинного плавника. Статистическая обработка выполнена с использованием пакетов программ Statistica 5,5A и SPSS 8,0. Достоверность различий оценивали по *t*-критерию, принимая $p \leq 0.001$, а их величину — по коэффициенту CD [6]. Анализ методом главных компонент (PCA) проведен по вариационно-ковариационной матрице.



Распространение сибирского хариуса *Thymallus arcticus* в бассейне р. Лены

Описание особенностей рисунка на спинном плавнике сибирского хариуса р. Лена

Дельта р. Лены и притоки — Кенгдей, Тюсер, Атырджак, Обитаемая. Пятна ало-красного цвета расположены в виде почти параллельных основанию плавника 7–8, иногда более, полос. В его передней части пятна горизонтально вытянуты. По удалению к задней части плавника размер пятен увеличивается, а форма становится овальной. Вокруг пятен имеется матовая окантовка. Некоторые пятна в верхней задней части плавника бывают вытянутой формы в виде коротких вертикальных полос длиной. По верхнему краю плавника проходит узкая кайма того же цвета.

Реки Тирехтях (оз. Улахан-Кель) и Восточная Хандыга. Расположение и форма пятен в передней части плавника такое же, как и у хариусов популяций рек Кенгдей, Тюсер, Атырджак, Обитаемая. В задней части плавника пятна имеют вид узких длинных полос, параллельных лучам.

Сравнительно-морфологический анализ. Сравнение выборок сибирского хариуса р. Лены показало отсутствие у них различий, превышающих формальный подвидовой уровень ($CD=1,28$). Достоверные различия по критерию Стьюдента (t_{st}) по ряду признаков отражают уровень межпопуляционных различий (табл.).

Многомерный анализ, проведенный методом главных компонент (РСА) по комплексу 10 меристических признаков, выборку сибирского хариуса из рек Лена, Индиговка и Колыма показал отсутствие у них заметной дифференциации в пространстве двух первых главных компонент, объясняющих 83,9% общей дисперсии.

Полученные данные об особенностях распространения сибирского хариуса в реке Лене свидетельствуют о пространственной локализации его популяций. Участки нижнего течения р. Лены, где особи этого вида не отмечаются, населяет другая форма — ленский хариус [3]. Таким образом, становится очевидным, что оба вида в бассейне Лены существуют в условиях относительной изоляции друг от друга.

Из представленных материалов видно, что исследованные популяции сибирского хариуса р. Лены по морфологическим признакам однородны, но различаются некоторыми элементами рисунка на спинном плавнике. Изучение особенностей северо-восточных форм вида показало наличие клинальной изменчивости этого сложно-комплексного признака. Рисунок, определявший для аляскинского и камчатского хариусов [2, 7], встречается у популяций, относимых к западносибирскому *T. a. arcticus* и восточносибирскому *T. a. pallasii* подвидам из рек Обь, Енисей, Анабар,

**Морфометрические признаки сибирского хариуса
Thymallus arcticus (Pall.) р. Лена**

Признак	Водоемы						Сравнение	
	В.Хандыга (р. Алдан) <i>n</i> = 31 экз.			Дельта Лены, реки: Кендей, Тюсер, Обитаемая, Атырджак (Нижняя Лена) <i>n</i> = 34/55* экз.				
	<i>M</i> ± <i>m</i>	σ	<i>lim</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	σ	<i>lim</i>	<i>t</i> _{st}	CD
<i>L</i> _{Sm, мм}	200.4±3.8	20.9	172.0–258.0	297.0±5.51	32.1	243.0–371.5	14.44	2.52
<i>ll</i>	86.1±0.46	2.6	82–92	90.9±0.46	3.4	84–98	7.47	1.14
<i>D</i> ₁	9.8±0.19	0.9	8–11	9.5±0.16	1.2	7–12	1.30	0.21
<i>D</i> ₂	13.5±0.17	0.8	12–15	13.9±0.13	0.9	11–15	2.15	0.36
<i>D</i>	23.2±0.17	1.0	21–25	23.4±0.12	0.9	21–26	0.88	0.14
<i>P</i>	14.4±0.16	0.9	13–16	15.2±0.09	0.7	13–17	4.49	0.74
<i>V</i>	9.1±0.04	0.2	9–10	9.5±0.07	0.5	9–11	4.83	0.69
<i>A</i> ₁	3.9±0.09	0.5	3–5	4.0±0.07	0.5	3–5	1.30	0.21
<i>A</i> ₂	9.4±0.10	0.6	8–10	9.1±0.09	0.6	8–11	2.76	0.43
<i>sb</i>	18.9±0.17	1.0	17–21	18.7±0.26	1.5	17–22	0.54	0.09
<i>rb</i>	8.9±0.10	0.6	8–10	8.9±0.08	0.6	8–10	0.20	0.03
<i>vert.</i>	53.1±0.11	0.6	52–54	54.6±0.24	1.8	52–58	5.64	0.79
<i>pc</i>	17.8±0.30	1.7	15–22	17.2±0.40	2.2	13–22	1.14	0.21

Примечание. *L*_{Sm} – длина по Смитту, *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, *pc* – число пилорических придатков. *M* – среднее значение признака, *m* – ошибка средней, σ – среднеквадратическое отклонение, *lim* – пределы варьирования признака.

Лена и Яна. Вариант рисунка плавника «колымского», т. е. восточносибирского хариуса, с длинными полосами на последних межлучевых перепонках, свойственен некоторым популяциям хариусов рек Охотского побережья, р. Индигирка и, как выяснено в ходе наших исследований, правого притока Лены. Расположение и форма пятен на спинном плавнике сибирского хариуса из придельтовой части Лены идентичны таковому у популяций вида из низовьев всех рек, находящихся от нее с запада, а также рек Чукотки, Аляски и Канады.

В качестве переходных форм выступают популяции, населяющие реки Анадырь, Камчатку и Яну. У хариусов из указанных рек на последних межлучевых перепонках есть как овальные пятна, так и полосы разной длины. При

оценке изменчивости рисунка спинного плавника на всем ареале вида можно заметить, что увеличение длины полос на плавнике у его популяций отмечается с запада и востока, соответственно от Урала и Аляски, по направлению к рекам Колыма и Индигирка. Нетрудно заметить, что различия в его вариантах у сибирского хариуса в меньшей степени проявляются у краеарельных восточных и западных популяций. Вышесказанное подтверждает известное мнение [2–3, 8] о нецелесообразности выделения у сибирского хариуса подвидов на этом участке ареала. Такой вывод можно считать вполне обоснованным, исходя из анализа изменчивости меристических признаков, рисунка на плавнике и окраске тела. Что касается пластических признаков, то их изменчивость у

популяций вида характеризуется очень широким диапазоном. В связи с этим их использование для внутривидовой дифференциации операционально вряд ли пригодно.

Как отмечалось выше, популяции вида с «колымским» вариантом рисунка плавника в реке Лене обнаружены лишь в ее правых притоках, имеющих общий водораздел с р. Индигиркой. Данный факт подтверждает сценарий реконструкции палеогеографических событий [9], произошедших в период последнего оледенения (10–115 тыс. лет назад). Проникновение сибирского хариуса с «колымским» вариантом рисунка плавника в бассейн Лены, скорее всего, произошло в результате имевших место временных контактов ее вод с верховьями Индигирки в ледниковый период.

По результатам наших исследований, обитание пространственно изолированных популяций сибирского хариуса в

низовьях Лены, различающихся элементами рисунка на спинном плавнике, говорит о том, что ее контакты с сопредельными участками северных азиатских рек, скорее всего, возникали неоднократно. Локализация популяций этого вида в разных участках нижней Лены и их обитание в условиях ограниченной симпатрии с другим видом — ленским хариусом — указывает на их аллопатрическое происхождение. Их контакт стал возможен после возникновения цепи подпрудных водоемов, связавших друг с другом низовья большинства рек Евразии от Урала до северной части Охотского побережья [4, 8–10]. Причиной того, что сибирский хариус не распространился по всему ленскому бассейну, вероятно, является наличие прессы со стороны аборигенных видов рыб, состав которых сформировался задолго до его появления.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-90611-БНТСа).

Библиографический список

1. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — 4-е изд. — Ч. 1. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — 466 с.
2. Книжин И. Б., Кириллов А. Ф., Вайс С. Дж. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) реки Лена // Вопросы ихтиологии. — 2006. — Т.46. — Вып. 2. — С. 182–194.
3. Weiss S., Knizhin I., Kirillov A., Froufe E. Phenotypic and genetic differentiation of two major phylogeographic lineages of arctic grayling *Thymallus arcticus* in the Lena River, and surrounding Arctic drainages // *Biol. J. of the Linn. Soc.*, 2006. — V. 88. — P. 511–525.
4. Книжин И. Б., Вайс С. Дж. Современные представления о разнообразии статуса хариусов (*Thymallidae*) Евразии // Матер. Междунар. 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, — Хабаровск: Приамурское географ. общ-во, 2007. — С. 103–112.
5. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М.: Пищевая пром-ть, 1966. — С. 376.
6. Майр Э., Линсли Э., Юзингер р. Методы и принципы зоологической систематики. — М.: Иностран. лит-ра, 1956. — 352 с.
7. Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы северо-востока России. — Владивосток, 2002. — 496 с.
8. Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T. Secondary contact between two divergent lineages *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // *J. Fish Biol.*, 2007. — V 71: Supl. C. — P. 371–386.
9. Grosswald M. G. New approach to the ice age paleohydrology of northern Eurasia // *Paleohydrology and Environmental Change* Eds.: Benito G., Baker V. R., Gregory K. J. Wiley and Sons: Chichester, 1998. — P. 199–214.
10. Макоедов А. Н. Родственные отношения хариусов Сибири и Дальнего Востока. — М.: УМК Психология, 1999. — 108 с.