

УДК 597.553.2. 574.91

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХАРИУСА *THYMALLUS THYMALLUS* (THYMALLIDAE) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2021 г. В. И. Пономарев¹, *, А. Б. Захаров¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН – ИБ Коми НЦ УрО РАН,
Сыктывкар, Россия

*E-mail: ponomarev@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 10.02.2020 г.

После доработки 28.05.2020 г.

Принята к публикации 29.05.2020 г.

Изучены распространение и некоторые особенности экологии европейского хариуса *Thymallus thymallus* крайнего Европейского Северо-Востока России. Во многих водных системах этого региона сохраняется близкое к естественному состояние вида. Выявлена существенная экологическая и генетическая разнокачественность популяций. По соотношению частот генотипов полиморфной двухаллельной системы трансферринов сыворотки крови популяции хариуса речной системы Печоры можно объединить в два кластера – уральский и тиманский, которые отличаются от группировок Кольского п-ова. Предполагается, что широкий спектр экологических условий разных ландшафтных комплексов обеспечивает успешное существование всего видового разнообразия европейского хариуса северо-востока европейской части России.

Ключевые слова: европейский хариус *Thymallus thymallus*, распространение, полиморфизм, рост, особенности экологии, трансферрины, Европейский Северо-Восток России.

DOI: 10.31857/S0042875221010136

Европейский хариус *Thymallus thymallus* широко распространён: его ареал простирается от Британских о-вов и Франции на западе до Полярного и Приполярного Урала на востоке, от Скандинавии и Большеземельской тундры на севере до Балканского п-ова и Южного Урала на юге (Анацкий, 1996; Новоселов, 2000; Зиновьев, 2007; Богданов, Мельниченко, 2010; Рыбы ..., 2010; Аськеев и др., 2016). В последние десятилетия этот вид стал редким во многих западноевропейских странах: здесь он отнесён к числу исчезающих и подлежит особой охране (Northcote, 1995; Persat, 1996; Koskinen, Primmer, 2001; Uiblein et al., 2001; Carlstein, 2004; Fieseler, Wolter, 2006; Maire et al., 2017). Популяции европейского хариуса р. Урал и верховьев Волги включены в Красную книгу Российской Федерации. Вид занесён в Красные книги целого ряда субъектов Российской Федерации (Вологодской, Ивановской, Костромской, Оренбургской, Челябинской, Ярославской областей, Пермского края, республик Марий Эл и Татарстан).

При этом в большинстве бассейнов рек северо-востока европейской части России европейский хариус играет важную роль в рыбной части водных сообществ (Сидоров, Решетников, 2014). В частности, на Южном, Среднем и Северном

Тимане его доля в промысловой части рыбного населения составляет 24–96% (Захаров, Бознак, 2019). Хариус наряду с гольяном *Phoxinus phoxinus* является одним из доминирующих в лососёвых реках Европейского Севера России (Мартынов, 2007). Однако биология вида в этой чрезвычайно обширной части его ареала изучена весьма фрагментарно (Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Зиновьев, 1979, 2007; Анацкий, 1996; Пономарев и др., 1998; Павлов и др., 2000; Коротчаева, 2003; Скоринова и др., 2014; Захаров, Бознак, 2019). Между тем актуальность подобного рода информации трудно переоценить с позиций назревшей необходимости разработки комплекса мероприятий по сохранению и восстановлению многочисленных популяций вида, подверженных риску исчезновения.

Цель работы – изучить распространение, структуру популяций и особенности экологии европейского хариуса в горных и равнинных реках и озёрах крайнего Европейского Северо-Востока России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 1979–2019 гг. в бассейнах рек Печора, Мезень, Северная Двина, а также во-

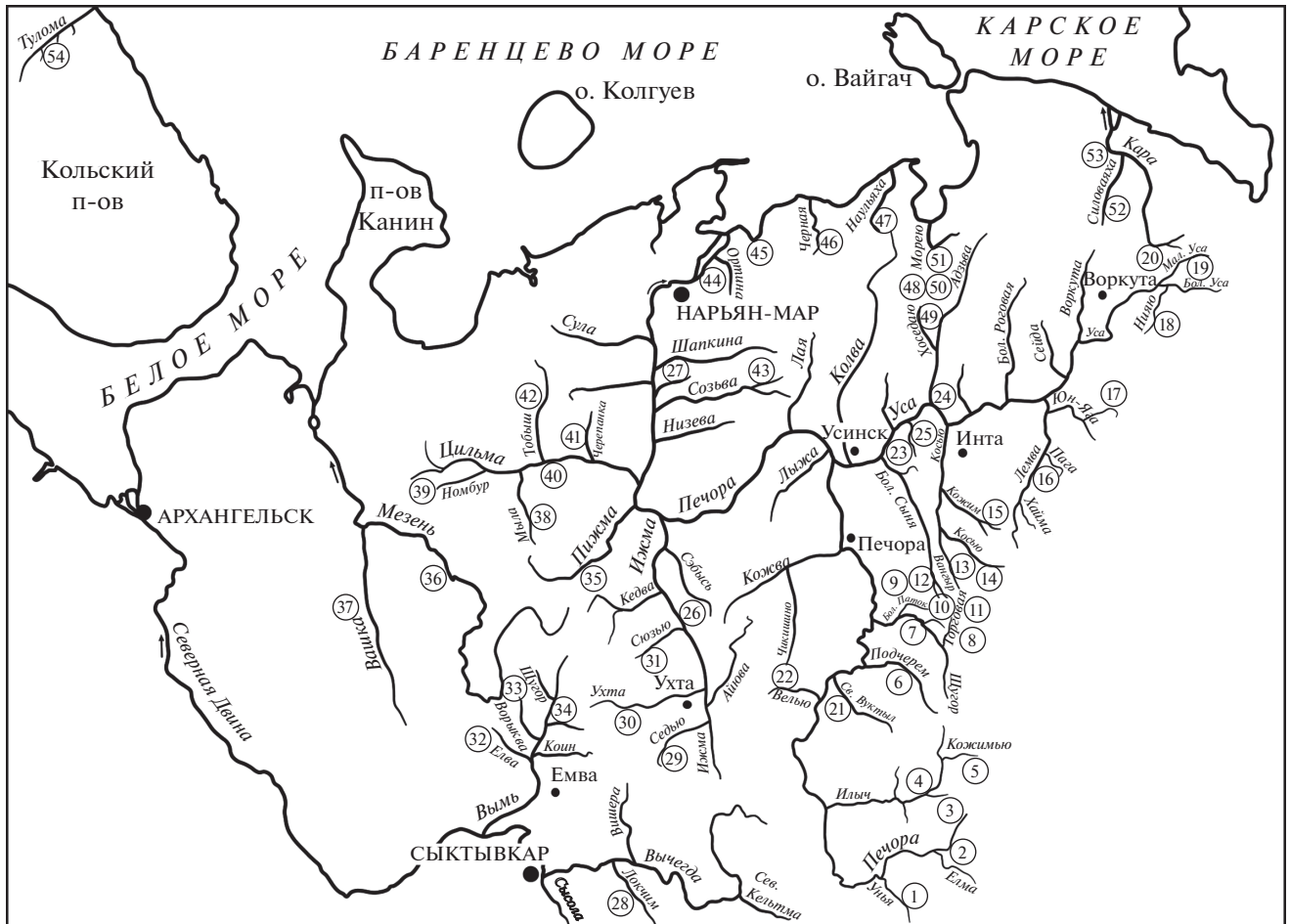


Рис. 1. Карта-схема основных речных систем северо-востока Европы с указанием мест сбора материалов: 1–20 – западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала; 21–27 – Печорская низменность, 28–42 – Тиманский кряж, 43–53 – Большеземельская тундра, 54 – р. Тулома, Кольский п-ов.

дотоков Большеземельской тундры, впадающих в губы Баренцева и Карского морей (рис. 1, табл. 1).

В реках рыб отлавливали закидными промысловыми (ячея в приводе 24 мм, длина 60–150 м) и мальковыми (ячея 5–18 мм, длина 10–25 м) неводами, спиннингами, корабликом (распространённая среди рыбаков Севера специальная снасть для лова рыбы, с помощью которой можно доставить оснастку с мушками к нужной точке) и поплавочными удочками. В озерах использовали стандартный набор ставных жаберных сетей с ячеей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, длиной 30 м и высотой 1.8 м.

Биологический анализ проводили общепринятыми методами (Правдин, 1966; Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980). У рыб в свежем состоянии измеряли длину по Смитту (FL), определяли общую массу тела, пол и стадию зрелости гонад. Возраст определяли по чешуе. Всего исследовали 2767 экз.

Фракционный состав сывороточных белков изучен у хариуса из бассейнов Печоры (реки Кожима, Шугор и Пижма) и Северной Двины (Вымь), а также из р. Тулома, расположенной на Кольском п-ове. Белки сыворотки крови разделяли в камере для вертикального электрофореза в полиакриламидном геле. Систему гелей и буферные растворы готовили по Аотсука и Асами (Aotsuka, Asami, 1979). Время электрофореза 3.5 ч при начальном напряжении 200 В и силе тока 20 мА. После электрофореза белковые фракции на геле выявляли красителем амидочёрным 10В. Полиморфную систему белков, расположенную в зоне β -глобулинов, идентифицировали видоспецифичным красителем как трансферрины.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение и экология. Европейский хариус обитает в большинстве водотоков бассейнов уральских, тиманских, равнинных таёжных и

Таблица 1. Характеристика собранного и исследованного материала

Выборка, №	Водоём	Бассейн	Период отлова (месяц, год)	Число рыб, экз.
Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала				
1	р. Унья	Печора	IX.2013	20
2	р. Елма	То же	V.2012	13
3	Истоки р. Печора	Баренцево море	VII.2003	100
4	р. Илыч	Печора	IX.2008	41
5	р. Кожимью	Печора, приток р. Илыч	IX.2015	51
6	р. Подчерем	Печора	VII.2017	31
7	р. Щугор	То же	1986–1990	137
8	р. Торговая	Печора, приток р. Щугор	2010–2014	169
9	р. Большой Паток	То же	1998–2018	162
10	оз. Номты	Печора, водосбор р. Большой Паток	VII.2006	10
11	оз. Сыняты	Печора, исток р. Войвож-Сыня	IX.2010	20
12	р. Войвож-Сыня	Печора, приток р. Большая Сыня	2013–2014	182
13	р. Вангыр	Печора, приток р. Косью	2010–2012	116
14	р. Косью	Печора, приток р. Уса	VIII.2014	35
15	р. Кожим	Печора, приток р. Косью	1982–1993	95
16	оз. Пагаты	Печора, приток р. Лемва	VI.2007	32
17	оз. Хойлаты	Печора, приток р. Юн-Яга	VIII.2009	13
18	р. Нияю	Печора, приток р. Большая Уса	2008–2009	65
19	оз. Усваты	Печора, исток р. Малая Уса	VII.2008	18
20	оз. Плаунты	То же	VII.2008	5
Печорская низменность				
21	р. Светлый Вуктыл	Печора	VI.2001	31
22	р. Велью	То же	VI.2003	20
23	р. Большая Сыня	Печора, приток р. Уса	VII.2002	62
24	р. Уса	Печора	IX.2008	38
25	р. Шарью	Печора, приток р. Уса	VIII.1999	48
26	р. Ижма	То же	VI.2001	9
27	р. Енва	»	III.1998	23
Тиманский кряж				
28	р. Локчим	Северная Двина, приток р. Вычегда	VI.2005	68
29	р. Седью	Печора, приток р. Ижма	VI.1993	45
30	р. Ухта	То же	VII.1997	61
31	р. Сюзью	»	VII.1994	37
32	р. Елва	Северная Двина, приток р. Вымь	IX.2007	56
33	р. Ворыква	То же	VI.1979	56
34	р. Вымь	Северная Двина, приток р. Вычегда	VII.2000	61
35	р. Пижма	Печора	VIII.1993	39
36	р. Мезень	Белое море	VII.2006	109
37	р. Вашка	Мезень	VII.2000	13
38	р. Мыла	Печора, приток р. Цильма	VII.1994	66
39	р. Номбур	То же	III.1995	7
40	р. Цильма	Печора	III.2002	25
41	р. Черепанка	Печора, приток р. Цильма	III.1996	30

Таблица 1. Окончание

Выборка, №	Водоём	Бассейн	Период отлова (месяц, год)	Число рыб, экз.
42	р. Тобыш	То же	VIII.2009	7
Большеземельская тундра				
43	р. Ваглейвис	Печора, приток р. Созьва	VII.2001	44
44	р. Ортина	Печора	VI.1999	43
45	Безымянное озеро	Баренцево море, сток в оз. Большой Торавей	VII.1992	31
46	р. Чёрная	Баренцево море	VII.2013	24
47	оз. Наульто	Наульяха	VII.1992	32
48	р. Хоседаю	Печора, приток р. Адзьва	VII.2000	13
49	оз. Лангутаты	Печора, водосбор р. Адзьва	IX.2018	94
50	оз. Ватъярты	То же	VIII.2001	39
51	р. Морею	Баренцево море	VI.2001	39
52	р. Силоваяха	Кара	VIII.2018	62
53	р. Кара	Карское море	VIII.2018	73
Кольский п-ов				
54	р. Тулома	Баренцево море	VIII.1980	47

равнинных тундровых притоков р. Печора. Как правило, он распространён от самых истоков до устьевых участков печорских притоков, а также на большей части магистрального русла этой крупнейшей североевропейской реки. Вид населяет речные системы крупных притоков Печоры: Унья, Илыч, Подчерем, Шугор, Большая и Малая Сыня, Косью, Лемва, Уса, Большая Роговая, Адзьва, Большая Макариха, Колва, Кожва, Ижма, Пижма, Цильма, Созьва, Шапкина, Сула и тысячи средних и малых притоков разного порядка.

Европейский хариус обитает в большинстве притоков р. Вычегда (бассейн Северной Двины). Вид широко распространён в бассейнах р. Мезень и многих водотоков, впадающих в Баренцево и Карское моря, в том числе в реках Кара, Кортаиха, Морею, Чёрная и целом ряде других (Соловкина, 1975; Новоселов, 2000). Хариус обычен в большинстве населённых рыбами озёр Большеземельской тундры. Среди них Вашуткины (бассейн р. Адзьва), Харбейские (бассейн р. Большая Роговая) и Падимейские (бассейн р. Сейда) озёра, образующие крупнейшие в регионе озёрно-речные системы (Сидоров, 1974), а также оз. Амбар-ты из бассейна р. Кортаиха (Сидоров, Решетников, 2014). Вид также отмечен нами во многих других озёрах восточноевропейских тундр, в частности, Хоседаты, Лангутаты, Ватъярты (бассейн р. Адзьва), Молотовей Ямботы и Никэрэматы (бассейн р. Кортаиха), Письяты (бассейн р. Колва) и в некоторых безымянных тундровых озёрах бассейна р. Морею.

Как правило, в тундре хариус постоянно населяет глубокие ледниковые озёра, в промерзающих термокарстовых пока он не отмечен. Тем не менее в период открытой воды разновозрастные группировки хариуса используют для нагула и мелководные озёра. В горной области Приполярного Урала даже глубокие озёра не всегда пригодны для обитания здесь хариуса. Ранее нами было показано, что этот вид не обитает ни в одном из озёр, расположенных в долине р. Косью и соединённых постоянными протоками с руслом водотока (Пономарев, 2019). Эти озёра площадью 1.0–8.4 га и глубиной 4–14 м находятся на высоте более 225 м над уровнем моря.

В вегетационный период европейский хариус горных и предгорных рек держится территориально, преимущественно на перекатах и углублённых участках с ускоренным течением, а также в малых реках и ручьях. В подлёдный период хариус концентрируется главным образом на плёсах (Пономарев и др., 1998).

Европейский хариус обнаружен нами и во многих горных озёрах западных склонов Урала (Пономарев, 2017). Во многих глубоководных уральских озёрах хариус обитает постоянно. В частности, это крупнейшие озёра западных склонов Урала: Длинное, Торговое, Паток, Номты, Сыняты, Падешаты, Большое и Малое Балбанты, Пагаты, Хойлаты, Естото, Чаньты, Усваты, Гнетьты. В горные озёра бассейнов ряда рек, в частности Малый Паток, Войвож-Сыня и Вангыр, молодь хариуса заходит на нагул, в результате чего в верховьях этих рек в летнее время отмечаются преимущественно осо-

би старшего возраста. В других мелководных озёрах (например, в бассейне р. Большой Паток) хариус встречается только транзитом: в период его нерестовой миграции во впадающие в эти озёра ручьи. В некоторых как глубоководных, так и промерзающих в зимний период озёрах, которые хариус использует для летнего нагула, он является единственным обитающим здесь видом рыб. В промысловой части рыбного населения большинства горных озёр европейский хариус является супердоминантом наряду либо с сибирским хариусом *Th. arcticus*, либо с арктическим гольцом *Salvelinus alpinus*, а также в некоторых случаях с окунем *Perca fluviatilis*.

В тундровой зоне излюбленными местообитаниями хариуса являются протоки между озёрами и участки литорали и sublиторали озёр, хотя в годы с экстремально тёплыми погодными условиями мы его отмечали на глубине до 20 м (тундровое озеро Хоседаты). На таёжной равнине хариус предпочитает углублённые плёсовые участки водотоков с погружёнными в них фрагментами стволов и корней деревьев и нависшими над поверхностью воды кронами древостоев и крутыми берегами, которые можно рассматривать в качестве дополнительных укрытий.

В водотоках и водоёмах Крайнего Европейского Северо-Востока хариус образует три хорологические формы – речную, озёрно-речную и озёрную. Одни группировки обитают только в реках (например, без озёр на водосборе), другие заходят из рек в озёра на нагул, третьи постоянно живут в озёрах. В частности, в безымянном предгорном озере на водосборе р. Большой Паток, в которое впадают относительно крупные ручьи, половозрелые особи хариуса появляются только в период нереста. В сетных уловах на протоках, соединяющих озёра бассейнов рек Торговая, Малый Паток, Вангыр и Войвож-Сыня, неоднократно отмечали как заходящих в озеро рыб (как правило, весной), так и мигрирующих в водотоки (обычно осенью). В оз. Сыняты и в нескольких безымянных озёрах на водосборе рек Войвож-Сыня и Торговая хариус живёт постоянно, а вытекающие из этих озёр протоки служат физическим барьером для захода сюда рыб из нижерасположенных участков рек в силу большого перепада высот. В таких случаях возможен только выход хариуса из озёр. Ручьевая форма этого вида (Зиновьев, 2007) в регионе не выявлена, а её существование вызывает серьёзные сомнения; практически все ручьи и малые водотоки региона в осенне-весенний период (до 9 мес в году) промерзают.

Весной и осенью хариус совершает местные, хотя и довольно протяжённые сезонные миграции – до нескольких десятков километров (Захарченко, 1973), временно переходя с территориального на стайный образ жизни. В предшествующий льдооб-

разованию период он образует довольно крупные скопления, включающие от нескольких десятков до сотен и тысяч особей. Такие скопления мы визуаль-но наблюдали в среднем течении р. Шугор в начале октября 1985 г., в верховьях р. Косью в 1993 г., на предгорных участках рек Большой Паток в 1999 г. и Малый Паток в 2002 г. Эти группировки перемещаются на зимние станции нижерасположенных участков рек в пределах одной речной системы. Можно предположить наличие хоминга у хариуса северо-востока Европы, подобно верхневолжским популяциям (Павлов и др., 2000).

Размерно-возрастной состав и рост. Биологические показатели европейского хариуса из наших сборов разных лет в водотоках и водоёмах четырёх ландшафтных комплексов Крайнего Европейского Северо-Востока различаются как при сопоставлении группировок в пределах одного ландшафтного комплекса, так и при сравнении между собой этих комплексов (табл. 2). Наибольшие средние и максимальные значения длины и массы, как правило, свойственны выборкам из рек Уральского Припечорья и Большеземельской тундры. В более доступных для рыболовства равнинных таёжных и тиманских реках эти показатели существенно меньше. Аналогичные закономерности проявляются при сопоставлении среднего возраста рыб из разных ландшафтных комплексов, доли половозрелых особей и возраста массового полового созревания. В водотоках западных склонов Урала и Большеземельской тундры доля половозрелых особей в целом достаточно велика и варьирует в зависимости от наличия/отсутствия на их водосборах нагульных озёр и конкретного модельного участка речных систем, в частности, излюбленных стадий молоди в устьях рек и мелководьях, отличающихся от предпочитаемых старшевозрастных особями. В свою очередь европейский хариус равнинных рек характеризуется невысокой долей воспроизводительной части популяций, очевидно, изымаемой рыболовами. В тиманских реках сохраняется относительно высокая доля половозрелых особей, что отражает нормальное соотношение различных возрастных классов.

Для рыб Большеземельской тундры характерно более позднее наступление половой зрелости (в возрасте 5+–7+) по сравнению с популяциями Урала, Тимана и Печорской равнины (3+–6+) (табл. 2). По данным Сидорова и Решетникова (2014), половое созревание хариуса в уральских и тиманских реках, как правило, происходит на 4–5-м годах жизни. Ещё более раннее достижение половой зрелости (в возрасте 1+) отмечено у ультра- и короткоцикловых популяций европейского хариуса Прикамья (Зиновьев и др., 2011). Относительно соотношения полов не наблюдается существенных различий ни между группировками, населяющими разные географические зоны, ни внутри них, аналогично другим регионам,

Таблица 2. Биологические показатели европейского хариуса *Thymallus thymallus* из разных рек Европейского Северо-Востока России

Выборка №	Река	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г	Число возрастных групп	Возрастной состав, лет	Возраст			Доля половозрелых особей, %	Соотношение самцы : самки, %
							средний, годы	мода, лет	массового созревания, лет		
Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала											
1	Унья	20	223.6 ± 8.3 133–302	108.4 ± 11.9 21–234	4	1+–4+	2.3	2+	3+	10.0	40 : 60
4	Ильч	41	344.7 ± 8.7 248–445	364.3 ± 26.5 116–814	8	3+–10+	6.1	5+	4+	85.4	53 : 47
6	Подчерем	31	280.8 ± 9.5 173–374	247.1 ± 23.6 54–554	6	2+–7+	4.4	5+	6+	35.5	68 : 32
12	Войвож-Сыня	43	402.9 ± 6.8 254–490	666.2 ± 31.8 147–1176	8	4+–14+	9.1	8+	6+	83.8	42 : 58
13	Вангыр	53	416.2 ± 4.6 367–480	706.3 ± 21.8 488–1058	7	5+–11+	7.1	7+	5+	100.0	51 : 49
Печорская низменность											
21	Светлый Вуктыл	31	181.6 ± 7.5 93–292	76.9 ± 9.4 8–275	5	1+–5+	3.0	3+	5+	3.2	68 : 32
22	Велью	20	193.2 ± 9.8 141–325	88.7 ± 19.4 29–364	5	2+–6+	3.3	3+	5+	10.0	45 : 55
24	Уса	38	256.7 ± 7.2 174–373	195.4 ± 15.3 55–507	6	2+–7+	3.7	4+	4+	52.6	61 : 39
25	Шарью	48	217.9 ± 8.8 148–328	122.6 ± 14.4 29–358	6	2+–7+	3.4	2+	6+	16.7	56 : 44
26	Ижма	9	228.2 ± 15.1 131–268	147 ± 22.1 22–226	4	2+–5+	4.3	5+	5+	11.1	33 : 67
Тиманский кряж											
28	Локчим	68	253.7 ± 7.6 161–455	244.7 ± 34.9 41–1089	8	2+–9+	4.9	5+	5+	26.5	27 : 73

Таблица 2. Окончание

Выборка №	Река	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г	Число возрастных групп	Возрастной состав, лет	Возраст			Доля половых особей, %	Соотношение самцы : самки, %
							средний, годы	мода, лет	массового созревания, лет		
30	Ухта	61	$\frac{171.7 \pm 7.0}{73-341}$	$\frac{43.7 \pm 8.2}{21-185}$	5	1+--5+	2.2	2+	3+	23.0	39 : 61
34	Вьмь	61	$\frac{291.4 \pm 5.7}{210-401}$	$\frac{261.5 \pm 16.8}{101-656}$	6	3+--9+	4.8	5+	4+	36.1	33 : 67
37	Вашка	13	$\frac{188.1}{125-225}$	$\frac{75.1}{15-154}$	4	1+--4+	2.8	3+	3+	23.1	38 : 62
41	Черепанка	30	$\frac{256.9 \pm 4.8}{186-318}$	$\frac{180.5 \pm 10.6}{60-330}$	6	3+--8+	5.7	5+	5+	73.3	47 : 53
Большеземельская тундра											
46	Оргина	43	$\frac{381.1 \pm 7.1}{285-480}$	$\frac{613.8 \pm 37.7}{105-1244}$	8	5+--13+	8.5	8+	7+	81.4	49 : 51
47	Чёрная	24	$\frac{385.5 \pm 7.7}{315-458}$	$\frac{641.1 \pm 39.5}{355-1091}$	3	5+--7+	5.9	6+	5+	100.0	67 : 33
48	Хоседаю	13	$\frac{355.3 \pm 9.6}{300-409}$	$\frac{594.6 \pm 43.2}{342-840}$	5	5+--9+	6.6	7+	5+	100.0	54 : 46
51	Морею	39	$\frac{274.6 \pm 17.0}{130-455}$	$\frac{342.2 \pm 52.6}{20-1245}$	9	2+--10+	4.9	2+	5+	46.2	56 : 44
53	Кара	73	$\frac{255.7 \pm 6.4}{92-380}$	$\frac{168.6 \pm 11.7}{8-462}$	10	1+--10+	4.9	4	6+	23.3	45 : 55

Примечание. Здесь и в табл. 3-5: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя; номера выборки см. в табл. 1 и на рис. 1. Максимальное число возрастных групп в популяциях хариуса характерно для удалённых от населённых пунктов и промышленных центров водоёмов и их участков. Исключением являются хотя и удалённые, но традиционно служащие базой для массового любительского нерегулируемого рыболовства водотоки, в частности, р. Унья (табл. 2).

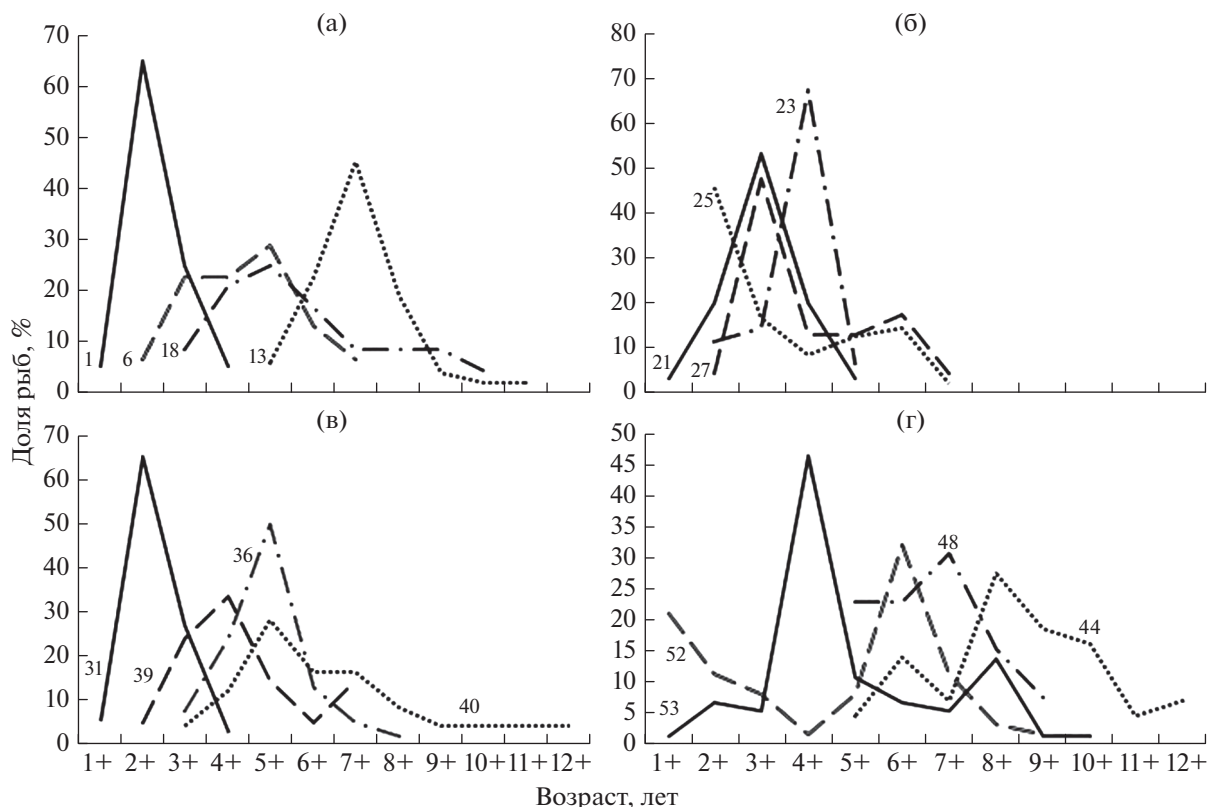


Рис. 2. Возрастной состав уловов крючковыми снастями европейского хариуса *Thymallus thymallus* в водотоках четырёх ландшафтных комплексов Европейского Северо-Востока России: а – западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала (1 – р. Унья, 6 – р. Подчерем, 13 – р. Вангыр, 18 – р. Нияю); б – Печорская низменность (21 – р. Светлый Вуктыл, 23 – р. Большая Сыня, 25 – р. Шарью, 27 – р. Енва); в – Тиманский кряж (31 – р. Сюзью, 36 – р. Мезень, 39 – р. Номбур, 40 – р. Цильма); г – Большеземельская тундра (44 – р. Ортина, 48 – р. Хоседаю, 52 – р. Силоваяха, 53 – р. Кара); номера выборок см. на рис. 1 и в табл. 1.

в частности, на северо-западе России (Анацкий, 1996).

Закономерности распределения хариуса в разных водотоках северо-востока Европы хорошо иллюстрируют графики его возрастной структуры (рис. 2). Левая часть этих графиков отражает как отсутствие в некоторых водоёмах младших возрастных групп хариуса, так и известную селективность в отношении них использованных крючковых орудий лова. Практически полное отсутствие молоди хариуса в возрасте до 4+–5+ на участках водотоков, образующих озёрно-речные системы (реки Войвож-Сыня, Вангыр, Малый Паток, Хоседаю и Ортина), обусловлено летним нагулом неполовозрелых особей в связанных с руслом водотоков озёрах. Правая часть графиков демонстрирует наличие значительной доли рыб старшего возраста в тундровых и уральских реках (кроме Подчерема и Кожима, из которых половозрелая часть популяций в период открытой воды перемещается в малые притоки).

Общей чертой возрастной структуры группировок европейского хариуса, населяющего водо-

токи всех четырёх ландшафтных комплексов, является широкое варьирование модального возраста (табл. 2). Так, на Урале (рис. 2а) он изменяется от 2+ (в наиболее подверженной перелову р. Унья) до 7+–8+ на труднодоступных участках рек Вангыр и Войвож-Сыня (территория национального парка “Югыд ва”). В реках Большеземельской тундры (рис. 2г) модальный возраст варьирует в пределах 4+–8+. В наиболее доступных для рыболовства равнинных таёжных (рис. 2б) и тиманских реках (рис. 2в) этот показатель различается не столь значительно – от 2+ до 5+.

По темпу роста и размеру одновозрастных особей наблюдаются очевидные черты сходства исследованных популяций хариуса (рис. 3). В то же время установлен более высокий темп роста хариуса в реках северной части Приполярного Урала в бассейне р. Уса (правого и крупнейшего притока Печоры), с одной стороны, и остальных уральских, тиманских и равнинных рек, с другой стороны.

В ещё большей степени проявляются различия размерно-весовых показателей хариуса из разных рек и озёр при сравнении особей одного возраста.

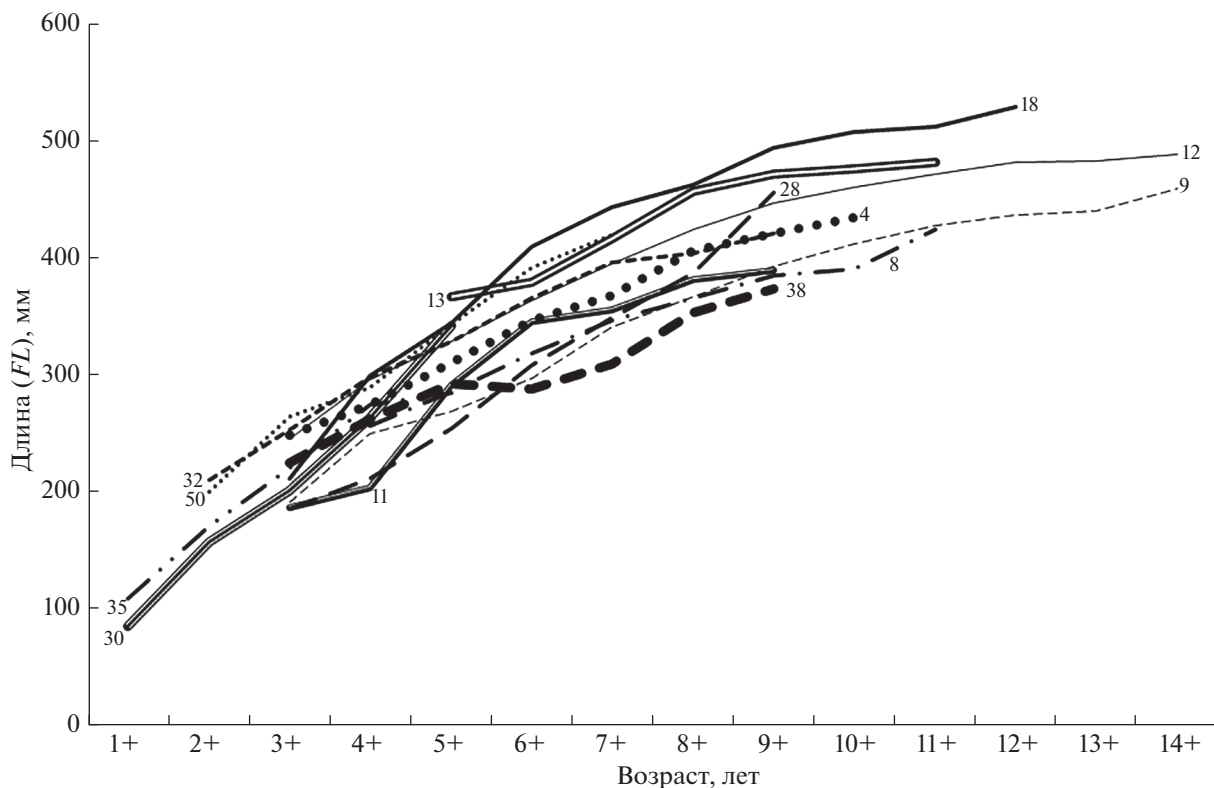


Рис. 3. Темп роста европейского хариуса *Thymallus thymallus* в водоёмах Европейского Северо-Востока России: 4 — р. Илыч, 8 — р. Торговая, 9 — р. Большой Паток, 11 — оз. Сыняты, 12 — р. Войвож-Сыня, 13 — р. Вангыр, 18 — р. Няю, 28 — р. Локчим, 30 — р. Ухта, 32 — р. Елва, 35 — р. Пижма, 38 — р. Мыла, 50 — оз. Ватьярты; номера выборок см. на рис. 1 и в табл. 1.

Так, длина и масса 5-летних, как правило, половозрелых рыб варьирует в весьма широких пределах (табл. 3). При этом величина показателей не зависит от формы хариуса — озёрной, озёрно-речной или речной. Прослеживается зависимость скорости роста рыб от района их обитания: максимальный темп роста характерен для группировок европейского хариуса, населяющих разного типа водоёмы Приполярного и Полярного Урала. Замедленный по сравнению с ними рост наблюдается главным образом в равнинных таёжных речных системах, а также в некоторых реках и озёрах Северного Урала. Случаи замедленного роста хариуса региона, в частности в р. Черепанка (бассейн р. Цильма), описаны в литературе (Сидоров, Решетников, 2014). При этом индивидуальная изменчивость размерно-весовых показателей оказалась более высокой в уральских реках.

Аналогичные закономерности наблюдаются и в отношении неоднократно принимавших участие в нересте 9-летних рыб (табл. 4). Весьма существенно различаются средние, минимальные и наибольшие значения длины и особенно массы хариуса как при попарном сравнении популяций разных водоёмов, так и при сопоставлении группировок из разных ландшафтных комплексов.

Как и у 5-летних рыб, наибольшие размеры отмечены в популяциях Приполярного и Полярного Урала. Эти данные хорошо согласуются с результатами сопоставления темпа роста разных популяций европейского хариуса из бассейна р. Уса — крупнейшего печорского притока (Скоринова и др., 2014).

Не выявлена связь различий скорости роста хариуса в тех или иных речных системах с величиной биомассы бентоса и излюбленных групп кормовых организмов. Значения этих показателей в разных водотоках Урала и Тимана варьируют в весьма широких пределах и подвержены значительным сезонным и межгодовым изменениям (Шубина, 2006). Можно предположить, что темп роста хариуса контролируется не столько трофологическими, сколько наследственными и эколого-поведенческими механизмами (Михеев, 2006).

Данные по длине и массе 9-летних особей хариуса р. Большой Паток в 1998–2018 гг. (табл. 5) свидетельствуют о том, что и межгодовые различия темпа роста весьма велики. В 2003–2015 гг. на Крайнем Северо-Востоке Европы наблюдалось незначительное повышение среднегодовой температуры воздуха; в этот период (за исключением 2010 и 2014 гг.) сумма положительных (летних) значений температуры стабильно превышала

Таблица 3. Размерно-весовые показатели особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* в возрасте 4+ в разных реках и озёрах Европейского Северо-Востока России

Выборка №	Водоём	Число рыб, экз.	Длина (<i>FL</i>), мм	Масса, г
Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала				
3	р. Печора, истоки	13	253.6 ± 4.1 226–281	159.8 ± 9.3 105–229
10	оз. Номты	36	212.4 ± 1.4 201–239	89.4 ± 2.0 73–123
12	р. Войвож-Сыня	32	309.9 ± 3.4 273–341	284.0 ± 9.7 189–383
14	р. Косью	21	291.3 ± 1.9 275–310	237.1 ± 4.5 203–207
15	р. Кожим	19	299.3 ± 5.3 256–380	291.2 ± 18.6 192–530
16	оз. Пагаты	32	270.0 ± 4.3 220–348	193.8 ± 10.6 87–419
17	оз. Хойлаты	13	313.4 ± 5.2 280–344	372.5 ± 22.2 234–552
18	р. Нияю	14	246.0 ± 5.4 215–280	178.8 ± 11.9 124–254
19	оз. Усваты	18	278.1 ± 5.1 251–333	224.4 ± 15.3 156–413
20	оз. Плаунты	5	242.2 ± 7.9 227–265	149.4 ± 15.1 116–193
Тиманский кряж				
39	р. Номбур	7	208.0 ± 8.1 180–235	95.0 ± 12.3 55–150
Большеземельская тундра				
53	р. Кара	33	238.2 ± 2.0 216–263	122.1 ± 3.3 82–165
47	оз. Наульто	18	232.8 ± 4.1 201–259	121.5 ± 7.2 72–171
44	р. Ортина	7	258.0 ± 2.2 248–265	160.7 ± 13.9 125–225

1100°C/сут (Каверин и др., 2017). При этом размерно-весовые показатели хариуса проявляли в эти годы высокую индивидуальную изменчивость, а средние значения в целом соответствовали тому же уровню, что и в более холодные годы (1999, 2002, 2010 и 2014 гг.), когда сумма положительных значений температуры только один раз превысила 890°C/сут. Это свидетельствует об относительной независимости темпа роста европейского хариуса региона от погодных условий.

Полиморфизм трансферринов сыворотки крови. Европейский хариус в ареале представлен многи-

ми популяциями, обитающими в водоёмах с разной степенью географической изоляции. Генетическая структура его, как и большинства лососевидных рыб, неоднородна, о чём свидетельствуют данные электрофоретических спектров белков сыворотки, в зоне глобулинов которых обнаружены генетические варианты белков, идентифицированных как трансферрины. Анализ распределения частот генотипов полиморфной двухаллельной системы трансферринов сыворотки разных группировок показал, что популяции хариуса, по крайней мере, крупной речной системы Печоры можно

Таблица 4. Размерно-весовые показатели особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* в возрасте 8+ в разных реках и озёрах Европейского Северо-Востока России

Выборка №	Водоём	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г
Западные склоны Северного, Приполярного и Полярного Урала				
2	р. Елма	5	375.6 ± 4.2 360–385	497.0 ± 11.3 468–517
6	р. Подчерем	7	376.4 ± 4.4 360–393	581.1 ± 24.5 503–680
8	р. Торговая	26	364.6 ± 2.6 328–379	463.3 ± 8.6 327–519
9	р. Большой Паток	13	365.9 ± 1.9 356–382	488.9 ± 11.1 411–551
10	оз. Номты	17	307.0 ± 2.9 283–324	280.4 ± 8.8 211–338
11	оз. Сынты	20	381.3 ± 1.8 370–399	570.7 ± 14.4 493–711
12	р. Войвож-Сыня	17	422.1 ± 2.1 410–439	733.3 ± 18.6 612–860
13	р. Вангыр	10	464.4 ± 3.5 432–485	1040.3 ± 28.3 871–1221
14	р. Косью	16	438.1 ± 4.7 405–481	797.1 ± 25.0 631–1012
15	р. Кожим	6	423.9 ± 8.0 388–447	863.3 ± 41.5 700–950
18	р. Нияю	7	461.3 ± 4.7 450–479	1060.1 ± 49.5 923–1290
Тиманский кряж				
42	р. Тобыш	7	311.1 ± 10.5 290–365	306.9 ± 33.1 233–478
Большеземельская тундра				
43	р. Ваглейвис	8	340.4 ± 4.3 324–360	417.8 ± 15.2 360–496
49	оз. Лангутаты	5	397.6 ± 11.3 376–440	765.6 ± 93.8 613–1135

объединить в два кластера – уральский и тиманский (табл. 6). Интересно отметить, что в сыворотке крови хариуса из р. Тулома Кольского п-ова присутствует лишь один генетический вариант трансферрина (AA), который у хариуса из бассейнов Печоры и Северной Двины является редким (2–4%). При этом на период отбора проб частоты аллелей трансферрина у печорских популяций хариуса соответствуют ожидаемым согласно уравнению Харди–Вайнберга значениям, что характерно для больших равновесных панмиктических популяций.

Эти данные хорошо согласуются с результатами анализа 37 аллозимных локусов, в том числе и трансферринов, и с оценкой степени генетической дифференциации европейского хариуса в восточной части ареала – в бассейнах Баренцева и Белого морей (Титов, Студенов, 2005).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате многолетнего изучения распространения, популяционной структуры и особенностей экологии европейского хариуса в равнин-

Таблица 5. Размерно-весовые показатели особей европейского хариуса *Thymallus thymallus* в возрасте 8+ в р. Большой Паток в 1998–2018 гг.

Период отлова (месяц, год)	Число рыб, экз.	Длина (FL), мм	Масса, г
IV.1998	20	381.0 ± 2.8 364–416	606.5 ± 14.7 498–803
V.1999	13	378.4 ± 3.7 360–406	540.5 ± 14.9 446–615
VIII.2000	5	405.8 ± 7.1 383–420	673.0 ± 40.0 545–768
V.2003	21	366.6 ± 3.2 343–395	503.0 ± 17.9 380–701
XI.2009	9	370.9 ± 5.8 350–401	528.2 ± 23.2 451–665
III.2010	8	344.4 ± 3.2 332–359	385.9 ± 29.9 230–520
XI.2010	6	366.5 ± 7.9 339–388	536.2 ± 31.7 408–608
III.2011	15	346.9 ± 7.7 254–378	434.0 ± 23.1 227–592
III.2012	17	365.6 ± 3.5 345–392	474.1 ± 13.1 370–573
IV.2013	16	373.8 ± 3.0 355–392	482.4 ± 14.3 404–565
XI.2015	6	376.6 ± 7.4 346–401	554.7 ± 33.0 452–667
IX.2016	13	365.9 ± 1.9 356–382	488.9 ± 11.1 411–551
IV.2018	13	373.8 ± 3.2 350–391	518.5 ± 16.8 376–600

ных таёжных, тундровых и горных реках и озёрах Крайнего Северо-Востока России показано, что на большей части этой территории состояние и разнообразие единой по происхождению группировки популяций остаётся на близком к естественному уровню. Сокращение возрастного ряда и преобладание в популяциях медленнорастущих рыб как результат регулярного изъятия крупных и быстрорастущих особей (Коротаева, 2003; Зиновьев и др., 2011; Михеев и др., 2014) наблюдается только в относительно густонаселённых и доступных для отлова реках, тогда как в большинстве водотоков и озёр сохраняется нормальная структура популяций.

Европейский хариус, как и другие виды рода *Thymallus*, проявляют значительную внутривидовую разнокачественность (Павлов и др., 2000). В

рассматриваемом регионе многочисленные популяции вида существенно различаются по целому ряду биологических особенностей и обнаруживают генетические различия. Дальнейшие исследования закономерностей разноуровневой дифференциации популяций европейского хариуса на Европейском Северо-Востоке России позволят углубить имеющиеся представления о микроэволюционных процессах у рыб. Особенно перспективным представляется изучение в качестве модельных относительно изолированных популяций ледниковых и подпружных озёр района водораздела бассейнов сибирских и европейских рек Приполярного и Полярного Урала.

Полученные данные не только существенно расширяют имеющуюся информацию о распространении и популяционной структуре вида, но и

Таблица 6. Доля разных генотипов трансферрина у европейского хариуса *Thymallus thymallus* из разных рек

Регион, река	Выборка №	Число рыб, экз.	Тип трансферрина, %			χ^2 (df = 1)
			АА	АВ	ВВ	
Урал:						
Шугор	7	137	3.5/2.1	21.9/24.9	74.6/72.9	2.0
Кожим	15	61	3.3/2.4	24.6/26.3	72.1/71.2	0.3
Тиман:						
Вызь	34	43	2.3/0.3	7.0/10.9	90.7/88.7	5.6
Пижма	35	68	2.0/0.5	10.3/13.3	87.7/86.2	3.4
Кольский п-ов						
Тулома	54	47	100.0/100.0	0/0	0/0	

Примечание. До черты – наблюдаемое значение, после черты – ожидаемое; χ^2 – значение критерия Пирсона.

могут послужить базовым материалом при организации мероприятий по сохранению и восстановлению депрессивных и подверженных риску исчезновения популяций в Европе. Использование в рамках мероприятий по искусственному воспроизводству сохранившихся донорских популяций хариуса Европейского Северо-Востока России, включающего широкий спектр климатических и географических зон, позволит расширить возможности восстановления вида на ранее уже утраченных участках ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим М.И. Черезову (ИБ Коми НЦ УрО РАН) за помощь при сборе и обработке материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таёжных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России”, № АААА-А17-117112850235-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анацкий С.Ю. 1996. Фенотипическая изменчивость хариуса, *Thymallus thymallus* (L.), в водоемах Северо-Запада России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 16 с.
- Аськеев А.О., Аськеев О.В., Аськеев И.О., Монахов С.П. 2016. Численность, встречаемость, историческое и современное распространение европейского хариуса и налима в градиентах окружающей среды в реках Республики Татарстан // Рос. журн. приклад. экологии. № 4. С. 17–22.
- Богданов В.Г., Мельниченко И.П. 2010. Граница пресноводной европейской и азиатской ихтиофауны в арктической части Полярного Урала // Экология. № 5. С. 372–377.

Захаров А.Б., Бознак Э.И. 2019. Рыбное население водотоков Тимана. Сыктывкар: Изд-во ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 184 с.

Захарченко Г.М. 1973. О миграциях хариуса *Thymallus thymallus* (L.) в верховьях Печоры // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 4 (81). С. 744–745.

Зиновьев Е.А. 1979. Морфологическая характеристика двух видов хариусов реки Кожим // Сб. науч. тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ. Вып. 2. С. 69–78.

Зиновьев Е.А. 2007. Таксономическая и экологическая структура хариусовых рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 337. С. 425–452

Зиновьев Е.А., Бакланов М.А., Боталова И.Н. 2011. Суперкарликовая популяция хариуса реки Язовой // Вестн. УдмуртГУ. Биология. Науки о Земле. Вып. 4. С. 71–77.

Каверин Д.А., Пастухов А.В., Новаковский А.Б. 2017. Динамика глубины сезонного протаивания тундровых мерзлотных почв (на примере площадки циркумпольного мониторинга деятельного слоя в европейской России) // Криосфера Земли. Т. 21. № 6. С. 35–44. [https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2017-6\(35-44\)](https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2017-6(35-44))

Коротаева С.Э. 2003. Эколого-популяционные особенности хариусов Приуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь: ПермГУ, 23 с.

Мартынов В.Г. 2007. Атлантический лосось (*Salmo salar* L.) на Севере России. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 416 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 292 с.

Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.

Михеев П.Б., Петренко Н.Г., Михеева О.И., Семенов В.В. 2014. Современное состояние поголовья европейского хариуса на особо охраняемом заповедном участке р. Вишера и в его притоках // Тр. заповедника “Вишерский” за 2011–2014 гг. Пермь: Изд-е Госзаповедника “Вишерский”. С. 109–123.

Новоселов А.П. 2000. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах европейского северо-востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 50 с.

- Павлов Д.С., Кузицин К.В., Легкий Б.П. и др. 2000. Сравнительный морфологический анализ природных популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхне-волжского бассейна // *Вопр. ихтиологии*. Т. 40. № 4. С. 477–485.
- Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // *Изв. Коми НЦ УрО РАН*. Вып. 2 (30). С. 16–29.
- Пономарев В.И. 2019. Распространение рыб в малых озерах горной полосы бассейна реки Косью (Приполярный Урал) // *Вестн. ПермГУ. Сер. Биология*. Вып. 2. С. 187–196.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-2-187-196>
- Пономарев В.И., Лоскутова О.А., Серегина Е.Ю. 1998. Биотопическое распределение хариуса реки Шугор в подледный период // *Тр. Коми НЦ УрО РАН*. № 157. С. 82–89.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Скоринова А.В., Зиновьев Е.А., Кортаева С.Э. 2014. О структуре популяций и росте европейского хариуса бассейна реки Усы // *Вестн. ПермГУ. Сер. Биология*. Вып. 1. С. 18–20.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.
- Титов С.В., Студенов И.И. 2005. Генетическая дифференциация европейского хариуса (*Thymallus thymallus* L.) из рек восточной части ареала (бассейны Баренцева и Белого морей) // *Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии*. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 178–190.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 401 с.
- Aotsuka T., Asami T. 1979. A simplified apparatus for vertical stab gel electrophoresis // *Jpn. J. Genetic*. V. 54. № 5. P. 397–400.
- Carlstein M. 2004. Growth and survival of European grayling reared at different stocking densities // *Aquacult. Int*. V. 3. P. 260–264.
<https://doi.org/10.1007/BF00118108>
- Fieseler C.A., Wolter C. 2006. A fish-based typology of small temperate rivers in the Northeastern lowlands of Germany // *Limnologica*. V. 36. № 1. P. 2–16.
- Koskinen M.T., Primmer C.R. 2001. High throughput analysis of 17 microsatellite loci grayling (*Thymallus* spp. Salmonidae) // *Conserv. Genetics*. № 2. P. 173–177.
<https://doi.org/10.1023/A:1011886412830>
- Maire A., Laffaille P., Buisson A. 2017. Identification of priority areas for the conservation of stream fish assemblage: implications for river management in France // *River Res. Appl*. V. 33. № 4. P. 524–537.
<https://doi.org/10.1002/rra.3107>
- Northcote T.G. 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*) // *Rev. Fish Biol. Fish*. V. 5. P. 141–194.
<https://doi.org/10.1007/BF00179755>
- Persat H. 1996. Threatened populations and conservation of European grayling, *Thymallus thymallus* (L., 1758) // *Conservation of endangered freshwater fish in Europe* / Eds. Kirchhofer A., Hefti D. Basel: Birkhauser Verlag. P. 233–247.
https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4_23
- Uiblein F., Jagsch A., Honsig-Erlenburg W., Weiss S. 2001. Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters // *J. Fish Biol*. V. 59. P. 223–247.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x>