

## Разнообразие и таксономическая идентификация хариусов (*Thymallus*) бассейна реки Енисей

И.Б. Книжин\*

Иркутский государственный университет,  
Россия 664003, Иркутск, ул. К.Маркса, 1<sup>1</sup>

Received 2.09.2011, received in revised form 9.09.2011, accepted 16.09.2011

*Рассмотрены вопросы таксономической идентификации и разнообразия хариусов реки Енисей. Обсуждается их происхождение и распространение в бассейне реки.*

*Ключевые слова: Thymallus arcticus, Thymallus baicalensis, Thymallus svetovidovi, хариус, Енисей, Ангара, Байкал.*

Представленная работа посвящена теоретическим подходам и оценке эффективности критериев, применяемых для таксономической идентификации хариусов Енисея и других бассейнов рек, из которых описано более десяти подвидов и формы сибирского хариуса *Thymallus arcticus*.

Многие ученые в своих выводах о таксономической принадлежности той или иной формы хариусов до сих пор следуют традиционному мнению о том, что бассейны сибирских рек населяет лишь один вид – сибирский хариус *Th. arcticus*, характеризующийся значительным фенотипическим полиморфизмом и мозаичным ареалом. Существовавшие представления о составе рода основывались на системе, предложенной А.Н. Световидовым (1936) и Л.С. Бергом (1948). Попытка таксономической ревизии

была предпринята К. Пивничкой и К. Хенселом (Pivnička, Hensel, 1978), но их выводы подверглись серьезной критике и приняты не были. Описание большого числа сибирских форм, которым часто придавался ранг подвида сибирского хариуса, усложняло понимание причин мозаичности ареала этого вида и расширяло диапазон изменчивости его таксономических признаков. Всё это коснулось и бассейна р. Енисей, в низовьях которой (Хантайское озеро) в условиях полной симпатрии было обнаружено обитание двух форм, рассматривавшихся в ранге подвида сибирского хариуса (Романов, 2005). Исходя из основных положений самой консервативной концепции биологического вида такая ситуация является нонсенсом. Отсутствие какой-либо логики отмечалось и в отношении совместного обитания двух других его

\* Corresponding author E-mail address: knizhin@mail.ru

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

«подвидов» в истоке р. Ангара из оз. Байкал, где умозрительно была проведена граница их распространения.

Существовавшая точка зрения на состав рода и ареал таксонов, в него входящих, не могла быть в полной мере переосмыслена по ряду объективных причин. Так, при сравнительном морфологическом анализе группировок хариусов по стандартному набору пластических и меристических признаков в большинстве случаев не удавалось установить наличие у них хиатуса. Все они характеризовались разной степенью перекрытия величин их значений. Не оставалось ничего другого, как объяснить полученные результаты межпопуляционной изменчивостью. В некоторых случаях принималось решение о придании той или иной форме ранга подвида сибирского хариуса. Такая ситуация наблюдалась не только в отношении внутривидовых группировок, трудно было отыскать четкие различия по большинству морфометрических признаков между разными видами. Основанием для принятия решения о таксономическом ранге различных форм хариусов являлись результаты сравнительно-морфологического анализа. Эколого-географические характеристики имели второстепенное значение и специально обсуждались лишь в некоторых случаях, например, при рассмотрении белого, черного байкальских и косоогольского хариусов. Вопросы мозаичности ареала внутривидовых форм сибирского хариуса почти не поднимались, хотя было понятно, что этот вопрос требует пристального внимания и дополнительного фактического материала.

Обнаружение симпатричных форм хариусов в бассейнах Амура, Лены, Байкала и Енисея (Книжин и др., 2004, 2006в, 2006г, 2007; Weiss et al., 2006, 2007) показало, что они обладают ярко выраженными признака-

ми, позволяющими без рутинного морфологического анализа различать их без особого труда. К ним относятся: окраска тела, рисунок из пятен на спинном плавнике и в ряде случаев его форма. Во многом оценка этих особенностей носит субъективный характер и может трактоваться разными исследователями неоднозначно. Трудность использования таких признаков для дифференциации таксонов также может возникать при анализе музейных коллекций, из-за потери рыбами окраски в результате длительного нахождения на воздухе или фиксаторе элементов. Нельзя сказать, что они исчезают у всех рыб, в большей мере это зависит от соблюдения правил фиксации, транспортировки и хранения. В настоящее время эта проблема легко решается предварительным фотографированием и созданием комбинированной базы данных по типу той, что работает на интернет-ресурсе [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Однако различия по качественным признакам также могли быть приняты за проявление межпопуляционной изменчивости рыб. Перспектива решения задачи со многими неизвестными оставалась в области изучения генетических характеристик хариусов.

Молекулярно-генетические данные на начальном этапе исследований также не позволили сделать однозначных выводов из-за особенностей и погрешностей применяемых методов (Скурихина, 1984; Северин, 1985).

Впоследствии благодаря использованию более совершенных подходов в изучении генетических характеристик (митохондриальной и ядерной ДНК) на основании результатов морфологического анализа и знаний эколого-географических характеристик различных форм хариусов был дан однозначный ответ на главный вопрос о наличии репродуктивной изоляции симпатрических форм.

В ходе исследований генетических характеристик хариусов бассейна р. Енисей стало ясно, что формы, совместно обитающие в системе р. Хантайка, являются репродуктивно изолированными группировками. Одна из них представлена совокупностью особей, включающих рыб из р. Хантайка, р. Варламовка (приток Енисея), которые были генетически однородны с байкальским хариусом р. Ангара и оз. Байкал. Другая группировка идентична хариусам, населяющим нижнее течение рек арктического побережья от Оби до Лены и далее все речные бассейны северо-востока Азии до Сев. Америки, т.е. подвидам сибирского хариуса (*Th. a. arcticus*, *Th. a. pallasii*, *Th. a. mertensii*, *Th. a. signifer*). Данный факт закрыл вопрос существования симпатричных подвидов одного вида в низовьях Енисея. Стало очевидно, что различия в структуре рисунка из пятен на спинном плавнике этих форм есть не результат внутривидовой изменчивости, а таксономически важный признак, который можно эффективно использовать в качестве операциональной единицы при таксономической идентификации.

Рисунок из пятен на спинном плавнике одной из форм хариуса системы р. Хантайка идентичен таковому района *terra typica*, т.е. р. Сось (нижнее течение р. Обь), из которой впервые П.С. Палласом (Pallas, 1776) описан сибирский хариус. Данный тип рисунка в бассейне р. Енисей встречается только у рыб из самых низовьев, в других участках бассейна (р. Варламовка и Н. Тунгуска), включая р. Ангара, отмечается рисунок, характерный байкальскому хариусу *Th. baicalensis*, что соответствует и результатам молекулярно-генетического анализа. Таким образом, сделан вывод о том, что ареал сибирского хариуса р. Енисей ограничен лишь частью его нижнего течения. Аналогичная картина со

схожими ареалами популяций сибирского хариуса отмечена в сопредельных с Енисеем крупных речных бассейнах Оби и Лены, в которых этот вид также отмечен только в низовьях. Выше по течению обитают другие виды.

Наличие сибирского хариуса только в нижнем течении крупных сибирских, а также некоторых уральских рек объясняется событиями, произошедшими в период последних оледенений: образованием на севере цепи подпружных водоемов, в которых шло расселение их материнских популяций в направлении с северо-востока на запад. На это указывает соответствие временных оценок упомянутых событий палеогидрологов (Grosswald, 1998) результатам молекулярно-генетических исследований (Книжин и др., 2004; Redenbach, Taylor, 1999; Stamford, Taylor, 2004; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2009).

Вывод об отсутствии сибирского хариуса в верховьях Енисея в Монголии был подтвержден в ходе изучения фенетических и генетических характеристик рыб из бассейна р. Шишхид-Гол, берущей свое начало на водоразделе с оз. Хубсугул на востоке и притоками Ангара на севере. На этом участке реки обитает хариус, имеющий значительные генетические различия с сибирским из низовьев Енисея, Лены и других рек арктического побережья Азии и Сев. Америки, в меньшей степени он различается с байкальским хариусом из р. Ангара и оз. Байкал. По генетическим характеристикам данный таксон более близок монгольскому *Th. brevirostris* и верхнеобскому *Th. nikolskyi* хариусам, но отличается от них окраской тела, формой и рисунком на спинном плавнике, некоторыми морфометрическими признаками. В результате описан новый вид – верхнеенисейский хариус (хариус Световидова) *Th. svetovidovi* (Книжин, Вайс, 2009; Weiss

et al., 2007). Его ареал требует уточнения. По нашим данным, вид встречается во всех реках, составляющих верховья Енисея в Монголии до Кызыла, а также истоки р. Большой Енисей и р. Белин в Туве. Не исключено обитание его локальных популяций в некоторых притоках р. Ока (бассейн р. Ангара), притоках оз. Увс-Нур и других приграничных с Монголией водоемах. Кроме того, отмечается обитание рыб, генетически сходных с верхнеенисейским хариусом, в р. Конуй (Абакан-Енисей).

Изучение таксономического разнообразия хариусов Енисея еще не завершено, так как остается ряд невыясненных вопросов, касающихся форм из бассейна верхнего течения реки. Два подвида сибирского хариуса: озерный *T. a. lacustris* и зубастый *T. a. dentatus*, описаны Гундризером (1967, 1979) из озер в верховьях Б. Енисея. Сопоставление их признаков даёт основание заключить, что они во многом сходны. Представленные в описаниях экологические особенности позволяют заключить, что, несмотря на близкое расположение их местообитаний, они существуют в условиях относительной пространственной изоляции, обусловившей их формирование как мелких озерных группировок. Тёмная окраска тела, отмечаемая у этих форм, является характерной чертой для особей популяций монгольского, байкальского и ленского хариусов, населяющих высокогорные озера (Книжин и др., 2006а, 2006б, 2008). Несмотря на очевидную необходимость дальнейшего исследования обсуждаемых форм, можно сделать вполне определенный вывод о том, что ни одна из них не имеет отношения к сибирскому хариусу.

Причины возникновения многочисленных форм хариусов в водоемах, где берут начало реки Енисей и Обь, несомненно, следует искать в палеогеографических событиях,

произошедших в последние 1-2 млн лет. Изменение климата и оледенения плейстоцена вызвали изоляцию, последующее расселение и возникновение фенетически различных группировок. Изменение размеров водоемов и перераспределение речных потоков между хребтами Алтае-Саянских гор на северо-западе и Тибетом с юго-запада происходило на фоне установления более сухого климата и похолодания, сопровождавшегося резкими перепадами температур (Мурзаев, 1948; Селиванов, 1967). В этот период значительно сократилось разнообразие ихтиофауны Западной Монголии и районов Южного Алтая (Сычевская, 1983; Vâlnărescu, 1991). Постепенно прекратилась связь рек Монголии с обским и енисейским бассейнами, изменился рельеф (Мурзаев, 1948; Астраханцев, 1962; Селиванов, 1967; Борисов, Минина, 1989). Участки рек, которые в настоящее время относятся к бассейнам Верхней Оби, Енисея, Ангары и Селенги, в плейстоцене могли как составлять единую гидросеть, так и разделяться. Всё это привело к разной по продолжительности изоляции отдельных популяций хариусов, что объясняет обитание в указанном регионе нескольких эволюционно молодых, генетически близких таксонов – монгольского, верхнеобского, верхнеенисейского хариусов – и упомянутых выше форм с неясным таксономическим статусом.

Несмотря на существование ряда вопросов, требующих дальнейшей разработки, таксономическая идентификация хариусов на большей части бассейна Енисея может быть проведена на основе использования признаков окраски тела и рисунка из пятен на спинном плавнике, без необходимости генетического анализа. Применение морфометрических признаков для этой цели может быть не всегда эффективно по указанным выше причинам.

**Ключ для определения хариусов *Thymallus* реки Енисей**

- 1(4) На спинном плавнике мелкие округлые пятна одинакового размера расположены в виде нескольких рядов, число которых в конце плавника больше 5 (рис. 1а).
- 2(3) Форма и размер пятен в задней части плавника такие же, как и в его передней части. Хвостовой стебель и основание плавника имеют темно-бордовую окраску. Над брюшными плавниками есть крупное пятно того же цвета. Высота

головы у затылка 12,0–16,6(14,0) %, антедорсальное расстояние 28,2–34,3(31,1) %  $L_{Sm}$ .

*Сибирский хариус –  
Thymallus arcticus*

- 3(2) Форма пятен в задней части плавника различная, их размер заметно больше, чем в передней части. Верхний ряд пятен в задней части сливается в сплошную широкую извилистую горизонтальную полосу (рис. 1в). Хвостовой стебель и основание плавника имеют яркую желто-оранжевую окраску. Над

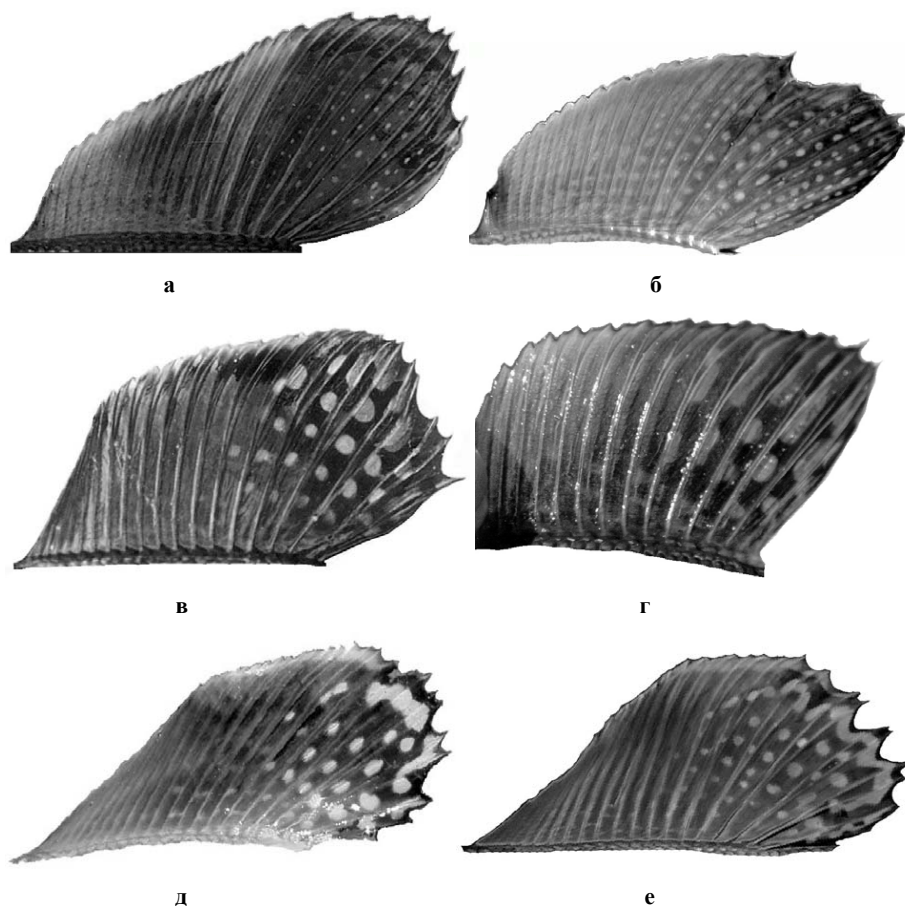


Рис. 1. Варианты рисунка на спинном плавнике хариусов *Thymallus* байкальского и ангаро-енисейского бассейнов: а – сибирский хариус (Хантайское озеро, фото В.И. Романов); б – сибирский хариус (оз. Кета, плато Путорана); в – байкальский хариус (Хантайское озеро, фото В.И. Романов), г – байкальский хариус (б. Фролиха, оз. Байкал); д, е – верхнеенисейский хариус (р. Шарга Гол, верховья Енисея в Монголии, фото К. Ратшан)

брюшными плавниками слабо заметное крупное пятно. Высота головы у затылка 15,6–18,2(17,0) %, антедорсальное расстояние 33,0–37,0(35,0) %  $L_{sm}$ .

*Верхнеенисейский хариус*,  
(хариус Световидова) –  
*Thymallus svetovidovi*

4(1) На спинном плавнике пятна разной формы и размера, расположены в виде нечетких рядов, число которых в конце плавника не больше 5 (рис. 16).

*Байкальский хариус* –  
*Thymallus baicalensis*

### Заключение

Проведенные исследования морфологического облика, особенностей распространения и генетических характеристик хариусов сибирских рек позволили выяснить филогенетические связи, рассмотреть соответствие

фенетических и генетических различий, оценить уровень их изменчивости на ареале и сделать вывод о таксономическом ранге форм. Кроме того, стало возможным провести сопоставление последовательности палеогеографических событий с данными по распространению и времени дивергенции таксонов. В результате была пересмотрена и усовершенствована гипотеза о центрах возникновения видов и путях их расселения на материках.

В бассейне р. Енисей пока достоверно установлено обитание трех видов хариусов: *Th. arcticus*, *Th. baicalensis*, *Th. svetovidovi*. Вероятность существования сибирского хариуса в участках среднего и верхнего течения р. Енисей не подтверждается. Ряд ранее описанных форм в ранге подвидов сибирского хариуса из бассейна Верхнего Енисея нуждается в ревизии.

### Список литературы

Астраханцев В.И. (1962) Ангара и её бассейн. Гидрологический очерк. Тр. Вост.-Сиб. геол. ин-та СО АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 92 с.

Берг Л.С. (1948) Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 4-е изд. Ч. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.

Борисов Б.А., Минина Е.А. (1989) Плейстоценовые оледенения Алтае-Саянской области, их корреляции и реконструкции. Палеоклиматы и оледенения в Плейстоцене. М.: Наука, с. 217-223.

Гундризер А.Н. (1967) О новом подвиде сибирского хариуса из бассейна Большого Енисея// Ученые записки Томского государственного университета. 53:79-94.

Гундризер А.Н. (1979) Зубастый сибирский хариус – *Thymallus arcticus dentatus subsp. nova*. В: Новые данные о фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Томского государственного университета, с. 23-30.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э. (2004) Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*)// Вопр. ихтиол. 44(1): 59-76.

Книжин И.Б., Богданов Б.Э., Васильева Е.А. (2006а) Морфобиологическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (*Thymallidae*) высокогорных озёр бассейна верхнего течения реки Ангара// Вопр. ихтиол. 46(6): 709-721.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Богданов Б.Э., Самарина С.С., Фруфе Э. (2006б) О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* (*Thymallidae*) в бассейне озера Байкал// Вопр. ихтиол. 46(1): 38-47.



Книжин И.Б., Вайс С. Дж., Сушник С. (2006в) Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*; *Thymallidae*): разнообразие форм и их таксономический статус// Вопр. ихтиол. 46(4): 442-459.

Книжин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж. (2006г) К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) реки Лена// Вопр. ихтиол. 46(2):182-194.

Книжин И.Б., Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С. Дж. (2007) Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae sp. nova* (*Thymallidae*) из бассейна Амура// Вопр. ихтиол. 47(2):139-156.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Богданов Б.Э., Копун Т., Музалевская О.В. (2008). Хариусы (*Thymallidae*) водоемов Западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие// Вопр. ихтиол. 48(6): 745-766.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж. (2009) Новый вид хариуса *Thymallus svetovidovi sp. nova* из бассейна Енисея и его положение в роде *Thymallus*// Вопр. ихтиол. 49(1): 5-14.

Мурзаев Э.М. (1948) Котловина Больших озер в Западной Монголии и происхождение ее ландшафтов//Тр. 2 Всесоюз. географ. съезда. М.: Географгиз, с. 367-378.

Романов В.И. (2005) Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Томск: Томский государственный университет, 42 с.

Световидов А.Н. (1936) Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus Cuvier*)// Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 3: 183-301.

Северин С.О. (1985) Сравнительная кариология и эволюция кариотипов хариусовых рыб. В: Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР. С. 78-84.

Селиванов Е.И. (1967) Неоген-четвертичные озера-гиганты в Забайкалье и Северной Монголии// Докл. АН СССР. Геология. 177(1): 175-179.

Скурихина Л.А. (1984) Генетическая дивергенция хариусов (род *Thymallus Cuvier*, 1829) Евразии в свете данных молекулярной гибридизации ДНК x ДНК: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 23 с.

Сычевская Е.К. (1983) История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов. В: Рыбы Монгольской Народной Республики: условия обитания, систематика, морфология, зоогеография. М.И. Шатуновский (ред.). М.: Наука, С. 225-249.

Bănărescu P. (1991) Zoogeography of Fresh Waters. Distribution and dispersal of Freshwater animals in North America and Eurasia. Aula-Verlag. Wiesbaden. 2: 1091.

Froufe E., Knizhin I., Weiss S. (2005) Phylogenetic analysis of the genus *Thymallus* (grayling) based on mtDNA control region and ATPase 6 genes, with inferences on control region constraints and broad-scale Eurasian phylogeography. *Mol. Phylog. Evol.* 34: 106-117.

Grosswald M.G. (1998) New approach to the ice age paleohydrology of northern Eurasia. In: *Paleohydrology and Environmental Change* (Eds.: Benito G., Baker V.R., Gregory K.J.). Chichester: Wiley and Sons, P. 199-214.

Pallas P.S. (1776) *Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Reise aus Sibirien zurück an die Wolga in 1773sten Jahr. Das Dritten Theils. Zweytes Buch. Theil.* St. Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. S. 457-760.

Pivnička K., Hensel K. (1978) Morphological variation in the genus *Thymallus Cuvier*, 1829 and recognition of the species and subspecies. *Acta Univ. Carol.-Biol.* 1975-1976. 4:37-67.

Redenbach Z., Taylor E.B. (1999) Zoogeographical implications of variation in mitochondrial DNA of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*). Mol. Ecol. 8:23–25.

Stamford M.D., Taylor E.B. (2004) Phylogeographical lineages of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in North America: divergence, origins and affinities with Eurasian *Thymallus*. Mol. Ecol. 13:1533–1549.

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. Linn. Soc. 88: 511-525.

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. 71(C): 371-386.

## **Diversity and Taxonomic Identification of Graylings (*Thymallus*) in the Yenisei River Basin**

**Igor B. Knizhin**  
*Irkutsk State University,  
Russia, 664003, Irkutsk, K.Marx st., 1*

---

*Grayling diversity and their taxonomic identification in the Yenisei River are considered. Origin and distribution of these species are partly discussed.*

*Keywords: Thymallus arcticus, Thymallus baicalensis, Thymallus svetovidovi, grayling, Yenisei, Angara, Baikal.*

---