

УДК 597.553.2

НОВЫЙ ВИД ХАРИУСА *THYMALLUS SVETOVIDOVI* SP. NOVA (THYMALLIDAE) ИЗ БАССЕЙНА ЕНИСЕЯ И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ В РОДЕ *THYMALLUS*

© 2009 г. И. Б. Книжин*, С. Дж. Вайс**

* Иркутский государственный университет, Россия

** Институт зоологии, Университет Карла-Франца, Грац, Австрия

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

Поступила в редакцию 23.04.2008 г.

Дано описание нового вида – верхнеенисейского хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. nova, населяющего истоки р. Енисей в Монголии. От других представителей рода *Thymallus* вид отличается элементами окраски тела, рисунка на спинном плавнике, некоторыми морфометрическими признаками, а также генетическими характеристиками. Кроме него, на большей части бассейна Енисея обитает байкальский хариус *T. baicalensis* Dyb., а в его низовьях – сибирский хариус *T. arcticus* (Pall.).

Ранее хариуса, населяющего верхнее течение р. Енисей, а именно его истоки в Монголии, относили к номинативному подвиду сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pall.) (Dulma, 1973; Pivnička, Hensel, 1978; Баасанжав и др., 1983, 1985; Баасанжав, Цэнд-Аюш, 2001). Молекулярно-генетические исследования показали, что на большей части енисейского бассейна обитает не сибирский, а байкальский хариус *T. baicalensis* Dyb.; их симпатрическое обитание и репродуктивная изоляция установлены в низовье р. Енисей (Хантайское озеро) (Weiss et al., 2007). Верхнеенисейский хариус генетически и фенотипически хорошо отличается от обоих указанных выше видов, в связи с чем заслуживает придания ему самостоятельного таксономического статуса (Koskinen et al., 2002; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2007; Книжин, Вайс, 2007). Последовательности митохондриальной ДНК верхнеенисейского, верхнеобского *T. nikolskyi* Kasch. и монгольского *T. brevirostris* Kessl. хариусов на филогенетическом дереве представляют ветви, различающиеся на низком уровне (Froufe et al., 2005). Это обстоятельство можно рассматривать как свидетельство общности их происхождения от формы, населявшей третичные водоемы Монголии до изоляции бассейнов Оби, Енисея и Кобдо в Центральной Азии. Пивничка и Хенсел (Pivnička, Hensel, 1978) пришли к заключению, что хариус из истоков р. Енисей (р. Шишкид Гол) по ряду признаков близок верхнеобскому *T. nikolskyi* и монгольскому *T. brevirostris* хариусам. Тем не менее, верхнеенисейский хариус обладает комплексом диагностических признаков, позволяющих считать его самостоятельным видом, описание которого и является целью данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужила выборка хариусов, отловленных 29.08–01.09.2007 г. в р. Шарга Гол (Шаргын Гол) – 99°41'10" в.д., 51°31'32" с.ш., являющейся северным притоком р. Шишкид Гол¹ (Малый Енисей). Река Шарга Гол берет начало с южного макросклона хребта Большой Саян, вершины которого являются границей, разделяющей Россию и Монголию северо-западнее оз. Хубсугул. Истоки р. Шишкид Гол находятся южнее, на склонах хребта Улан-Тайга. Ее воды текут с юга на север через озера Дархатской котловины, после чего поворачивают на запад и сливаются с реками Белин и Бусийн Гол, образуя р. Кызыл Хем (рис. 1).

Всего в нашем распоряжении было 26 фиксированных в 4%-ном растворе формальдегида половозрелых особей длиной тела по Смитту (L_{sm}) 349–396 мм. Все рыбы подвергнуты полному морфологическому анализу по схеме Правдина (1966) с учетом рекомендаций и модификаций для хариусовых рыб (Световидов, 1936; Тугарина, 1981; Книжин и др., 2004). Оценка признаков осуществлялась одним оператором.

Для сравнительного анализа использованы материалы авторов по морфологии хариусов из водоемов Евразии и Северной Америки. При описании внешних особенностей рыб, кроме морфометрических признаков, учитывали окраску тела, форму и рисунок спинного плавника. Для уточнения ареала просмотрены коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея Московского государственного

¹ Известно несколько вариантов названия этой реки: Шишгед Гол, Шишкид Гол, Шишкед Гол и др.

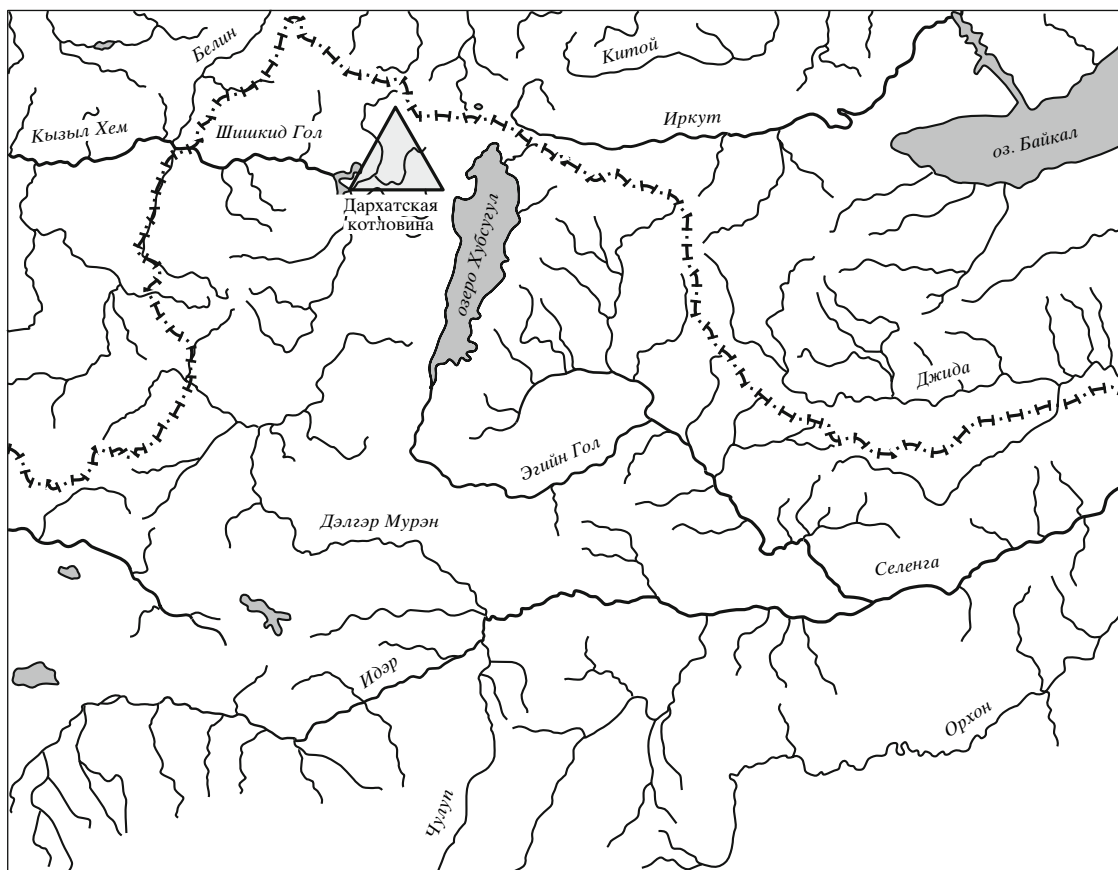


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Место лова хариусов *Thymallus* (р. Шарга Гол) отмечено треугольником.

университета (ЗММУ, Москва) и Музея естественной истории университета им. А. Гумбольдта (Берлин).

Статистическую обработку данных проводили, используя руководства Плохинского (1970) и Рокицкого (1973). Достоверность различий и их величину определяли по *t*-критерию, принимая уровень значимости нуль-гипотезы $p \leq 0.001$, и коэффициенту *CD* (Майр, 1971).

Для принятия решения о таксономическом ранге описываемого вида авторы использовали концепцию линнеевского вида или линнеона (*sensu* Берг, 1948), в основе которой лежат фенетический и генетический критерии (Мина, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Thymallus svetovidovi Knizhin et Weiss sp. nova – верхнеенисейский хариус (рис. 2)

Thymallus arcticus (non Pallas, 1776) – Dulma, 1973: 50 (*partim* – озера Дархатской котловины); Баасанжав и др., 1985: 56 (*partim* – Дархатская котловина, оз. Дод-Цаган-Нур, реки Ширкид Гол, Тенгиз-Гол); Баасанжав, Ценд-Аюш, 2001: 45 (*partim* – Дархатская котло-

вина); Koskinen et al., 2002: 2601, fig. 1 (р. Ширкид); Frolofe et al., 2005: 108, fig. 3 (р. Ширкид).

Thymallus arcticus arcticus (non Pallas, 1776) – Баасанжав и др., 1983: 127 (*partim* – оз. Дод-Цаган-Нур).

Thymallus sp.1 – Kottelat, 2006: 24, 94 (р. Ширкид).

Thymallus sp. – Weiss et al., 2007: 374, fig. 2 (р. Ширкид).

Thymallus sp., верхнеенисейский хариус – Книжин, Вайс, 2007: 108 (р. Ширкид Гол).

Голотип. ЗММУ № P-21992, самец L_{Sm} 374 мм, масса 695 г, возраст 9+, р. Шарга Гол; коллектор К. Ратшан; сентябрь 2007 г. (рис. 2а).

Паратипы. ЗММУ № P-21993 – 2 экз., (1) L_{Sm} 396 мм, масса 870 г, (2) L_{Sm} 357 мм, масса 640 г, собраны вместе с голотипом. Зоологический музей Иркутского государственного университета № P-8 – 23 экз., L_{Sm} 349–395 мм, р. Шарга Гол; коллектор К. Ратшан; сентябрь 2007 г.

Диагноз. ll 73–87, D_1 7–9, D_2 12–15, D 20–23, $vert.$ 50–52, $sb.$ 17–23, pc 19–28.

Тело массивное. Его наибольшая высота составляет 23.3–28.4% L_{Sm} , в среднем 25.6%. Высота головы у затылка от 15.6 до 18.2% L_{Sm} , в среднем 16.9%, ширина лба 6.8–8.2 (6.6)%. Высота хвостового стебля от 7.4 до 8.8% L_{Sm} , в среднем 8.2%, его

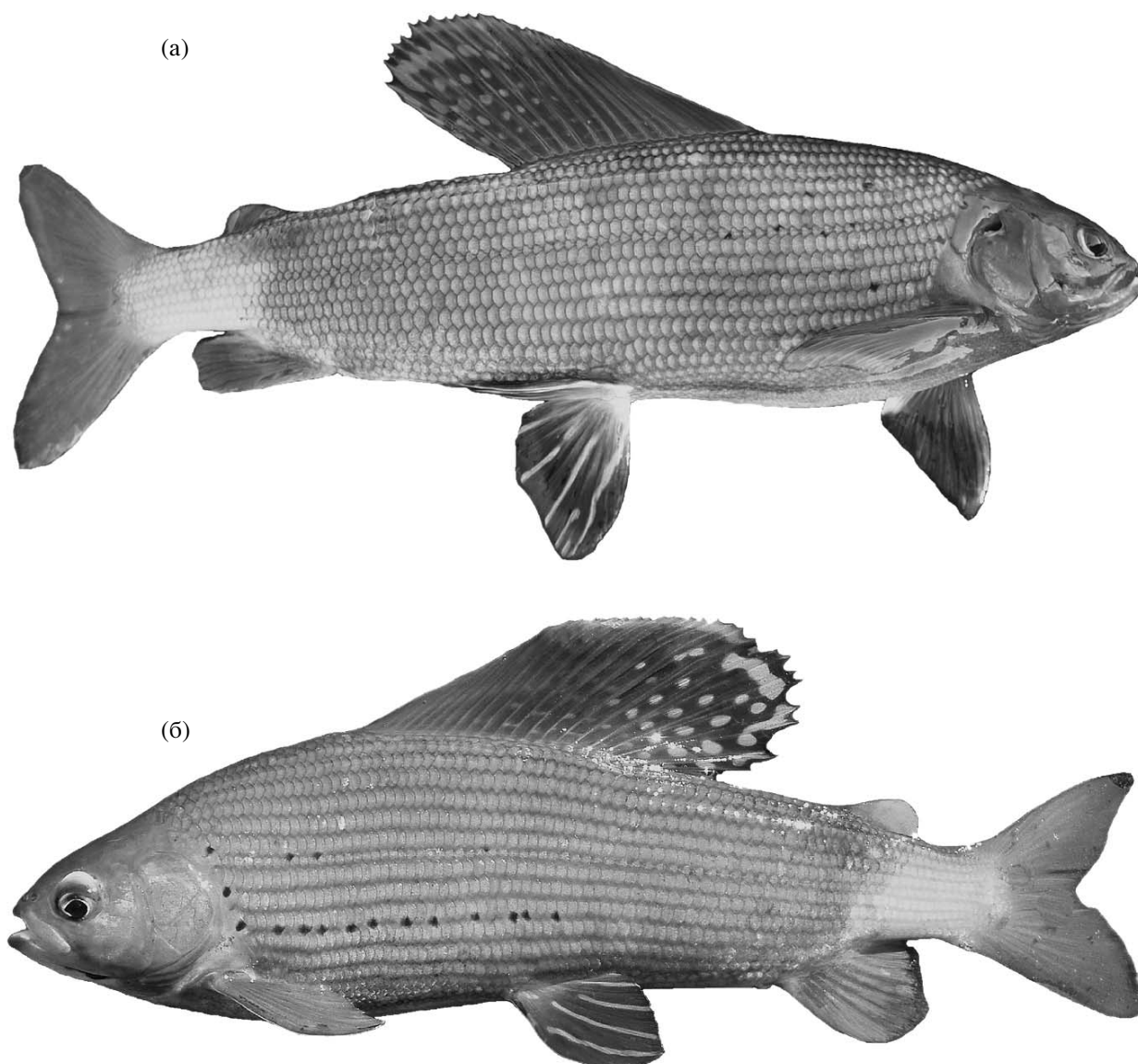


Рис. 2. Верхнеенисейский хариус *Thymallus svetovidovi* sp. n.: а – голотип № P-21992, б – вид под водой. Фото К. Ратшан.

длина 13.4–15.8 (14.8)%. Конец верхней челюсти не заходит за середину глаза. Слабо развитые зубы есть на челюстях и головке сошника. Сочленение нижней челюсти с черепом находится впереди вертикали заднего края глаза.

Чешуйный покров темно-серый с бирюзовым отливом. Хвостовой стебель и основание хвостового плавника яркого желто-оранжевого цвета. Задний край спинного плавника у крупных самцов в сложенном состоянии достигает жирового. Вдоль его основания, по межлучевым перепонкам, проходят от 6 до 9 (в среднем 7) полос из красно-алых пятен. В задней части спинного плавника некоторые из пятен, расположенные ближе к кайме, вертикально или горизонтально вытянуты, изогнуты и сливаются с пятнами со-

седних перепонки, образуя общий извилистый узор. Нижние ряды состоят из отдельных пятен меньшего размера, округлой, овальной или зерновидной формы.

Описание голотипа (рис. 2а). Морфометрические признаки голотипа даны в табл. 1. Тело высокое, массивное. Чешуя крупная, плотно сидящая. Рыло овальное, рот конечный. Верхняя челюсть не заходит за середину глаза. Основной тон окраски тела серовато-черный. Спина темная, однотонная. Брюхо белое. От горла до брюшных плавников проходят 2 слабо выраженные параллельные буровато-желтые полосы. Жаберные лучи с желтоватым оттенком. За жаберной крышкой до основания 7-го неразветвленного луча спинного плавника по боку разбросаны 8 мел-

Таблица 1. Пластические и меристические признаки верхнеенсейского хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. nova р. Шарга Гол

Признаки	Голотип	Паратипы ($n = 25^*$)			
		M	m	σ	пределы варьирования
L_{Sm} , мм	374.0	369.8	2.63	13.39	349.5–396.3
Пластические признаки В % L_{Sm}					
l_1	94.9	94.5	0.09	0.46	93.3–95.2
l_2	77.6	77.2	0.18	0.89	75.5–78.9
ao	7.1	6.4	0.09	0.46	5.2–7.1
o	4.5	4.3	0.06	0.31	3.6–5.0
f	10.5	10.2	0.07	0.37	9.5–11.0
c	20.2	19.5	0.13	0.64	18.5–21.0
cH	16.9	16.9	0.11	0.58	15.6–18.2
ch	11.7	11.2	0.14	0.72	10.0–12.5
io	6.9	6.6	0.09	0.43	6.0–8.2
lmx	5.6	5.6	0.05	0.26	5.1–6.0
i/lmx	2.0	2.0	0.03	0.14	1.8–2.3
lmd	9.6	9.6	0.08	0.40	8.9–10.4
H	25.1	25.6	0.24	1.24	23.3–28.4
h	8.1	8.2	0.09	0.43	7.4–8.8
w	12.4	11.4	0.19	0.97	9.2–13.6
aD	35.0	35.0	0.22	1.11	33.0–37.0
pD	40.9	39.6	0.26	1.32	37.8–42.1
aA	69.1	71.5	0.34	1.75	67.9–74.5
aV	46.4	46.9	0.27	1.39	44.9–49.4
lp	15.5	14.8	0.12	0.61	13.4–15.8
PV	29.3	29.5	0.25	1.26	27.3–31.6
VA	24.5	26.2	0.33	1.66	23.2–30.3
lD	25.9	24.1	0.27	1.39	21.1–27.1
hD_1	11.7	11.3	0.18	0.92	9.1–12.9
hD_2	22.4	20.2	0.45	2.31	16.8–24.4
lA	9.7	9.5	0.14	0.73	8.6–10.9
hA	11.5	12.3	0.24	1.23	10.6–14.8
lP	17.9	17.6	0.19	0.96	15.5–19.9
lV	19.5	18.3	0.18	0.94	17.0–21.1
В % c					
ao	35.1	32.7	0.39	1.97	28.1–35.8
o	22.3	22.3	0.25	1.27	18.6–24.8
f	52.1	52.2	0.30	1.51	49.1–55.0
cH	83.8	87.1	0.56	2.86	81.4–92.1
ch	58.3	57.4	0.60	3.06	50.7–61.9
io	34.2	34.1	0.46	2.36	31.0–41.4
lmx	27.8	28.7	0.18	0.92	26.9–30.5
i/lmx	9.8	10.3	0.15	0.76	9.1–11.8
lmd	47.7	49.2	0.32	1.63	46.4–51.4

Таблица 1. Окончание

Признаки	Голотип	Паратипы (<i>n</i> = 25*)				
		<i>M</i>	<i>m</i>	σ	пределы варьирования	
Меристические признаки						
<i>ll</i>	85	82.2	0.58	2.97	73–87	
<i>D</i> ₁	9	7.9	0.12	0.62	7–9	
<i>D</i> ₂	13	13.7	0.15	0.77	12–15	
<i>D</i>	22	21.6	0.15	0.74	20–23	
<i>P</i>	15	14.8	0.10	0.53	13–16	
<i>V</i>	10	10.0	0.05	0.28	9–11	
<i>A</i> ₁	5	4.1	0.08	0.42	3–5	
<i>A</i> ₂	8	9.2	0.13	0.66	8–10	
<i>sb.</i>	19	19.0	0.23	1.18	17–23	
<i>rb.</i>	10	8.7	0.12	0.59	8–10	
<i>vert.</i>	–	51.0	0.16	0.75	50–52	
<i>pc</i>	–	23.9	0.58	2.80	19–28	

Примечание. *L*_{Sm} – длина по Смитту, *l* – длина до конца чешуйного покрова, *l*₂ – длина туловища, *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, *io* – ширина лба, *lmx* – длина верхней челюсти, *ilmx* – 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* – антевентральное расстояние, *lp* – длина хвостового стебля, *PV* – пектоанальное расстояние, *VA* – вентроанальное расстояние, *ID* – длина основания спинного плавника, *hD*₁ – высота передней части спинного плавника, *hD*₂ – высота задней части спинного плавника, *IA* – длина основания анального плавника, *hA* – высота анального плавника, *IP* – длина грудного плавника, *IV* – 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 уростиля, *pc* – число пилорических придатков; *M* – среднее значение показателя, *m* – его ошибка, σ – среднеквадратическое отклонение. * – число позвонков и пилорических придатков просчитано у 23 особей.

ких черных пятнышек разной формы, диаметром 1–3 мм. Выше брюшных плавников, ниже боковой линии чешуя имеет слабый красноватый оттенок. Хвостовой стебель и основание хвостового плавника яркого желто-оранжевого цвета. Спинной плавник большой, в сложенном состоянии достигает жирового. Его верхний край широкий, овальный. Рисунок на спинном плавнике в виде нескольких рядов красно-алых пятен различной формы. В его передней части плохо различимые пятна есть только у основания в виде 3–4 узких горизонтальных полос, а в задней – их число увеличивается до 7. Ближе к середине плавника пятна становятся округлыми по форме и хорошо заметными. Пятна верхнего ряда самые крупные, неправильной формы, вертикально и горизонтально вытянутые. Их края растягиваются на соседние межлучевые перепонки, иногда сливаются с каймой, создавая подобие сплошной широкой извилистой полосы. Ряды, расположенные ниже, сформированы из овальных пятен меньшего размера с узкой матовой окантовкой. Вдоль лучей брюшных плавников проходят 4 полосы красно-

бордового цвета. Между 1-й и 2-й полосой есть дополнительная укороченная полоса того же цвета. Жировой плавник большой, лилового цвета. Грудные плавники однотонные, желтовато-серые.

Этимология. Вид назван в честь известного исследователя хариусовых рыб Евразии Анатолия Николаевича Световидова.

Описание вида (составлено по типовым экземплярам хариуса из р. Шарга Гол). Подробно морфометрические признаки приводятся в табл. 1. Часть из них дается в диагнозе.

Помимо особенностей морфологии и окраски, упомянутых в диагнозе, вид характеризуется еще рядом признаков. Межглазничное расстояние в 2 раза меньше длины головы, а заглазничный отдел составляет чуть меньше ее половины. Рот конечный. Постдорсальное расстояние примерно на 10–15% больше антедорсального. Задняя часть спинного плавника у особей обоих полов выше передней. Длина его основания в среднем составляет 1/4 *L*_{Sm}. Грудные плавники чуть короче брюшных. Последние не достигают переднего

края основания анального плавника. Хвостовой стебель укороченный и широкий.

Верхняя часть головы и спина почти черные. На нижней челюсти есть хорошо различимое овальное черное пятно. Жаберная крышка стального цвета с легким бирюзово-фиолетовым отливом. Нижняя челюсть светлее верхней. Язык светлый. Низ брюха белый. От горла до основания брюшных плавников проходят 2 параллельные полосы грязно-бурого цвета с желтоватым оттенком. У большинства особей по бокам тела в его передней части разбросаны мелкие черные пятнышки (до 23, в среднем 5) диаметром от 1 до 3 мм. Одно или два таких пятна иногда есть и на заднем крае жаберной крышки. На теле некоторых рыб черных пятен нет. Над основанием брюшных плавников (не выше боковой линии) чешуя имеет слабый красноватый оттенок.

Общий фон спинного плавника темный. По его верхнему краю проходит красно-алая кайма. В передней части она узкая, к середине плавника ее ширина может увеличиваться в 3–5 раз, после чего снова сужается. На передней части плавника, у его основания, пятна мелкие, горизонтально вытянутые, расположены в виде 3–4 рядов. Верхняя передняя часть плавника от пятен свободна. Ближе к средним лучам пятна становятся крупнее, а число их рядов увеличивается. Брюшные плавники темно-серого цвета с 4–5 красно-бордовыми полосами, проходящими вдоль лучей. Жировой плавник относительно большой, темно-лилового цвета с бордовым отливом. Грудные плавники желтовато-серые. Анальный плавник у основания желто-оранжевый, а его края – желтовато-красные (рис. 2а, 2б)

Сравнительные замечания. Исследование изменчивости последовательностей митохондриальной ДНК показало, что верхнеенисейский, верхнеобский *T. nikolskyi* и монгольский *T. brevirostris* хариусы, отличаясь друг от друга на относительно низком уровне дивергенции, на филогенетическом дереве составляют близкие ветви. В свою очередь, они значительно удалены от ветвей, представляющих сибирского *T. arcticus*, и в меньшей степени байкальского *T. baicalensis* хариусов (Koskinen et al., 2002; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2007).

Комплекс диагностических признаков, отличающих новый вид хариуса *T. svetovidovi* sp. n., от других представителей рода *Thymallus* довольно широк, он включает: окраску тела, рисунок спинного плавника, а также некоторые морфометрические признаки.

У верхнеенисейского хариуса, в отличие от сибирского, над брюшными плавниками отсутствует ярко красное пятно, а хвостовой стебель и основание хвостового плавника желто-оранжевые, а не красно-бордовые, как у ряда известных видов и подвидов рода *Thymallus*. Данная особенность в

окраске тела верхнеенисейского хариуса также была отмечена Пивничкой и Хенселом (Pivnička, Hensel, 1978) у хариусов из р. Шишкид Гол, притоком которой является р. Шарга Гол. Кроме того, на спинном плавнике нового вида пятна верхнего ряда имеют неровные очертания и, сливаясь друг с другом, образуют извилистую полосу. Напротив, у сибирского хариуса пятна соседних перепонки не соединяются друг с другом. В отличие от других представителей рода (кроме сибирского хариуса) у верхнеенисейского хариуса на спинном плавнике больше пяти рядов, состоящих из пятен различного размера и формы.

Новый вид хариуса существенно отличается (коэффициент различия *CD* превышает формально подвидовой уровень 1.28) от симпатричного с ним в части енисейского бассейна сибирского хариуса (включая популяции из рек арктического побережья Евразии и Северной Америки) по 5 пластическим (*cH, ch, io, lmd, H, aD*) и 4 меристическим (*D₁, V, vert., pc*) признакам. От второго симпатричного вида – байкальского хариуса, населяющего основную часть Ангаро-Енисейского бассейна и оз. Байкал с притоками (Книжин и др., 2006; Weiss et al., 2007), верхнеенисейский хариус отличается на формально подвидовом уровне по 8 пластическим (*cH, H, h, lp, lD, hD₂, lP, lV*) и 3 меристическим (*ll, vert., pc*) признакам, а от косоогольского хариуса *T. baicalensis nigrescens* Dor.² из оз. Хубсугул – по 9 пластическим (*cH, H, h, pD, lp, lD, hD₂, lP, lV*) и 6 меристическим (*ll, D₂, D, V, sb., vert.*) признакам. В последнем случае выявлен хиатус по 5 характеристикам (*H, pD, hD₂, lV, vert.*).

В отличие от верхнеобского и монгольского хариусов у всех особей верхнеенисейского хариуса высота задней части спинного плавника заметно больше высоты его переднего края. В свою очередь монгольский хариус отличается от других таксонов рода *Thymallus* тем, что только у него сочленение нижней челюсти с черепом находится позади вертикали заднего края глаза, а зубы, кроме челюстей, есть на сошнике и небе. В отличие от нового вида у монгольского и верхнеобского хариусов в окраске тела полностью отсутствуют красные и желто-оранжевые тона. По коэффициенту *CD* от верхнеобского хариуса верхнеенисейский отличается 7 пластическими (*o, cH, H, w, lP, hD₂, lV*) и 2 меристическим признакам (*D₂, D*), а от монгольского – 12 пластическими (*cH, ch, lmd, H, h, pD, lp, PV, lD, hD₂, lP, lV*) и 4 меристическими (*D₁, D₂, D, rb.*) признакам. В сравнении с монгольским хариусом хиатус выявлен по

² Данные молекулярно-генетического и морфологического анализов позволяют рассматривать косоогольского хариуса в статусе подвида байкальского хариуса (Книжин, Вайс, 2007).

Таблица 2. Некоторые морфометрические признаки видов и подвидов хариусов *Thymallus* (над чертой – среднее значение признака, под чертой – пределы его изменчивости; *n* – число рыб, у которых проведена оценка пластических/меристических признаков)

Признаки	<i>T. tugariae</i> <i>n</i> = 76/93	<i>T. grubii grubii</i> <i>n</i> = 122/138	<i>T. grubii flavomaculatus</i> <i>n</i> = 67/67	<i>T. burejensis</i> <i>n</i> = 33/34	<i>T. brevivostrius</i> <i>n</i> = 57/61	<i>T. thymallus</i> <i>n</i> = 158/154	<i>T. nikolskyi</i> <i>n</i> = 40/40	<i>T. baicalensis</i> (черный) <i>n</i> = 248/248	<i>T. baicalensis</i> (белый) <i>n</i> = 41/41	<i>T. baicalensis nigrescens</i> <i>n</i> = 35/35	<i>T. arcticus</i> <i>n</i> = 167/236
<i>L</i> _{Sm} , мм	150–274	132–303	160–324	153–348	188–665	202–426	144–293	207–428	242–408	233–333	172–430
<i>cH</i>	16.0 13.5–17.4	14.6 13.4–16.6	15.1 13.2–17.1	15.6 13.0–16.7	14.1 12.1–18.0	14.6 13.0–16.7	15.5 14.1–16.6	14.2 12.1–16.7	14.4 13.6–15.4	13.9 12.6–17.1	13.9 12.0–16.6
<i>io</i>	5.8 4.8–7.7	5.8 4.8–7.4	5.5 4.5–6.2	5.6 5.0–6.2	5.9 3.8–7.6	5.5 4.5–6.7	6.1 5.5–6.7	6.0 4.7–7.2	6.1 5.3–6.8	6.0 5.5–7.8	5.5 4.6–7.2
<i>H</i>	22.8 19.8–25.8	19.5 16.9–21.8	21.4 18.3–25.5	23.6 21.5–25.7	19.9 16.6–23.5	22.0 18.9–26.8	22.7 20.1–26.6	20.0 16.3–25.0	21.7 17.7–24.6	18.3 16.2–19.8	20.3 16.7–24.1
<i>h</i>	7.4 6.8–8.3	6.5 6.0–7.3	7.1 6.2–8.0	7.6 6.9–8.3	6.6 5.5–7.7	7.3 6.3–8.2	7.6 7.1–8.4	6.5 4.4–7.7	6.3 5.8–6.7	6.5 6.0–7.2	7.5 6.2–8.8
<i>aD</i>	28.6 26.2–31.9	31.4 27.7–34.5	29.3 27.1–30.9	31.6 29.8–33.5	33.9 30.6–37.1	33.8 31.1–37.3	33.6 30.8–35.7	34.9 32.0–39.0	35.3 33.1–37.6	34.1 31.5–36.3	31.1 28.2–34.3
<i>pD</i>	40.1 37.3–43.7	43.1 39.4–46.1	43.2 39.4–45.4	41.1 38.0–44.2	45.3 42.1–48.7	41.4 38.0–45.4	41.0 38.6–44.2	42.1 36.5–47.3	43.2 39.9–45.6	44.8 42.4–48.0	40.9 36.8–45.7
<i>lp</i>	17.1 14.0–19.5	17.5 15.7–19.6	17.8 15.6–19.7	16.5 15.0–18.3	17.1 14.4–20.0	15.9 13.8–18.9	17.1 14.9–19.0	17.0 14.3–19.3	16.8 15.4–18.3	17.4 15.5–19.2	16.0 14.0–18.8
<i>hd</i> ₂	16.8 11.3–24.5	11.5 6.7–22.7	13.3 8.3–23.7	14.9 9.5–21.0	8.4 6.1–10.6	13.6 8.1–23.1	9.2 6.9–15.4	11.5 6.2–22.9	7.0 5.7–9.7	9.4 6.9–12.2	19.2 9.2–37.0
<i>IP</i>	16.5 14.9–18.3	15.3 13.9–17.1	15.7 13.6–17.5	17.8 14.8–19.0	14.7 12.5–16.3	15.1 12.0–17.3	16.2 14.3–17.6	15.8 13.3–17.9	13.7 12.8–14.8	15.6 13.6–17.0	16.1 13.6–19.6
<i>cH</i>	83.6 76.1–91.5	74.4 66.8–81.3	79.3 69.6–89.0	82.3 68.1–89.9	67.9 57.7–83.5	76.3 65.3–88.4	80.6 73.0–89.1	73.4 65.9–85.2	74.4 67.1–80.0	70.8 63.5–87.7	74.2 62.9–87.5
<i>io</i>	30.4 26.3–38.9	29.8 26.1–35.5	29.1 23.6–32.9	29.4 26.4–33.6	28.6 16.7–34.0	29.0 24.1–34.9	31.9 28.5–36.2	31.1 26.1–36.1	31.7 27.4–35.2	30.7 28.3–39.8	29.4 23.1–36.6
<i>rb.</i>	9.7 8–11	9.7 8–12	9.4 8–11	8.7 8–10	10.0 9–11	9.3 7–11	9.3 9–10	9.4 7–11	10.2 9–12	9.3 8–10	8.8 7–10
<i>vert.</i>	51.9 48–55	54.0 48–57	53.8 50–57	52.4 51–54	51.1 49–57	51.9 50–55	52.5 50–55	55.4 50–60	55.0 52–58	55.3 54–57	54.1 51–59

Примечание. Обозначения признаков как в табл. 1. *T. tugariae* – реки Анной (бассейн нижнего течения р. Амур), Хунмакта (северо-западный Сахалин); *T. grubii grubii* – реки Ингода, Онон (бассейн верхнего течения р. Амур), р. Умалта-Макит (верховья р. Л. Бурей); *T. grubii flavomaculatus* – реки Анной, Мерек (бассейн нижнего течения р. Амур), Буга, Богчи, Колпи (Татарский пролив); *T. burejensis* – р. Умалта-Макит (верховья р. Л. Бурей); *T. brevivostrius* – озеро Хох Нур, Хогон Нур, Хурган Нур, Толбо Нур, верховья р. Кобдо (Центрально-Азиатский бассейн, Монголия); *T. thymallus* – реки Обир, Гурк, Мур, Гайл, Инн, Соца, Линьон, Анс, Рейн (бассейны Черного и Адриатического морей); *T. nikolskyi* – реки Бия, Башкаус, Телдеекое озеро (бассейн верхнего течения р. Обь); *T. baicalensis* (черный хариус) – оз. Байкал, Иркутское водохранилище, верховья рек Ока, Нижняя Тунгуска и Фокина (Ангаро-Енисейский бассейн); *T. baicalensis* (белый хариус) – оз. Байкал, р. Селенга; *T. baicalensis nigrescens* – оз. Хубеугул (Монголия); *T. arcticus* – низовья рек Лена и В. Хандыга (Алдан-Лена), реки Анабар, Яна, Индигирка, Колыма, Пенжина (бассейны Восточно-Сибирского моря и моря Лаптевых), Улья, Урак, Радуга (бассейн Охотского моря), р. Биг Хол (бассейн р. Миссури).

3 признакам (pD , hD_2 , IV), а с верхнеобским – по одному (hD_2).

В отличие от амурских таксонов у нового вида между рядами чешуй нет полос из желто-бурых или черных пятен. У верхнеенисейского хариуса с номинативным подвидом амурского хариуса *T. g. grubii* зарегистрированы различия, превысившие формальный подвидовой уровень, по числу лучей в брюшном плавнике с хиатусом по наибольшей высоте тела и высоте головы у затылка, а с желтопятнистым хариусом *T. g. flavomaculatus* – по общему числу лучей в спинном плавнике с хиатусом по антедорсальному расстоянию. С нижеамурским хариусом *T. tugarinae* Knizh. et al. верхнеенисейский по коэффициенту CD различается 9 пластическими ($o, f, ch, io, H, h, aD, lp, lD$) и 2 меристическими признаками (D, pc) с хиатусом по антедорсальному расстоянию, а с бурейским *T. burejensis* Ant. 10 пластическими (f, cH, io, aD, lp, hD_2) и одному меристическому (D) признакам.

В отличие от верхнеенисейского хариуса и других видов европейский хариус *T. thymallus* (L.) имеет удлиненное рыло, почти полунижний рот и рисунок спинного плавника, состоящий из мелких и крупных пятен, а также широких полос на последних межлучевых перепонках. У верхнеенисейского и европейского хариусов различия, превышающие подвидовой уровень, установлены по 10 пластическим ($f, cH, ch, io, lmd, H, h, hD_2, lP, lV$) и 2 меристическим ($V, rb.$) признакам.

Верхнеенисейский и бурейский хариусы отличаются от всех известных таксонов рода *Thymallus* в среднем большей длиной грудных плавников и меньшим числом жаберных лучей, а в сравнении с монгольским хариусом у них относительно меньше позвонков (без уростиля). Верхнеенисейский и нижеамурский хариусы имеют относительно короткие постдорсальное расстояние и длину хвостового стебля. Верхнеенисейский и байкальский хариусы по сравнению с другими таксонами рода характеризуются в среднем большей величиной антедорсального расстояния (табл. 2).

Таким образом, новый вид – *T. svetovidovi* sp. n., кроме генетических характеристик, обладает комплексом специфических признаков, включающих: желто-оранжевые хвостовой стебель и основание хвостового плавника, рисунок на спинном плавнике, в среднем большую высоту головы у затылка, ширину межглазничного расстояния, наибольшую и наименьшую высоту тела, а также высоту задней части спинного плавника.

На основании некоторых из указанных признаков можно составить ключ, позволяющий дифференцировать верхнеенисейского хариуса от симпатричных с ним в енисейском бассейне байкальского *T. baicalensis* и сибирского *T. arcticus* хариусов, а также от филогенетически

близких ему таксонов – монгольского *T. brevirostris* и верхнеобского *T. nikolskyi* хариусов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ХАРИУСОВ *THYMALLUS* ВЕРХНЕЙ ОБИ, АНГАРО-ЕНИСЕЙСКОГО И БАЙКАЛЬСКОГО БАССЕЙНОВ

1(2) Зубы имеются на головке и рукоятке сошника, а также на небе. Сочленение нижней челюсти с черепом находится позади заднего края глаза.....

Thymallus brevirostris – монгольский хариус

2(1) Зубы на рукоятке сошника и небе отсутствуют. Сочленение нижней челюсти с черепом находится впереди заднего края глаза.

3(6) На спинном плавнике не более 5 рядов пятен разного размера и формы.

4(5) Рисунок на спинном плавнике состоит из 4–5 относительно ровных полных рядов, состоящих из красно-алых пятен овальной формы, не соединяющихся друг с другом и узкой каймой, проходящей по верхнему краю плавника. Высота задней части спинного плавника у особей обоих полов равна или меньше его высоты в передней части. Окраска тела однотонная, серебристая. Число чешуй в боковой линии 76–91 (81). Число разветвленных лучей в спинном плавнике 14–18 (15).....

...*Thymallus nikolskyi* – верхнеобский хариус

5(4) Рисунок на спинном плавнике состоит из 3–4 неполных рядов пятен, сконцентрированных в его задней части. Некоторые из пятен верхнего ряда сливаются с каймой, проходящей по верхнему краю плавника, образуя широкие и короткие полосы, достигающие середины лучей. Высота задней части плавника у самцов обычно больше высоты его передней части. Окраска тела варьирует от воронено-серой до почти черной, над брюшными плавниками есть бледно-алое или красное крупное пятно. Число чешуй в боковой линии 80–110 (97). Число разветвленных лучей в спинном плавнике 10–15 (13).....

...*Thymallus baicalensis* – байкальский хариус

6(3) На спинном плавнике более 5 рядов пятен.

7(8) Хвостовой стебель и основание хвостового плавника красно-бордового цвета. Над брюшными плавниками есть крупное пятно неправильной формы того же цвета. Высота головы у затылка 12.0–16.6(14.0)%, антедорсальное расстояние 28.2–34.3(31.1)% L_{sm}

.....*Thymallus arcticus* – сибирский хариус

8(7) Хвостовой стебель и основание хвостового плавника желто-оранжевого цвета. Над брюшными плавниками чешуя может иметь легкий красноватый оттенок. Высота головы у затылка 15.6–18.2(17.0)%, антедорсальное расстояние 33.0–37.0(35.0)% L_{Sm} *Thymallus svetovidovi* sp. n. – **верхнеенисейский хариус (хариус Световидова)**

Распространение. Ареал вида требует уточнения. Населяет верхнее течение р. Енисей в Монголии и, вероятно, Туве. Две особи из р. Конуй (приток р. Абакан, верховья Енисея в Хакасии)³, исследованные методами молекулярной генетики, по митохондриальной ДНК оказались близки хариусам из р. Шишкид Гол (по нашим неопубликованным данным). С высокой вероятностью можно ожидать обнаружение локальных популяций верхнеенисейского хариуса на водоразделах Енисея с реками Селенга (бассейн оз. Байкал) и Ока (бассейн верхнего течения р. Ангара).

В нашем распоряжении также имеется фото хариуса из верховьев р. Боршоо Гол (северо-западный приток оз. Увс Нур). Рисунок на спинном плавнике этой особи очень близок таковому верхнеенисейского хариуса. По мнению Голубцова (ИПЭЭ РАН), обитание хариусов в этом притоке может являться результатом интродукции.

Биология. Биология вида практически не изучена. Краткие сведения о хариусах из верховьев р. Енисей в Монголии (оз. Дод Цаган Нур, Шишкид Гол) представлены в монографии Баасанжав с соавторами (1985). Однако, как было выше отмечено, авторы упомянутой работы таксономически не разделяли хариусов верхнего течения Селенги и верховьев Енисея, принимая их за номинативный подвид сибирского хариуса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность К. Ратшану (С. Ratschan, Австрия) за сбор, фиксацию и фото выборки верхнеенисейского хариуса р. Шарга Гол; Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ) и М.В. Мине (ИБР РАН) за замечания и советы, полученные в процессе подготовки рукописи; Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ), А.В. Балущкину, Н.Г. Богущкой, А.М. Насеке (ЗИН РАН) за возможность ознакомления с музейными коллекциями хариусов и консультации; Ю.Ю. Дгебуадзе, А.Н. Гунину (ИПЭЭ РАН), Ю.В. Слынько (ИБВВ РАН), М. Эрдэнебату (Институт геоэкологии, АН Монголии), С.С. Алексееву (ИБР РАН) за всемерное содействие в исследованиях; М. Коттла (М. Kottelat, European Ichthy-

ological Society, Швейцария) за предоставленное фото хариуса из р. Боршоо Гол.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты РФФИ-БНТС № 06-04-90611 и РФФИ-Монголия № 07-04-90113) и Института Зоологии университета Карла-Франца г. Грац, Австрия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баасанжав Г., Цэнд-Аюш Я. 2001. Монгол орны загас. Улаанбаатар: Улаанбаатар Хот, 180 с.
- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Семейство Хариусовые Thymallidae // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.И. Шатуновский (ред.). М.: Наука. С. 124–132.
- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1985. Семейство Хариусовые Thymallidae // Экология и хозяйственное значение рыб МНР. М.И. Шатуновский (ред.). М.: Наука. С. 49–69.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Книжин И.Б., Вайс С.Дж. 2007. Современные представления о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (Thymallidae) Евразии // Мат-лы междунар. научно-практ. конф. Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири, посвящ. 20-летию организ. Буринского гос. природ. заповед. 10–12 августа 2007 г., п. Чегдомын. Хабаровск: Приамурск. геграф. о-во. С. 103–112.
- Книжин 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.
- Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Сушник С. 2006. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*, Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 442–459.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 454 с.
- Мина М.В. 2007. Виды – идеальные, реальные и выделяемые по соглашению // Сб. тр. Зоол. муз. Моск. гос. ун-та. Т. 58. С. 305–317.
- 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.
- Световидов А.Н. 1936. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 3. С. 183–301.
- Тугарина П.Я. 1981. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука, 281 с.
- Dulma A. 1973. Zur Fishfauna der Mongolei // Mitt. Zool. Mus. Berlin. Bd. 49. H. 1. S. 49–67.

³ Пробы от хариусов из р. Конуй для проведения молекулярно-генетического анализа получены от С.С. Алексеева (ИБР РАН).

- 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 constrains and broad-scale Eurasian phylogeography // *Mol. Phylogen. and Evol.* V. 34. P. 106–117.
- 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.
- Kottelat M.* 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. World Bank Rept. (NEMO). Wash. DC, 103 p.
- 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., Romanov V., Kopun T.* 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // *J. Fish Biol.* V. 71. Suppl. C. P. 371–386.