

## ХАРИУСОВЫЕ РЫБЫ (THYMALLIDAE) БАССЕЙНА АМУРА: ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РАЗНООБРАЗИИ

А.Л. Антонов<sup>1</sup>, И. Б. Книжин<sup>2</sup>

[Antonov A.L., Knizhin I.B. Graylings (Thymallidae) of the Amur River basin: history of research and modern concepts of diversity].

<sup>1</sup>Институт водных экологических проблем ДВО РАН, ул. Ким Ю Чена, 65, Хабаровск, 680000, Россия. E-mail: antonov@ivep.as.khb.ru

<sup>2</sup>Иркутский государственный университет, ул. Карла Маркса, 1, Иркутск, 664003, Россия. E-mail: knizhin@mail.ru

<sup>1</sup>Institute of water and ecological problems FEB RAS, Kim Yu Chen Str., 65, Khabarovsk, 680000, Russia. E-mail: antonov@ivep.as.khb.ru

<sup>2</sup>Irkutsk State University, Karl Marx Str., 1, Irkutsk, 664003, Russia. E-mail: knizhin@mail.ru

**Ключевые слова:** хариусы, *Thymallidae*, бассейн Амура, история исследований, разнообразие

**Key words:** graylings, *Thymallidae*, Amur River basin, history of research, diversity

**Резюме.** В статье рассмотрена краткая история исследований рыб семейства хариусовых (*Thymallidae*) в бассейне Амура. Описаны основные особенности морфологии и распространения хариусов, обитающих в бассейне. Впервые представлен определитель хариусов бассейна Амура по внешним признакам.

**Summary.** The article briefly describes the history of research of graylings (*Thymallidae*) in the Amur River basin. The main morphological characteristics and distribution of graylings inhabiting the basin are described; the first guide to the identification of graylings of Amur basin by their general morphology is presented.

«Исследуя фауну, мы, прежде всего, исследуем виды, из которых она состоит...»

Г.В. Никольский, «Рыбы бассейна Амура»

В бассейне Амура хариусы обитают во всех горных и полугорных реках и ручьях, где являются одними из основных компонентов ихтиоценозов и важными объектами любительского рыболовства. История исследований этого семейства в бассейне Амура начинается с 1775 г., когда впервые для Амура хариус был отмечен И.Г. Георги в речках у г. Нерчинска (бассейн р. Шилки) под названием *Salmo thymallus* [Georgi, 1775]. В 1869 г. выдающийся исследователь рыб Амура Б.И. Дыбовский описал хариуса из бассейна Амура как вид *Thymallus grubii* [Dybowski, 1869]. Описание было сделано на основе исследования четырех экземпляров, собранных в притоках р. Онон. В нем кратко, но достаточно информативно указывались характерные признаки вида: "Рот полувверхний. Нижняя челюсть длиннее верхней..., верхний край спинного плавника украшен четырьмя рядами переливающихся (иридирующих) фиолетовых глазчатых пятен на шоколадно-красном фоне; стороны тела с 8-10 продольными рядами черных овальных пятен. Над брюшным плавником – большое неправильное округлое пятно медного цвета..." (с. 955). Позднее российский ихтиолог и географ академик Л.С. Берг, исследовав один экземпляр хариуса из р. Амгунь (приток Нижнего Амура), отметил, что он отличается от амурского хариуса, описанного Б.И. Дыбовским [Берг, 1909]. Недостаток

материала не позволил Л.С. Бергу сделать вывод о таксономическом статусе этого хариуса и он лишь предположил, что в бассейне Амура, кроме амурского, могут обитать и другие представители рода *Thymallus*. Однако это предположение долгие годы оставалось без внимания исследователей.

В 1936 г. была опубликована классическая обзорная работа А.Н. Световидова "Европейско-азиатские хариусы" [Световидов, 1936], в которой было дано описание морфологии амурского хариуса. А.Н. Световидов на основе анализа имеющегося материала пришел к выводу, что амурский хариус является подвидом сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas). Но этот вывод был сделан на основе анализа всего 12 экземпляров, собранных из разных рек бассейна и за его пределами, где как стало ясно позже, обитают разные виды и подвиды хариусов. В составе исследованной им выборки были четыре экземпляра из р. Шаньши (приток р. Сунгари), два – из р. Пикан (приток р. Зеи), по одному – из рр. Камра (окрестности г. Николаевска-на-Амуре), Налео (бассейн Амурского лимана), Амгунь (тот же экземпляр, который ранее исследовал Л.С. Берг)<sup>1</sup> и Бира (бассейн Среднего Амура). Был также исследован один экземпляр из устья р. Уды. Наконец, еще один экземпляр был из р. Ола (окрестности Магадана, бассейн Охотского моря)<sup>2</sup>. Согласно современным представлениям, в

<sup>1</sup>А.Н. Световидов отметил, что он «...мало отличается от типичных амурских; мы его провизорно считаем за *Th. arcticus grubei*» (с. 211). Это ошибочный вывод. Как показали наши дальнейшие исследования, в бассейне р. Амгунь обитают нижеамурский и желтопятнистый хариусы [Антонов, 2012].

<sup>2</sup> по мнению А.Н. Световидова, «хариусы из р. Олы типичны *Th. arcticus grubei*» [Световидов, 1936; с. 211]. Несомненно, это было заблуждением.

бассейне Амура обитают четыре вида: амурский *Thymallus grubii*, нижнеамурский *Th. tugarinae*, буреинский *Th. burejensis* и ленский *Th. sp.* [Антонов, 2004; Книжин и др., 2006б, 2007; Антонов, Книжин, 2008]. При этом амурский представлен двумя подвидами – верхнеамурским *Th. grubii grubii* и желтопятнистым *Th. grubii flavomaculatus*; а в р. Ола обитает восточно-сибирский хариус *Th. arcticus pallasi* [Скопец, 1993; Черешнев и др., 2002]. Одному из авторов данной статьи удалось ознакомиться в коллекции ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург) с некоторыми экземплярами, проанализированными А.Н. Световидовым. Все четыре рыбы из р. Шаньши и обе из р. Пикан являются типичными амурскими (верхнеамурскими) хариусами; экземпляры из р.р. Камра, Налео и Амгунь, несомненно, относятся к нижнеамурскому хариусу. Относительно экземпляра из устья р. Уды ("устье р. Уд"), № 13981, Музей ЗИН РАН, сборы А. Ф. Миддендорфа (1844 г.), трудно сказать что-либо определенное, так как рыбка неполовозрелая и находится в очень плохом состоянии; скорее всего, ее можно отнести к нижнеамурскому или желтопятнистому хариусу. Таким образом, выполненное А.Н. Световидовым описание амурского хариуса было составлено на основе анализа экземпляров, различных по морфологии и относящихся к разным видам и подвидам и поэтому получилось весьма обобщенным. В качестве иллюстрации амурского хариуса он приводит рисунок хариуса из р. Камры [Световидов, 1936; табл. 4, рис. 8]. На этом рисунке изображен типичный нижнеамурский хариус.

В дальнейшем это описание амурского хариуса было использовано Л.С. Бергом [1948]. Он отметил, что этот подвид близок к восточносибирскому *Thymallus arcticus pallasi*, от которого отличается более крупной чешуей и более длинной maxillare. "Окраска как и у предыдущих" – восточно-сибирского, камчатского [Берг, 1948; с. 431]. Позже, в известной работе выдающегося исследователя рыб бассейна Амура Г.В. Никольского «Рыбы бассейна Амура» описание амурского хариуса также было дано по А.Н. Световидову и указано, что «материалов по изменчивости хариуса в пределах бассейна не имеется» [Никольский, 1956; с. 83]. Таким образом, под амурским хариусом вслед за А.Н. Световидовым в последующих публикациях ошибочно приводилось обобщенное описание, составленное на основе анализа рыб, относящихся к разным видам и подвидам. При этом, как правило, под амурским хариусом, благодаря рисунку, помещенному в работе А.Н. Световидова, понимался нижнеамурский.

В 1978 г. вышла работа чешских исследователей К. Пивнички и К. Гензеля, посвященная ревизии рода *Thymallus* [Pivnicka, Hensel, 1978]. В

ней авторы на основе анализа некоторых пластических и меристических признаков рыб из р. Керулен вполне обосновано подтвердили видовой статус амурского хариуса *Thymallus grubii*. Однако они не имели материала из других частей бассейна Амура, поэтому считали, что здесь обитает только один представитель семейства.

Впервые на существенные различия между хариусами из верховий и низовий Амура обратили внимание П.Я. Тугарина и В.С. Храмцова [1980]. Исследовав морфологию хариуса из р. Хор (приток р. Уссури), а также из рр. Сомня и Им (притоки р. Амгуни), они дали подробное описание морфологии этого хариуса, в том числе отметили характерную окраску тела (на боках между рядами чешуй ярко-оранжевые пятна, сгруппированные в ряды) и спинного плавника (наличие по его верхнему краю широкой темно-красной полосы). Исследовательницы указали, что этот хариус отличен от описанного Б.И. Дыбовским из бассейна Верхнего Амура. С привлечением статистических методов ими было установлено, что эти хариусы существенно различаются по многим пластическим и меристическим признакам, особенно по длине основания спинного плавника и числу лучей в нем, длине верхнечелюстной кости, диаметру глаза и высоте головы. У хариуса из низовий Амура эти показатели выше. Однако, в выводах было лишь отмечено, что "хариус, населяющий бассейн Амура, в морфологическом отношении неоднороден" [Тугарина, Храмцова, 1980, с. 603]. Авторы лишь подтвердили вслед за Дыбовским, Пивничкой и Гензелем, что амурский хариус является самостоятельным видом *Thymallus grubii*. Это латинское название они оставили и за хариусом из бассейна Нижнего Амура.

В дальнейшем Л.А. Скурихиной с соавторами [1985] было установлено, что между хариусами из верховий и низовий Амура имеются существенные генетические различия. Методом определения теплоустойчивости гибридных молекул ДНК исследовали генетическую близость хариусов Евразии, в том числе хариусов из бассейна р. Ингоды (Верхний Амур) и из р. Хор (Нижний Амур). Уровень различий между этими хариусами оказался велик, и соответствовал видовому, но авторы воздержались от окончательного вывода о их статусе, так как не имели материала со всего бассейна Амура. Кроме этого, в данной работе не приведены данные о морфологии исследованных рыб. Это имеет значение, так как в этих реках, как показали наши исследования, обитают разные виды хариусов, и их экземпляры могли быть в составе выборки.

Почти в это же время В.Г. Костицын и Е.А. Зиновьев показали, что уровень морфологических различий между хариусами из бассейна Верхнего

и Нижнего Амура невелик и не превышает подви-  
дового [Костицын, Зиновьев, 1988]. Они отмети-  
ли, что все же можно выделить две группы хариу-  
сов, различных по морфологии. Но при анализе в  
группу нижеамурских хариусов они включили и  
рыб из р. Тумнин (бассейн Японского моря), где,  
как сейчас установлено, обитает желтопятнистый  
хариус, который близок к верхнеамурскому и,  
кроме окраски, существенно отличается от ниж-  
неамурского по комплексу пластических и мери-  
стических признаков. Авторы не заметили этих  
различий, что послужило причиной объединения  
тумнинских хариусов с нижеамурскими, что в  
конечном итоге отразилось на общих выводах.

Исследователь ихтиофауны Забайкалья Г.Л. Ка-  
расев также считал амурского хариуса лишь подви-  
дом сибирского, хотя и указывал на необходимость  
исследований морфологии и экологии разных ви-  
дов и подвидов в регионе [Карасев, 1978].

В 1987 г. вышла работа А.Н. Макоедова о фе-  
нетике спинного плавника хариусов Евразии, в  
которой рассматривалось и описание его окраски  
у рыб из притоков Нижнего Амура [Макоедов,  
1987]. Оно соответствовало описанию, данному в  
работе П.Я. Тугариной и В.С. Храмцовой [1980].  
Автор отметил, что рисунок на спинном плавни-  
ке у амурского хариуса отличается от такового  
других хариусов Сибири и Дальнего Востока и  
на участке от устья Усури до устья Амура очень  
стабилен и не подвержен изменчивости.

В 2001 г. С.В. Шедько сообщил об обитании  
в реках побережья Приморского края и в бассей-  
не Амура двух разных видов хариусов (*Thymallus*  
*sp. 1* и *sp. 2*), отличных от *Thymallus grubii*, кратко  
указав на их основные различия [Шедько, 2001].

В 2005 г. известный российский специалист по  
хариусовым рыбам Е.А. Зиновьев [2005] на осно-  
ве многомерного анализа различных выборок ха-  
риусов из бассейна Амура пришел к выводу, что  
все же выделяются две группы выборок из Верх-  
него и Нижнего Амура; но, по его мнению, амур-  
ский хариус все же является лишь подвидом си-  
бирского, образуя при этом различные вариации.

Подводя итог этому краткому обзору исследо-  
ваний, необходимо отметить, что, на наш взгляд,  
главными причинами, влиявшими на проблему вы-  
явления разнообразия хариусовых рыб бассейна  
Амура, были следующие:

- а) использование в большинстве исследований  
только фиксированных экземпляров, утратив-  
ших свою изначальную окраску; при этом в  
одни выборки попадали экземпляры, относя-  
щиеся к различным видам и подвидам;
- б) труднодоступность верховий горных рек, где  
обитают некоторые представители семейства;
- в) низкая изученность морфологии и экологии

популяций из разных частей бассейна;

г) почти полное отсутствие генетических ис-  
следований;

д) авторитет ведущих российских ихтиологов –  
Л.С. Берга, А.Н. Световидова, Г.В. Никольско-  
го, Ю.С. Решетникова, Е.А. Дорофеевой, Е.А.  
Зиновьева, считавших, что в бассейне обитает  
только один представитель семейства с подви-  
довым статусом.

В 1993-1996 гг. А.Л. Антоновым в верхнем те-  
чении р. Буреи (бассейн Среднего Амура) были  
обнаружены три морфологически различных ха-  
риуса, один из которых соответствовал описанию  
Б.И. Дыбовского, то есть являлся типичным амур-  
ским (верхнеамурским), второй был, несомнен-  
но, нижеамурским, а третий не вписывался ни  
в один из диагнозов известных видов и подвидов  
[Антонов, 1995, 1999, 2001]. Было высказано пред-  
положение, что все эти хариусы являются само-  
стоятельными видами, так как при наличии суще-  
ственных различий в морфологии и совместном  
обитании гибридные формы между ними не были  
найжены. Таким образом, в р. Бурее была выявле-  
на зона симпатрии трех разных хариусов (позже  
было установлено, что здесь обитает и четвертый  
– ленский). Однако автор, опубликовав эти данные,  
допустил ошибку. Типичным амурским хариусом,  
вслед за А.Н. Световидовым (руководствуясь, в  
основном, рисунком в его работе), он считал ниж-  
неамурского хариуса, а типичный амурский хари-  
ус был назван им "буреинским" и описывался как  
новая форма. Основной причиной этого было от-  
сутствие в то время возможности ознакомления с  
первоописанием вида в работе Б.И. Дыбовского.  
Исследования морфологии третьей формы показа-  
ли, что она имеет существенные различия, как от  
хариусов Амура, так и от всех других представите-  
лей рода. Этот хариус был условно назван "крупно-  
чешуйным". Изначально возникло предположение,  
что это, возможно, восточно-сибирский хариус, у  
которого рисунок на спинном плавнике очень бли-  
зок к таковому «крупночешуйного». Однако анализ  
литературы [Световидов, 1936; Черешнев и др.,  
2002], просмотр коллекций Зоомузея МГУ и ЗИН  
РАН, консультации со специалистами по восточно-  
сибирскому хариусу И.А. Черешневым и М.Б. Ско-  
пецом, а также собственные исследования его в  
р.р. Охота, Урак и Улья позволили сделать вывод,  
что это не так. В дальнейшем "крупночешуйный"  
был описан как новый узкоареальный эндемичный  
вид – буреинский хариус *Thymallus burejensis* [Ан-  
тонов, 2004].

В июне 1996 г. в верховьях р. Анюй (бассейн  
Нижнего Амура) близ устья р. Хаям-Бур-Бира была  
обнаружена еще одна новая форма – желтопятни-  
стый хариус [Антонов и др., 1997]. Первоначаль-

но, при обнаружении, были отмечены необычная окраска и форма его спинного плавника, которые отличались от известных описаний и собственных данных по другим хариусам. В 1996-2001 гг. этот хариус был найден и в других верхних притоках р. Анной (рр. Уджаки, Поди, Гобилли, Тормасу), а затем в бассейне р. Тумнин (1999 г.), в притоках р. Хор – р.р. Чуцен (2000 г.) и Сукпай (2002 г.). В 2001 г. участниками международной экспедиции (в составе А.Л. Антонова, И.Б. Книжина, С.Дж. Вайса и Э.М. Фруфе) желтопятнистый хариус был обнаружен и в верховьях р. Амгунь (в ее левом притоке – р. Мерек), а в 2002 г. во время совместной экспедиции ИВЭП и ХФ ТИНРО в р. Хосо – притоке р. Гур. Позже он был найден в других крупных реках бассейна Амура – в верховьях р. Бикин (2003 г.), в рр. Керби (2004 г.), Кур и Нимелен (2008 г.), Урми (2009 г.).

Таким образом, еще в конце 1990-х годов накопленные данные позволяли говорить об обитании в бассейне Амура, кроме амурского, других хариусов. Однако малый объем материала, отсутствие данных по морфологии разных представителей рода и неполный анализ видовых критериев (отсутствие генетических данных) долго затрудняли дать достаточно полную характеристику этих форм, установить их таксономический статус. Лишь спустя несколько лет, благодаря подключению к исследованиям И.Б. Книжина, С.Дж. Вайса и Э.М. Фруфе были проведены комплексные морфологические и генетические исследования хариусов Амура, что дало возможность установить их таксономический ранг [Антонов, 2004; Книжин и др., 2004, 2006б, 2007].

Следует также заметить, что кроме этих форм в притоках р. Буреи (рр. Дубликан, Умальта-Макит и Серегекта) в 1996-2003 гг. А.Л. Антоновым было отловлено несколько экземпляров хариусов, близких по морфологии к амурскому, но, вместе с тем, имеющих и некоторые отличия. Прежде всего, в окраске тела: этот хариус был более темным, у него отсутствовало пятно медно-красного цвета над брюшными плавниками, а под нижней челюстью было черное удлиненное пятно, отсутствовавшее у амурского. Основание спинного плавника короче, чем у других обитающих здесь же хариусов, рисунок на нем был также иным. Отловленные экземпляры были идентифицированы как темно окрашенные амурские или как гибридные. В сентябре 2003 г. подобные хариусы были отловлены и в р. Джермолтай (бассейн р. Онон). Позже, в августе 2007 г., при участии И.Б. Книжина в экспедиции в верховья р. Буреи удалось выяснить, что этот хариус соответствует диагнозу ленского и что это новый для бассейна Амура вид [Антонов, Книжин, 2008]. В 2009 г. он был найден и в верховьях р. Зеи – в р. Ток [Антонов, 2012].

В результате этих исследований в настоящее

время установлено, что в бассейне Амура обитают 4 вида хариусов (один из них представлен двумя подвидами), для которых ниже даются описания, сведения о распространении и краткий определитель по внешним признакам (табл. 1).

Амурский (верхнеамурский) хариус *Thymallus grubii* Dybowsky, 1869 (цвет. таб. VII: 1). Это некрупные рыбы, длина тела по Смитту до 300 мм. Форма тела прогонистая, вальковатая. Общий цвет тела серебристый. Встречаются и темно окрашенные особи. Вдоль боковой линии, выше и ниже ее, рядами расположены многочисленные мелкие черные пятна. Форма их различная – округлая, v-образная, s-образная и др. В передней части тела пятен больше. Очень редко встречаются рыбы с небольшим числом пятен. На боках тела, над брюшными плавниками или спереди от них расположено медно-розовое пятно с размытыми краями. Чешуя мелкая, в боковой линии обычно более 90 чешуй. По верхнему краю сравнительно короткого спинного плавника проходит темно-красная кайма; у самцов она шире, чем у самок, и достигает 7-8 (до 10) мм. Ниже нее расположены пятна такого же цвета.

Распространен во всех реках бассейна Верхнего и Среднего Амура (цвет. таб. VI). По-видимому, самой последней вниз по Амуру рекой, где этот хариус еще обитает, является Бурей; ниже – в реках Хинганского сужения Амура – этого вида нет [Антонов, 2010]. Вне бассейна Амура известен в р. Ялу [Ma Bo et al., 2008].

Желтопятнистый хариус *Thymallus grubii flavomaculatus* Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 является подвигом амурского, хотя и имеет существенные морфологические различия от него (цвет. таб. VII: 2). Некоторые считают его самостоятельным видом [Bogutskaya et al., 2008]. Это достаточно крупные рыбы, до 400 мм, возможно и более. На боках тела выражен рисунок из ярко-оранжевых прерывистых полос. В окраске тела, особенно у крупных рыб, присутствует желто-оранжевый оттенок. Мелкие черные пятна немногочисленны (обычно 7-10, до 15-18), располагаются ниже боковой линии в передней части тела, изредка их нет вовсе. Сравнительно короткий спинной плавник сверху имеет узкую темно-красную полосу (до 7-8 мм у крупных самцов). В задней части его расположено темно-желтое или оранжевое пятно с размытыми краями, за что этот хариус и получил название «желтопятнистый». У некоторых крупных рыб, в основном у самцов, спинной плавник в задней части имеет глубокие вырезы.

Различия между желтопятнистым и верхнеамурским хариусами, особенно в окраске тела, достаточно велики. Но эти хариусы имеют сходство по ряду меристических признаков, ареалы их не перекрываются и анализ ДНК показал, что это близкородственные формы и, скорее всего, подви-

ды одного вида [Книжин и др., 2004, 2006]. Таким образом, амурский хариус включает два подвида – собственно амурского (верхнеамурского) и желтопятнистого. Ареал последнего охватывает верховья всех больших рек бассейна Нижнего Амура (Кур, Урми, Анюй, Гур, Амгунь, возможно, Горин); обнаружен он и в двух больших притоках Уссури – верховьях Хора и Бикина. Этот подвид обитает и в больших реках бассейна Японского моря – Тумнин, Коппи, Ботчи (наши данные), Максимовка и Самарга [Шедько, 2001], а также в реках юго-западного Приохотья – Тугур (М. Б. Скопец, Е. Мачино, личн. сообщ.), Мая-Удская [Антонов, 2009], Киран (наши данные), Немуй, Мутэ (В.М. Сапаев, личн. сообщ.). В верховьях вышеназванных притоков Амура большую часть года, в том числе в период нереста, этот хариус обитает совместно с нижнеамурским, но гибриды между ними не известны, что указывает на их репродуктивную изоляцию, которая подтверждается результатами генетических исследований [Книжин и др., 2004].

Нижнеамурский хариус *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 (цвет. таб. VII: 3). Вид назван в честь выдающейся российской исследовательницы хариусовых рыб, профессора П.Я. Тугариной. Этот хариус достигает размеров до 360 мм (по Смитту). Тело сравнительно высокое, сжатое с боков. Вдоль боковой линии между рядами чешуй прерывистыми рядами расположены ярко-оранжевые полосы, такие же, как и у желтопятнистого хариуса. В окраске крупных особей присутствует зеленовато-перламутровый оттенок. Спинной плавник по верхнему краю несет широкую (у самцов до 20 мм; у самок до 10) темно-красную кайму. Ниже, параллельно ей расположена полоса из крупных пятен такого же цвета. Черные пятна на боках отсутствуют, иногда у особей из популяций, обитающих в небольших ключах предгорий, встречаются только на спине, у основания спинного плавника. Лишь у жаберной крышки, ниже начала боковой линии имеется одно темное каплевидное пятно размером больше зрачка. Этот хариус отличается от обоих подвидов амурского более крупной чешуей, у него длиннее основание спинного плавника и больше число лучей в нем [Тугарина, Храмцова, 1980, Книжин и др., 2007].

Нижнеамурский хариус населяет все горные и полугорные реки и ручьи бассейна Нижнего Амура, включая реки амурского лимана, а также большую часть бассейна Среднего Амура. Вверх распространен до р. Большой Невер (имеются экземпляры из этой реки, Зоомузей МГУ, № Р-86-71) и притоков среднего течения р. Зея. Возможно, этот хариус распространен и выше. Имеются сведения от забайкальских рыболовов, что он обитает в р. Ингода. Есть он и в реках Северо-Западного Са-

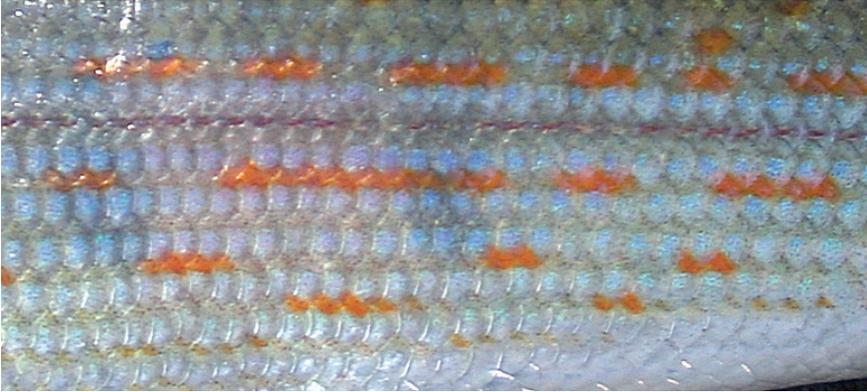
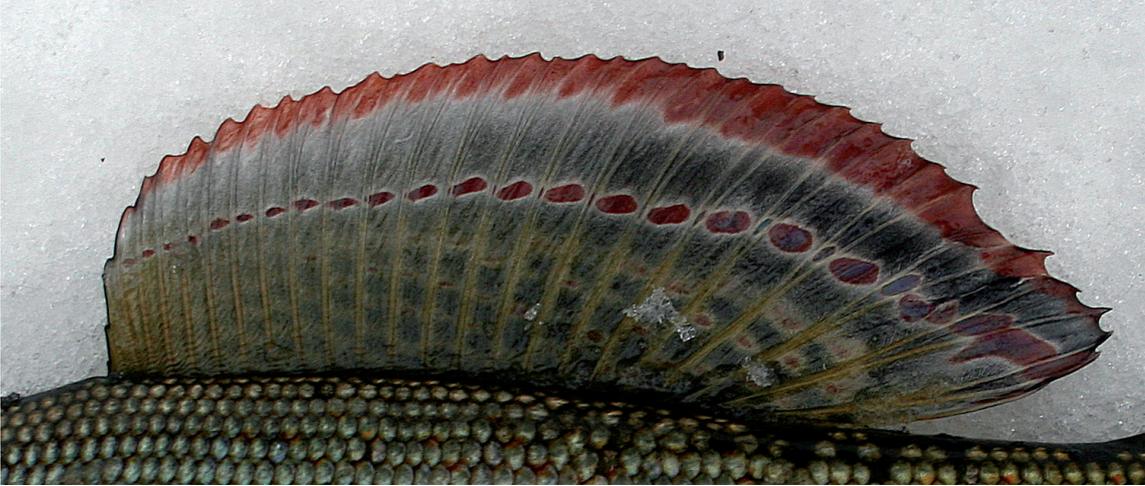
халина [Сафронов и др., 2001], а также в бассейнах р.р. Тугур и Уда (М. Б. Скопец, личн. сообщ.). В самых верховьях крупных горных рек бассейна Нижнего Амура – Анюй, Гур, Кур, Урми, Хор, Бикин, Амгунь – отсутствует; здесь его замещает желтопятнистый хариус. В системе р. Буреи он также не проникает в самые верховья, там его замещают буреинский, верхнеамурский и ленский хариусы.

Буреинский хариус *Thymallus burejensis* Antonov, 2004 (цвет. таб. VII: 4). Это самый крупный хариус бассейна Амура, длина тела по Смитту достигает 480 мм, а абсолютная длина может превышать 500 мм. Туловище высокое, сравнительно толстое и массивное. Чешуя крупная, плотно сидящая. По окраске тела он близок к нижнеамурскому, но полосы на боках менее яркие и имеют светло-коричневый (буроватый) цвет. В передней части тела расположено от 3 до 23 (чаще 6-12) черных пятен различной формы размером в 1/3-1/5 зрачка. Спинной плавник высокий, в задней части намного выше, чем в передней; у крупных самцов часто имеет неровный задний край, в сложенном виде достигает жирового. По верхнему краю плавника у самцов и самок, в отличие от всех других хариусов Амура, нет темно-красной каймы. На межлучевых перепонках параллельно лучам расположены прерывистые темно-красные полосы, в нижней части имеются и небольшие пятна такого же цвета. Кроме морфологических различий, выявлены и генетические различия этого хариуса с другими представителями рода. Результаты проведенного молекулярно-генетического анализа хариусов Восточной Сибири, Байкала и Амура показали, что буреинский хариус значительно отличается от всех проанализированных выборок [Книжин и др., 2004].

Этот вид является узкоареальным эндемиком бассейна р. Буреи, где обитает от ее истоков примерно до р. Мальмальта. На большей части ареала встречается совместно с амурским, нижнеамурским и ленским хариусами. То есть бассейн Буреи является уникальной зоной симпатрии четырех видов хариусов. С первым он обитает совместно на большей части бассейна, второй отсутствует только в верховьях. С ленским хариусом буреинский встречается совместно в летний период в верховьях Буреи и в большинстве ее притоков. Все эти хариусы, вероятно, репродуктивно изолированы, так как их гибриды крайне редки.

Ленский хариус (цвет. таб. VII: 5). Распространен широко в бассейне р. Лены и в некоторых реках северо-восточной части бассейна оз. Байкал. Таксономический статус этого хариуса определен в ранге вида, однако вопрос о научном названии его пока не решен [Книжин и др., 2006а]. Размеры рыб до 35 см. Внешне он очень похож на верхнеамурского хариуса, но в отличие от последнего, в целом более темный. Между рядами чешуй у него также имеются черные

## Определитель хариусовых рыб бассейна Амура по внешним признакам

1 (4)	На боках тела выше и ниже боковой линии, между рядами чешуи есть ярко-оранжевые мелкие (меньше 1/3 зрачка) пятна, образующие прерывистые или почти сплошные полосы (рис. 1):
	
	Рис. 1. Оранжевые полосы на боку нижеамурского хариуса
3 (2)	По верхнему краю спинного плавника проходит узкая (у самцов до 5 мм, у самок меньше) темно-красная кайма. В задней части этого плавника, между последними лучами расположено сравнительно большое пятно желто-оранжевого цвета с размытыми краями (рис. 2).
	
	Рис. 2. Задняя часть спинного плавника желтопятнистого хариуса
	– желтопятнистый хариус <i>Thymallus grubii flavomaculatus</i>
3 (2)	По верхнему краю спинного плавника проходит широкая (у самцов до 20 мм, у самок до 10 мм) темно-красная кайма; в задней части спинного плавника нет желто-оранжевого пятна (рис. 3).
	
	Рис. 3. Спинной плавник самца нижеамурского хариуса
	– нижеамурский хариус <i>Thymallus tugarinae</i>
4 (1)	На боках тела, выше и ниже боковой линии нет ярко-оранжевых пятен; здесь имеются коричневые и (или) черные пятна.

- 5 (8) Черные пятна на боках сравнительно мелкие, сгруппированы в ряды или образуют полосы (рис. 4, 5); по верхнему краю спинного плавника проходит темно-красная кайма.



Рис. 4. Черные пятна на боку верхнеамурского хариуса

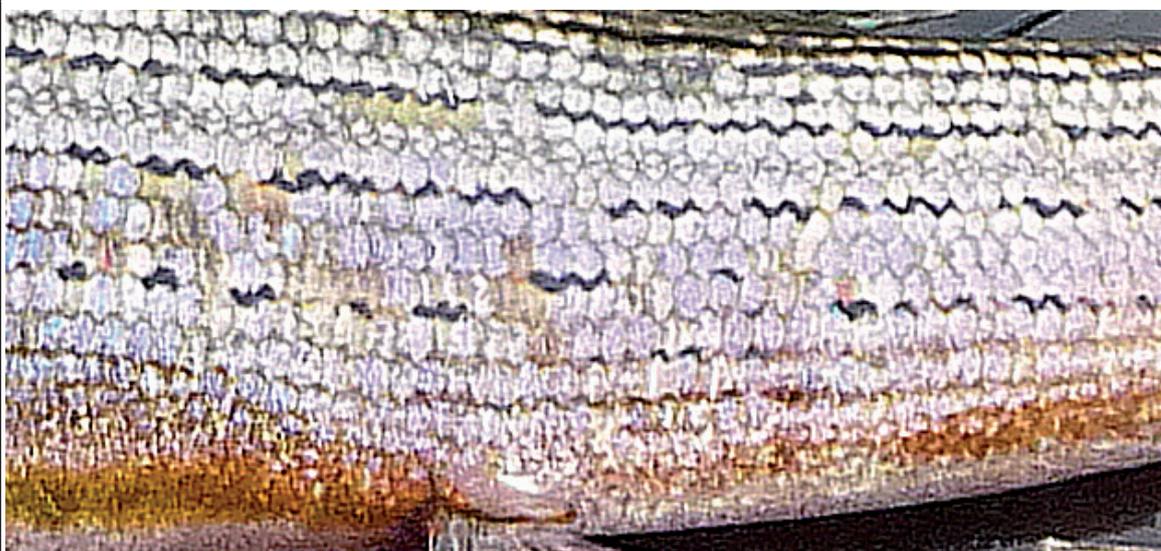


Рис. 5. Черные пятна на боку ленского хариуса

- 6 (7) Под нижней челюстью нет черного пятна; над основанием брюшного плавника или спереди от него есть медно-красное пятно с размытыми краями (рис. 6).



Рис. 6. Медно-красное пятно на боку верхнеамурского хариуса

– верхнеамурский хариус *Thymallus grubii*

7 (6) Над брюшными плавниками нет медно-красного пятна с размытыми краями. Под нижней челюстью есть черное пятно (рис. 7).



Рис. 7. Черное пятно под нижней челюстью верхнеленского хариуса.

– верхнеленский хариус *Thymallus sp.*

8 (5) Черные пятна крупные (более 1/3 зрачка), есть только в передней части тела (рис. 8); по верхнему краю спинного плавника темно-красной каймы нет (рис. 9).

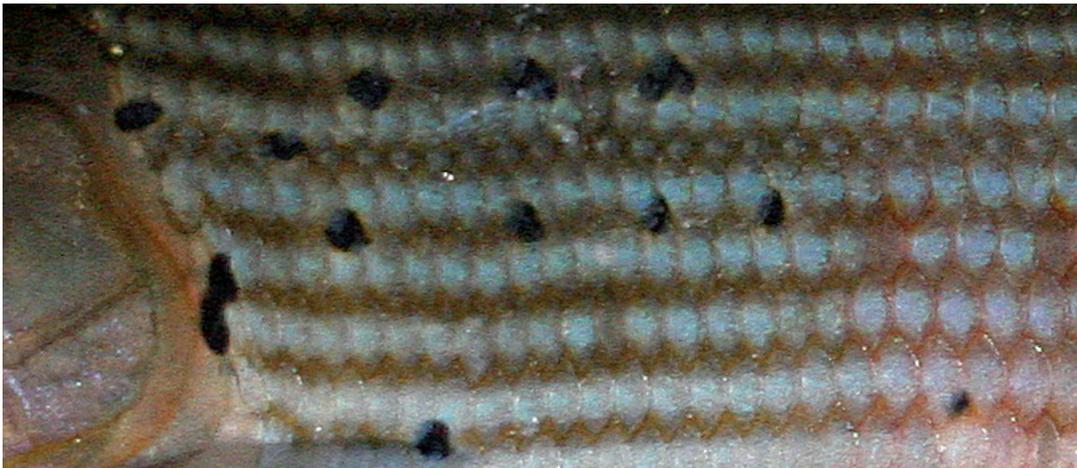


Рис. 8. Черные пятна на боку бурейнского хариуса



Рис. 9. Спинной плавник бурейнского хариуса

– бурейнский хариус *Thymallus burejensis*

Примечание:

1 – для определения использовать экземпляры размером более 210-220 мм;

2 – рыбы должны быть свежепойманными, так как окраска после отлова может изменяться.

мелкие пятна, сгруппированные в ряды, но, в отличие от амурского, на боках нет медно-красного пятна, а под нижней челюстью есть черное удлиненное пятно. При внешнем сходстве эти хариусы существенно различаются генетически. В бассейне Амура, как уже было сказано, он обнаружен в верховьях р. Буреи, в р. Джермолтай (бассейн Онона), верховьях рр. Зеи и Селемджи (имеются фиксированные экземпляры из р. Бурунды, Норский заповедник). На китайской части бассейна Амура он обнаружен в р. Амуэрхэ [Ma Bo, Jiang Zuofa, 2011]. Эти находки позволяют предполагать, что ареал его, вероятно, включает большую часть бассейна Верхнего и Среднего Амура. Вне бассейна Амура и Лены он найден в верхнем течении р. Маи-Удской [Антонов, 2009].

Таким образом, в настоящее время установлено, что в бассейне Амура обитают пять представителей семейства Thymallidae, четыре из которых имеют статус вида; бассейн р. Буреи при этом является уникальной зоной симпатрии четырех видов – амурского, нижнеамурского, буреинского и ленского.

### БЛАГОДАРНОСТИ

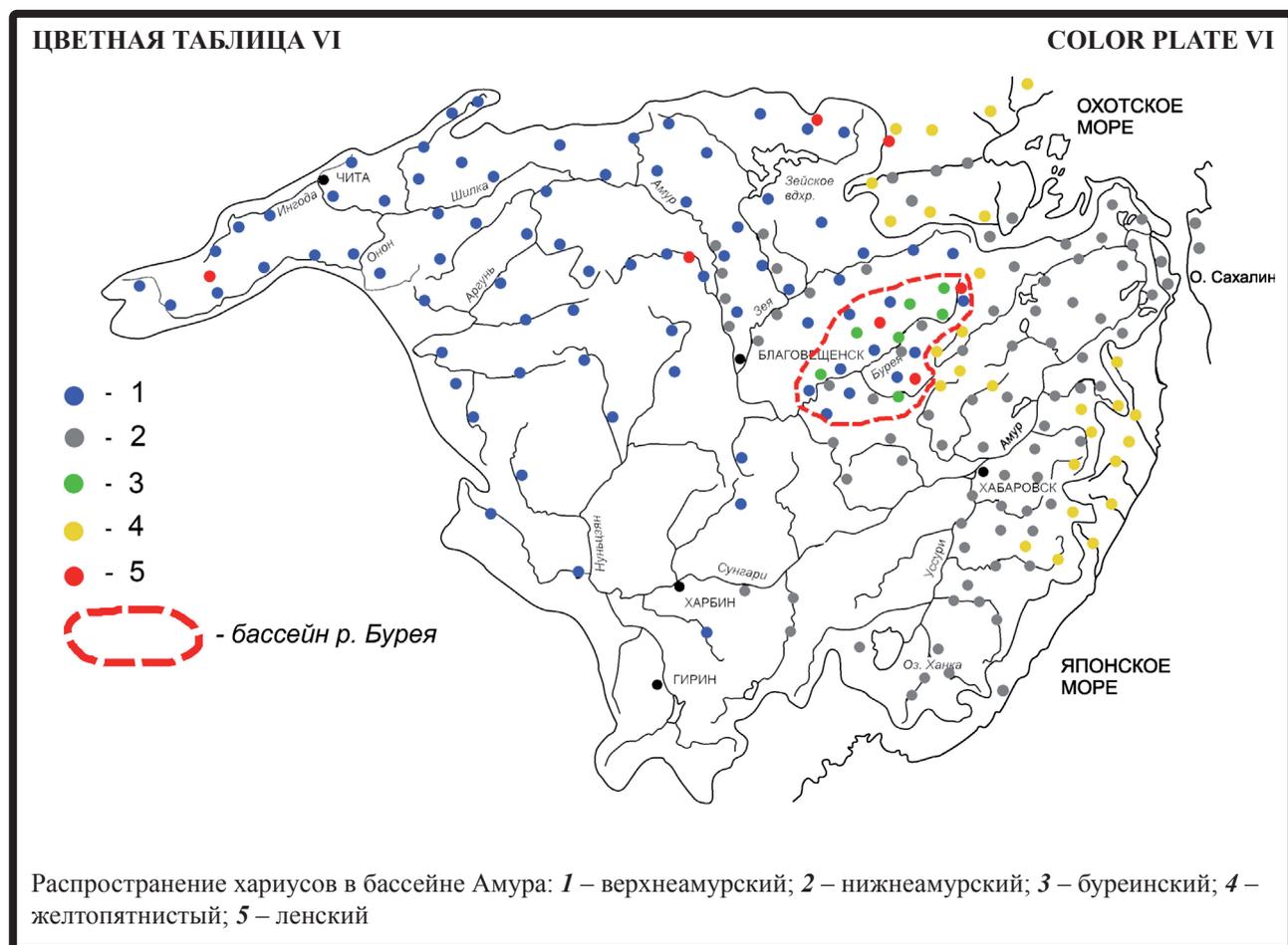
Выражаем глубокую благодарность Е.А. Дорофеевой (ЗИН РАН) и Е.Д. Васильевой (Зоомузей МГУ) за представленную возможность ознакомления с коллекционными материалами хариусов; М.Б. Скопечу и И.А. Черешневу за информацию и консультации по морфологии хариусов Северо-Востока России; В.С. Приходько (ИТИГ ДВО РАН), А.Д. Думикяну (Буреинский заповедник), В.И. Яшнову (Сохондинский заповедник) и А.Н. Куликову (Хабаровский фонд диких животных) за помощь в организации экспедиций в труднодоступные районы.

Исследования поддержаны РФФИ и Правительством Хабаровского края (грант № 01-04-96305), а также ДВО РАН (гранты №№ 03-3А-06-012, 06-IIIД-06-247, III-Д-06-006, 09-III-А-06-222, 10-III-Д-06-024, комплексная программа «Амур»).

### ЛИТЕРАТУРА

- Антонов А.Л., 1995. О хариусах (род *Thymallus*) реки Бурея (бассейн Амура) // Вопросы ихтиологии. Т. 35, № 6. С. 831-834.
- Антонов А.Л., 1999. Материалы по ихтиофауне Буреинского заповедника // Труды государственного природного заповедника «Буреинский». Вып. 1. Владивосток-Хабаровск: Дальнаука. С. 108-115.
- Антонов А.Л., 2001. Материалы о новых лососевидных рыбах из притоков Амура // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 264-268.
- Антонов А.Л., 2004. Новый вид хариуса *Thymallus burejensis* sp. nova (*Thymallidae*) из бассейна Амура // Вопросы ихтиологии. Т. 44, № 4. С. 441-451.
- Антонов А.Л., 2009. Ихтиофауна бассейна верхнего течения р. Мая (Юго-Западное Приохотье) // Чтения памяти академика К.В. Симакова. Тез. Докл. Всероссий. науч. конф. (Магадан, 25-27 ноября 2009 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 153-154.
- Антонов А.Л., 2010. Материалы по ихтиофауне горных водотоков Хинганского сужения Амура // Современные проблемы регионального развития: матер. 3-й междунар. науч. конф. Биробиджан, 22-24 ноября 2010 г. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН-ГОУ ВПО «ДВГСГА». С.120-121.
- Антонов А.Л., 2012. Разнообразие рыб и структура ихтиоценозов горных водосборов бассейна Амура // Вопросы ихтиологии. Т. 52, № 2. С. 184-194.
- Антонов А.Л., Воронов Б.А., Сапаев В.М., Аднагулов Э.В., 1997. Бассейн р. Анюй – перспективная территория высокого природоохранного статуса // Третья Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток: Дальнаука. С. 15-16.
- Антонов А.Л., Книжин И.Б., 2008. Дополнения к ихтиофауне Буреинского заповедника // Тр. Государственного природного заповедника «Буреинский». Вып. 4. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. С. 77-80.
- Берг Л.С., 1909. Рыбы бассейна Амура // Записки Импер. АН. Физико-мат. отд. Сер. 8. Т. 24, № 9. 270 с.
- Берг Л.С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: АН СССР. Ч. 1. 466 с.
- Зиновьев Е.А., 2005. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии. Автореф. дисс.... д.б.н. Пермь: Пермский гос. ун-т. 75 с.
- Карасев Г.Л., 1987. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Книжин И.Б., Вайс С. Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э., 2004. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) // Вопросы ихтиологии. Т. 44, № 1. С. 59-76.
- Книжин И.Б., Кириллов А.Ф., Вайс С.Дж., 2006а. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) реки Лена // Вопр. ихтиол. т. 46, № 2. С. 182-194.
- Книжин И.Б., Антонов А.Л., Вайс С.Дж., 2006б. Новый вид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (*Thymallidae*) // Вопросы ихтиологии. Т. 46, № 5. С. 581-589.
- Книжин И.Б., Антонов А.Л., Вайс С. Дж., Сафронов С.Н., 2007. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (*Thymallidae*) из бассейна Амура // Вопросы ихтиологии. Т. 47, № 2. С. 139-156.
- Костицын В.Г., Зиновьев Е.А., 1988. Многомерный кластерный и корреляционный анализ морфологической изменчивости амурского хариуса // 3-е Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, март 1988. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна АН СССР. С. 162-163.
- Макоедов А.Н., 1987. Межпопуляционные различия и история расселения хариусов *Thymallus*: исследования изменчивости окраски спинного плавника // Вопросы ихтиологии. Т. 27. № 6. С. 906-912.
- Никольский Г.В., 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР. 551 с.
- Сафронов С.Н., Жульков А.И., Никитин В.Д., 2001. Распространение и биология амурского хариуса (*Thymallus grubii* Dybowski, 1869) на Сахалине // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 187-194.
- Световидов А.Н., 1936. Европейско-азиатские хариусы (Genus *Thymallus* Cuvier) // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 3. С. 183-301.
- Скопеч М.Б., 1993. Биологические особенности подвидов

- сибирского хариуса на северо-востоке Азии. III. Восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi* // Вопросы ихтиологии. Т. 33, № 4. С. 469-474.
- Скурихина Л.А., Медников Б.М., Тугарина П.Я., 1985. Генетическая дивергенция хариусов (*Thymallus*) Евразии и "сети видов" // Зоологический журнал. № 1. С. 245-251.
- Тугарина П.Я., Храмова В.С., 1980. Морфофизиологическая характеристика амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb. // Вопросы ихтиологии. Т. 20, № 4. С. 590-605.
- Черешнев И.А., В.В. Волобуев, Шестаков А.В., Фролов С.В., 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Шедько С.В., 2001. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 229-249.
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M., Shedko S.V., Vasil'eva E.D., Chereshev I.A., 2008. The fishes of the Amur River: updated check-list and zoogeography // Ichthyol. Explor. Freshwaters. Vol. 19. № 4. P. 301-366.
- Dybowski B.N., 1869. Vorlanfige Mittheilungen uber die Fischfauna des Ononflusses and des Ingoda in Transbaicalien // Verh. zool.-bot. Ges. Wien. Vol. 19. S. 209-222.
- Georgi I.G., 1775. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich im Jare 1772. Berlin. Bd. 1. 970 S.
- Ma Bo, Huo Tang-Bin, Jiang Zuo-Fa, 2008. *Thymallus arcticus yaluensis* is a synonym of *Th. grubii* by mitochondrial control region sequences analysis // Acta zootaxonomica Sinica, 33 (2). P. 414-419.
- Ma Bo, Jiang Zuofa, 2011. Taxonomic status of three fish species in *Thymallus* from upper Heilongjiang River based on mitochondrial control region sequence variation // Journal of Fishery Sciences of China. 3, 18 (2). P. 1-8.
- Pivnicka K., Hensel K., 1978. Morphological variation in the genus *Thymallus* Cuvier, 1829 and recognition of the subspecies // Acta Univ. Carolinae. Biologica. Vol. 4. P. 37-67.





1



2



3



4



5

1 – амурский (верхнеамурский) хариус; 2 – желтопятнистый хариус; 3 – нижнеамурский хариус; 4 – буреинский хариус; 5 – ленский хариус