

УДК 597.553.2.591.4.591.9

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВЕРХНЕЛЕНСКОЙ ФОРМЫ ХАРИУСА (THYMALLIDAE) В БАССЕЙНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ЕЁ ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ

© 2008 г. И. Б. Книжин*, С. Дж. Вайс**, Б. Э. Богданов***, Т. Копун**

*Иркутский государственный университет, Россия

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

***Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, Иркутск, Россия

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

Поступила в редакцию 29.01.2007 г.

Установлено обитание верхнеленской формы хариуса в верховьях рек Тья (северо-западный приток оз. Байкал) и Баргузин, где также встречается байкальский хариус *Thymallus baicalensis* Dyb. Указанные формы можно диагностировать по окраске тела, рисунку спинного плавника, совокупности меристических признаков, а также молекулярно-генетическими методами. Симпатрическое обитание верхнеленского и байкальского хариусов в северных притоках Байкала, значительные фенотипические и генетические различия, а также отсутствие особей с промежуточными признаками позволяют рассматривать их как самостоятельные виды. Полученные результаты указывают на необходимость пересмотра внутривидовой структуры сибирского хариуса *T. arcticus* (Pall.) и ревизии всего рода *Thymallus*. Локализация популяций верхнеленского хариуса в верховьях байкальских притоков свидетельствует о его возможном проникновении в бассейн Байкала по временным перехватам рек, возникавшим в прошлом и вероятным в настоящее время на водоразделах с Леной. Более широкое распространение этой формы хариуса в Байкале, по-видимому, сдерживается прессом аборигенных видов.

Долгое время считалось, что водоемы Байкальского бассейна населяет только байкальский хариус *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb. (Световидов, 1936; Берг, 1948; Тугарина, 1981). В 2001 г. в Якчинских озерах (р. Верхняя Ангара) была обнаружена форма, морфологически и генетически близкая хариусам, населяющим верховья Лены и большую часть бассейна этой реки почти до дельты (Книжин и др., 2004а, 2004в, 2006а, 2006в; Weiss et al., 2006). Таксономическая самостоятельность верхнеленской формы хариуса была доказана в результате сравнительного исследования изменчивости последовательностей митохондриальной ДНК, морфологических признаков и рисунка спинного плавника хариусов ряда северных рек Сибири и бассейна оз. Байкал (Книжин и др., 2004б, 2004в, 2006в; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2006). Было показано, что эта форма обладает целым комплексом дефинитивных диагностических признаков, дифференцирующих ее от других популяций, относимых к подвиду сибирского хариуса *T. arcticus pallasii* Val. Предполагалось, что, кроме Якчинских озер, верхнеленский хариус обитает в верховьях других притоков северного Байкала, а именно, в бассейне р. Баргузин (Матвеев, Книжин, 1996; Книжин и др., 2004а, 2006а), что подтверждалось видеоматериалами об ихтиофауне этой реки (Степанцов, 2004). Недавно проведенные исследования позволили по-

лучить новые данные о распространении верхнеленской формы в байкальском бассейне и уточнить ее таксономический статус.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили выборки хариусов, собранные в начале августа 2006 г. в р. Гоуджекит и Грамнинских озерах, а также в сентябре 2007 г. в верховьях р. Тья, относящихся к бассейну оз. Байкал (рис. 1). Для проверки гипотезы о существовании зоны совместного обитания верхнеленского и байкальского хариусов в бассейне р. Баргузин были исследованы образцы тканей рыб ($n = 11$), собранных в верховьях этой реки в октябре 2005 г.

Нижнее и Верхнее Грамнинские озера представляют собой расширение и углубление русла р. Грамна, правого притока р. Гоуджекит, впадающей в р. Тья, которая, в свою очередь, впадает в Байкал южнее г. Северобайкальск. Грамна стекает с восточного макросклона Байкальского хребта, являющегося водоразделом между байкальским и ленским бассейнами. Озера занимают днище заболоченной ледниковой долины в верхней части горно-таежного пояса в окружении гольцов. Уровень озер имеет абсолютную отметку 602 м, что на 147 м выше уровня Байкала. Расстояние до Байкала по речной сети Грамна – Го-

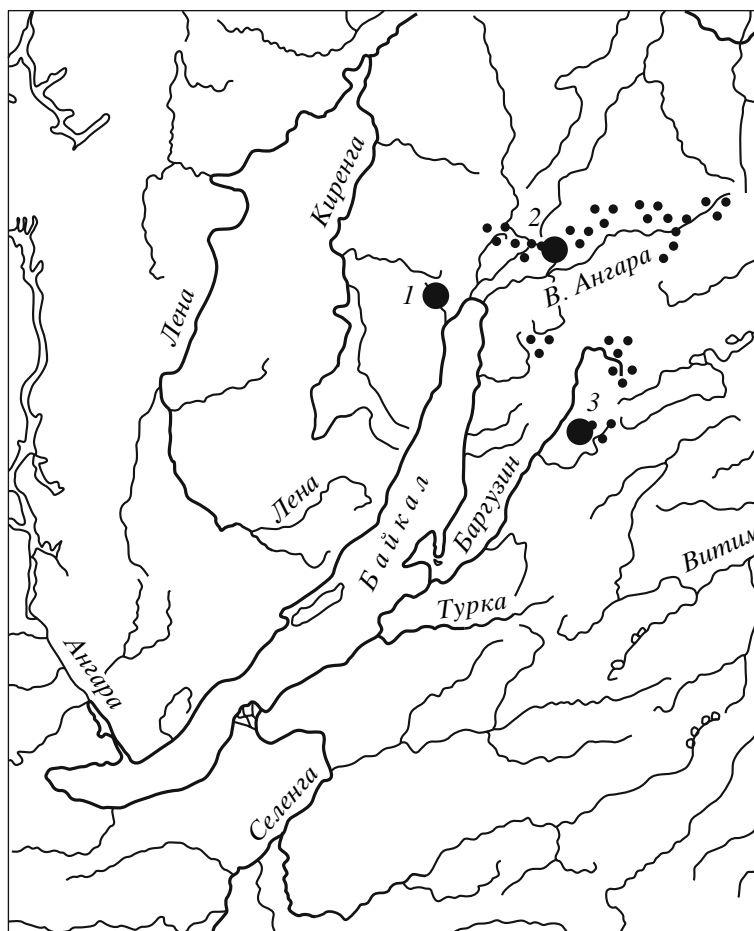


Рис. 1. Распространение хариусов *Thymallus* верхнеленской формы в бассейне оз. Байкал. 1 – р. Тья, 2 – Яччинские озера (бассейн р. В. Ангара), 3 – верховья р. Баргузин. Точками обозначены вероятные места обитания.

уджекит – Тья составляет около 50 км. При выходе из гор долина р. Грамна расширяется и впадает в Верхнее Грамнинское озеро, занимающее все дно долины до коренных склонов. Озеро овальной формы, около 6 км в окружности. Максимальная глубина около 35 м. Литораль, кроме нижнего участка с глубиной 1–2 м, выражена плохо. Дно песчано-щебенчатое, заиленное.

Нижнее Грамнинское озеро имеет очертания неправильного овала, в окружности 4 км. Его максимальная глубина 9.5 м. Литораль хорошо выражена, дно песчаное или щебнистое, заиленное.

Озера соединяет протока протяженностью около 1 км. Ширина ее русла около 20 м, глубина от 0.5 до 3 м. Верхний участок протоки порожистый. Ее дно сложено валунами и слабо окатанным булыжником, ниже по течению оно становится галечниково-щебнистым, а в углублениях – песчанистое, заиленное (Мац и др., 1980).

Нижнее течение р. Тья населяет лишь байкальский хариус, идентификация которого не вы-

зывает какого-либо затруднения. Из отловленных в оз. Нижнее Грамнинское хариусов ($n = 8$) одна особь (самка) длиной по Смитту (L_{Sm}) 192 мм в возрасте 4 лет представляла особый интерес, так как имела внешние признаки, характерные для рыб верхнеленской формы. Таксономическую принадлежность других особей этой выборки из-за небольших размеров установить было проблематично. В сентябре 2007 г. в верховьях р. Тья было отловлено 9 половозрелых хариусов L_{Sm} от 203 до 269 мм в возрасте 4–5 лет сходных по окраске тела и рисунку спинного плавника с верхнеленской формой.

Морфометрический анализ проводили на выборке из р. Тья (табл. 1), используя набор признаков, ранее предложенный для исследования хариусов (Световидов, 1936; Тугарина, 1981; Книжин и др., 2004б). Для сравнительного анализа по комплексу 12 меристических признаков методом главных компонент (РСА) использовали выборки верхнеленского хариуса из р. Кутима (Киренга-Лена, 28 экз.), Яччинских озер (Верхняя Ангара-

Таблица 1. Морфометрические признаки хариусов (*Thymallus*) верхнеленской формы из р. Тья ($n = 10$)

Признаки	M	m	σ	lim
L_{Sm} , мм	224.7	6.55	20.70	192.0–269.0
Пластические признаки, % L_{Sm}				
l_1	94.9	0.18	0.58	94.1–96.3
l_2	79.6	0.34	1.07	77.5–80.9
ao	5.6	0.11	0.35	5.0–6.1
o	4.3	0.08	0.24	3.9–4.7
f	9.4	0.11	0.36	8.8–9.9
c	18.4	0.17	0.54	17.6–19.3
cH	13.9	0.14	0.43	13.3–14.7
ch	9.7	0.13	0.42	9.0–10.6
io	5.8	0.10	0.31	5.2–6.2
lmx	5.0	0.08	0.25	4.6–5.6
i/lmx	1.9	0.05	0.16	1.6–2.2
lmd	8.7	0.10	0.31	8.2–9.1
H	17.9	0.24	0.76	17.0–19.5
h	6.7	0.14	0.43	6.1–7.4
w	13.0	0.20	0.63	11.5–13.9
aD	33.4	0.32	1.03	31.4–35.2
pD	42.5	0.38	1.20	40.0–44.2
aA	69.8	0.24	0.77	68.5–71.0
aV	44.2	0.29	0.91	43.0–45.9
lpc	16.8	0.22	0.71	15.7–18.2
PV	27.5	0.61	1.82	25.0–30.1
VA	26.4	0.15	0.46	25.6–27.3
ID	21.3	0.36	1.13	18.2–22.5
hD_1	11.3	0.22	0.69	10.3–12.4
hD_2	11.8	0.68	2.14	9.0–16.2
lA	9.4	0.18	0.57	8.3–10.4
hA	12.4	0.38	1.20	11.0–14.5
lP	15.1	0.21	0.68	13.7–15.9
lV	15.4	0.30	0.95	13.7–17.0
Меристические признаки				
ll	92.0	0.85	2.68	88–96
D_1	7.5	0.21	0.67	7–9
D_2	12.3	0.20	0.64	11–13
D	19.8	0.24	0.75	19–21
P	14.4	0.15	0.49	14–15
V	9.4	0.15	0.49	9–10
A_1	4.0	–	–	–
A_2	9.1	0.09	0.30	9–10
$sb.$	18.5	0.41	1.28	17–21
$rb.$	8.6	0.21	0.66	8–10
$vert.$	51.7	0.32	1.00	50–53
pc	13.4	0.64	2.01	10–16

Примечание. L_{Sm} – длина по Смитту, l_1 – длина туловища, l_2 – длина до конца чешуйного покрова, ao – длина рыла, o – горизонтальный диаметр глаза, f – заглазничный отдел головы, c – длина головы, cH – высота головы у затылка, ch – высота головы у глаза, io – ширина лба, lmx – длина верхней челюсти, i/lmx – ширина верхней челюсти, lmd – длина нижней челюсти, H – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, w – толщина тела, aD – антедорсальное расстояние, pD – постдорсальное расстояние, aA – антеанальное расстояние, aV – антевентральное расстояние, lpc – длина хвостового стебля, PV – пекто-вентральное расстояние, VA – вентроанальное расстояние, ID – длина основания спинного плавника, hD_1 – высота передней части спинного плавника, hD_2 – высота задней части спинного плавника, lA – длина основания анального плавника, hA – высота анального плавника, lP – длина грудного плавника, lV – длина брюшного плавника, ll – число прободенных чешуй в боковой линии, D_1 – число неразветвленных лучей в спинном плавнике, D_2 – число разветвленных лучей в спинном плавнике, D – общее число лучей в спинном плавнике, P – число разветвленных лучей в грудном плавнике, V – число разветвленных лучей в брюшном плавнике, A_1 – число неразветвленных лучей в анальном плавнике, A_2 – число разветвленных лучей в анальном плавнике, $sb.$ – число жаберных тычинок, $rb.$ – число жаберных лучей, $vert.$ – число позвонков, pc – число пилорических придатков. M – среднее значение показателя, m – его ошибка, σ – среднеквадратическое отклонение, lim – пределы варьирования показателя.

Байкал, 32 экз.), а также байкальского хариуса р. Томпуда (бассейн оз. Байкал, 50 экз.)¹.

Для молекулярно-генетического исследования от всех рыб брали кусочки жирового плавника, фиксировавшиеся в 96%-ном этаноле. Всю контрольную область митохондриальной ДНК (мтДНК) и прилегающие фрагменты обоих фланкирующих генов т-РНК амплифицировали у 8 особей из оз. Н. Грамнинское и 11 экз. из р. Баргузин, используя праймеры LRBT-25 и LRBT-1195 (Weiss et al., 2002). Условия ПЦР (25 мкл реакции) были следующими: каждая реакция содержала 19 мкл H₂O, 2.5 мкл 10-кратного буфера фирмы Promega, 0.5 мкл 10 мМ каждого праймера, 1.5 мкл 25мМ MgCl₂, 0.5 мкл 10 мМ дНТФ, 0.1 мкл Taq ДНК полимеразы фирмы Promega и 0.5 мкл 100 нг/мкл ДНК. Цикл параметров следующий: начальная денатурация проходила при 94°C в течение 3 мин, денатурация при 94°C – 40 с, отжиг при 53°C и синтез при 72°C – 40 с. Всего проводили 30 циклов. Амплифицированные ДНК очищали с использованием набора NucleoSpin Extract Kit (Machery-Nagel). Около 100 нг очищенного продукта ПЦР использовали в цикле реакций секвенирования в соответствии с протоколом ABI PRISM BigDye Terminator. Последовательности определяли на автоматическом секвенаторе ABI-3130.

Выравнивание полученных последовательностей осуществляли вручную вместе с 20 ранее опубликованными гаплотипами, представляющими две генетически дивергентные линии (Koskinen et al., 2002; Weiss et al., 2006), с использованием в качестве внешней укореняющей группы особей европейского хариуса *T. thymallus* L. Для филогенетического анализа выровненные последовательности импортировали в алгоритм программы MEGA 3.1 (Kumar et al., 2004). Построение дерева проводили методом ближайшего соседа (NJ) на основе расчета попарных генетических расстояний, используя модель нуклеотидных замен Kimura-2. Бутстрэп поддержка узлов ветвления оценена по 1000 репликаций. Межгрупповые различия (с поправкой на внутривидовые) были вычислены с использованием опции чистой дивергенции нуклеотидных последовательностей (*Da*) в программе MEGA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Окраска, форма тела и рисунок спинного плавника верхнеленского хариуса бассейна р. Тья (составлено по 10 особям). Тело вальковатое. Рыло округлое. Конец верхней челюсти почти достигает середины глаза. Зубы слабо развиты. Окраска

чешуйного покрова по бокам тела серебристого цвета. Спина коричнево-бурая. С нижней стороны тела, от головы до брюшных плавников, проходят две параллельные желтовато-коричневые полосы. Жаберные крышки с фиолетовым оттенком. Вдоль рядов чешуй от головы до конца хвостового стебля проходят прерывистые полосы из зигзагообразных черных пятнышек. Спинной плавник небольшой, его передняя часть чуть выше задней; на плавнике, вдоль его основания, проходят 3–4 полосы горизонтально вытянутых красно-бордовых пятен. Верхний ряд образуют наиболее крупные пятна, которые не соединяются с узкой верхней каймой того же цвета. Морфометрические признаки хариуса верхнеленской формы из бассейна р. Тья представлены в табл. 1.

Сравнительные замечания. Как уже отмечалось выше, по окраске тела и рисунку спинного плавника исследованные хариусы из бассейна р. Тья сходны с верхнеленской формой из Якчинских озер и водоемов верхней Лены, которые существенно отличаются от байкальского хариуса. У верхнеленской формы рисунок на спинном плавнике представлен в виде трех, реже четырех, относительно ровных сплошных полос из горизонтально вытянутых красно-бордовых пятен, не сливающихся с каймой. Напротив, у байкальского хариуса пятна красно-алого цвета различного размера и формы концентрируются в задней части плавника и обычно сливаются с каймой, образуя широкие полосы, продолжающиеся почти до середины последних лучей. У верхнеленских хариусов вдоль тела от головы до конца хвостового стебля между рядами чешуй проходят черные короткие полосы, сформированные зигзагообразными пятнышками. На теле байкальского хариуса небольшие пятна овальной формы в основном разбросаны в передней части, ближе к голове. Над брюшными плавниками у верхнеленского хариуса отсутствуют крупные овальные красно-алые пятна, в то время как у байкальского они имеются. На брюшной стороне особей верхнеленской формы от грудных до основания брюшных плавников проходят две желтовато-бурые параллельные полосы, а у байкальского хариуса они слабо заметны и другого оттенка. Жаберные крышки верхнеленских хариусов фиолетово-стального цвета, а байкальских – бирюзово-серые.

Многомерный анализ, проведенный по комплексу 12 меристических признаков, показал, что выборки верхнеленского хариуса из р. Тья и байкальского – из р. Томпуда в пространстве первых двух главных компонент разошлись без какого-либо перекрытия. Некоторая степень перекрытия с последним отмечается у хариусов из р. Кутима (37%) и в меньшей степени у хариусов Якчинских озер (16%). В целом область перекрытия выборки обеих форм составляет 26%

¹ Полная характеристика морфометрических признаков хариусов из рек Кутима, Томпуда и Якчинских озер приводится в работах Книжина с соавторами (2006а, 2006б, 2006в).

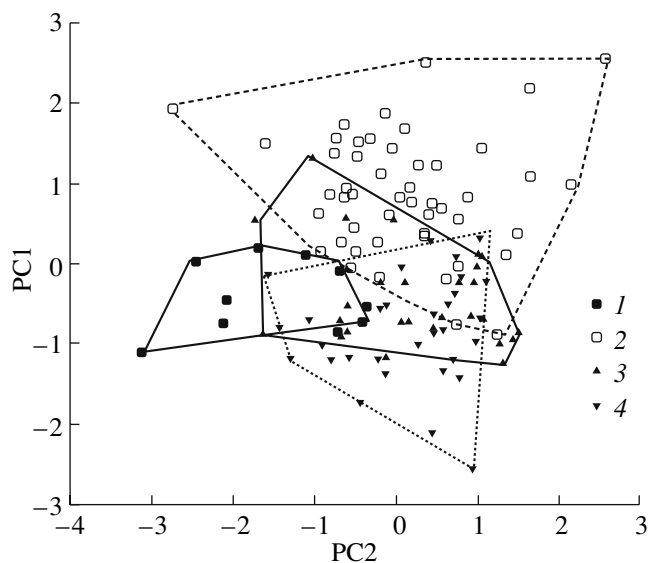


Рис. 2. Диаграмма рассеяния исследованных выборок хариусов (род *Thymallus*) в пространстве двух первых главных компонент (PC) по 12 меристическим признакам. Хариусы верхнеленской формы: 1 – р. Тья, 3 – р. Кутима, 4 – Якчинские озера; байкальский хариус: 2 – р. Томпуда.

(рис. 2). Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты, объясняющие 83.5% дивергенции, даны в табл. 2. Наибольшие нагрузки по первой главной компоненте приходятся на признаки – *ll*, *sb*. и *V*, а по второй – *pc*.

Молекулярно-генетический анализ. Выровненный блок из 39 последовательностей включал полную контрольную область (CR) (1006 пар нуклеотидов) и прилегающие фрагменты генов

Таблица 2. Нагрузки собственных векторов на первые две главные компоненты для 12 меристических признаков

Признаки	Главные компоненты	
	1	2
<i>ll</i>	0.999	-0.024
<i>D</i> ₁	0.044	0.050
<i>D</i> ₂	-0.095	0.036
<i>D</i>	-0.056	0.074
<i>P</i>	0.144	0.023
<i>V</i>	0.460	0.097
<i>A</i> ₁	0.115	0.079
<i>A</i> ₂	-0.061	0.165
<i>sb</i> .	0.535	0.167
<i>rb</i> .	0.300	0.100
<i>vert</i> .	0.143	0.397
<i>pc</i>	0.114	0.947

тРНК пролина (68 пар нуклеотидов) и фенилаланина (15 пар нуклеотидов). Среди 39 отсекаемых последовательностей на основе 100 переменных сайтов, из которых 67 были филогенетически информативными, выявлено 24 гаплотипа.

На построенном NJ-дереве можно увидеть три ветви (рис. 3). Ветвь А сформирована последовательностями байкальского хариуса, опубликованными в работе Коскинена с соавторами (Koskinen et al., 2002), а также исследованными последовательностями этой формы из бассейнов рек Тья и Баргузин. Ветвь В включает последовательности двух особей сибирского хариуса *T. arcticus* из дельты Лены (нижнеленская форма), которые близки к таковым популяций вида, населяющих низовья других рек арктического побережья (Weiss et al., 2006, 2007). Ветвь С составили последовательности хариусов верхнеленской формы из рек Кутима (бассейн верхней Лены), Тья, Баргузин и Якчинских озер (бассейн Байкала). Уровень дивергенции между ветвями А (Байкал) и В (дельта Лены) составил 2.6%, между А и С – 2.3%, между В и С – 3.2 %.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотренные выше особенности окраски тела, рисунка спинного плавника, а также результаты сравнительного анализа по комплексу меристических признаков и изменчивости последовательностей мтДНК позволяют утверждать, что в р. Тья, кроме байкальского хариуса, обитают и хариусы верхнеленской формы. Молекулярно-генетическое исследование хариусов из верховьев р. Баргузин показало, что и в этом притоке Байкала встречаются обе упомянутые формы. Согласно настоящим и полученным ранее результатам исследования молекулярно-генетических и фенотипических особенностей верхнеленского и байкальского хариусов (Книжин и др., 2004а, 2006а, 2006б; Koskinen et al., 2002; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2006), эти формы хорошо диагностируются разными методами. Обнаружение в бассейнах рек Тья и Баргузин хариусов верхнеленской формы существенно расширяет первоначальные представления о том, что ее распространение в бассейне Байкала ограничено Якчинскими озерами (Книжин и др., 2004а, 2006а, 2006б).

Результаты исследования последовательностей мтДНК верхнеленского хариуса указывают на генетическую однородность данной формы и ее значительную дивергенцию от симпатричных с ней в разных частях ареала сибирского (нижнеленская форма) (Книжин и др., 2006б; Weiss et al., 2006) и байкальского хариусов (рис. 3).

Таким образом, высокий уровень морфогенетической дивергенции и существование зоны симпатрического обитания верхнеленского и бай-

кальского хариусов в притоках Байкала дают основание к пересмотру их таксономического статуса, который до последнего времени определялся в ранге подвидов сибирского хариуса *T. arcticus* (Pall.). Соответствующее повышение таксономического ранга обеих форм до видового дает основание к последующей ревизии не только внутривидовой структуры сибирского хариуса *T. arcticus*, но и всего рода *Thymallus*.

Судить о характере распространения и численности верхнеленского хариуса в бассейне р. Тья и в других притоках Байкала довольно сложно. По результатам исследований, проведенных в августе 1974 г. (Мац и др., 1980), указывалось, что в Грамнинских озерах обитают таймень *Hucho taimen*, ленок *Brachymystax lenok*, налим *Lota lota*, окунь *Perca fluviatilis*, голянь *Phoxinus phoxinus* и щиповка *Cobitis melanoleuca*. Хариус упоминался только в связи с его нерестовой миграцией в верховья р. Грамна, происходившей в апреле–мае из Байкала (Мац и др., 1980). По всей вероятности, это касалось лишь миграции байкальского, а не верхнеленского хариуса, который в низовьях байкальских притоков никогда не встречался. Во время экспедиции 2001 г. в течение нескольких дней в оз. Верхнее Грамнинское нам удалось отловить только одного неполовозрелого тайменя. В самой же реке и озере, кроме речного голяня, каменной *Paracottus knerii* и песчаной *Leocottus kesslerii* широколобок, других видов рыб обнаружено не было. В 2006 г. хариус, в основном его молодь, встречался в обоих Грамнинских озерах. Обнаружение особей верхнеленского хариуса в верховьях ключа Якчий, р. Тья, а также в реках Ина и Сувоиткан (верховья р. Баргузин) (Степанцов, 2004) говорит о том, что большую часть года особи этой формы, вероятно, проводят на участках, где байкальский хариус или не встречается, или появляется лишь в нерестовый период. По наблюдениям Степанцова (2004), можно сделать вывод, что численность верхнеленского хариуса в указанных притоках р. Баргузин в осенний период довольно высока.

Общей чертой притоков Байкала, в которых обнаружены популяции верхнеленского хариуса, является то, что их истоки расположены в непосредственной близости от истоков рек бассейна верхнего течения р. Лена. В частности, приток р. Грамна – р. Тавалакит – берет начало в сквозной ледниковой долине, по которой протекает р. Окунайка (Киренга–Лена). Четкой границы водораздела между ними нет. Обнаружение верхнеленского хариуса в системах рек Тья и Баргузин является еще одним подтверждением существовавших в прошлом связей ленского и байкальского бассейнов. Обитание полностью или частично изолированных популяций этого хариуса только в верховьях байкальских притоков позволяет предполагать, что он испытывает значительный

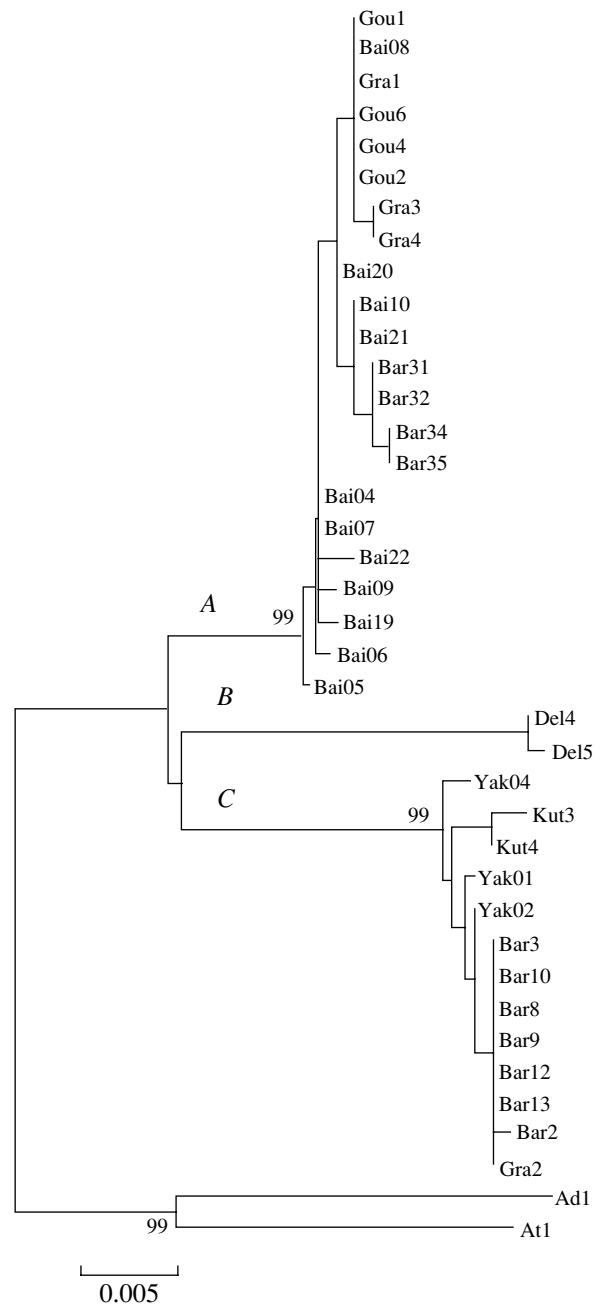


Рис. 3. NJ-филогенетическое дерево, построенное по результатам сравнения последовательностей мтДНК хариусов *Thymallus* исследованных форм. Обозначения. А – байкальский хариус *T. baicalensis*, В – сибирский хариус *T. arcticus*, С – хариусы верхнеленской формы; Bai – р. Фролиха, Bar – р. Баргузин, Del – дельта Лены, Gou – р. Гоуджекит, Gra – оз. Н. Грамнинское, Kut – р. Кутима, Yak – Якчинские озера; европейский хариус *T. thymallus*: Ad – бассейн р. По (Италия), At – бассейн р. Луар (Франция).

пресс со стороны байкальского хариуса и, вероятно, других аборигенных рыб. В этой связи можно отметить, что локальные популяции арктического гольца *Salvelinus alpinus* также известны в верховьях некоторых притоков северного Байкала –

реках Фролиха и Светлая (Самусенок и др., 2006). Несмотря на существующую возможность ската вниз по реке, в самом Байкале особи этого вида не встречаются.

Верхнеленский хариус и арктический голец не обнаружены в водоемах на западном водоразделе Байкала и Лены, хотя именно в этой части геоморфологами установлен существовавший до конца плейстоцена сток из озера (Флоренсов, 1978; Базаров и др., 1981; Мац и др., 2001, 2002). Таким образом, проникновение верхнеленского хариуса и арктического гольца в байкальский бассейн могло произойти в результате временных перехватов рек только на северном и северо-восточном участках водораздела с Леной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ) за ценные замечания и советы, сделанные в ходе работы над рукописью; С.В. Кирильчику, А.Н. Зайцевой (Лимнологический институт СО РАН) за участие в экспедиционных исследованиях; Л.В. Сухановой (Лимнологический институт СО РАН) за всемерное содействие в работе и консультации, а также за предоставленный для молекулярно-генетического анализа материал по хариусам верхнего течения р. Баргузин.

Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ-БНТС (грант № 06-04-90611), РФФИ (грант № 05-04-49003-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Базаров Д.Б., Резанов И.Н., Будаев Р.Ц. и др. 1981. Геоморфология Северного Прибайкалья и Станового нагорья. М.: Наука, 198 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.

Книжин И.Б., Богданов Б.Э., Матвеев А.Н., Самусенок В.П. 2004а. Рыбы озера Байкал и водоемов его бассейна. Учеб. пособие по зоол. позвоночных. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т, 104 с.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э. 2004б. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 1. С. 59–76.

Книжин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж. 2004в. К вопросу о разнообразии хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) в бассейне реки Лены // Мат-лы междунар. науч. конф. Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков: морфология, систематика, экология. Казах. нац. ун-т им. аль-Фараби, Алма-Аты, 21–23 января 2004 г. С. 144–145.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Богданов Б.Э. и др. 2006а. О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* (Thymallidae) в бассейне озера Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 38–47.

Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Сушник С. 2006б. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*, Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 4. С. 442–459.

Книжин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж. 2006в. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) реки Лена // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 182–194.

Матвеев А.Н., Книжин И.Б. 1996. Проблемы систематики хариусовых рыб бассейна оз. Байкал // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Мат-лы конф. по изучению водоемов Сибири. Томск. С. 93–94.

Мац В.Д., Визенко О.С., Моложников В.Н. и др. 1980. Грамнинские озера в зоне влияния трассы БАМ. Новосибирск: Наука, 88 с.

Мац В.Д., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М. и др. 2001. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: строение и геологическая история. Новосибирск: Изд-во СО РАН, фил. "Гео", 252 с.

Мац В.Д., Фуджишии Ш., Машико К. и др. 2002. К палеогидрологии Байкала в связи с неотектоникой // Геология и геофизика. Т. 43. № 2. С. 142–154.

Самусенок В.П., Алексеев В.П., Матвеев А.Н. и др. 2006. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 616–629.

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

Степанцов М.В. 2004. За хариусом по Сувотикану. <http://www.baikalfoto.ru>.

Тугарина П.Я. 1981. Хариусы Байкала. Новосибирск: Наука, 281 с.

Флоренсов Н.А. 1978. История озера // Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука. С. 9–17.

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.

Kumar S., Tamura K., Nei M. 2004. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment // Briefings in Bioinformatics. V. 5. P. 150–163.

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 draining basins // Biol. J. Linn. Soc. V. 88. P. 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. V. 71. Suppl. C. P. 371–386.

Weiss S., Persat H., Eppe R. et al. 2002. Complex patterns of colonization and refugia revealed for european grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA control region // Mol. Ecol. V. 11. P. 1393–1407.