

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМАТИКИ ЕВРАЗИЙСКИХ ХАРИУСОВ (СЕМ. THYMALLIDAE): ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Резник К.А.

Научный руководитель – доцент Зуев И.В.

Сибирский федеральный университет

Вопросы систематики хариусовых рыб (сем. Thymallidae) до настоящего времени носят дискуссионный характер и привлекают внимание многих исследователей (Книжин и др., 2006). Целью настоящей работы является краткий обзор литературных источников, посвященных современному состоянию систематики евразийских хариусов на видовом и внутривидовом уровне.

Семейство *Thymallidae*, Gill, 1884 включает только один род *Thymallus* Link, 1790, в котором, обычно не вызывает сомнений наличие четырех видов (М.Т. Koskinen, S.Weiss, С. Schlotterer, С.Р. Primmer, И.Б. Книжин, В.И. Романов): *T. thymallus* Linnaeus, 1758 - европейский хариус; *T. brevirostris* Kessler, 1879 - монгольский хариус; *T. grubei* Dybowski, 1869 - амурский хариус; *T. arcticus* Pallas, 1776 - сибирский хариус.

Европейский хариус. Несмотря на то, что многолетние дискуссии о внутривидовом генетическом и фенетическом разнообразии семейства затронули европейского хариуса в меньшей степени, чем другие виды, в последние годы появились сообщения, свидетельствующие о морфологических и генетических различиях между его отдельными популяциями. Внимание исследователей привлекла изолированная популяция европейского хариуса, населяющая северную часть речной сети Адриатического бассейна. Сравнительные исследования некоторых биологических показателей, изменчивости мтДНК и цитохрома-*b* хариусов Адриатической и Атлантической речных систем выявили 9 комбинированных мтДНК гаплотипов. Генетическое расхождение Адриатических и Атлантических гаплотипов составило 2,52-3,10% в цитохроме *b* и 3,38-3,92% в мтДНК соответственно. Продемонстрированы отчетливые отличия адриатиатической популяции и предложено обособление данной популяции как адриатического хариуса в рабочем варианте (Sushnik et al., 2004). В других работах (Gum et al., 2005) приводятся данные филогенетического кластерного анализа, обнаруживающие как минимум четыре группы по мтДНК, сформировавшихся в Плейстоцене в условиях географической изоляции. На примере озера в Норвегии (Ваегум, 2008) проводились исследования на относительно молодой популяции европейского хариуса, имеющей общего предка менее 25 поколений назад. За этот достаточно короткий срок из предковой сформировались две симпатричные популяции с отчетливыми различиями в интенсивности окраски тела, дивергенцией по морфологическим признакам. Кроме того, отмечена экологическая репродуктивная изоляция, связанная с выбором нерестилищ в разных притоках озера. Эти данные демонстрируют широкую норму реакции и пластичность хариусовых рыб.

Монгольский хариус. Дискуссия о таксономическом статусе монгольского хариуса продолжается с середины XIX века. До последнего времени считалось, что в озерах и реках Центрально — Азиатского бассейна обитают монгольский и сибирский хариусы. Исследования этого вида в последние годы (Книжин, и др., 2008; Слынько и др., 2010), включающие изучение морфологических признаков, рисунка спинного плавника, некоторых биологических показателей и изменчивости контрольной области мтДНК хариусов верхнего течения р. Кобдо и оз. Хотон Нур (Западная Монголия)

показали, что хариусы этих водоёмов представлены крупной (хищной) и мелкой (бентосоядной) формами монгольского хариуса. Последняя форма ранее ошибочно отождествлялась с сибирским хариусом. Однако генетическое единство крупной и мелкой форм, однородность по меристическим признакам, сходство в характере варьирования окраски чешуйного покрова и рисунка на спинном плавнике свидетельствуют об их принадлежности к одному виду. Водоёмы Центрально — Азиатского бассейна также населяют популяции монгольского хариуса со смешанным типом питания и признаками внешнего строения, в разной степени свойственными обеим формам.

Амурский хариус. История исследования хариусовых рыб в бассейне Амура продолжается более двух веков. Впервые хариуса отметил Георги (Georgi, 1775) в небольших речках у г. Нерчинск (бассейн р. Шилка) и определил его как *Salmo thymallus* Linnaeus, 1785. Почти через столетие хариус из бассейна верхнего течения р. Амур был описан Дыбовским как новый вид — амурский хариус *Thymallus grubii* (Dybowski, 1869). Берг (1916), а затем Световидов (1936), проанализировавший признаки 11 рыб из разных частей Амура, отнесли амурского хариуса к подвиду сибирского — *T. arcticus grubei*. Позднее мнения о таксономическом статусе этой формы разделились. Одни исследователи считали амурского хариуса подвидом сибирского (Шатуновский, 1983; Егоров, 1985; Карасев, 1987; Дорофеева, 1998, 2002), а другие — самостоятельным видом (Pivnicka, Hensel, 1978; Тугарина, Храмцова, 1980; Макоедов, 1987; Черешнев, 1998; Сафронов и др., 2001, 2003; Сафронов, Никифоров, 2003; Богуцкая, Насека, 2004; Книжин и др., 2004).

В настоящее время не вызывает сомнений, что в Амуре обитают 4 формы хариусов, 3 из которых на части ареала симпатричны, но при этом репродуктивно изолированы (Антонов, 1995, 1999а, 1999б, 2001, 2004; Шедько, 2001; Богуцкая, Насека, 2004; Froufe et al., 2003, 2005; Книжин и др., 2004): *T. grubii grubii* - «верхнеамурская форма» (Froufe et al., 2003; Антонов, 2004; Книжин и др., 2004); *T. grubii flavomaculatus* Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 — желтопятнистый хариус; *T. burejensis* Antonov, 2004 — крупночешуйчатый хариус; *T. tugarinae* sp. nova Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2006 – нижнеамурский хариус (хариус Тугариной).

Сибирский хариус. Среди хариусовых рыб наиболее сложна и дискуссионна структура сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas), который в пределах своего ареала, простирающегося от бассейнов рек Печоры (Кожим), Кары до Чукотки и Северной Америки представлен, по мнению ряда авторов, восемью подвидами (Атлас пресноводных рыб России, 2002).

номинативный подвид *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas, 1776) — западносибирский хариус; *Thymallus arcticus pallasi* Valenciennes, 1848 — восточносибирский хариус; *Thymallus arcticus mertensii* Valenciennes, 1848 — камчатский хариус; *Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski, 1874 — черный байкальский хариус; *Thymallus arcticus brevipinnis* Svetovidov, 1931 — белый байкальский хариус; *Thymallus arcticus grubei* Dybowski, 1869 — амурский хариус; *Thymallus arcticus signifer* (Richardson, 1823) — аляскинский хариус. Этот подвид в России имеет ограниченный ареал (оконечность Чукотского полуострова). За пределами России, в Монголии, был описан еще один подвид *Thymallus a. nigrescens* Dorogostaisky, 1923 — хубсугульский (косогольский) хариус, который одно время рассматривался даже в ранге вида, но в последних сводках он вновь низведен в ранг подвида.

Самая сложная ситуация наблюдается в бассейне Енисея, хариусовая фауна которого формируется как сборная из элементов верхнеенисейской (относительно малочешуйный южно-сибирский хариус) и байкальских фаун (Романов, 2005).

Первая полная сводка, где систематика подвигов сибирского хариуса была

представлена с описанием основных морфологических признаков, была представлена А. Н. Световидовым (1936). Морфологические характеристики восточно-сибирского хариуса, как и западно-сибирского основаны на сборном и относительно небольшом материале из обширного региона бассейнов Оби, Енисея, Лены, Колымы и других рек. Несмотря на то, что она появилась более 70 лет назад, до настоящего времени некоторыми специалистами данная схема признаётся без существенных дополнений или изменений. Согласно системе Световидова А. Н. (1936) в бассейнах р. Енисей и оз. Байкал присутствуют сибирский хариус с подвидами: *Th. a. arcticus* (западно-сибирский), *Th. a. baicalensis* (чёрный байкальский), *Th. a. baicalensis* infrasubspecies *brevipinnis* (белый байкальский), и косокольский хариус, описанный из оз. Хубсугул (басс. Реки Селенги), - *Th. nigrescens*. Позднее, в 70-е и последующие годы валидность видового статуса косокольского хариуса неоднократно дискутировалась, и в последних работах многие отечественные специалисты всё чаще стали его рассматривать в качестве подвида сибирского хариуса – *Th. a. nigrescens*, как и автор его первого описания Дорогостайский В. Ч. (1923). Данные молекулярно — генетического и морфологического анализов позволяют рассматривать косокольского хариуса в статусе подвида байкальского хариуса (Книжин, Вайс, 2007).

В одной из недавно опубликованных работ (Книжин, Вайс, 2009) описан новый вид хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. Nova (южно-сибирский хариус) из бассейна Верхнего Енисея. Материалом послужила выборка хариусов, отловленных в р. Шарга Гол, северного притока р. Шишкид Гол (Малый Енисей). Новый вид хариуса существенно отличается (коэффициент различия *CD* превышает формально подвидовой уровень 1,28) от симпатричного с ним в части енисейского бассейна сибирского хариуса по 5 пластическим и 4 меристическим признакам. От второго симпатричного вида — байкальского хариуса, населяющего основную часть Ангаро-Енисейского бассейна и оз. Байкал с притоками, верхнеенисейский хариус отличается на формально подвидовом уровне по 8 пластическим и 3 меристическим признакам, а от косокольского — по 9 пластическим и 6 меристическим.

Исследование изменчивости последовательностей митохондриальной ДНК показало, что верхнеенисейский, верхнеобский и монгольский 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 западно-сибирского и в меньшей степени байкальского хариусов (Koskinen et al., 2002; Froufe et al., 2005; Weiss et al., 2007).

С точки зрения формообразования и расселения хариусов, целесообразно рассматривать Байкало-Ангарский бассейн и бассейн Енисея как единую гидросистему, в которой исторически исключалась полная географическая и репродуктивная изоляция отдельных популяций хариусов.

О происхождении байкальских хариусов высказан ряд гипотез, которые отражали ранее существовавшие представления о геологических процессах, ледниковом периоде, перестройках гидросети, происходивших в последние несколько сотен тысяч лет в этом регионе (Дорогостайский, 1923; Световидов, 1936; Тугарина, 1981, 2002), а также опирались на результаты молекулярно – генетических исследований (Скурихина, 1984; Koskinen et al., 2002).

Полученные рядом авторов (Книжин и др., 2006; Koskinen и др., 2002) данные свидетельствуют о возможном сценарии вселения хариусов в Байкал из Енисея через Ангару и не противоречат выводам, сделанным ранее Световидовым (1936) о вероятном центре происхождения и возможных путях расселения хариусов на Евразийском материке. Предковая форма байкальских хариусов могла населять водоёмы Алтае – Саянской горной системы, включая северную и западную части Монголии. Расселение

хариусов происходило в разных направлениях, что явилось следствием перестроек гидросети в приледниковых водоёмах, а также процессов, связанных с горообразованием в плейстоцене (Флоренсов, 1978; Архипов и др., 1982; Гроссвальд, 1983, 1998; Борисов, Минина 1989; Осадчий, 1995; Кузьмин, 2001). Установившиеся впоследствии водоразделы и возникшие в связи с этим изоляционные барьеры привели к образованию разнообразных форм хариусов в бассейнах верхнего течения рек Оби, Енисея, Ангары, а также в озёрах Байкал и Хубсугул. Популяции, населяющие Ангару и Иркутское водохранилище, могут рассматриваться как буферная группировка между байкальскими и енисейскими хариусами (Книжин и др., 2006; Скурихина, 1984; Коскинен и др., 2002). Отсутствие у них не только репродуктивной изоляции, но и существенных морфологических различий, а также наличие общих черт окраски тела и почти идентичный рисунок спинного плавника ставят под сомнение обоснованность рассмотрения этих форм как разных подвидов сибирского хариуса и дают основание к пересмотру их таксономического статуса.

Внешний облик, морфологические и генетические особенности косоогольского хариуса, несмотря на наличие у него общих для всех форм байкальского бассейна признаков, указывают на большую длительность его изоляции в оз. Хубсугул. Это особенно проявилось в возникновении различий по окраске тела, числу пилорических придатков и жаберных тычинок (Книжин, Вайс, Сушник, 2006).

На основе диагностических характеристик, разработанных для определения хариусов Северо-Востока России (Черешнев и др., 2001), хариусы водоёмов Таймыра и плато Путорана должны быть отнесены к камчатскому хариусу (фенотипы плавников *mertensii* и, реже, *signifer*). Таким образом, хариусов, населяющих водоёмы Таймырского полуострова, Нижней Лены, других рек этого региона и ранее считавшихся восточно-сибирским хариусом - *Th. a. pallasii*, будет правильнее относить к камчатскому хариусу *Th. a. mertensii* (Романов, 2004). В то же время по своим основным морфологическим признакам «западно-сибирский» хариус, обитающий в водоёмах Хантайской гидросистемы, наиболее близок к байкальским, особенно черному байкальскому (Романов, 1988, 1990).

В р. Лена выявлены две формы хариусов, различающиеся по окраске тела, форме и рисунку спинного плавника, а также по биологическим показателям. По указанным признакам формы подразделяются на верхне- и нижнеленскую. Последняя по комплексу признаков может быть отнесена к восточносибирскому подвиду *T. arcticus pallasii* и наиболее близка к популяциям хариусов из рек Анабар, Яна, а также рек Чукотки, Аляски и верховьев р. Миссури (Книжин, Кириллов, Вайс, 2006). По другим данным (Романов, 2005) в некоторых притоках нижней Лены местный хариус по рисунку спинного плавника не имеет ничего общего с восточно-сибирским (колымским) хариусом, но аналогичен фоновому таймырскому хариусу, который определяется как камчатский *Th. arcticus mertensii*.

Таким образом, несмотря на многовековую историю изучения хариусовых рыб, проблема систематики семейства остается во многом нерешенной. Наибольшие затруднения и разногласия затрагивают внутривидовую систематику сибирского хариуса, что обусловлено очень широким ареалом вида, высокой пластичностью и образованием множества форм. Нерешенными остаются некоторые вопросы систематики амурских и монгольских хариусов, как, например их видовые статусы и отношение к виду *Th. arcticus*. Видовые статусы хариусов, описанных для бассейнов Верхнего Енисея и Оби в последние годы (*T. svetovidovi*, *T. nikolskyi*) также нуждаются в дообследовании и дальнейшем обсуждении. Полученные благодаря молекулярно-генетическому анализу данные о внутривидовой дивергенции наиболее изученного европейского хариуса с выделением Адриатического хариуса, демонстрируют

целесообразность использования метода для дальнейшего анализа популяций хариусов, наряду с морфометрическими и фенетическими исследованиями.