

УДК 597.556.331.1

С. Ю. Петухов¹, Ю. П. Толмачева^{1,2}, Б. Э. Богданов¹

**МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS
BAICALENSIS* оз. ГИТАРА (СИСТЕМА р. КУРКУЛА,
СЕВЕРНЫЙ БАЙКАЛ)***

Представлены новые данные по биологии и морфологии изолированной популяции байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* из горного оз. Гитара. Установлен ряд особенностей, отличающих его от других популяций, обитающих в оз. Байкал и горных водоемах Байкало-Саянского региона, что является результатом адаптации к экстремальным условиям ультраолиготрофного озера и изоляции от остальной части вида.

Ключевые слова: байкальский хариус *Thymallus baicalensis*, рост, морфология, оз. Гитара, Байкал.

Характерной чертой полиморфных широкоареальных видов является то, что их периферические (или краевые) популяции оказываются в условиях, существенно отличающихся от экологического оптимума вида в центральной части ареала. Это способствует формированию популяций с относительно небольшими ареалами и малой численностью, что, в свою очередь стимулирует микроэволюционные процессы. Одним из таких видов является байкальский хариус *Thymallus baicalensis*, населяющий в системах Байкала и Енисея водоемы различного типа, в том числе высокогорные ультраолиготрофные озера с экстремальными для рыб условиями обитания.

Экологическая диверсификация байкальского хариуса идет по двум направлениям. Первое — в зависимости от условий обитания он образует речной, озерный и озерно-речной экотипы. Второе — в зависимости от продолжительности жизни и сроков наступления половой зрелости популяции дифференцируются на коротко-, средне- и длиннопериодические. Приведенная классификация носит условный характер, так как отражает эпигенетическое состояние популяций в определенных местообитаниях. Все экотипы в процессе изменяющихся условий жизни могут переходить друг в друга.

* Исследование выполнено в рамках бюджетных проектов VIII.76.1.6. «Реконструкция изменений природной среды и аквальной биоты Восточной Сибири в голоцене» и VI.50.1.4. «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии на примере рыб, губок и ассоциированной с ними микрофлоры» (0345-2014-0002).

© С. Ю. Петухов, Ю. П. Толмачева, Б. Э. Богданов, 2016

Кроме того, существуют популяции, которые нельзя четко отнести к одному из упомянутых экотипов в связи с тем, что по своим биологическим характеристикам они могут занимать промежуточное положение [4—7, 12].

Изучение краевых популяций полиморфных видов помогает пролить свет на вопросы, связанные с динамикой видového ареала и микроэволюционных процессов, формирующих внутривидовое разнообразие и обеспечивающих устойчивость вида в меняющихся геоклиматических условиях.

Цель настоящей работы — изучить морфобиологические особенности изолированной популяции байкальского хариуса из высокогорного оз. Гитара, в сравнении с популяциями центральной и периферических частей видového ареала.

Материал и методика исследований. В основу работы положен ихтиологический материал, собранный в летний период 2013 г. в оз. Гитара (верховья р. Куркула, Северный Байкал).

Озеро Гитара (55°4'21" с. ш., 108°44'23" в. д.) расположено в районе Байкальского хребта на высоте 1240 м над уровнем моря. Оно имеет протяженность около 1 км и вытянуто в направлении с юго-запада на северо-восток к истоку р. Куркула (приток Северного Байкала). Ширина в южной оконечности составляет около 0,3 км. Литораль озера выражена слабо, но у истока р. Куркула имеется небольшая мелководная зона с каменистым грунтом (крупнообломочный материал).

Рыб отлавливали крючковой снастью на глубинах 1—8 м. Всего исследовано 40 экз. Первичную и камеральную обработку материала проводили по общепринятым методикам [11, 13]. Морфометрическое исследование проведено по схеме измерений лососеобразных рыб [11]. Статистическую обработку проводили с использованием общепринятых методов [10], для построения графиков использовался пакет программ Microsoft Excel-2003. Среднегодовые приросты длины и массы тела рыб рассчитывали по формуле [14], преобразованной [1], за единицу времени принят один год:

$$C_{\text{ср}} = \left[10^{\frac{1}{n(\lg W_n - \lg W_0)}} - 1 \right] \cdot 100,$$

где $C_{\text{ср}}$ — средний годовой прирост, %; n — интервал времени, годы; W_0 и W_n — стандартная длина (масса) рыбы в начале и в конце интервала наблюдения, мм (мг).

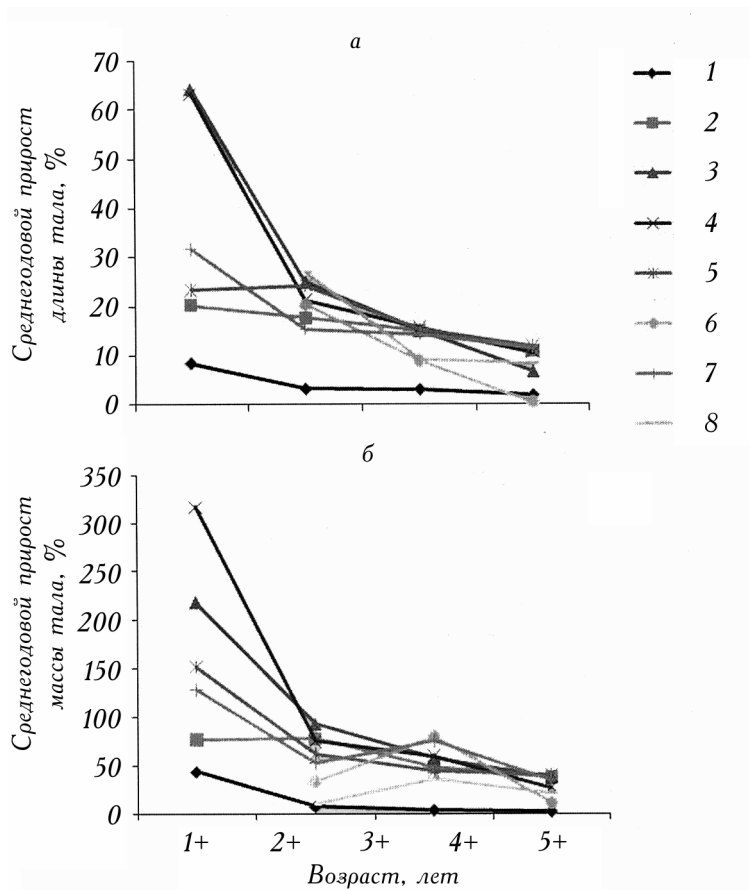
Результаты исследований и их обсуждение

Рост длины и массы тела. В пределах ареала темпы роста длины и массы байкальского хариуса неодинаковы и, как правило, зависят от целого ряда абиотических и биотических факторов: температурного и гидрологического режимов, состояния кормовой базы. По литературным данным, хариус из оз. Гитара в возрасте 7+ достигает 184 мм при массе 59,4 г [2]. Максималь-

1. Рост байкальского хариуса *Th. baicalensis* оз. Гитара по фактическим значениям (июль 2013)

Показатели	Возраст			
	1+	2+	3+	4+
SL , мм	$141,4 \pm 0,6$ 140 – 146	$154,4 \pm 0,6$ 149 – 158	$160,2 \pm 0,6$ 154 – 175	$167,8 \pm 0,6$ 163 – 185
Q , мг	$29,2 \pm 0,5$ 27,5 – 30,8	$39,5 \pm 0,5$ 38,1 – 41,2	$41,0 \pm 0,5$ 35,8 – 47,3	$50,4 \pm 0,5$ 41,4 – 60,3
n	3	7	14	6

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и среднее квадратичное отклонение; под чертой — пределы варьирования. SL — стандартная длина; Q — масса тела; n — количество исследованных особей.



1. Возрастная динамика приростов длины (а) и массы (б) тела в различных популяциях байкальского хариуса *Thymallus baicalensis*: 1 — оз. Гитара; 2 — оз. Кулинда; 3 — оз. Верхнекичерское; 4 — р. Кабанья; 5 — оз. Уранге-Нуур; 6 — оз. Монгома; 7 — оз. Садайское; 8 — оз. Гусиное.

ные длина и масса у исследованных нами особей в возрасте 4+ составляла 166 мм и 45,3 г (табл. 1).

В целом, для хариуса оз. Гитара отмечены низкие темпы роста. Наиболее интенсивно длина и масса тела увеличивался в течение первых двух лет и замедлялся с третьего года (2+), что связано с наступлением полового созревания (рис. 1). Согласно полученным результатам, среднегодовой линейный прирост в возрасте от 1+ до 2+ составлял 8,4%, прирост массы — 43,8%. В возрасте от 2+ до 4+ прирост длины тела уменьшался до 3,2%, массы — до 3,5—7,0%.

Анализ оригинальных и литературных данных показал, что относительные показатели роста длины и массы в исследованной популяции хариуса значительно (в 2,5—10,0 раз) ниже, чем в популяциях из других горных водоемов. Так, среднегодовой прирост длины у рыб из оз. Кулинда для этих же возрастных групп составлял 15,2—20,3%, массы — 43,6—77,9%, еще более высокими показателями характеризуются другие популяции [6, 9].

Особенности биологических показателей популяций хариуса зависят от комплекса условий среды обитания, в частности локальных характеристик кормовой базы. Так, общая биомасса зообентоса в оз. Гитара не превышала 0,5 г/м², в оз. Кулинда эти показатели были значительно выше (около 3—5 г/м²) [8, 9], что, очевидно, служит одной из причин тугорослости особей рассматриваемой популяции.

Морфология. Результаты морфометрического анализа хариуса оз. Гитара приведены в табл. 2. По ряду признаков эта популяция занимает крайнее положение в рядах изменчивости по сравнению с популяциями оз. Байкал и водоемов Байкальского региона [6, 7].

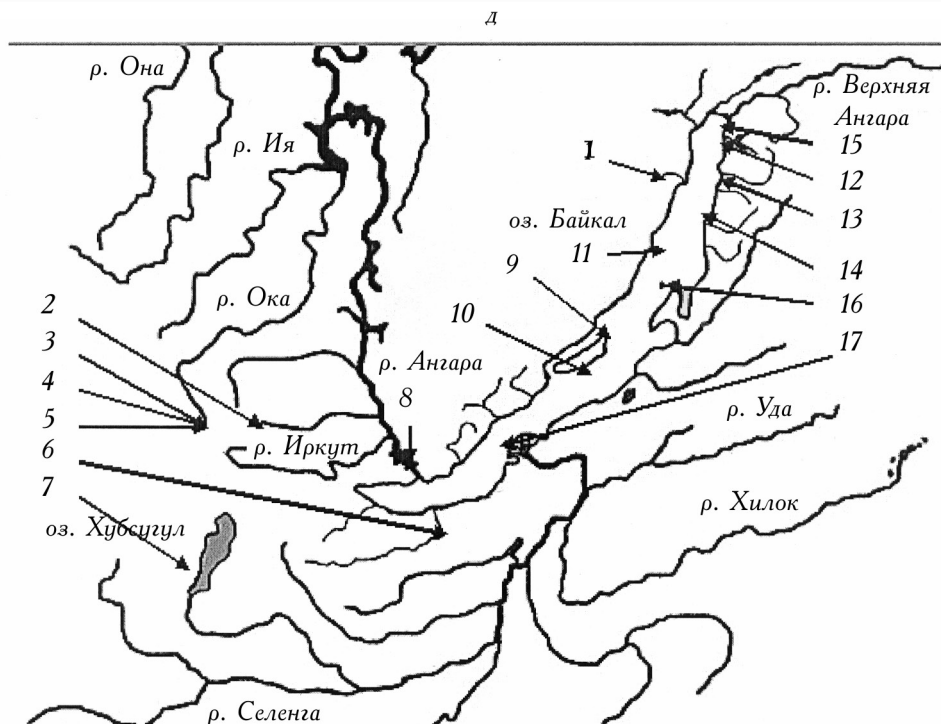
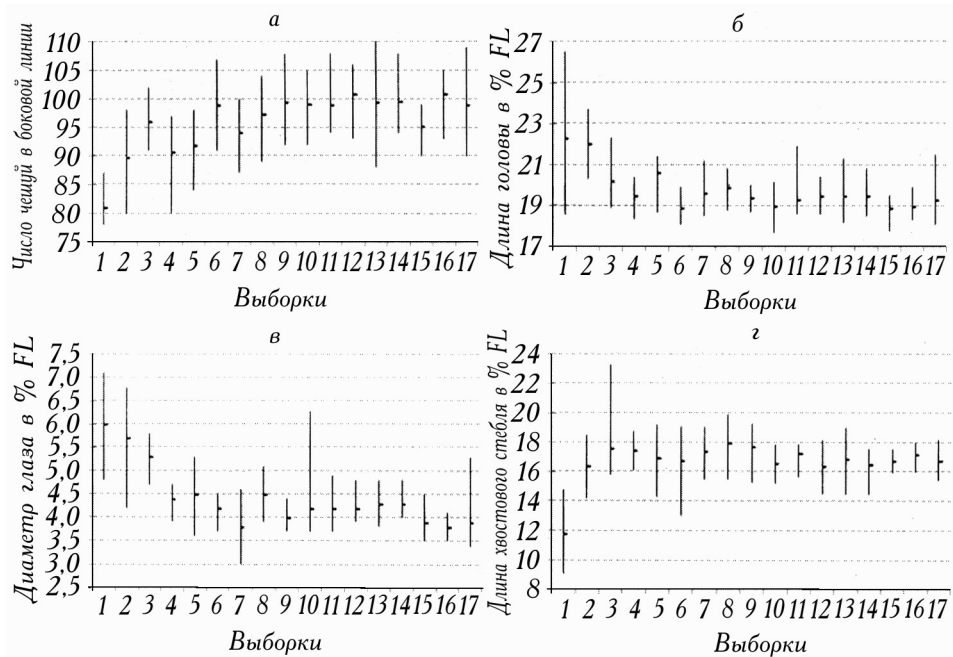
2. Морфометрические признаки хариуса *Th. baicalensis* оз. Гитара

Признаки	<i>M</i>	<i>lim</i>	δ
Длина по Смиту (<i>FL</i>)	157,6	139,0—195,0	11,9
Меристические признаки			
Количество чешуй в боковой линии	81,1	78—87	1,50
лучей в спинном плавнике	20,0	19—21	0,28
лучей в грудном плавнике	16,8	16—17	0,38
лучей в брюшном плавнике	14,0	13—15	0,48
лучей в анальном плавнике	10,2	10—11	0,40
жаберных тычинок	19,2	17—20	0,85
Пластические признаки (% <i>Lsm</i>)			
Длина тела до <i>C</i>	87,8	83,8—91,6	1,63
Длина рыла	6,1	5,1—7,2	0,50

Продолжение табл. 2

Признаки	<i>M</i>	<i>lim</i>	δ
Диаметр глаза	6,0	4,8—7,1	0,54
Длина заглазничного отдела головы	10,7	6,9—12,3	0,94
Длина головы	22,3	18,6—26,5	1,40
Ширина лба	5,2	4,1—6,2	0,52
Длина верхней челюсти	6,8	5,5—8,5	0,51
Длина нижней челюсти	11,9	10,4—14,4	0,79
Наибольшая высота тела	17,0	13,9—19,4	1,06
Наименьшая высота тела	6,5	5,4—7,8	0,62
Антедорсальное расстояние	36,4	33,4—39,5	1,46
Постдорсальное расстояние	34,3	30,6—37,2	1,48
Антевентральное расстояние	46,5	42,2—49,2	1,53
Антеанальное расстояние	68,1	64,6—76,1	2,23
Длина хвостового стебля	11,8	9,1—14,8	1,32
Пектро-вентральное расстояние	23,7	21,2—27,7	1,65
Вентро-анальное расстояние	22,6	18,2—46,6	5,91
Длина основания спинного плавника	18,2	15,2—21,7	1,22
Высота спинного плавника	14,7	10,3—22,4	3,03
Длина основания анального плавника	9,4	7,1—12,4	1,02
Высота анального плавника	14,1	6,8—20,3	2,56
Длина грудного плавника	16,8	14,7—20,6	1,27
Длина брюшного плавника	16,2	13,8—20,4	1,65
Длина верхней лопасти <i>C</i>	17,3	15,4—19,9	1,08
Длина нижней лопасти <i>C</i>	18,0	16,0—20,8	1,12
Длина средних лучей <i>C</i>	7,0	4,9—9,4	1,02
Пластические признаки (% длины головы)			
Длина рыла	27,2	23,8—31,2	1,81
Диаметр глаза	27,1	22,1—32,4	2,14
Длина заглазничного отдела головы	47,8	36,3—53,2	2,85
Ширина лба	23,4	20,2—26,9	1,75
Длина верхней челюсти	30,7	28,1—33,6	1,25
Длина нижней челюсти	53,6	47,1—64,1	3,30

П р и м е ч а н и е. *M* — среднее значение; *lim* — пределы варьирования; δ — среднее квадратичное отклонение.



2. Изменчивость некоторых морфометрических признаков в популяциях байкальского хариуса: количество чешуй в боковой линии (а), длина головы, % FL (б), диаметр глаза, % FL (в); длина хвостового стебля, % FL (г); география выборки (д). Нумерация и категории выборки: популяции горных озер: 1 — оз. Гитара; 2 — оз. Гусиное; 3 — оз. Садайское; 4 — оз. Монгоша; 5 — оз. Урунге-Нуур; 6 — оз. Соболиное; 7 — оз. Хубсугул; черный байкальский хариус: 8 — Иркутское вдхр.; 9 — м. Хобой; 10 — м. Ухан; 11 — м. Елохин; 12 — б. Фролиха; 13 — б. Томпуда; 14 — б. Шегнанда; белый байкальский хариус: 15 — б. Дагары; 16 — Ушканьи о-ва; 17 — Селенгинское мелководье.

Наибольшие различия отмечены по длине головы, длине хвостового стебля, горизонтальному диаметру глаза, длине верхней челюсти и количеству чешуй в боковой линии (рис. 2). По этим признакам хариус оз. Гитара дискретно отличается от большинства байкальских популяций. Однако популяции других горных озер занимают в рядах изменчивости промежуточное положение и обеспечивают плавный переход. То же самое можно сказать и о популяции оз. Хубсугул, для которой характерно наибольшее количество жаберных тычинок и наименьшие значения высоты тела и диаметра глаза. На основании указанных признаков ее часто рассматривают как таксон ранга подвида или вида [6, 15].

В Байкальском регионе сходство с хариусом оз. Гитара по размерам имеет популяция высокогорного оз. Гусино в истоке р. Китой. Наиболее близкой ему по диаметру глаза и длине верхней челюсти (в среднем соответственно 27,0 и 33,6% длины головы) и количеству чешуй в боковой линии (75—87, в среднем 80,4) оказалась изолированная популяция хариуса неясной таксономической принадлежности из оз. Кара-Холь в бассейне верхнего течения Енисея [3].

Заключение

Таким образом, хариус оз. Гитара характеризуется рядом морфо-экологических особенностей, отличающих его от других популяций байкальского хариуса. Он представляет собой озерную короткоцикловую тугорослую форму. С тугорослостью связаны и фенетические особенности, проявляющиеся в относительно больших размерах головы и глаз и коротком хвостовом стебле. Указанные черты могли сформироваться в ходе адаптации к экстремальным условиям высокогорного ультраолиготрофного озера и изоляции от других популяций вида. Подобные девиации фенотипа характерны для реликтовых популяций, изолированных от основного ареала, в том числе и для байкальского хариуса, обитающего в горных озерах Байкало-Саянского региона.

**

*Представлено нові дані з біології та морфології ізольованої популяції байкальського хариуса *Thymallus baicalensis* з гірського оз. Гітара. Встановлено ряд особливостей, що відрізняють його від інших популяцій цього виду, що мешкають в оз. Байкал і гірських водоймах Байкало-Саянського регіону, що є результатом адаптації до екстремальних умов ультраолиготрофного озера і ізоляції від решти виду.*

**

*New data on biology and morphology of the isolated population of the Baikal grayling *Thymallus baicalensis* from mountain lake Gitara are given. A number of features were determined that distinguish it from other populations of the species living in the Lake Baikal and mountain water bodies of the Baikal-Sayan region, which is the result of adaptation to extreme conditions of ultraoligotrophic lake and isolation from the rest of the species population.*

**

1. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та, 1956. — 102 с.
2. Вокин А.И. Экология хариусовых рыб (Thymallidae) горных водоемов Байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 2008. — 19 с.
3. Гундризер А.Н. Зубастый сибирский хариус — *Thymallus arcticus dentatus* subsp. nova // Новые данные о фауне и флоре Сибири / Под. ред. А.Н. Гундризера. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. — С. 15—22.
4. Егоров А.Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (миноговые, осетровые, лососевые, сиговые, хариусовые, щуковые). — Иркутск: Изд-во ИГУ, 1985. — 361 с.
5. Книжин И.Б. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, биология): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. — М., 2009. — 54 с.
6. Книжин И.Б., Богданов Б.Э., Васильева Е.А., Самарина С.С. Биологическая и морфологическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Thymallidae) из высокогорных озер бассейна реки Ангара // Вопр. ихтиологии. — 2006. — Т. 46, № 9. — С. 747—759.
7. Книжин И.Б., Вайс С. Дж., Сушник С. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*; Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус // Там же. — 2006. — Т. 46, № 4. — С. 442—459.
8. Кожов М.М. Пресные воды Восточной Сибири. — Иркутск: ОГИЗ, 1959. — 252 с.
9. Матвеев А.Н. и др. Гидробиологическая и ихтиологическая характеристика Верхнекичирских озер (бассейн оз. Байкал) // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. — 2010. — Т. 3, № 2. — С. 36—53.
10. Плохинский Н.А. Биометрия. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. — 367 с.
11. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
12. Тугарина П.Я. Хариусы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1981. — 281 с.
13. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М.: Изд-во АН СССР, 1959. — 164 с.
14. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. — М.-Л.: Биомедгиз, 1935. — С. 8—60.
15. Kottelat M. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. — Washington: The World Bank, 2006. — 103 p.

¹ Лимнологический институт СО РАН,
Иркутск, РФ

² Иркутский научно-исследовательский
технический университет