



УДК 597.2/.5

Морфологическая изменчивость сибирского хариуса (*Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)) из разнотипных озёр бассейна реки Хатанги (полуостров Таймыр) в связи с адаптациями к горным и равнинным условиям

В. И. Романов

Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск
E-mail: icht.nrtsu@yandex.ru

Аннотация. Представлены результаты изучения морфологических признаков сибирского хариуса, обитающего в высокогорном озере Аян и равнинном озере Томмот (бассейн реки Хатанги). Показано, что различия по комплексу морфологических признаков (сильное проявление полового диморфизма у хариусов из высокогорного водоёма, существенные морфологические отличия по пластическим признакам), связаны с проявлением экологических адаптаций к различным условиям обитания.

Ключевые слова: Хатанга, Аян, Томмот, сибирский хариус, экологические адаптации, морфология, половой диморфизм, изменчивость.

Введение

Принято считать [1–3; 22], что в водоёмах бассейнов рек Оби и Енисея хариусы представлены западносибирским подвидом сибирского хариуса – *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas). Далее на восток от полуострова Таймыр хариусы представлены восточносибирским подвидом – *Th. a. pallasii* Valenciennes. Очевидно, в правобережных притоках Енисея, берущих начало на территории Таймыра, следует ожидать присутствие хариусов, близких к западносибирскому подвиду. В своё время в бассейнах правобережных притоков Енисея рек Курейки и Хантайки, имеющих истоки в западном секторе плато Путорана, автором была обнаружена зона симпатрии этих двух подвидов и показаны их довольно существенные различия, явно превышающие подвидовой уровень [14; 16; 17]. Была отмечена несомненная близость одного из хантайских хариусов, которого мы относили к западносибирскому подвиду, к байкальским – *Th. baicalensis*, учитывая их основные меристические признаки (в частности, число чешуй в боковой линии и число неветвистых лучей в спинном плавнике). В дальнейшем это нашло своё подтверждение при анализе генетических данных [4; 25].

Позднее нами было высказано предположение о сходстве другого из таймырских хариусов, относимого к восточносибирскому подвиду, с нижнеобскими хариусами [18]. При довольно большом сходстве основных ме-

ристических признаков особое внимание было обращено на характер рисунков на спинных плавниках этих хариусов. Оказалось, что здесь наблюдается большое сходство восточносибирского хариуса *Th. a. pallasii* с дальневосточными подвидами сибирского хариуса (фенотипы плавников камчатского хариуса *Th. a. mertensii*).

Если общность хариусовых фаун Таймыра и севера Западной Сибири подтвердится результатами пока не проводившихся генетических исследований, они должны будут рассматриваться в рамках вида *Th. arcticus*, поскольку водоём первоописания сибирского хариуса р. Собь находится в этой зоне [19].

Исследования хариусовой фауны полуострова Таймыр, может быть за исключением бассейна р. Хантайки [14; 16–18; 20], явно эпизодичны и недостаточны. Некоторые меристические признаки описаны у хариусов из водоёмов бассейнов рек Пясины, Верх. и Ниж. Таймыры [6; 8; 13; 17]. Сибирский хариус практически не изучен в водоёмах бассейна р. Хатанги, хотя обычно представлен в списках их ихтиофауны. Краткие данные по морфологии (15 исследованных особей), основным линейно-весовым характеристикам и плодовитости можно найти в единственной работе Ф. В. Лукьянчикова [7], где автор приводит только пределы варьирования пяти меристических и семи пластических признаков.

Цель настоящей работы: в пределах комплекса морфологических признаков, характеризующих один из основных видов таймырских хариусов – сибирского хариуса *Th. arcticus*, оценить степень морфологического различия у рыб, обитающих в разных по экологическим условиям водоёмах бассейна Хатанги.

Материалы и методы

В исследовании использованы две выборки, рыбы из одной обитают в условиях горного озёрного водоёма (оз. Аян), из другой – в расположенном на равнине озере в придельтовой зоне Хатанги (оз. Томмот).

Большая часть бассейна Хатанги расположена в зоне плато Путорана и представлена здесь реками Хета и Котуй, образующими после слияния Хатангу (рис. 1), длина которой составляет 227 км, в то время как длина Котуй превышает 1 400 км, а Хета с притоком р. Аян, включая одноимённое озеро, около 900 км.

В окружающих оз. Аян горах берут начало истоки и находятся водоразделы бассейнов таких рек, как Курейка, Хантайка, Пясины и Хатанга. В бассейнах всех этих рек обитает сибирский хариус, но в бассейнах рек Курейка и Хантайка появляется дополнительно и чёрный байкальский хариус (*Th. baicalensis*), доминирующий в некоторых крупных озёрных системах (оз. Хантайское) и, особенно, в низовьях этих бассейнов.

Реки Курейка и Хантайка относятся к бассейну Енисея, реки Пясины и Хатанга впадают в Карское море и море Лаптевых. Здесь же расположена наивысшая точка плато Путорана – гора Камень (1 678 м над у. м.). Вытекающая из оз. Аян одноимённая река, сливаясь в восточных окрестностях с р. Аякли, образует р. Хету. Несколько восточнее озера в окрестностях горы Камень берёт начало р. Котуй.

бассейнами рек Хета, Курейка и Эмбенчима (бассейн р. Ниж. Тунгуска). Акватория этого водоёма входит в состав особо охраняемой территории объединённой дирекции заповедников Таймыра.

Некоторые сведения об ихтиофауне этого водоёма можно найти у Г. Н. Сиделева [23; 24] и С. Д. Павлова [10], однако в большей степени внимание авторов занимали местные симпатричные формы гольцов (род *Salvelinus*).

Гольцы представлены здесь рядом форм и относятся к фоновым видам рыб. Хариусы также принадлежат к числу относительно массовых видов местной ихтиофауны. Особенно они многочисленны в некоторых заливах, в местах впадения притоков в озеро и в самих этих речках.

Озеро Томмот расположено на равнине в низовьях Хатанги (см. рис. 1), имеет длину около 2,3 км и ширину до 0,8 км, площадь водного зеркала – 1,9 км². Его название в переводе с якутского означает «незамерзающее». По сообщениям местных жителей, озеро вскрывается несколько позднее других находящихся рядом озёр и замерзает на 5–15 дней позже. Причиной этого, возможно, являются довольно большие глубины, достигающие, по нашим данным, 42,5 м. Подобные глубины являются редкостью для озёр равнинной зоны Таймыра, обычно они здесь редко превышают 5–10 м. Водоём входит в состав «Лукунского участка» заповедника «Таймырский». В ихтиофауне озера нами отмечено 10 видов, относящихся к 7 семействам. Некоторые данные по линейно-весовым характеристикам местного хариуса были опубликованы ранее [15].

Для сбора хариусов использовались сети и активные орудия лова (спиннинг). Основу собранного материала по морфологии хариуса в оз. Аян составили половозрелые рыбы с длиной по Смитту от 271 до 347 мм (всего 48 экз.), собранные в южной части водоёма близ приустьевой зоны р. Капчуг. Кроме этого, некоторые основные меристические признаки местного хариуса были исследованы дополнительно (до 100 экз.).

Из оз. Томмот на полный морфологический анализ были исследованы половозрелые хариусы с длиной по Смитту от 280 до 380 мм. Всего исследовано 40 рыб, среди которых 26 самцов и 14 самок. По некоторым меристическим признакам был собран дополнительный материал (106 экз.).

Сбор и статистическая обработка морфологических данных проводились на свежем материале в соответствии с общепринятыми методиками [5; 12; 21]. Для оценки достоверности различия использовался критерий Стьюдента (t_{st}).

Результаты и обсуждение

В отличие от многих лососеобразных (сиговых, лососевых), у некоторых видов хариусов наблюдается заметный половой диморфизм. Хорошо проявляется он и у половозрелых (особенно у крупных) рыб из оз. Аян, причём различия выражены сильнее, чем у симпатричного с ним в некоторых путоранских водоёмах байкальского хариуса. Это обстоятельство отмечено нами ранее на примере хариусов из бассейна Хантайки [16; 17; 25].

Часто практикуемое многими исследователями объединение показателей пластических признаков самцов и самок в выборках хариусов, на наш взгляд, не всегда обосновано, поскольку многие виды этого семейства обла- дают весьма существенными различиями между самцами и самками. Более продуктивные результаты можно получить, сравнивая отдельно выборки самцов и самок разных видов (форм) хариусов. Кроме того, объединённая выборка самцов и самок, имеющих выраженные черты полового диморфиз- ма, в итоге демонстрирует весьма высокую изменчивость тех или иных пла- стических признаков и не позволяет правильно оценить их статус и степень статистических различий с другими выборками.

Для анализа полового диморфизма хариусов из оз. Аян использовались данные по пластическим признакам 23 самцов и 25 самок (табл. 1). В вы- борках присутствовали относительно одноразмерные особи обоих полов.

Таблица 1

Пластические признаки самцов и самок сибирского хариуса из оз. Аян

Признаки*	Самцы (23 экз.)			Различие <i>t st (p)</i>	Самки (25 экз.)		
	\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$		\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$
<i>Sm</i> , мм	309,57	3,98	19,11	–	310,36	2,75	13,75
% длины по Смитту							
<i>pO</i>	8,76	0,06	0,28	3,07 (0,01)	8,53	0,05	0,23
<i>C</i>	17,13	0,07	0,32	3,80 (0,001)	16,76	0,07	0,36
<i>ChI</i>	7,90	0,07	0,32	2,66 (0,05)	7,65	0,07	0,33
<i>H</i>	18,52	0,19	0,89	–	18,70	0,16	0,81
<i>h</i>	7,29	0,06	0,27	2,98 (0,01)	7,06	0,05	0,25
<i>B</i>	10,50	0,08	0,38	–	10,62	0,08	0,38
<i>pA</i>	15,24	0,18	0,89	–	15,21	0,17	0,86
<i>aA</i>	70,03	0,19	0,92	2,03 (0,05)	70,56	0,18	0,89
<i>aV</i>	44,81	0,16	0,77	–	45,11	0,17	0,86
<i>aD</i>	29,95	0,17	0,84	2,87 (0,01)	30,68	0,19	0,93
<i>aP</i>	16,90	0,09	0,45	–	16,61	0,13	0,64
<i>DC</i>	66,14	0,22	1,05	2,76 (0,01)	65,25	0,24	1,18
<i>PA</i>	54,74	0,21	1,02	3,55 (0,001)	55,74	0,18	0,91
<i>PV</i>	28,96	0,19	0,91	2,74 (0,01)	29,59	0,13	0,67
<i>VA</i>	26,12	0,16	0,76	–	26,45	0,16	0,79
<i>ID</i>	25,68	0,24	1,16	3,52 (0,001)	24,59	0,19	0,97
<i>hD1</i>	13,80	0,22	1,04	4,23 (0,001)	12,68	0,15	0,77
<i>hD2</i>	26,84	0,43	2,05	5,95 (0,001)	23,32	0,41	2,05
<i>IA</i>	9,27	0,10	0,46	2,51 (0,05)	8,94	0,09	0,45
<i>hA</i>	10,38	0,10	0,49	6,20 (0,001)	11,22	0,09	0,44
<i>IP</i>	16,50	0,18	0,85	4,41 (0,001)	15,55	0,12	0,62
<i>IV</i>	18,27	0,27	1,28	7,56 (0,001)	16,02	0,13	0,67
% длины головы							
<i>aO</i>	23,54	0,26	1,25	–	23,78	0,17	0,83
<i>O</i>	20,55	0,14	0,67	3,28 (0,01)	21,21	0,14	0,72

Окончание табл. 1

Признаки*	Самцы (23 экз.)			Различие <i>t st (p)</i>	Самки (25 экз.)		
	\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$		\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$
<i>pO</i>	51,15	0,25	1,21		50,94	0,24	1,18
<i>bC</i>	46,27	0,41	1,99		47,01	0,30	1,49
<i>Ch1</i>	46,11	0,45	2,14		45,66	0,39	1,97
<i>Ch2</i>	66,56	0,53	2,55		67,38	0,38	1,92
<i>f</i>	24,66	0,25	1,19		24,80	0,25	1,26

Примечание: * *Sm* – длина по Смитту; *aO* – длина рыла; *O* – диаметр глаза; *C* – длина головы; *pO* – заглазничное расстояние; *bC* – толщина головы; *Ch₁* – высота головы на уровне глаза; *Ch₂* – высота головы у затылка; *f* – межглазничное расстояние (ширина лба); *H* – наибольшая высота тела; *h* – наименьшая высота тела; *B* – наибольшая толщина тела; *pA* – длина хвостового стебля; *aA* – антеанальное расстояние; *aV* – антевентральное расстояние; *aD* – антедорсальное расстояние; *aP* – антепектральное расстояние; *PA* – пектроанальное расстояние; *DC* – дорсокаудальное расстояние; *PV* – пектровентральное расстояние; *VA* – вентроанальное расстояние; *ID* – длина основания спинного плавника; *hD₁* – высота последнего неветвистого луча спинного плавника; *hD₂* – высота наибольшего ветвистого луча спинного плавника; *IA* – длина основания анального плавника; *hA* – высота анального плавника; *IP* – длина грудного плавника; *IV* – длина брюшного плавника. *p* – уровень достоверности различий.

Выявлены достоверные различия ($p \leq 0,05$) по 16 (72,7 %) из 22 пластических признаков (см. табл. 1), исследованных относительно длины по Смитту, в половине из них был выявлен наивысший уровень достоверных различий ($p \leq 0,001$). Достоверное различие обнаружено и по одному (диаметр глаза) из семи сравниваемых признаков, исследованных относительно длины головы. Наибольшие отличия наблюдаются в размерах плавников, которые у самцов заметно крупнее, чем у самок. Особенно это касается таких признаков, как длина и высота спинного, высота анального и длины грудного и брюшного плавников. Самцы имеют относительно более крупную голову. При этом диаметр глаза относительно длины головы у самок больше, чем у самцов. У самок также относительно большие пектроанальное и пектровентральное расстояния.

На наш взгляд, это обусловлено не только относительно крупными размерами рыб, но является характерной особенностью данной формы. По крайней мере, у симпатричного практически одноразмерного байкальского хариуса в водоёмах бассейна Хантайки, согласно нашим данным, половой диморфизм выражен менее сильно и по меньшему числу признаков.

Анализ меристических признаков у самцов и самок хариуса, обитающего в оз. Аян, не выявил различий между полами. В таблице 2 приведены основные меристические признаки хариусов из этого озера. Значения признаков близки к отмеченным у хариусов этой формы, населяющих другие озёра плато Путорана [17].

Таблица 2

Меристические признаки сибирского хариуса из оз. Аян

Признаки	Lim	\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$	n
Число неветвистых лучей в спинном плавнике	9–13	10,22	0,09	0,95	100
Число ветвистых лучей в спинном плавнике	12–16	13,82	0,09	0,88	100
Общее число лучей в спинном плавнике	22–26	24,04	0,09	0,89	100
Число ветвистых лучей в грудном плавнике	13–15	14,48	0,08	0,55	48
Число ветвистых лучей в брюшном плавнике	8–10	9,06	0,05	0,32	48
Число неветвистых лучей в анальном плавнике	3–5	3,98	0,05	0,33	48
Число ветвистых лучей в анальном плавнике	8–10	9,25	0,07	0,48	48
Число тычинок на первой левой жаберной дуге	16–21	18,23	0,14	1,14	65
Число чешуй в боковой линии	78–95	86,07	0,36	3,65	100
Число прободённых чешуй в боковой линии	74–92	82,21	0,36	3,62	100
Число непрободённых чешуй в боковой линии	2–6	3,86	0,08	0,82	100

Обращает на себя внимание достаточно заметное число непрободённых чешуй в боковой линии, число которых у аянских хариусов варьировало от 2 до 6 (в среднем немного менее четырёх). Эти чешуи обычно «заканчивают» боковую линию и расположены на конце хвостового стебля. Для некоторых хариусов, обитающих в сибирских водоёмах, в частности чёрного байкальского, наличие подобного числа непрободённых чешуй в боковой линии либо нехарактерно, либо выражено меньшими значениями (обычно: 0–2; оз. Кутарамакан).

В подтверждение выводов, сделанных нами ранее, приведена объединённая таблица с данными пластических признаков самцов и самок хариуса из оз. Аян (табл. 3). Обращает внимание, насколько выше значения среднего квадратического отклонения (σ) и коэффициента вариации (CV) при расчёте по полам (табл. 1), нежели в объединённой выборке: это особенно заметно по признакам, по которым наблюдается выраженный половой диморфизм.

Данное обстоятельство является дополнительным свидетельством в пользу того, что при выявлении у хариусовых рыб выраженного полового диморфизма оценку межвидовых или межпопуляционных различий следует осуществлять с учётом этого фактора, т. е. сравнивать отдельно самцов и самок. Степень выраженности полового диморфизма можно оценивать как существенный признак, в том числе для установления таксономического статуса сибирских хариусов, а также для оценки различий между разными экологическими формами.

Хариус – обычный представитель ихтиофауны бассейна Хатанги, хотя и не имеет здесь высокой численности. Наибольшей численности он достигает в верховьях главных рек бассейна – Хеты и Котуя и в горных озёрах в их бассейнах. Среди крупных озёр плато Путорана оз. Аян – самое высокогорное, его положение, климат, гидрологические особенности создают осо-

бые, подчас довольно суровые экологические условия для обитания рыб, существенно отличающиеся от условий равнинных водоёмов бассейна Хатанги. Влияние этих условий безусловно отражается на особенностях морфологического облика хариусов.

Таблица 3

Пластические признаки сибирского хариуса из оз. Аян ($n = 48$ экз.)

Признаки*	\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$	Коэффициент вариации (CV)		
				Оба пола	Самцы	Самки
<i>Sm</i> , мм	309,98	2,36	16,36	5,28	6,17	4,43
% длины по Смитту						
<i>pO</i>	8,64	0,04	0,28	3,21	3,21	2,69
<i>C</i>	16,94	0,06	0,39	2,28	1,89	2,12
<i>Ch1</i>	7,77	0,05	0,35	4,46	4,06	4,33
<i>h1</i>	7,17	0,04	0,28	3,96	3,74	3,59
<i>aD</i>	30,33	0,14	0,95	3,14	2,80	3,04
<i>DC</i>	65,67	0,17	1,20	1,82	1,58	1,81
<i>PA</i>	55,26	0,16	1,08	1,95	1,87	1,63
<i>PV</i>	29,29	0,12	0,85	2,89	3,13	2,27
<i>ID</i>	25,11	0,17	1,19	4,73	4,53	3,94
<i>hD1</i>	13,22	0,15	1,06	8,04	7,50	6,09
<i>hD2</i>	25,01	0,39	2,70	10,80	7,64	8,80
<i>lA</i>	9,09	0,07	0,48	5,27	4,92	5,08
<i>hA</i>	10,82	0,09	0,63	5,81	4,76	3,94
<i>lP</i>	16,00	0,13	0,87	5,45	5,13	3,99
<i>lV</i>	17,10	0,22	1,52	8,86	7,02	4,16

Примечание: * – наименования признаков приведены в таблице 1. В таблицу 3 включены только признаки, по которым обнаружены достоверные межполовые различия.

Для сравнения разных экологических форм (горных и равнинных) была использована выборка хариусов, собранных в оз. Томмот. Озеро входит в гидросистему р. Лукунской – правого притока Хатанги. Хариус здесь довольно многочисленный вид, однако его распространение обычно ограничено руслами рек. В самом оз. Томмот хариус встречался сравнительно редко.

Сравнение основных меристических признаков *аянского* и *томмотского* хариусов (табл. 4) показало, что отличия наиболее выражены по числу неветвистых ($t_{st} = 2,62$; $p \leq 0,01$) и всех лучей ($t_{st} = 3,85$; $p \leq 0,001$) в спинном плавнике и числу жаберных тычинок ($t_{st} = 2,57$; $p \leq 0,05$). Если у хариусов из оз. Аян 12 и 13 неветвистых лучей в спинном плавнике характерны для 10 % особей, то у хариусов из оз. Томмот отмечен единственный (2,5 %) случай. В то же время у двух рыб из оз. Томмот отмечено 8 неветвистых лучей в этом плавнике (5,0 %), такие значения у хариусов из оз. Аян отсутствовали вообще. По числу ветвистых лучей в спинном плавнике достоверных различий не обнаружено. Все перечисленные выше признаки имеют более высо-

кие значения у хариусов из оз. Аян. Число чешуй в боковой линии у хариуса из оз. Томмот ($86,67 \pm 0,32$; *lim*: 76–95; $n = 106$) существенно не отличается от аналогичного признака аянского хариуса (см. табл. 2).

Таблица 4

Распределение некоторых меристических признаков сибирского хариуса из водоёмов бассейна р. Хатанги

Водоём	Число неветвистых лучей в D						n	$\bar{x} \pm m$	$\pm \sigma$
	8	9	10	11	12	13			
оз. Аян	–	24	41	25	9	1	100	$10,22 \pm 0,09$	0,95
оз. Томмот	2	14	16	7	1	–	40	$9,78 \pm 0,14$	0,89

Водоём	Число ветвистых лучей в D						n	$\bar{x} \pm m$	$\pm \sigma$
	11	12	13	14	15	16			
оз. Аян	–	7	25	50	15	3	100	$13,82 \pm 0,09$	0,88
оз. Томмот	–	5	15	13	7	–	40	$13,54 \pm 0,18$	0,94

Водоём	Общее число лучей в D						n	$\bar{x} \pm m$	$\pm \sigma$
	21	22	23	24	25	26			
оз. Аян	–	3	23	46	23	5	100	$24,04 \pm 0,09$	0,89
оз. Томмот	1	9	14	9	7	–	40	$23,28 \pm 0,18$	1,10

Водоём	Число жаберных тычинок <i>sp. br.</i>						n	$\bar{x} \pm m$	$\pm \sigma$
	16	17			20	21			
оз. Аян	3	15	21	18	6	2	100	$18,23 \pm 0,14$	1,14
оз. Томмот	14	31	35	18	6	2	106	$17,77 \pm 0,11$	1,16

Учитывая наличие полового диморфизма у хариусов из оз. Аян, сравнение пластических признаков проводилось только между самцами, поскольку самок оказалось относительно мало. Всего использовались показатели 29 пластических признаков (табл. 5) в виде индексов, вычисленных относительно длины по Смитту и длины головы. Часть признаков головы исследовались относительно обоих последних показателей.

Из исследованных относительно длины по Смитту 26 признаков хариусов достоверные отличия ($p \leq 0,05$) были обнаружены по 19 (73,1%), 13 (50,0 %) из которых различаются на самом высоком уровне значимости ($p \leq 0,001$). Анализ этих признаков показал, что хариус из оз. Томмот более высокотел и имеет бóльшую толщину тела. При одинаковой с аянским длине головы она у него заметно массивнее, толще и выше. Относительно длины головы такой показатель, как межглазничное расстояние, существенно больше у томмотского хариуса и не только достоверно отличается на самом высоком уровне значимости, но и превышает уровень подвидового различия согласно Э. Майру ($CD = 1,52$).

С другой стороны, у самцов хариуса из оз. Аян достоверно выше спинной и анальный и длиннее грудной и брюшной плавники. Учитывая более крупные размеры томмотских хариусов, можно было бы ожидать обратного: более крупные самцы у хариусовых рыб обычно характеризуются и более высокими и относительно длинными плавниками.

Таблица 5

Пластические признаки самцов сибирского хариуса из озёр Аян и Томмот

Признаки*	Аян (23 экз.)			Различие <i>t st (p)</i>	Томмот (26 экз.)		
	\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$		\bar{x}	$\pm m$	$\pm \sigma$
<i>Sm</i> , мм	309,57	3,98	19,11	–	310,36	2,75	13,75
% длины по Смитту							
<i>pO</i>	8,76	0,06	0,28	3,25 (0,01)	9,08	0,08	0,40
<i>C</i>	17,13	0,07	0,32	–	17,13	0,11	0,56
<i>bC</i>	7,92	0,07	0,32	6,02 (0,001)	8,77	0,13	0,64
<i>Ch1</i>	7,90	0,07	0,32	4,06 (0,001)	8,40	0,10	0,53
<i>Ch2</i>	11,38	0,08	0,40	6,67 (0,001)	12,75	0,19	0,95
<i>H</i>	18,52	0,19	0,89	3,78 (0,001)	19,81	0,28	1,45
<i>B</i>	10,50	0,08	0,38	6,48 (0,001)	11,48	0,13	0,66
<i>pA</i>	15,24	0,18	0,89	–	14,73	0,18	0,93
<i>h</i>	7,29	0,06	0,27	2,25 (0,05)	7,51	0,08	0,42
<i>aA</i>	70,03	0,19	0,92	3,98 (0,001)	71,17	0,21	1,07
<i>aV</i>	44,81	0,16	0,77	4,17 (0,001)	45,82	0,18	0,93
<i>aD</i>	29,95	0,17	0,84	2,57 (0,05)	30,66	0,21	1,08
<i>aP</i>	16,90	0,09	0,45	–	16,90	0,16	0,81
<i>DC</i>	66,14	0,22	1,05	–	65,62	0,27	1,40
<i>VC</i>	50,78	0,17	0,81	3,68 (0,001)	49,71	0,24	1,20
<i>PA</i>	54,74	0,21	1,02	4,68 (0,001)	56,30	0,25	1,27
<i>PV</i>	28,96	0,19	0,91	6,22 (0,001)	30,52	0,17	0,83
<i>VA</i>	26,12	0,16	0,76	–	25,91	0,22	1,12
<i>pD</i>	40,66	0,23	1,10	2,69 (0,01)	39,66	0,29	1,49
<i>ID</i>	25,68	0,24	1,16	–	25,74	0,25	1,26
<i>hD1</i>	13,80	0,22	1,04	5,47 (0,001)	11,98	0,25	1,30
<i>hD2</i>	26,84	0,43	2,05	4,51 (0,001)	23,78	0,53	2,69
<i>IA</i>	9,27	0,10	0,46	–	9,53	0,15	0,77
<i>hA</i>	10,38	0,10	0,49	3,70 (0,001)	9,64	0,17	0,86
<i>IP</i>	16,50	0,18	0,85	2,67 (0,01)	15,90	0,14	0,68
<i>IV</i>	18,27	0,27	1,28	2,28 (0,05)	17,35	0,30	1,55
% длины головы							
<i>aO</i>	23,54	0,26	1,25	3,56 (0,001)	24,97	0,30	1,55
<i>O</i>	20,55	0,14	0,67	–	20,58	0,26	1,34
<i>pO</i>	51,15	0,25	1,21	4,83 (0,001)	53,26	0,36	1,83
<i>bC</i>	46,27	0,41	1,99	5,81 (0,001)	50,96	0,69	3,53
<i>Ch1</i>	46,11	0,45	2,14	4,26 (0,01)	48,97	0,50	2,55
<i>Ch2</i>	66,56	0,53	2,55	7,88 (0,001)	74,76	0,89	4,56
<i>f</i>	24,66	0,25	1,19	10,63 (0,001)	28,77	0,30	1,51

Примечание: * – наименования признаков приведены в таблице 1.

Столь значительные различия по вышеозначенным признакам, безусловно, могут иметь экологическую причину, поскольку рыбы обитают в биотопически существенно разных водоёмах – в горном озере и озере в зоне тундры.

Заключение

Среди лососеобразных рыб именно у представителей семейства хариусовых половой диморфизм относительно более выражен, нежели у лососевых и сиговых. Как показывает пример хариусов из оз. Аян, степень такой выраженности может быть достаточно высокой. Данные обстоятельства требуют новых подходов к анализу степени морфологической схожести между симпатричными и аллопатричными популяциями у хариусовых рыб. На наш взгляд, в случае наличия полового диморфизма такой анализ следует проводить между самцами и самками отдельно, поскольку объединённый материал при проведении подобных исследований может дать неполную, а возможно, даже искажённую картину.

Исследование морфологических особенностей хариусов, населяющих биотопически различные водоёмы в пределах одного бассейна Хатанги: горное озеро Аян и равнинное озеро из зоны тундры Томмот, выявило достоверные различия, в том числе и по некоторым меристическим признакам. Причинами данных различий являются среда и экологические условия обитания этих хариусов. Так, сравнительно мелкие размеры тела и узкую голову хариусов из оз. Аян, наряду с высокой степенью полового диморфизма, можно считать адаптациями к условиям высокоширотного высокогорного водоёма. Существование данной формы можно объяснить приспособлением к нересту в быстрых горных речках. Массивная, сравнительно крупная форма хариуса из оз. Томмот – пример адаптации к равнинному водоёму. Различающиеся равнинные и горные экологические формы (популяции) хариусов демонстрируют набор адаптационных возможностей вида в условиях высоких широт.

Автор выражает признательность дирекциям государственных заповедников «Путоранский» и «Таймырский» (ныне объединённой дирекции заповедников Таймыра) за содействие в исследованиях на озёрах Аян и Томмот.

Список литературы

1. Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т. 1 / под ред. Ю. С. Решетникова. – М. : Наука, 2002. – 379 с.
2. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. / Л. С. Берг. – Ч. 1. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1948. – 466 с.
3. Зиновьев Е. А. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: автореф. дисс. ... доктора биол. наук. / Е. А. Зиновьев. – Пермь, 2005. – 74 с.
4. Книжин И. Б. Разнообразие и таксономическая идентификация хариусов (*Thymallus*) бассейна реки Енисей / И. Б. Книжин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Сер. Биология. – 2011. – Т. 4, № 3. – С. 293–300.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1980. – 293 с.

6. Логашев М. В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование / М. В. Логашев // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во, 1940. – Вып. 11. – С. 7–72.
7. Лукьянчиков Ф. В. Рыбы системы реки Хатанги / Лукьянчиков Ф. В. // Тр. Красноярск отд. ВНИОРХ, 1967. – Т. 9. – С. 11–93.
8. Михин В. С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы / В. С. Михин // Изв. ВНИОРХ, 1955. – Т. 35. – С. 5–43.
9. Озера северо-запада Сибирской платформы / Ю. П. Пармузин [и др.] – Новосибирск : Наука, 1981. – 190 с.
10. Павлов С. Д. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) / С. Д. Павлов // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т. 37, № 4. – С. 465–474.
11. Пармузин Ю. П. Географическое положение и особенности гор Путорана / Ю. П. Пармузин // Путоранская озерная провинция. – Новосибирск : Наука, 1975. – С. 14–18.
12. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. / И. Ф. Правдин. – М. : Пищепромиздат, 1966. – 376 с.
13. Разнообразие рыб Таймыра / Павлов Д. С. [и др.]. – М. : Наука, 1999. – 207 с.
14. Романов В. И. Уровни морфо-экологической дивергенции лососевидных рыб некоторых крупных озер Таймырского полуострова / Романов В. И. // III Все-союз. совещание по лососевидным рыбам. – Тольятти, 1988. – С. 265–267.
15. Романов В. И. Ихтиофауна озер Лукунского участка Таймырского государственного заповедника / В. И. Романов // Материалы междунар. конф. «Озера холодных регионов». Ч. 5. Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны. – Якутск, 2000. – С. 148–159.
16. Романов В. И. Морфофенетические особенности некоторых подвидов сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) в зонах их симпатрии / Романов В.И. // Эволюционная биология : материалы II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование» г. Томск, 24–26 окт. 2001 г. – Томск : Изд-во Томск. ун-та, 2002. – С. 268–288.
17. Романов В. И. Ихтиофауна плато Путорана / В. И. Романов // Фауна позвоночных животных плато Путорана. – М., 2004. – С. 29–89.
18. Романов В. И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: автореф. дисс. ... доктора биол. наук. / В. И. Романов. – Томск, 2005. – 42 с.
19. Романов В. И. О статусе западносибирского подвида сибирского хариуса (*Thymallus arcticus arcticus*): Анализ некоторых меристических признаков / В. И. Романов // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л. А. Кудерского). – СПб. : ГосНИОРХ и Т-во науч. изданий КМК, 2007. – С. 436–452.
20. Романов В. И. Особенности распространения и структура фауны хариусовых рыб (Thymallidae) бассейнов реки Енисей и озера Байкал / В. И. Романов // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке : материалы Всерос. конф. с междунар. участием. – Красноярск, 2009. – С. 52–58.
21. Романов В. И. Методы исследования пресноводных рыб Сибири / В. И. Романов, А. П. Петлина, И. Б. Бабкина. – Томск : Изд-во Том. ун-та, 2012. – 256 с.
22. Световидов А. Н. Европейско-азиатские хариусы (Genus *Thymallus* Cuvier) / А. Н. Световидов // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 1936. – Т. 3. – С. 183–301.

23. Сиделев Г. Н. Дифференциация гольца-палии (*Salvelinus alpinus* L.) в озере Аян / Г. Н. Сиделев // Тезисы докл. второй Всесоюз. конф. молодых учёных по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. – М., 1975. – С. 78–79.
24. Сиделев Г. Н. Ихтиофауна крупных озёр / Г. Н. Сиделев // Озёра северо-запада Сибирской платформы. – Новосибирск : Наука, 1981. – С. 151–171.
25. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications / S. Weiss [et al.] // J. of Fish Biol. – 2007. – Vol. 71. – P. 371–86.

Morphological Differences of Arctic Grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) from Lakes in Khatanga River Basin Associated with the Adaptations to the Mountain and Plain Habitats

V. I. Romanov

National Research Tomsk State University, Tomsk

Abstract. The result of the study of morphological traits of grayling dwelling in the mountainous lake Ayan and plain lake Tommot (Khatanga River basin) was presented. It is shown that the difference in complex of morphological traits (strong expression of sexual dimorphism in grayling from the high water body, significant morphological differences in plastic signs), was associated with the adaptations to different environmental conditions.

Keywords: Arctic grayling, environmental adaptations, morphology, sexual dimorphism, variability.

*Романов Владимир Иванович
доктор биологических наук, профессор,
зав. лабораторией
Томский национальный исследователь-
ский государственный университет
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36
тел.: (3822) 52–98–53
e-mail: icht.nrtsu@yandex.ru*

*Romanov Vladimir Ivanovich
Doctor of Sciences (Biology),
Professor, Head of laboratory
Tomsk National Research State University
36, Lenin av., Tomsk, 634050
tel.: (3822) 52–98–53
e-mail: icht.nrtsu@yandex.ru*