

ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Вокин Алексей Иннокентьевич

**ЭКОЛОГИЯ ХАРИУСОВЫХ РЫБ (THYMALLIDAE)
ГОРНЫХ ВОДОЕМОВ БАЙКАЛЬСКОЙ РИФТОВОЙ ЗОНЫ**

03.00.16 – экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

к.б.н. В.П. Самусенок

Улан-Удэ 2008 г.

С ОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Материал и методика	8
Глава 2. История изучения хариусовых рыб в водоемах Байкальской рифтовой зоны	13
Глава 3. Водоемы Байкальской рифтовой зоны как среда обитания хариусовых рыб	23
3.1. Общая характеристика БРЗ	23
3.2. Оз. Байкал.....	24
3.3. Водоемы верхней части бассейна р. Лена.....	27
3.4. Крупные озера БРЗ.....	34
3.5. Средние и малые озера БРЗ.....	38
3.6. Краткая характеристика ихтиофауны изученных водоемов БРЗ.....	39
Глава 4. Распространение и миграции хариусов	44
Глава 5. Биологические особенности хариусовых рыб БРЗ	53
5.1. Линейно-весовые характеристики, возраст и рост	53
5.2. Созревание и плодовитость. Особенности размножения....	76
Глава 6. Питание и пищевые отношения хариусовых рыб БРЗ.....	88
6.1. Сезонные, локальные, и возрастные особенности питания.....	88
6.2. Пищевые отношения.....	146
Выводы.....	152
Литература.....	154
Приложения	

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Горные области известны как важнейшие центры видообразования (Rand, 1948; Loffler, 1984; Messerli, Ives, 1997) и вызывают в связи с этим пристальный интерес специалистов. Важным объектом экологических и эволюционных исследований является фауна горных водоемов. Большинство многочисленных горных озер и рек Байкальской рифтовой зоны (БРЗ), объединяющей смежные бассейны Байкала и верхнего течения Лены до впадения в нее р. Олекмы, населяют рыбы семейства *Thymallidae*, демонстрирующие в них широкую экологическую пластичность. Здесь выделяются группировки, обладающие более или менее выраженными, однако бесспорными различиями внешних признаков и ряда экологических характеристик.

Как ранее, так и в последнее время хариусы, обитающие в обоих бассейнах, неоднократно описывались в качестве подвидов или форм сибирского хариуса *Thymallus arcticus*, либо как самостоятельные виды (Световидов, 1936; Дорофеева, 1998, 2002; Богуцкая, Насека, 2004; Книжин, Вайс, 2007). Автор данного исследования, не касаясь обсуждения конкретного систематического положения названных группировок, счел достаточным для выполнения задач работы использование условного термина «форма».

Основные работы по изучению биологии и экологии хариусов в водоемах БРЗ проводились преимущественно на озере Байкал, низовьях его крупных притоков и частично оз. Хубсугул (Световидов, 1931, 1934; Егоров, Ильясова, 1958; Тугарина, 1956, 1958, 1964, 1981; Тугарина, Купчинская, 1977; Экология..., 1985). Населенные хариусами верховья байкальского бассейна и огромная территория верхнеленского бассейна оставались до последнего времени практически не изученными, что и определило выбор темы настоящего исследования.

Пристальный интерес к изучению экологии хариусов названной области стимулировали и находки в бассейне Байкала в середине 90-х гг.

прошлого века формы хариуса, населявшей, как считалось ранее, лишь смежный бассейн верховий Лены (Елаев и др., 1995; Матвеев, Книжин, 1996; Пронин, Кильдюшкин, Сокольников, 1999). Более того, появились основания говорить о существовании областей симпатрии черного байкальского и описанного в ходе последующих исследований байкалоленского (Матвеев и др., 2005) хариусов.

Изучение экологии хариусов БРЗ представляется необходимым в том числе и для будущего разрешения известной проблемы таксономического статуса хариусовых рыб, населяющих водоемы Сибири.

Цель работы: исследовать различные аспекты экологии хариусов, населяющих водоемы Байкальской рифтовой зоны в пределах смежных бассейнов оз. Байкал и верхнего течения р. Лены.

В соответствии с целью исследования были поставлены следующие задачи:

1. Установить границы распространения различных форм хариусов в водоемах исследуемой территории.
2. Определить роль хариусовых рыб в структуре рыбной части сообществ населяемых ими водоемов.
3. Определить основные биологические показатели (линейно-весовой рост, возрастной и половой состав, созревание и плодовитость) хариусовых рыб БРЗ.
4. Выявить качественные и количественные закономерности питания разных форм хариусов и их пищевых отношений с другими видами рыб в разнотипных горных водоемах.

Научная новизна. Получены первые данные по биоразнообразию гидробионтов и структуре рыбного населения 14 ранее не изучавшихся водотоков и озер БРЗ, населенных хариусами. Дополнены аналогичные данные для 12 эпизодически исследовавшихся ранее водоемов. Установлены границы ареалов и описаны области симпатрии разных форм хариусов в бассейне оз. Байкал. Впервые детально исследована экология

байкалоленского хариуса. Получены данные по линейно-весовым характеристикам, особенностям размножения и плодовитости хариусов. Детально изучены закономерности питания разных форм в зависимости от особенностей их экологии, прослежена зависимость питания от состояния кормовой базы водоемов, проанализированы характер и уровень напряженности пищевых связей между хариусами и прочими видами рыб. Определено место хариусов в рыбной части сообществ горных озер.

Практическая значимость. Полученные данные использованы при инвентаризации фауны государственного природного заповедника «Джергинский» и Витимского государственного природного заповедника. Материалы по экологическим особенностям хариусов и структуре рыбного населения могут использоваться для осуществления экологического мониторинга и прогнозирования возможных изменений при прогрессирующем антрополическом воздействии на сообщества бореальных горных водоемов.

Результаты работы включены в научные отчеты по проектам РФФИ, РФФИ-Байкал, ФЦП «Интеграция», международной программы исследования горных экосистем «Climasilac–II» Института горных экосистем Савойского университета (Франция), программы поддержки аспирантов и молодых ученых ИГУ.

Результаты исследования используются в лекционных курсах «Общая ихтиология», «Частная ихтиология», «Антропогенное воздействие на гидросферу», читаемых на биолого-почвенном факультете и кафедре водных ресурсов ЮНЕСКО ИГУ.

Апробация работы. Основные положения работы представлены на международном симпозиуме «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран» (Иркутск, 2004), ежегодных научно-теоретических конференциях молодых ученых Иркутского госуниверситета (Иркутск, 2005, 2007, 2008), семинаре научно-

образовательного центра "Байкал: интеграция научной и образовательной деятельности в рамках комплексного изучения геоэкологии" (НОЦ "Байкал") «Комплексные исследования горных водоемов Байкальской рифтовой зоны» (Иркутск, 2007), межрегиональных конференциях «Охрана наземных позвоночных в Байкальском регионе» (Иркутск, 2006), «Мониторинг природных комплексов ООПТ» (Джергинский государственный заповедник, Республика Бурятия, 2008), научных семинарах кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ и кафедры водных ресурсов ЮНЕСКО ИГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 научных работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК для публикации результатов исследований, и 1 коллективная монография.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, 18 приложений. Работа изложена на 174 страницах машинописного текста, содержит 10 таблиц, 27 рисунков. Список литературы включает 181 название русскоязычных и 19 иностранных источников.

Работа выполнена при поддержке проектов РФФИ №01-04-49376, РФФИ-Байкал №05-04-97262, ФЦП «Интеграция» № С0178, Э0185/2295, международной программы исследования горных экосистем «Climasilac-II» Института горных экосистем Савойского университета (Франция), программ «Фундаментальные исследования и высшее образование» (проект НОЦ-017 «Байкал») и «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект РНП. 2.2.1.1.7334).

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам кафедр зоологии позвоночных и экологии, зоологии беспозвоночных и гидробиологии ИГУ И.В. Арову, И.Б. Книжину, В.В. Тахтееву, В.Г. Шиленкову за ценную помощь и консультации; студентам и аспирантам биолого-почвенного факультета ИГУ, участвовавшим в полевых работах; специалистам лаборатории экологии гидробионтов ЛИН СО РАН Н.А. Бондаренко, Л.С. Кравцовой, Г.И.

Помазковой, Н.А. Рожковой, З.В. Слугиной, Т.Я. Ситниковой, Н.Г. Шевелевой; директору государственного природного заповедника «Джержинский» Цыр. З. Доржиеву, заместителю директора по научной работе К.А. Просекину и коллективу заповедника; директору Витимского государственного природного заповедника Л.Г. Чечеткиной и сотрудникам заповедника. Особую признательность выражаю коллегам - бессменным участникам экспедиционных работ С.С. Алексееву, А.Н. Матвееву, В.П. Самусенку, Ф.Н. Шкилю, Д.В. Щепоткину, А.Л. Юрьеву.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материалов, послуживших основой диссертационной работы, проводился в 2001 – 2007 гг. Комплексному гидробиологическому и ихтиологическому обследованию были подвергнуты 17 озерных и 9 речных водоемов в пределах Байкальской рифтовой зоны. Объем собранного и использованного в настоящей работе материала приведен в таблице 1.

Определение размеров водоемов, географических координат и высоты над уровнем моря выполнено по картам и показаниям приборов спутниковой навигации системы GPS. Глубины водоемов определялись с помощью ультразвукового эхолота «Humminbird». Описывались окружающие озерные котловины ландшафты, степень изрезанности береговой полосы, оценивалось развитие литорали, регистрировался характер грунтов, характер водосборной площади, притоков и вытекающих из озер водотоков, наличие высшей водной растительности. Определялись прозрачность и температура воды (в озерах в приповерхностном слое, на 5-метровом горизонте и на максимальной глубине).

Пробы зоопланктона отбирались на ряде станций разрезов, проходящих через центр озер на глубинах от 2–5 м до максимальных глубин. Отбор проводился с использованием сетей Апштейна и Джели (малая модель) из газа № 55, 62.

Отбор количественных проб зообентоса в озерных условиях осуществлялся дночерпателем Петерсена (большая или малая модель), в лотических водоемах - с использованием бентометра Леванидова на площадке 0,25x0,25 м. Для промывки проб использовали газ № 23. Сбор организмов дрефты осуществлялся ловушками, изготовленными из газа № 23.

Часть проб зоопланктона и зообентоса отбирались непосредственно в местах установки орудий лова с целью выяснить основные характеристики кормовой базы.

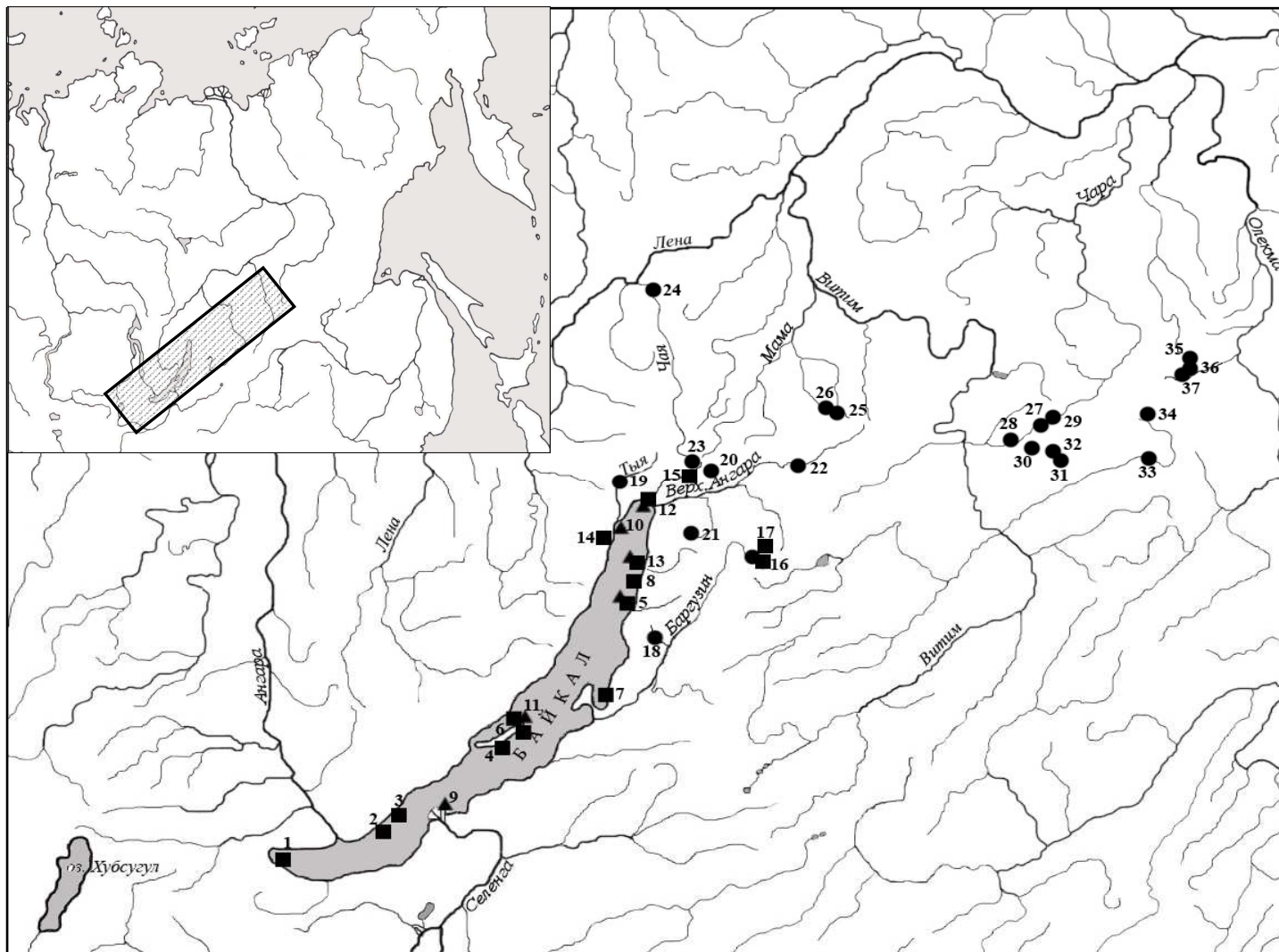


Рис.1. Карта-схема района исследования. Оз. Байкал: 1 – район Слюдянки, 2 – б. Бол. Коты, 3 – м. Голоустный, 4 – м. Ухан, 5 – б. Шегнанда; 6 – район Узур, 7 – Чивыркуйский залив, 8 – б. Томпа, 9 – Селенгинское мелководье; 10 – Слюдянская губа; м. Хобой, 12 – Дагарская губа; 13 – губа Ширильды; 14 – оз. Гитара; 15 – оз. Кулинда; 16 – оз. Балан-Тамур; 17 – оз. Амут; 18 – р. Алла; 19 – р. Тья; 20 – оз. Якчинское-1, 2; 21 – р. Илокалуй; 22 – р. Верх. Ангара; 23 – оз. Огиендо; 24 – р. Чая; 25 – оз. Амудиса (басс. Конкудеры-Мамы); 26 – оз. Девчаин; 27, 28 – р. Куанда; 29 – оз. Даватчан; 30 – оз. Бол. Намаракит; 31 – оз. Джело; 32 – р. Джело; 33 – р. Калар; 34 – оз. Амудиса (басс. Калара); 35 – оз. Леша; 36 – оз. Нижнеолондинское; 37 – оз. Читканда.

Условные обозначения: ■ – черный байкальский хариус; ▲ – белый байкальский хариус; ● – байкалоленский хариус.

Таблица 1.

Объем собранных и обработанных материалов
по биологии и питанию хариусовых рыб
из горных водоемов Байкальской рифтовой зоны

место лова	Форма хариуса	месяц	количество рыб	
			бионализ	питание
оз. Байкал, район Слюдянки	черный байкальский хариус	июль	42	42
		октябрь	64	64
оз. Байкал, бухта Бол. Коты		июнь	47	
оз. Байкал, м. Голоустный		декабрь	45	45
оз. Байкал, м. Ухан		июнь	41	41
оз. Байкал, бухта Шегнанда		июнь	49	49
оз. Байкал, район Узур		июнь	35	35
оз. Байкал, Чивыркуйский залив		июнь	51	51
		июнь	39	39
оз. Байкал, бухта Томпа		октябрь	41	41
		июнь	38	38
оз. Байкал, Дагарская губа		октябрь	44	44
оз. Гитара		июль	20	20
оз. Кулинда		август	68	68
оз. Балан-Тамур		июнь	50	50
оз. Амут		июнь	170	170
оз. Байкал, Селенгинское мелководье		белый байкальский хариус	июнь	24
	июль		20	20
оз. Байкал, Слюдянская губа	октябрь		23	23
оз. Байкал, м. Ухан	июнь		18	18
оз. Байкал, м. Хобой	июнь		17	17
оз. Байкал, бухта Шегнанда	июнь		28	28
оз. Байкал, губа Ширильды	июнь		31	31
оз. Байкал, Дагарская губа	август	81	81	
р. Алла	байкалоленский хариус	июнь	7	7
р. Баргузин		октябрь	36	36
оз. Балан-Тамур		июнь	41	41
р. Тья		июль	20	20
оз. Якчинское-1		июль	60	60
оз. Якчинское-2		июль	81	81
р. Илокалуй		август	18	18
р. Верх. Ангара		август	8	8
оз. Огиендо-2		июнь	58	58
р. Чай		сентябрь	49	49
оз. Амудиса (басс. Конкудеры-Мамы)		август	184	162
оз. Девчаин		август	126	98
р. Куанда		август	60	60
оз. Даватчан		август	66	66
оз. Бол. Намаракит		август	41	41
оз. Джелло		август	46	46
р. Джелло		август	37	37
р. Калар		август	25	25
оз. Амудиса (басс. Калара)		август	80	80
		июнь	37	32
оз. Леша		август	38	38
		сентябрь	29	29
оз. Нижнеолондинское		июнь	140	118
		сентябрь	76	76
		июль	29	29
оз. Читканда		август	42	39
		сентябрь	100	68

Собранный материал фиксировался 4% раствором формальдегида или 70% раствором этилового спирта. Обработка проб в лабораторных условиях проводилась по общепринятым в гидробиологии методикам (Киселев, 1956; Жадин, 1960; Кожова, Мельник, 1978; Руководство..., 1992; Винберг, 1971; Балушкина, Винберг, 1979.). Обработка проб зоопланктона проведена сотрудниками Лимнологического института СО РАН Г.И. Помазковой и Н.Г. Шевелевой. Определение организмов зообентоса проводилось Л.С. Кравцовой, Н.А. Рожковой, З.В. Слугиной, Т.Я. Ситниковой. Отлов рыб проводили жаберными сетями с ячейей от 10 до 40 мм, которые выставлялись на 6 – 8 часов в ночное время в различных биотопах исследованных озер. Основная масса отловленной рыбы подвергалась биологическому анализу в свежем виде, часть экземпляров фиксировалась в 4% формалине. Рыб измеряли, взвешивали, определяли пол и стадию зрелости, вес гонад, плодовитость, фиксировали пищеварительный тракт и отбирали чешую для определения возраста (Чугунова, 1939; Правдин, 1966, Методические указания..., 1986). Материалы по биологии, а также первичные сборы по питанию белого байкальского хариуса из Слюдянской губы (оз. Байкал), собранные в октябре 2000 г., любезно переданы автору А.Н. Матвеевым, выборка байкалоленского хариуса из оз. Огиендо-2 (июнь 1999 г.) и первичные данные по линейно-весовым характеристикам черного байкальского хариуса из оз. Гитара (июль 1991 г.) предоставлены для обработки В.П. Самусенком. Биологическому анализу и оценкам возраста подвергнуто 2620 экземпляров хариусов разных форм.

Собранный материал по питанию фиксировался 4% раствором формальдегида или 70% раствором этилового спирта.

Определение возраста по чешуе проведено автором с консультационной помощью А.Н. Матвеева в соответствии с рекомендациями Н.И. Чугуновой (1939).

Обработка питания рыб проводилась по количественно-весовой методике (Методическое пособие ..., 1974). Определение беспозвоночных из

пищевого комка рыб проведено автором при консультативной помощи научного руководителя и специалистов биолого-почвенного факультета ИГУ В.В.Тахтеева, В.Г. Шиленкова, И.В. Арова. Для определения степени перекрытия пищевых ниш в исследованных водоемах рассчитывался индекс Хорна (Horn, 1966):

$$c\lambda = \frac{2\sum_{i=1}^n x_i y_i}{\sum_{i=1}^n x_i^2 + \sum_{i=1}^n y_i^2}$$

где x_i - доля i -корма у вида x , y_i - доля i -корма у вида y . Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и равен единице при полном их совпадении. Значение индекса $>0,6$ расценивалось как биологически значимое перекрытие пищевых ниш (Wallace, 1981). Изучено питание 2461 экз. хариусов.

Статистическая обработка материала проведена с использованием общепринятых методов (Плохинский, 1970; Лакин, 1990). Расчет данных и построение графических изображений выполнены с использованием компьютерной программы Excel пакета MS Office.

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХАРИУСОВЫХ РЫБ В ВОДОЕМАХ БАЙКАЛЬСКОЙ РИФТОВОЙ ЗОНЫ

Впервые присутствие хариуса под названием *Salmo thymallus* в оз. Байкал было констатировано И.Г. Георги (1775) и П.С. Палласом (1776). Впервые же байкальский хариус был описан Б.И. Дыбовским (1874) как подвид амурского хариуса под названием *Thymallus grubii* var. *baicalensis*. Более подробно байкальский хариус был описан Дыбовским позднее (1876) с приложением таблиц измерений четырех хариусов из Байкала (Култук) и трех из Ангары около Падуна.

Л.С. Берг в 1900 г., разбирая состав ихтиофауны Байкала, считает байкальского хариуса, как и Дыбовский, за подвид амурского хариуса – *Thymallus grubii* var. *baicalensis*.

В. Грацианов (1902), на основании изучения хариусов по коллекциям Московского университета, считает возможным выделить байкальских хариусов в самостоятельный вид *Thymallus baicalensis*.

В своей более поздней работе Берг (1907), выделяя всех азиатских хариусов в подрод *Thymalloides*, байкальского хариуса считает за подвид *Thymallus arcticus*, замечая при этом, что, возможно, и все виды азиатских хариусов являются подвидами *Thymallus arcticus*.

В обоих изданиях «Рыбы пресных вод» Берг байкальского хариуса, равно как и всех азиатских, считает также за подвид *Thymallus arcticus* (Берг 1916, 1932).

В 1923 г. появилась работа В.Ч. Дорогостайского, в которой, изучая байкальских хариусов, он пришел к выводу, что в Байкале имеются две формы хариуса: *Thymallus arcticus baicalensis* и *Thymallus arcticus baicalensis* m. *angarensis*. Байкальский хариус по описанию Дорогостайского отличается от ангарского более высоким телом, светлой, почти белой окраской боков тела, чаще всего без пестринок и более коротким, по сравнению с ангарским хариусом, спинным плавником.

В следующей своей работе он говорит уже об одной форме хариуса в Байкале (Дорогостайский, 1926).

Первые сведения об обитании хариуса в Лене можно найти в трудах Маака (цит. по Борисову, 1928). П.Г. Борисов (1928) отмечает присутствие хариуса от верховьев реки до дельты и приводит его морфологическую характеристику по семи особям из нижнего течения. Фрагментарные данные о морфологии хариуса низовьев Лены можно найти в работе Н.В. Сыч-Аверинцевой (1932). А.Н. Световидов (1936) исследовал несколько особей из нижнего и верхнего течения р. Лены, 23 экз. колымского хариуса, а также хариусов из оз. Ессей (бассейн р. Хатанга) и р. Яны, хранившихся в коллекции музея Зоологического Института АН СССР. Из-за небольшого числа проанализированных рыб приведенный им морфологический диагноз восточносибирского хариуса носит очень обобщенный характер и далеко не полностью отражает изменчивость популяций, населяющих огромную территорию Сибири от р. Хатанги до р. Колымы. Кроме этого, можно предположить, что описание окраски рыб не могло быть корректным из-за их длительного хранения в фиксаторе. На разнокачественность хариусов, населяющих Лену, обращали внимание многие исследователи. Борисов (1928) отметил разницу в линейных размерах рыб верхнего и нижнего течения. Ф.Э. Карантонис с соавторами (1956) по результатам морфологического сравнения предложили выделить хариуса, населяющего среднее течение Лены, в особое племя «*natio Juchtae*».

Световидов в 1931 г. описывает черного байкальского хариуса как *Thymallus arcticus baicalensis*, и белого *Thymallus arcticus brevipinis*, в более поздних работах (1934, 1936) он рассматривает белого байкальского хариуса как форму черного байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* *infrasubspecies brevipinis* Svetovidov. В своей работе «Описание европейско-азиатских представителей рода *Thymallus* Cuvier» он выделял четыре вида: *Thymallus brevirostris* (Kessler) – монгольский хариус, *Thymallus nigrescens* (Dorogostajskij) – косокольский хариус, *Thymallus thymallus* (Linne), *Thymallus*

arcticus (Pallas) – сибирский хариус, включающий в себя четыре подвида (западно-сибирский, восточно-сибирский, черный байкальский и амурский) (Световидов, 1936). Наряду с систематическими исследованиями им были проведены основательные исследования биологии хариусов Байкала, результаты которых легли в основу первой монографической работы по байкальским хариусам «Материалы по систематике и биологии хариусов озера Байкал», вышедшей в свет в 1931 году, и ряда других работ (Световидов 1934; 1936). Световидов отмечал исключительно быстрый рост хариусов, обитающих в Байкале, по сравнению с хариусами других водоемов Сибири.

В начале тридцатых годов были опубликованы также работы М.М. Кожова, в которых он приводит краткие описания экологии байкальских хариусов (в основном питания) (1931, 1934).

Следующие упоминания хариусовых рыб в литературе приурочены уже к сороковым годам. Это работа К.И. Мишарина (1942), посвященная биологии икры и молоди промысловых рыб оз. Байкал и р. Ангары, а также работа Кожова (1947а), содержащая сведения о рыбных запасах Бурят-Монгольской АССР и их рациональном использовании и книга «Животный мир Байкала» (1947б).

Для получения точных сведений о характере миграций хариуса по р. Ангаре А.Г. Егоров, по предложению Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском университете, провел летом 1949 г. мечение около 3000 экземпляров хариуса. По результатам мечения был сделан вывод, что стада ангарских хариусов не совершают далеких массовых миграций и обитают поблизости от нерестилищ (Егоров, 1956). Двумя годами позже Егоровым в соавторстве с Ильясовой была написана статья о систематике хариусов верхнего течения реки Ангара (Егоров, Ильясова, 1958).

В конце сороковых годов экспедиции Биолого-Географического научно-исследовательского института при ИГУ, возглавляемые А.А.

Томиловым, исследовали озера Куандо-Чарского водораздела и оз. Орон. В результате было описано биоразнообразие данных водоемов, дана характеристика видового разнообразия и краткое описание некоторых видов рыб (Томилов, 1954).

Экспедициями Байкальской лимнологической станции АН СССР в начале пятидесятых годов проводились детальные исследования биоты Малого моря, в которых большее внимание было уделено донным организмам и рыбам-бентофагам. По результатам проведенных работ в 1959 г. опубликованы «Исследования малого моря» (Тр. Байкальской лимнологической станции), где один из разделов посвящен питанию бентосоядных рыб, включая описание питания черного и белого байкальского хариуса (Базикалова, Вилисова, 1959).

В это же время П.Я. Тугариной проводились специальные исследования нерестилищ белого байкальского хариуса на р. Селенге, р. Хилке (правый приток Селенги), р. Сухаре (правый приток Хилка), р. Тугнуге (правый приток Сухары) для разработки Байкалрыбводомероприятий по воспроизводству его запасов (Тугарина, 1956, 1958).

В 60-70-е годы Тугариной был опубликован ряд работ по питанию хариуса: «К питанию черного хариуса из южных притоков Байкала» (1962), «О питании белого байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* infrasp. *brevipinis* Svet.» (1964a), «Питание и рост молоди черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) и ленка (*Brachymystax Lenok* Pall.) в южных притоках Байкала» (1967), «О пищевых взаимоотношениях молоди некоторых промысловых рыб Байкала в летний период» (1972), а также ряд других (Тугарина, 1979; Тугарина, Ходарева, 1963; Тугарина, Гоменюк, 1965, 1967; Тугарина, Купчинская, 1977). В 1968 году вышла в свет работа сотрудника кафедры ихтиологии МГУ Ю.В.Кончиной, посвященная питанию сига и хариусов Ушканьих островов (Кончина, 1968). Наряду с исследованиями питания хариусов, в данный

период проводились и исследования физиологии и экологии хариусов Байкала (Соин, 1963; Тугарина 1964б; Тугарина, Рыжова, 1969, 1970)

П.Я. Тугариной и Н.М Прониным в 1963 – 1964 гг. были проведены исследования двух промысловых видов рыб водоемов Куандо-Чарского водораздела – ленка и хариуса. Итоги исследований изложены в статье «Ленок и хариус Куандо-Чарского водораздела» (Тугарина, Пронин, 1966. Несколькими годами позже вышла ещё одна совместная статья Пронина и Тугариной, посвященная паразитофауне байкальских хариусов (Пронин, Тугарина, 1971).

В связи с планирующимся после завершения строительства БАМа интенсивным освоением Баргузинской котловины, где намечалось создание агропищевой базы, в 1981–1983 гг. была организована экспедиция для изучения её водоемов. В ее ходе были исследованы озера Амутской котловины. С.В. Каницким были проведены исследования хариуса озер Балан-Тамур, Чурикто и Амут. На основании анализа 285 экземпляров автор привел краткое описание биологии хариуса данных озер (Каницкий, 1986).

1969 г. ознаменовался новой находкой – в оз. Таркулик, расположенном в верховьях одноименной реки (бассейн Байкала), П.Я. Тугариной и В. Брянским была обнаружена первая карликовая популяция черного байкальского хариуса. Несколькими годами позже вторая популяция найдена на западном берегу Байкала, у подножия горы Черского, в оз. Гитара (Тугарина, Брянский, 1979).

Ф.Н. Кирилов, обобщая сведения по морфологии, биологии и экологии рыб в своей книге «Рыбы Якутии» (1972), дает описание восточно-сибирского хариуса из рек Лены, Индигирки, Колымы и Оленек. Им приводятся данные по распространению, образу жизни, биологии и питанию хариуса.

В 1959–1960 гг. и 1970–1975 гг. в Монголии работала Хубсугульская комплексная советско-монгольская экспедиция. Проводились масштабные исследования природных условий и ресурсов территории, в том числе и

ихтиофауны. В 1976 г. выходит работа А. Дашидоржа, П.Я. Тугариной и Л.И. Тютриной, а в 1977 г. статья А. Дашидоржа и А.И. Демина, в которых авторы приводят сведения по ихтиофауне Монголии и в частности оз. Хубсугул. По результатам Советско-Монгольской комплексной экспедиции ИГУ и Монгольского государственного университета и Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР была издана монография «Экология и хозяйственное значение рыб Монгольской Народной Республики» (1985). Подробное описание экологии рыб, в том числе и косоогольского хариуса, оз. Хубсугул, приводится в монографии Тугариной «Экология рыб озера Хубсугул и их рыбохозяйственный потенциал» (2002), в которой изложены материалы, собиравшиеся автором четверть века (1970 – 1994 гг.).

В 1965 г. в составе Зоологической экспедиции ИГУ был создан Витимский отряд, основной задачей которого явилось изучение морфологии, экологии, распространения и состояния ресурсов рыб р. Витим. В течение четырех лет были обследованы оз. Орон, Жаровские озера и р. Витим. Полученные сведения были изложены в работе Ю.Е. Калашникова «Рыбы бассейна реки Витим» (1978), в которой приведено описание восточно-сибирского хариуса из р. Витим и его притоков (ручьев Ниж. и Верх. Орлов, рек Лабазная, Нерпо и Култушная).

В этом же году выходит в свет работа К. Пивнички и К. Хензела, в ней высказано мнение, что на всей северной оконечности Евразии обитает один вид, который согласно правилу приоритета, следует называть *Thymallus thymallus* (L.) (Pivnichka, Hensel, 1978), а сибирского хариуса рассматривать как подвид обыкновенного *Thymallus thymallus arcticus*. Данная теория не получила широкой поддержки в научных кругах.

В 1981 г. опубликована монография П. Я. Тугариной «Хариусы Байкала» - наиболее значимая работа о хариусах Байкала, обобщившая многолетние данные. Труд включает в себя подробное описание экологии, биологии, морфологии хариусовых рыб, а также вопросы, касающиеся

промысла и рационального использования запасов хариуса. В монографии также обсуждается вопрос о систематическом статусе байкальских форм хариуса. Автор считает, что выявленные значительные отличия хариусов Байкала от других видов и подвидов дают основание для предположения, что в бассейне Байкала обитает не один вид хариусов, как полагают Пивничка и Хенсел, а два, или виды-двойники. Данная теория получила развитие в публикациях Л.А. Скурихиной (1984), П.Я. Тугариной (2001) и в совместной работе Л.А. Скурихиной, Б.М. Медникова и П.Я. Тугариной (1985), в которой авторы по совокупности полученных ими генетических данных и анатомо-морфологических, экологических и физиологических различий белого и черного байкальского хариуса выделяют в оз. Байкал два вида: *Thymallus baicalensis* Dyb. и *Thymallus brevipinis* Svetovidov. Последний вид, по их мнению – эндемик и четко обособлен от всех других. Годом ранее в свет вышла статья «Морфофизиологическая характеристика амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb.» (Тугарина, Храмцова, 1980).

А.Г. Егоров, обобщая результаты собственных исследований ихтиофауны юга Восточной Сибири и данные, существовавшие на тот момент в литературе, публикует монографию «Рыбы водоемов юга Восточной Сибири» (1985). В ней подробно описаны биология и экология хариусовых рыб территории и их систематическое положение.

П.Я. Тугариной и И.Б. Книжиным в 1986 г. ~~было~~ высказано предположение о существовании двух пространственно разобщенных и морфологически различных группировок восточносибирского хариуса в р. Лене.

Интерес специалистов к хариусовым рыбам в связи с их выдающейся полиморфностью и нерешенными до конца вопросами таксономии рода *Thymallus* серьезно возрос в конце XX - начале XXI века (Тугарина 2001; Антонов, 1995, 2004; Матвеев, Книжин 1996; Книжин и др. 2001а,б, в, 2004, 2006, 2007; Книжин, Кириллов, Вайс, 2006; Книжин, Вайс, Сушник, 2006; Книжин, Антонов, Вайс, 2006; Книжин, Богданов, Васильева, 2006; Книжин,

Вайс, 2007; Матвеев, 1993, 2006; Матвеев и др. 2004, 2005, 2006а, б, в, 2007; Романов 2001, 2002, 2004, 2005; Романов, Карманова, 2007; Романов, Карпов, 2007; Зиновьев 1983, 1992, 2005; Черешнев, 1990, 1996; Черешнев и др. 2002; Скопец, 1988, 1993; Скопец, Прокофьев, 1990; Скопец, Гудков, 1987; Курлыкова, Макоедов 1995, Макоедов 1983, 1987; Дорофеева, 1999; 1998, 2002; Дорофеева и др., 1980; Павлов и др. 1998, 2000; Froufe et al., 2005; Koskinen et al., 2002).

В публикации 2001 г. И.Б. Книжин с соавторами придерживаются мнения, что бассейн озера Байкал населяет сибирский хариус, представленный байкальским подвидом, номинативным западно-сибирским подвидом, обитающим в реках Ангаро-Енисейского бассейна и на территории Монголии в верховьях р. Селенги, а также косокольским хариусом из оз. Хубсугул (Книжин и др., 2001в).

Позже тот же автор пришел к заключению, что в водоемах Байкальской гидросистемы обитают три относительно изолированные группировки. К первой относятся белый и черный хариусы, а также хариус из Иркутского водохранилища, ко второй – косокольский хариус, к третьей – верхнеленский (Книжин, Вайс, Сушник, 2006).

В девяностые годы прошлого века в верховьях рек северной и северо-восточной части бассейна оз. Байкал был обнаружен хариус, сходный по признакам с рыбами, обитающими в верхней и средней части бассейна р. Лены. В 2001 г. было установлено его обитание в источных озерах ключа Якчий (приток р. Верх. Ангары), в 2004 г. в результате экспедиционных работ в верховьях р. Светлая также было зафиксировано обитание данной формы хариуса. В результате исследований, проведенных на ряде водоемов, населенных данной формой хариуса, был выделен новый подвид – байкалоленский хариус *Thymallus arcticus baicalolenensis* Matveev, Samusenok, Pronin et Tel'pukhovsky, 2005 (Матвеев и др., 2005).

Данная форма была описана также Книжиным под названием ленский хариус *Thymallus arcticus lenensis* (Книжин и др., 2006; Книжин, Вайс, Сушник, 2006; Weiss et al., 2006).

Тот же автор в одной из недавних публикаций вносит коррективы в систематику рода *Thymallus*, поясняя при этом, что данный список нельзя считать окончательным (Книжин, Вайс, 2007):

1. *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) - европейский хариус,
2. *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) - сибирский хариус
3. *Thymallus brevirostris* Kessler, 1879 - монгольский хариус
4. *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 - байкальский хариус
 - 4.1. *T. b. nigrescens* Dorogostaisky, 1923 - косогольский хариус
5. *Thymallus grubii* Dybowski, 1869 - амурский хариус
 - 5.1. *T. g. grubii* Dybowski, 1869 - верхнеамурский хариус
 - 5.2. *T. g. flavomacalatus* Knizhin, Antonov et Weiss, 2006 - желтопятнистый
6. *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safronov et Weiss, 2007 - хариус Тугариной (*нижнеамурский хариус*)
7. *Thymallus burejensis* Antonov, 2004 - буреинский хариус
8. *Thymallus nikolskyi* Kaschenko, 1899 - хариус Никольского (верхнеобский)
9. *Thymallus sp.* - верхнеенисейский хариус
10. *Thymallus sp.* - ленский хариус

Таксономический статус байкальских хариусов претерпевал наибольшее число изменений. В современных сводках, обобщающих сведения о пресноводных рыбах России, и некоторых других работах байкальские хариусы указываются либо как формы подвида сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* (Дорофеева, 1998, 2002), либо как самостоятельные виды *Thymallus baicalensis* и *Thymallus brevipinnis* (Богущая, Насека, 2004).

Таким образом, несмотря на то, что в последние годы проблемы разнообразия и описания таксономической ситуации в семействе *Thymallidae*,

привлекают внимание все большего числа специалистов, ситуация, однако, как признают большинство авторов, пока далека от разрешения.

В последние годы появился ряд публикаций, содержащих данные по биологии и экологии хариусовых рыб в бассейнах Байкала и верхней Лены (Книжин, Самарина, Васильева, 2001; Вокин, Пуляров, Самусенок, 2005; Матвеев и др., 2006а).

С целью изучения экологии хариусовых рыб, населяющих водоемы водораздела оз. Байкал и р. Лены сотрудниками кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ был организован ряд экспедиций в верховья рек Верх. Ангара, Кичера, Светлая, кл. Якчий и на ряд водоемов бассейна верхней части р. Лена (Матвеев и др. 2004; 2006а, в; Книжин, Богданов, Васильева, 2006; Вокин, Седых, Сатдарова, 2007). В 2006-2007 гг. совместные исследования биоразнообразия водоемов Джергинского государственного природного заповедника проводились сотрудниками кафедры зоологии позвоночных ИГУ, Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, Лимнологического института СО РАН и Джергинского заповедника. В результате были детально исследованы озера Амутской группы (оз. Балан-Тамур, оз. Амут) и верховья реки Баргузин. Полученные результаты изложены в ряде публикаций (Матвеева и др., 2005, 2006б; 2007). Исследования байкалоленского хариуса в бассейне р. Баргузин (в реках Аргада и Алла) проводились также научным сотрудником «Байкалрыбвода» Н.Д. Раднаевым (2004, 2007; Раднаев, Унгаев, 2007).

ГЛАВА 3. ГОРНЫЕ ВОДОЕМЫ БАЙКАЛЬСКОЙ РИФТОВОЙ ЗОНЫ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ХАРИУСОВЫХ РЫБ

3.1. Общая характеристика БРЗ

Байкальская рифтовая зона (БРЗ) представляет из себя систему межгорных тектонических впадин протяженностью около 1800 км, диагонально простирающихся от впадины оз. Хубсугул на юго-западе до Токкинской впадины в бассейне правого притока р. Лены – Олекмы на северо-востоке (Кожов, 1972; Мац, Уфимцев, Мандельбаум, 2001). Центральную часть БРЗ занимают впадины оз. Байкал. К юго-западу от Байкала ответвляется группа сухих Тункинских впадин, расположенных в бассейне р. Иркут. Южнее в меридиональном направлении располагается южная впадина БРЗ, занятая оз. Хубсугул.

В средней части оз. Байкал от Баргузинского залива берет свое начало Баргузино-Ципинско-Чарская группа впадин. Началом этой ветви впадин являются нижне- и верхне- Баргузинские впадины. Северо-восточнее за невысокими горными перевалами в районе стыка Икатского и Южно-Муйского хребтов в бассейне р. Ципы располагаются Ципинская и Ципиканская (Баунтовские) впадины. Далее на северо-восток располагается Муйско-Куандинская впадина, приуроченная к долинам одноименных рек Муи и Куанды и пересекаемая в центральной части руслом реки Витим. Она отделена от Чарской котловины горной перемычкой на стыке хребтов Кодар, Южно-Муйский, Удокан и Каларский. Конечным звеном этой ветви впадин являются расположенные далее на северо-восток, небольшие по размерам, «эмбриональные» впадины БРЗ – Каларская, Токкинская и Чароудинская.

К северной впадине оз. Байкал непосредственно примыкают Кичерская и Северобайкальская впадины.

На территории БРЗ располагается ряд крупных озер тектонического (Байкал, Хубсугул), ледниково-тектонического (Орон, Ничатка, Баунтовские и Куандо-Чарские) и ледниково-моренного (Фролиха, Кулинда,

Верхнекичерское, Амут, Большой Намаракит) происхождения, а также большое количество средних и малых озер ледниково-моренного, карового и термокарстового происхождения.

Ниже на основе собственных и литературных данных приводятся краткая физико-географическая характеристика и описание основных элементов биоты исследованных водоемов.

3.2. Озеро Байкал

Байкал расположен на северо-востоке Центральной Азии и занимает наиболее крупную центральную часть серии тектонических разломов Байкальского рифта (Байкал, 1993).

Озерная чаша морфологически состоит из трех котловин: наиболее древней южной с максимальной отметкой глубин 1432 м, средней (1642 м) и наиболее молодой и мелководной северной (около 900 м). Южная впадина расположена к югу от устья р. Селенги и отделена от средней подводной возвышенностью (Бугульдейской перемычкой) со сложным рельефом, образованной наносами этой реки. Границей между средней и северной котловинами служит Академический хребет, представляющий из себя подводную возвышенность, тянущуюся от северной оконечности о. Ольхон через Ушканьи острова к верхнему изголовью Святого носа. Рельеф байкальских впадин характеризуется асимметричностью. Уклон дна вдоль западного побережья характеризуется резким возрастанием глубин, в то время как вдоль восточного побережья отмечается постепенное нарастание глубин (Сиделева, Карабанов, Мельник, 1990). Детальная характеристика подводных ландшафтов озера приведена в работе цитируемых авторов.

Акватория Байкала помимо трех указанных выше котловин включает два крупных залива – Баргузинский и Чивыркуйский, широкий пролив Малое Море и мелководные пространства, прилегающие к местам впадения в озеро крупных притоков – Селенги, Верхней Ангары и Кичеры, Баргузина. Непосредственную связь с Байкалом имеют заливы – соры (полуизолированные мелководные лагуны) – Посольский, Истокский, Провал,

Северобайкальский, а также мелководные бухты южной части Малого моря, внутренние части Баргузинского и Чивыркуйского заливов, озеро-сор Рангатуи, выделяемые М.М. Кожовым (1936, 1962) в прибрежно-сорную зону.

Вода озера характеризуется крайне низкой минерализацией – не более 100 мг/л и исключительной бедностью кальцием – не более 15 мг/л. Насыщение воды кислородом даже на максимальных глубинах не бывает ниже 70–80%. Прозрачность воды в летний период составляет от 5 до 8 метров, в зимний период в открытых районах она может достигать 30–40 метров (Вотинцев, 1961, 1978; Тарасова, Мещерякова, 1992).

Термический режим озера суров, сезонным колебаниям подвергается лишь верхний 200–250-метровый слой воды, ниже температура в течение всего года постоянна и равна 3,3–3,6⁰ С. Летом температура поверхностного слоя воды не превышает 14–16⁰С, на глубине 10 м – 10–12⁰ С, в мелководных заливах вода может прогреваться до 20–24⁰ С (Россолимо, 1957; Сокольников, 1960). Замерзание озера происходит ежегодно в январе – начале февраля в зависимости от особенностей погоды. Продолжительность подледного периода около 4 месяцев. Вскрытие озера ото льда происходит в южной части озера 1–10 мая, в северной – 25 мая – 10 июня (Шимараев, 1977).

Главной определяющей чертой флоры и фауны Байкала является исключительное видовое разнообразие и необычный видовой состав, характеризующийся преобладанием эндемичных таксонов разного ранга и возраста, имеющих автохтонное происхождение. По последним данным (Аннотированный список фауны озера Байкал ..., 2001) в озере обитает свыше 2565 видов животных и более 1000 видов растений.

Бентос. Так как обитание хариусовых рыб в оз. Байкал приурочено к литоральной зоне, в данной главе мы рассматриваем только биологические особенности литоральной зоны озера.

Литоральная зона оз. Байкал до глубин 15–20 м характеризуется наибольшей продуктивностью зообентоса. Вместе с тем для литорали характерны значительные колебания численности и биомассы зообентоса в зависимости от распределения грунтов и глубины (Кожов, 1962, 1972; Бекман, Деньгина, 1969; Каплина, 1974; Черепанов, 1978).

Каменистые грунты широко распространены в литорали. Фауна каменистой литорали наиболее богата как в качественном, так и в количественном отношении. Биомасса зообентоса на этих грунтах достигает 20–50 г/м² (Миклашевская, 1935; Гаврилов, 1950; Кожов, 1962, 1972; Бекман, Деньгина, 1969; Каплина, 1974; Бекман, 1983; Снимщикова, 1987; Тахтеев и др., 2000). Доминирующими группами на этом типе грунтов являются амфиподы, моллюски, ручейники и хирономиды.

Песчаные грунты литорали населены беднее, чем каменистые, их биомасса не превышает 20 г/м², а в полосе прибойной зоны она еще ниже – до 1–3 г/м² (Буров и др., 1934; Кожов, 1934; Миклашевская, 1935; Бекман, 1983; Снимщикова, 1987). Основу биомассы зообентоса здесь составляют олигохеты и амфиподы, с преобладанием по численности и биомассе первых. В прибойной зоне литорали отмечаются практически только амфиподы.

Зообентос заиленных песков, обогащенных детритом, обычно расположенных поблизости от устьев рек, качественно и количественно богаче зообентоса чистых песков и составляет от 10 до 40 г/м². Доминирующей группой организмов на этом типе грунтов являются олигохеты, биомасса которых достигает 32 г/м². Численность и биомасса амфипод также может достигать здесь значительных величин (Бекман, 1983).

При практически неизменной средней численности и биомассе зообентоса в литоральной зоне в течение года (Бекман, 1959; Кожов, 1962) отмечены значительные изменения в структуре сообществ (Кравцова и др., 2003а, б), численности и биомассе отдельных групп организмов (Каплина, 1974).

Зоопланктон. Зоопланктон обширных мелководий, расположенных в районах впадения крупных притоков, находится под значительным влиянием вод открытого Байкала, в связи с чем эпишура играет в нем ведущую роль на протяжении большей части года (Помазкова, 1970; Мазепова, Афанасьева, 1971; Афанасьева, 1977, 1995).

В период максимального прогрева вод озера в структуре зоопланктона возрастает роль прибрежно-соровых теплолюбивых видов ветвистоусых. В некоторые годы в озере отмечается массовое развитие *Cyclops kolensis* Lill., биомасса которого может достигать 40–60% в поверхностном слое воды. Веслоногий рачок *C. kolensis* обитает как в открытой пелагиали, так и в литоральной зоне озера в течение всего года. Его численность и биомасса подвержены значительным межгодовым колебаниям (Кожов, 1962; Мазепова, 1963, 1978, 1995). В бедные годы циклопа больше на мелководьях, чем в открытых районах озера, а в благоприятные по условиям годы его распределение равномерное (Мазепова, 1995).

3.3. Водоемы верхней части бассейна р. Лены.

Участок верхнего течения р. Лены определяется как отрезок реки от истоков до впадения р. Олекмы. Большую правую часть бассейна занимают крупные притоки Витим и Олекма. Общая длина р. Лены на данном участке составляет 1960 км, общая площадь водосборного бассейна равна 782 440 км², причем на правую часть бассейна приходится 628 891 км² (80% общей площади), а на левую 153 549 км² (20% общей площади). Бассейн р. Верхней Лены является ассиметричным за счет крупных правобережных притоков, каковы р. Тутура, р. Орлинга, р. Киренга, р. Чая, р. Чуя, р. Витим, р. Б. Патом и р. Олекма,. Крупными левыми притоками являются р. Илга, Кута.

Реки описываемого района по характеру питания и водному режиму относятся к восточно-сибирскому и дальневосточному типам: в первом случае годовой ход уровня воды в реках характеризуется наличием высокого весеннего половодья, неустойчивой летней меженью, нарушаемой

дождевыми паводками и устойчивыми уровнями зимой. Весеннее половодье начинается в верховьях и в течение нескольких дней распространяется до устья; конец половодья наступает также раньше в верхнем течении. Для рек второго типа главным источником питания служат летние дожди, а в теплую часть года часты паводки, продолжающиеся до сентября. Нередки наводнения. Расходы воды в это время в 10–15 раз превышают среднегодовые величины, уровни воды на 3–5 м выше меженного (на р. Олекма – до 8 м). Рассматриваемый район находится в границах распространения вечной почвенной мерзлоты, причем в отдельных местах встречаются острова таликов (в бассейне Витима и Олекмы). Местами толщина мерзлоты достигает 50 м. Оттаивая летом на незначительную глубину, мерзлота является водоупорным слоем, играющим значительную роль в формировании стока талых и дождевых вод, вследствие чего наблюдается высокий коэффициент стока в рассматриваемом районе.

Ледостав в верхних участках рек обычно начинается в конце сентября. Окончательно реки замерзают к концу октября. Ледоставу обычно предшествует осенний ледоход (продолжительность до 10 дней). Толщина льда к концу зимы достигает 1,5–1,8 м. На ряде порогов и шивер реки не замерзают в течение всей зимы. Ниже таких мест образуются многокилометровые наледи. Во вторую половину зимы сток сильно сокращается, отчего подо льдом образуются крупные пустоты – сушеницы. Все малые притоки и верхние участки рек средней величины промерзают до дна. Вскрываются реки, как правило, во второй половине мая. Весенний ледоход на реках длится до 10 дней, из-за большой извилистости русел сопровождаясь заторами, влекущими за собой резкие скачкообразные подъемы воды. Медленное таяние снега в горах не вызывает больших весенних паводков.

Населенные рыбами озера, расположенные в бассейнах рек, находятся на высотах от 350 до 1600 м над уровнем моря. Примерно половина озер расположены немного ниже верхней границы древесной растительности

(1200-1300 м в разных хребтах), другая их часть находится в подгольцовом и голецовом поясах на высотах 1300 м н. у. м. и более. Основные данные, касающиеся географических характеристик исследованных водоемов и водотоков БРЗ представлены в табл. 2, 3.

Типы генезиса озерных котловин довольно разнообразны, однако большинство котловин имеют ледниковое и смешанное тектоническо - ледниковое происхождение. Некрупные, но достаточно глубокие (от 20–25 м) озера занимают экзарационные впадины у подножия ригелей, образуются в троговых долинах, цирках и карах, подпруженных моренным материалом, через который осуществляется поверхностный или подземный сток. Ванны всех исследованных озер относятся к профундально - литоральному типу, т. е. площадь профундали существенно превосходит площадь литорали. Как правило, литоральная зона простирается не далее нескольких метров и наиболее выражена лишь в истоках вытекающих рек. Свал обычно имеет крутой уклон, в моренных и каровых озерах часто резко сочленяясь с дном. Днища озерных ванн преимущественно ровные. Донные отложения в литорали образованы аллохтонными материалами - песком, галькой, валунами, в профундали - автохтонными органо-минеральными илами. Для береговой линии характерна слабая изрезанность.

Площади водоснабжающих бассейнов озер в десятки раз превосходят площади их водного зеркала. Коэффициент удельного водосбора составляет 13–43,2. Подавляющее большинство озер в качестве притоков имеют короткие горные водотоки с малой протяженностью, большим углом падения и скоростью течения, перепады высот от гребней водоразделов до уровня водной поверхности составляют до 1000–1200 м. Притоки берут начало преимущественно из снежников, наледей и ледников, отсюда низкая температура воды в них, в самые жаркие месяцы не превышающая 5–10⁰ С.

Таблица 2.

Географическая характеристика изученных озерных водоемов БРЗ

Водоем	Бассейн	Координаты	Высота н. у. м., м	Длина, м	Ширина, м	Максимальная глубина, м
1	2	3	4	5	6	7
оз. Байкал	Байкал	51 ⁰ 29' – 55 ⁰ 46' с.ш. и 103 ⁰ 43' – 109 ⁰ 56' в.д.	454	636 000	79500	1637
оз. Гитара	Байкал	55 ⁰ 04' с.ш. и 108 ⁰ 44' в.д.	1248	836	274	25
оз. Огиендо	Чая – Лена	56 ⁰ 18' с.ш. и 110 ⁰ 29' в.д.	1560	150	130	8
оз. Кулинда	Кичера – Байкал	56 ⁰ 07' с.ш. и 110 ⁰ 30' в.д.	550	5360	1480	83
оз. Якчинское-1	Верх. Ангара – Байкал	56 ⁰ 10' с.ш. и 110 ⁰ 48' в.д.	1573	1010	621	24
оз. Якчинское-2	Верх. Ангара – Байкал	56 ⁰ 09' с.ш. и 110 ⁰ 47' в.д.	1470	1119	578	22
оз. Балан-Тамур	Баргузин – Байкал	55 ⁰ 14' с.ш. и 111 ⁰ 42' в.д.	1229	1100	900	14,5
оз. Амут	Баргузин – Байкал	55 ⁰ 17' с.ш. и 111 ⁰ 46' в.д.	1445	6800	3500	62
оз. Амудиса	Конкудера – Мама – Витим	57 ⁰ 01' с.ш. и 112 ⁰ 40' в.д.	1088	1890	1065	35
оз. Девчаин	Конкудера – Мама – Витим – Лена	57 ⁰ 01' с.ш. и 112 ⁰ 40' в.д.	1228	514	235	13
оз. Бол. Намаракит	Куанда – Витим – Лена	56 ⁰ 14' с. ш. и 116 ⁰ 57' в. д.	994	7000	5000	41
оз. Даватчан	Чара – Олекма – Лена	56 ⁰ 26' с. ш. и 117 ⁰ 32' в. д.	1101	5296	1400	46
оз. Джелло	Джелло – Калар – Витим – Лена	56 ⁰ 01' с. ш. и 117 ⁰ 11' в. д.	1280	1350	300	12,5

1	2	3	4	5	6	7
оз. Амудиса	Калар – Витим – Лена	56 ⁰ 33' с.ш. и 119 ⁰ 03' в.д.	1348	2474	1700	4
оз. Леша	Олондо – Хани – Олекма – Лена	57 ⁰ 09' с.ш. и 119 ⁰ 38' в.д.	1326	200	80	10,5
оз. Нижнеолондинское	Олондо – Хани – Олекма – Лена	57 ⁰ 02' с.ш. и 119 ⁰ 34' в.д.	1108	900	450	4
оз. Читканда	Хани – Олекма – Лена	57 ⁰ 00' с.ш. и 119 ⁰ 32' в.д.	1115	3500	900	21,5

Таблица 3.

Географическая характеристика изученных водотоков БРЗ

Водоем	Бассейн	Площадь водосборного бассейна, км ²	Высота истока н.у.м., м	Протяженность, км
р. Чая	Лена	10886	1440.	315
р. Тья	Байкал	2980	1170	86
р. Верх. Ангара	Байкал	21400	1100	438
р. Илокалуй	Светлая – Верх. Ангара – Байкал	480	1630	36
р. Баргузин	Байкал	19800	1600	480
р. Алла	Баргузин – Байкал	390	1800	38
р. Куанда	Витим – Лена	9870	1400	210
р. Джело	Куанда – Витим – Лена	520	1846	37
р. Калар	Витим – Лена	17400	1470	361

Это связано и с понижением температуры дождевых и талых вод, фильтрующихся через охлажденные мерзлотой грунты. Питание озер происходит также за счет атмосферных осадков: в высокогорьях количество осадков более чем в два раза превышает испарение с водной поверхности.

Все исследованные озера сточные или проточные и практически все имеют оформленный открытый сток, в период низководья в некоторых моренных и каровых озерах сток становится частично закрытым. Характер стока обусловлен ледниковым происхождением большинства озер - типично наличие моренных плотин разной мощности. Все вытекающие реки имеют параметры типичных горных водотоков со значительными скоростями течения, порогами и перекатами, осенью и зимой характерны наледные явления.

Большинство озер принадлежат к типу олиготрофных и ультраолиготрофных. Их воды отличаются высоким содержанием кислорода, сравнительно однородным химическим составом и относятся к гидрокарбонатному классу с преобладанием кальция. Минерализация вод как правило составляет не более 20-40 мг/л, pH 6,4–6,8. Степень минерализации зависит от площади водосборного бассейна и незначительно колеблется в зависимости от глубины и от сезона года, падая летом и усиливаясь зимой. Содержание органического вещества низкое: 7–20 мг/л. Основные гидрологические характеристики представлены в таблице 4.

Характерной чертой гидрологического режима озер является длительное сохранение ледового покрова. Весенний радиационный прогрев воды имеет место еще подо льдом. Всегда начинающаяся от прибрежных мелководий и истоков вытекающих рек, деградация ледового покрова на наиболее низко расположенных озерах проявляется в последней декаде мая, сплошной покров разрушается в конце первой декады июня, полностью лед исчезает к концу второй декады. На озерах, расположенных в диапазоне высот 1100–1300 м, период интенсивного разрушения льда приходится на третью декаду июня. На наиболее приподнятых водоемах лед сходит в

Таблица 4.

Основные гидрологические характеристики изученных озерных водоемов

Водоем	Температура воды, °С					Прозрачность
	апрель	июнь	июль	август	сентябрь	
оз. Огиендо		0,3 м – 2,5 °С 10 м – 2 °С	0,3 м – 12,5 °С 7 м – 12,5 °С			июнь (II декада) – 4 м июль (II декада) – 6 м
оз. Кулинда				0,3 м – 14 °С		август (I декада) – 7-8 м
оз. Якчинское-1			0,3 м – 8,5 °С 2 м – 6,5 °С			июль (III декада) – 7 м
оз. Якчинское-2			0,3 м – 10 °С 2 м – 8 °С			июль (III декада) – 6 м
оз. Балан-Тамур	0,3 м – 2,5 °С 10 м – 2,5 °С	0,3 м – 13 °С 10 м – 13 °С		0,3 м – 14,5 °С 10 м – 13 °С		апрель (II декада) – 10 м июнь (III декада) – 2 м август (III декада) – 2,5 м
оз. Амут				0,3 м – 16 °С 20 м – 14 °С		август (II декада) – 9 м
оз. Амудиса (бассейн р. Калара)				0,3 м – 14 °С 20 м – 8 °С		август (II декада) – 3-3,5 м
оз. Девчаин				0,3 м – 5 °С 5 м – 5 °С		август (II декада) – 6 м
оз. Бол. Намаракит				0,3 м – 17 °С 20 м – 16,2 °С; 40 м – 12,4 °С	0,3 м – 7,5 °С	август (III декада) – 5-6 м
оз. Давтчан			0,3 м – 17 °С 17 м – 10 °С			июль (II декада) – 8 м
оз. Джело				0,3 м – 12 °С 7 м – 12 °С		август (III декада) – 3-3,5 м
оз. Амудиса				0,3 м – 16 °С		август (III декада) – 1,5 м
оз. Леша		0,3 м – 12 °С 10 м – 4,2 °С	0,3 м – 12 °С	0,3 м – 12 °С 10 м – 6,5 °С	0,3 м – 8 °С	июнь (III декада) – 7-8 м август (III декада) – 3,5 м
оз. Нижнеолондинское		0,3 м – 4,5 °С			0,3 м – 10 °С	
оз. Читканда			0,3 м – 12 °С	0,3 м – 13,5 °С 17 м – 12,5 °С		июль (I декада) – 6,6 м; август (III декада) – 6 м

течение первой декады июля.

Период открытой воды длится 95–130 дней и наиболее продолжителен на крупных озерах с выраженным ветровым волнением (оз. Бол. Намаракит). Летние температуры воды повсеместно ниже температуры воздуха и постепенно повышаются с момента распаления льда до начала второй декады августа. Охлаждение вод в большинстве озер начинается со второй половины августа. В сентябре наблюдается гомотермия при температуре – 5⁰ С. Становление ледового покрова происходит в верхних озерах в последних числах сентября, в прочих - во второй декаде октября. Мощность льда составляет 200–220 (не менее 150) см.

3.4. Крупные озера БРЗ

Озеро Кулинда

Для характеристики биоты водоемов БРЗ нами взяты несколько озер, различающихся по величине: два относительно крупных – оз. Кулинда (бассейн оз. Байкал), оз. Бол. Намаракит (бассейн р. Лены) и ряд средних и малых озер.

Озеро Кулинда расположено в 75 км к северу от Байкала на высоте 570 м над уровнем моря в котловине, образованной тектоническим разломом, берега которой перемоделированы ледником. Глубины свыше 50 м занимают более 70% площади дна. В озеро впадает р. Кичера, истоки которой располагаются в 15–20 км и несколько коротких бурных ручьев. Литоральная зона слабо выражена, уклон дна в большинстве участков озера составляет до 40°. Лишь в местах впадения Кичеры и ряда других притоков, а также на участке истока реки имеются незначительные площади мелководий. Узкую полосу мелководий в основном слагают песчаные и галечниково-валунные грунты. Ниже отметки 10 м пески постепенно переходят в плотные глинистые илы серого или серо-коричневого цвета. Близ устья и истока Кичеры на дне залегает белая глина, покрытая наилком. Воды озера характеризуются низкой минерализацией, не превышающей 50 мг/л, и

слабокислой реакцией (рН 6,35–6,5). Насыщение воды кислородом даже в глубинных слоях не опускается ниже 90% (Кожов, 1950). Сведения о температуре воды, полученные нами в первых числах августа 2004 г., близки к полученным в 1939 г (Кожов, 1950) (Табл. 4).

Зоопланктон.

Проведенные в конце июля – начале августа 2004 г. исследования этого озера подтвердили мнение о низких качественных и количественных показателях зоопланктона. Его видовой состав был практически идентичен таковому в 1938 и 1976 гг. (*Bosmina longispina*, *Daphnia longiremis* и *Holopedium gibberum*, *C. scutifer*, *Diaptomus graciloides*) (Васильева, 1971; Левковская, 1981). Средняя для всего озера численность зоопланктона составляла 6,64 тыс. экз./м³, а биомасса 0,065 г/м³. Наибольшая биомасса в 0,139 г/м³ была отмечена в юго-западной части озера в слое 0–5 м. В центральной глубоководной части озера на глубинах свыше 25 м биомасса зоопланктона не превышала 0,042 г/м³. В зоне глубин до 20 м основу как биомассы (48,4–90,0%), так и численности (49,0–91,0%) составлял *D. graciloides*. В глубоководной части озера доминирующую роль в структуре зоопланктона играл *C. scutifer*, максимальные значения численности и биомассы которого были отмечены в слое 0–25 м и составляли 3,41 тыс. экз./м³ и 0,055 г/м³. Численность и биомассу этой группы определяла *D. longiremis*, *H. gibberum* и *Polyphemus pediculus* отмечались в незначительном количестве.

Зообентос. Нами в июле 2004 г. была проведена полная гидробиологическая съемка озер верхнего течения р. Кичеры, результаты которой несколько отличаются от полученных ранее. Согласно нашим данным, наиболее продуктивными участками в оз. Кулинда являются чистые мелкодисперсные пески и заиленные пески на глубинах 5–10 м, где средняя биомасса зообентоса составляет от 5,3 до 7,0 г/м², а ее максимальные значения достигают 16,2 г/м². Доминирующими группами зообентоса в этих участках являются хирономиды, двустворчатые и брюхоногие

моллюски. Вместе с тем именно в зоне глубин от 1 до 10–15 м отмечается наибольшее разнообразие организмов зообентоса.

На глубинах свыше 10 м происходит постепенное снижение численности и биомассы зообентоса, а также снижение как видового разнообразия, так и числа таксономических групп более высокого ранга. На максимальных для озера глубинах в зообентосе отмечаются только двустворчатые моллюски, хирономиды, олигохеты и остракоды. Биомасса зообентоса в зонах глубин свыше 35 м изменяется от 0,085 до 0,747 г/м².

Озеро Большой Намаракит

Расположено в верхнем течении р. Куанды в 30 км от оз. Леприндокан и соединено с рекой ручьем длиной 6 км (табл. 2). За исключением мелководного залива в южной, истоковой части, озеро имеет крутые покрытые крупновалунными каменистыми осыпями берега, резко уходящие свалом под воду. Мелководный залив и глубоководное ложе озера покрыто тонкодисперсными илами.

Зоопланктон.

Зоопланктон оз. Бол. Намаракит был впервые исследован нами в августе 2003 г. В составе зоопланктона выявлено 14 видов, из них Calanoida – 2, Cyclopoida – 1, Cladocera – 6 и Rotifera – 5. Основу численности зоопланктона во всех зонах глубин составляли *C. scutifer* и *B. longispina*, а биомассы – *C. scutifer*, *H. appendiculata* и *A. tibetanus*. Средняя численность и биомасса зоопланктона для всего озера составили 11,757 тыс. экз./м³ и 135,6 мг/м³ соответственно. Наиболее низкие показатели численности и биомассы отмечены в прибрежной зоне (глубина 0–3 м) – 3,38 тыс. экз./м³ и 60,8 мг/м³. Основу биомассы здесь составляют *H. appendiculata*, *D. longiremis*, *C. scutifer* и *B. longispina*. В более глубоких участках озера численность зоопланктона увеличивается в 3–5,5 раза, а биомасса в 2,6–3,4 раза. На глубине 5 м основу биомассы по-прежнему составляет *H. appendiculata*, биомасса которого возрастает более чем в 2 раза. Состав субдоминантных видов и их

количественные характеристики в значительной мере изменяются. Здесь и в более глубоких участках озера снижается значение в биомассе таких видов, как *D. longiremis* и *B. longispina*, а возрастает – *C. scutifer* и *A. tibetanus*. В зоне глубин от 15 м и более эти виды составляют около 70% биомассы зоопланктона. При этом величина биомассы первого вида практически в два раза выше.

Зообентос.

В составе зообентоса оз. Бол. Намаракит (август 2003 г.) обнаружены следующие группы: нематоды, планарии, олигохеты, полихеты, пиявки, клещи, остракоды, ракообразные, ручейники, вислоккрылки, хирономиды, мокрецы, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Значительный интерес представляет обнаружение в озере полихет, характерных и для других озер Куандо-Чарской системы. Средняя по озеру численность и биомасса зообентоса соответственно составили 4010 экз./м² и 3,5 г/м². Наиболее высокие количественные показатели зообентоса были отмечены на глубинах 3–5 м на заиленных песках и серо-коричневых илах, где численность организмов достигала 11828 экз./м², а биомасса – 11,7 г/м², составляя в среднем соответственно 6510 экз./м² и 5,560 г/м². Основу зообентоса здесь составляли хирономиды (1,76–1,92 г/м²), двустворчатые моллюски (1,36–1,5 г/м²), вислоккрылки (0,17–0,96 г/м²) и брюхоногие моллюски (0,38–0,64 г/м²).

С увеличением глубины происходит постепенное снижение показателей зообентоса и роли в нем таких групп, как хирономиды и двустворчатые моллюски и исчезновение на глубинах более 10–15 м пиявок, вислоккрылок, ручейников, мокрецов и брюхоногих моллюсков. На глубинах свыше 15 м доминантной группой становятся олигохеты, биомасса которых возрастает от 0,84 г/м² на глубине в 15 м до 2,92 г/м² на глубине 35 м. Субдоминантной группой на этих глубинах являются хирономиды, численность и биомасса которых в 3–5 раз ниже, чем олигохет. На глубинах свыше 25 м отмечается увеличение биомассы хирономид до величин свыше

0,6 г/м² при относительно низкой численности, что обусловлено обитанием здесь крупных личинок рода *Sergentia*.

3.5. Средние и малые озера БРЗ

Исследованные озера расположены на высоте от 1101 (оз. Даватчан) до 1573 (оз. Якчинское-1) м над уровнем моря (табл. 2). Большая часть озер расположены немного ниже верхней границы древесной растительности (1200–1300 м в разных хребтах) (Плюснин, 1982), другая их часть находятся в подгольцовом и гольцовом поясах на высотах 1300 м н. у. м. и более (табл. 2).

Зоопланктон. Для исследованных озер характерна большая высота над уровнем моря, слабая изрезанность береговой линии и невыраженность биотопов за исключением открытой пелагиали глубинной части озер, короткий период открытой воды с низкими температурами и слабая выраженность сезонной смены видового разнообразия зоопланктона. Коловратки и ракообразные в таких озерах представлены круглогодичными формами, что обуславливает невысокое видовое разнообразие и отсутствие его сезонной динамики. В озерах выявлено 35 видов и форм планктонных организмов, из которых 15 видов Rotifera, 3 – Calanoida, 3 – Cyclopoida и 14 – Cladocera. Однако в каждом из исследованных озер отмечается, как правило, не более 8 – 10 видов.

Структура зоопланктона исследованных озер характеризуется, как правило, доминированием как по численности, так и по биомассе представителей отряда Cyclopoida, представленных чаще всего *C. scutifer* или его подвидом *C. s. wigrensis*.

Количественные показатели зоопланктона малых горных озер чаще всего несколько ниже приводимых нами для крупных озер и озерных систем, лишь в некоторых из них отмечаются сходные величины численности и биомассы.

Отмечается закономерность снижения продукционных показателей зоопланктона озер с увеличением их средней и максимальной глубины, увеличением высоты их расположения над уровнем моря и наличием в них многочисленных рыб планктофагов.

Зообентос. Нами в период с 2001 по 2007 гг. исследованы количественные показатели зообентоса ряда горных водоемов (Якчинское, Амудиса, Леша и ряда других озер).

Характерной закономерностью распределения численности и биомассы зообентоса большинства исследованных озер является максимальное значение этих показателей в узкой зоне литорали на глубинах от уреза воды до 3–5 метров с пологим уклоном дна и довольно различным характером грунтов. Наибольшие величины численности и биомассы зообентоса в этой зоне отмечены в оз. Леша, где они достигали соответственно 16354 экз./м² и 16,952 г/м², а в среднем были равны на глубине 1 м – 13152 экз./м² и 13,241 г/м², а на глубине 2 м – 13621 экз./м² и 15,803 г/м². Лишь немного ниже численность и биомасса зообентоса в литорали оз. Читканда, где максимальные значения численности достигали 7686 экз./м², а биомассы 9,714 г/м². Средние для этой зоны величины были соответственно равны 6078 экз./м² и 7,562 г/м².

3.5. Краткая характеристика ихтиофауны изученных водоемов БРЗ

В байкальском бассейне наибольшее разнообразие характерно для собственно Байкала, в котором обитают 58 видов и подвидов, что составляет 73,4% от общего числа видов рыб всего бассейна. В озерах бассейна Байкала установлено обитание 28 видов (35,4%), а в реках – 32 видов или 40,5% от общего числа видов рыб в бассейне.

По особенностям распространения видов и степени эндемизма ихтиофауна озера Байкал может быть поделена на абсолютно эндемичную фауну беспузырных рогатковидных рыб (Верещагин, 1935; Кожов, 1972; Сиделева, 2001, 2004), состоящую из 32 видов, относящихся к 10 родам и 3

семействам и освоивших все глубины Байкала; относительно эндемичную фауну рыб литорали, выделяемую Г.Ю. Верещагиным (1935) в так называемый «байкало-сибирский» экотонный комплекс, состоящий из 7 видов и подвидов, относящихся к 6 родам и 5 семействам; абсолютно неэндемичную общесибирскую фауну прибрежно-соровой зоны, состоящую из 14 видов и подвидов, относящихся к 10 родам и 6 семействам и вселенцев, 5 видов которых проникли в Байкал в результате интродукционных работ и непреднамеренного заноса (Пронин и др., 1998).

Литораль Байкала является зоной взаимодействия эндемичной байкальской ихтиофауны с общесибирской, транзитной зоной потока вещества и энергии как в глубоководную зону озера, так и из нее. В то же время литораль имеет важное рыбопромысловое значение, являясь местом обитания наиболее ценных в промысловом отношении видов и основным местом рыбного промысла.

К видам, постоянно населяющим литораль и составляющим основу ее ихтиофауны, относятся (в порядке убывания их значимости по численности и биомассе): песчаная и каменная широколобки, черный байкальский хариус, омуль, байкальская большеголовая широколобка, белый байкальский хариус, озерный и озерно-речной сиги.

Верхние истоковые участки большинства рек исследуемого региона представляют собой бурные горные потоки с высокими скоростями течения. Ихтиофауна этих участков состоит из 3–4 видов хариусов – байкалоленского (бассейн Лены, верховья Баргузина и Верх. Ангары), черного байкальского (средние и малые притоки Байкала), обыкновенного гольяна, сибирского гольца и пестроногого подкаменщика (бассейн Лены) с преобладанием хариуса. По мере появления на реках плесовых участков, ям, затонов и курий в составе ихтиофауны появляется ленок, а затем и валец (басс. Лены). В основном русле Лены ниже Жигалова, в Витиме ниже Парамского порога обитает сибирский осетр. В бассейне Байкала обитание осетра в р. Селенге

Таблица 5.

Состав ихтиофауны изученных водоемов Байкальской рифтовой зоны

Водоем	Вид (в систематическом порядке)
1	2
оз. Гитара	черный байкальский хариус
оз. Кулинда	омуль, черный байкальский хариус, ленок, таймень, речной голянь, песчаная и каменная широколобки, щука, налим и сибирский голец
оз. Балан-Тамур	речной голянь, сибирский голец, байкалоленский хариус, черный байкальский хариус, ленок, таймень, налим и речной окунь,
оз. Амут	речной голянь, сибирский голец, черный байкальский и байкалоленский хариусы, ленок, налим
р. Тья	речной голянь, сибирский голец, черный байкальский хариус, байкалоленский хариус, ленок, таймень, налим, песчаная и каменная широколобки, речной окунь
оз. Якчинское -1	байкалоленский хариус
оз. Якчинское -2	байкалоленский хариус
р. Илокалуй	сибирский голец, байкалоленский хариус
р. Верх. Ангара	обыкновенный карась, елец, сибирская плотва, язь, речной голянь, сибирский голец, сибирская щиповка, обыкновенная щука, сиг-пыжьян, черный байкальский хариус, байкалоленский хариус, белый байкальский хариус, ленок, таймень, налим, песчаная и каменная широколобки, речной окунь
р. Баргузин	обыкновенный карась, амурский сазан, елец, сибирская плотва, язь, речной голянь, сибирский голец, сибирская щиповка, обыкновенная щука, сиг-пыжьян, черный байкальский хариус, байкалоленский хариус, белый байкальский хариус, ленок, таймень, налим, песчаная и каменная широколобки, речной окунь
оз. Огиендо	речной голянь, сибирский голец, байкалоленский хариус, арктический голец, пестроногий подкаменщик
р. Чая	обыкновенный карась, речной голянь, елец, сибирская плотва, сибирский голец, сибирская щиповка, обыкновенная щука, сиг-пыжьян, валец, тугун, байкалоленский хариус, ленок, таймень, налим, пестроногий подкаменьщик, сибирский подкаменьщик, речной окунь, ерш
оз. Амудиса (бассейн Конкудеры - Мамы)	речной голянь, сибирский голец, байкалоленский хариус, арктический голец, пестроногий подкаменщик
оз. Девчаин	байкалоленский хариус
р. Куанда	сибирская плотва, елец, речной голянь, сибирский голец, сиг-пыжьян, валец, байкалоленский хариус, ленок, таймень, налим, пестроногий подкаменьщик, сибирский подкаменщик, речной окунь
оз. Даватчан	речной голянь, байкалоленский хариус, арктический голец, налим, пестроногий подкаменщик
оз. Бол. Намаракит	сибирский голец, байкалоленский хариус, арктический голец, речной окунь
оз. Джело	сибирский голец, байкалоленский хариус, арктический голец
р. Джело	сибирский голец, байкалоленский хариус, ленок

1	2
р. Калар	речной голяян, сибирский голец, байкалоленский хариус, ленок, таймень, налим, пестроногий подкаменщик, сибирский подкаменщик
оз. Амудиса (бассейн Калара)	речной голяян, сибирский голец, валек, байкалоленский хариус, ленок, налим, пестроногий подкаменщик,
оз. Леша	сибирский голец, байкалоленский хариус, арктический голец
оз. Нижнеолондинское	озерный голяян, речной голяян, сибирский голец, байкалоленский хариус
оз. Читканда	речной голяян, озерный голяян, сибирский голец, байкалоленский хариус, налим, пестроногий подкаменщик

отмечается вплоть до границы с МНР и на ее территории, в р. Верх. Ангаре выше пос. Уоян, в р. Баргузин до п. Майск и несколько выше. Сиг-пыжьян и налим часто поднимаются по крупным и средним притокам Байкала и Лены до порожистых участков или до озер, расположенных в верховьях рек. Общими для обоих бассейнов являются окунь, плотва, щука, елец, язь, карась, лещ, пескарь, сибирский голец, щиповка. Только к бассейну Лены приурочено обитание в этих участках тугуна, ерша и сибирского подкаменщика, а в бассейне Байкала амурского сазана, амурского сома, каменной и песчаной широколобок.

На примере озер БРЗ подтверждается закономерность, связывающая размеры водоема и разнообразие условий существования в нем со степенью сложности ихтиоценозов. В относительно низко расположенных крупных озерах, связанных с крупными реками (Куанда, Витим, Верхняя Ангара), со значительной глубиной и наличием довольно обширных мелководий (до 22% площади дна) с песчано-илистыми грунтами, относительно высокими температурами воды и с другими сезонными гидрологическими особенностями, обуславливающими развитие фитопланктона, высшей водной растительности и богатой фауны беспозвоночных структура ихтиоценозов наиболее сложна. Многочисленные средние озера во впадинах крупных троговых долин населены 4–8 видами рыб при доминировании видов бореально-предгорного комплекса. Чаще всего в таких озерах встречается байкалоленский хариус, ленок, арктический голец (табл. 5). В

ряде озер обитают представители арктического пресноводного комплекса: арктический голец, сиг, налим. Лишь один вид – окунь - относится к бореально-равнинному комплексу.

Для средних и мелких высокогорных озер, расположенных в небольших сквозных долинах, карах или в подпруженных ледниковыми выносами межгорных впадинах, характерны маловидовые (2–4 вида) сообщества, куда обычно входят арктический голец, байкалоленский хариус, пестроногий подкаменщик, сибирский голец (табл. 5). Ихтиоценозы таких водоемов часто бывают сильно обеднены. Одновидовые сообщества также состоят из вышеупомянутых видов. Здесь к уже упомянутым главным факторам, определяющим подобный состав, следует добавить и причины геологического характера. Очевидно, характер речного стока и орографические особенности речных долин (водопады, ущелья, крупновалунные плотины), обусловленные последними по времени ландшафтными перестройками, препятствуют проникновению в такие озера новых видов рыб.

ГЛАВА 4.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МИГРАЦИИ

Настоящая глава посвящена описанию особенностей распространения на территории Байкальской рифтовой зоны следующих форм согласно принятой нами в данной работе схеме структуры *Thymallidae* в регионе: черный и белый байкальский, байкалоленский и косокольский хариусы.

Черный байкальский хариус населяет каменистую и каменисто-песчаную литораль оз. Байкал от уреза воды до глубин 20–50 м. Отмечается либо отмечался ранее практически во всех горных притоках Байкала. В бассейнах ряда крупных и средних притоков в среднем и верхнем течении образует жилые речные популяции. В ряде горных водоемов бассейна он образовал изолированные популяции, экология которых, в отличие от собственно байкальских, слабо изучена. Карликовая форма этого вида отмечена в оз. Таркулик в верховьях одноименной реки на северо-восточном склоне Баргузинского хребта (Тугарина, 1981) и в оз. Гитара в верховье р. Куркула на северо-западном склоне Байкальского хребта (Самусенок, 1994). Быстрорастущие изолированные популяции черного байкальского хариуса отмечены нами в озерах Кулинда и Верхнекичерское в верховьях Кичеры, и в оз. Балан-Тамур и Амут в верховьях р. Баргузин (Рис. 2).

Миграции носят генеративный и нагульный характер. Весной в апреле – начале мая половозрелые готовые к размножению особи черного байкальского хариуса, а также частично неполовозрелые рыбы концентрируются в предустьевых участках рек и по мере освобождения их ото льда и подъема температуры воды в них до 6–8° С начинают двигаться вверх по течению. Для ряда популяций отмечен заход части особей подо льдом в еще не вскрывшиеся реки. Наиболее ранние сроки захода в реки характерны для популяций, размножающихся в южных притоках оз. Байкал: третья декада апреля – вторая декада мая. В реки Северного Байкала нерестовый ход единичных особей хариуса начинается в последних числах апреля, а массовый – в конце первой

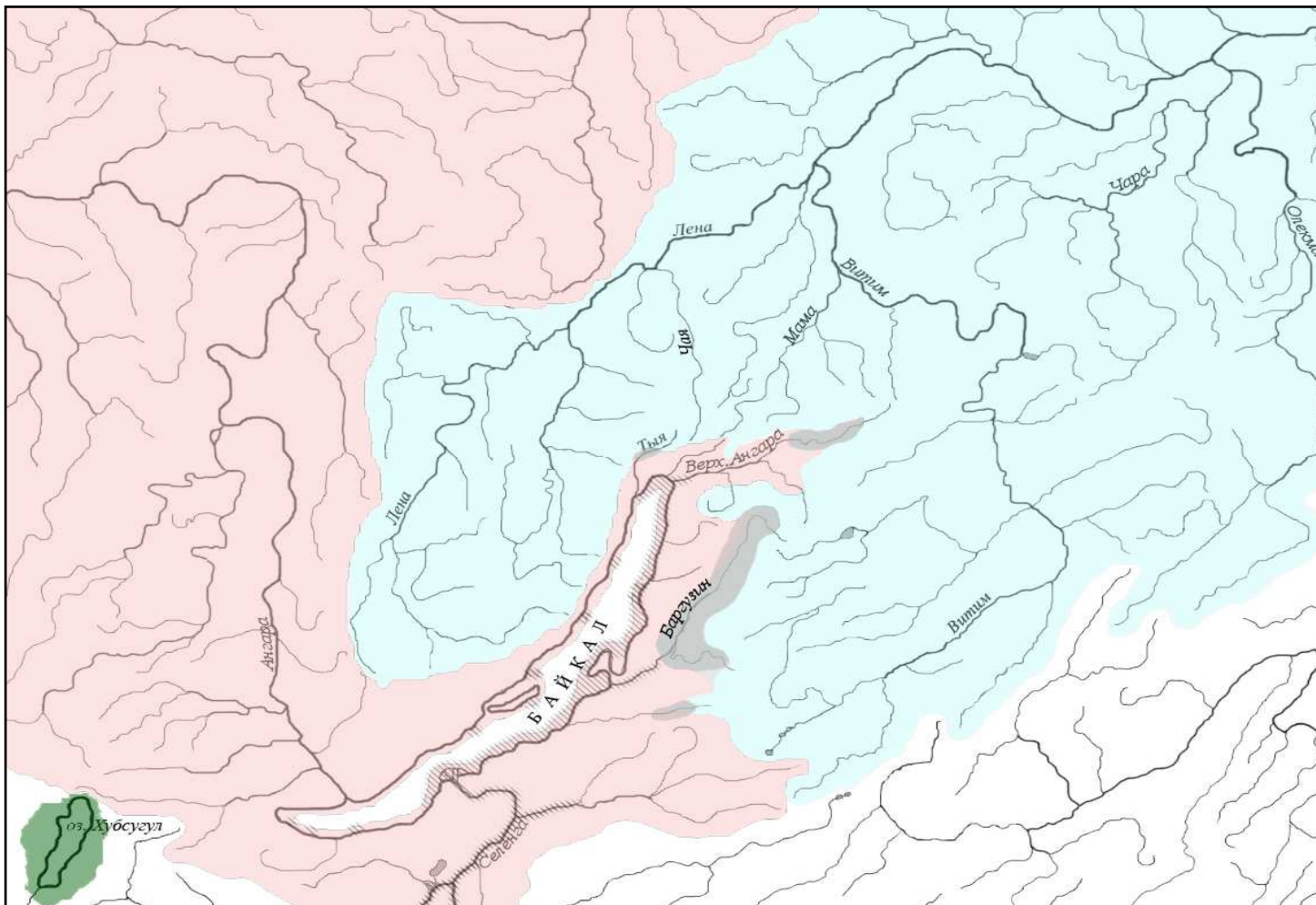







Рис. 2. Карта-схема распространения хариусовых рыб на территории Байкальской рифтовой зоны (1- Предполагаемая зона симпатрического обитания черного байкальского и байкалоленского хариусов в верховьях р. Турка (по опросным данным)).

Условные обозначения:

- | | | | | | |
|---|------------------------------|---|---|---|----------------------------|
|  | – черный байкальский хариус; |  | – байкалоленский хариус; |  | – белый байкальский хариус |
|  | – косокольский хариус; |  | – район симпатрического обитания черного байкальского и байкалоленского хариуса | | |

декады мая. Конец нерестового хода в реки Северного Байкала отмечается в первой декаде июня (Матвеев, 1993). После размножения подавляющая часть рыб скатывается для нагула в озеро. Лишь небольшая часть размножающихся и «яловых» особей остается в притоках озера, что обусловлено их малой для хариуса пищевой емкостью.

Вертикальное распространение черного байкальского хариуса в литорали носит сезонный характер. После распаления льда на озере и ската хариуса из рек основные его скопления приурочены к глубинам от уреза до 10–15 м. При этом молодь придерживается меньших глубин. По мере прогрева вод прибрежной зоны хариус перемещается в более глубокие участки литорали. В конце июля – августе его наибольшие концентрации отмечаются на глубинах от 15 до 25–30 м. Осенние и зимние скопления вновь приурочены к глубинам от 0 до 10–15 м. Подобные особенности распределения хариуса описаны в ряде работ (Мишарин, 1949, 1950; Тугарина, 1958; 1981; Картушин и др., 1969).

В оз. Кулинда летние скопления черного байкальского хариуса приурочены к узкой полосе литорали с глубинами от 0,3 до 10–15 м. При этом наибольшее количество рыб отмечалось близ впадения в озеро и истока из него р. Кичеры и устьев притоков.

В верхней части бассейна р. Баргузин (озера Амутской котловины и прилегающие участки р. Баргузин) жилые локальные популяции черного байкальского хариуса обитают в относительно мелководных озерах Якондыкон, Чурикто, Балан-Тамур, в которых отмечается повсеместно и на всех глубинах, из оз. Балан-Тамур совершает перемещения в р. Баргузин и обратно. В русле Баргузина встречается на протяжении нескольких километров ниже оз. Балан-Тамур. На данном участке хариус не совершает значительных сезонных миграций, придерживаясь глубоководных плесов с медленным течением. В зимний период он концентрируется в озерах, в местах впадения ключей и рек, при этом глубина свободной ото льда толщи воды играет небольшую роль и может варьировать от 0,2 до 3 м. Весной до

нереста хариус размещается на зимовальных участках, а после формирования нерестовых стад совершает локальные перемещения к местам нереста. В конце нерестового периода часть хариуса возвращается в озера, а часть скатывается в р. Баргузин и нагуливается там. Осенью хариус распределяется на тех же участках, что и в летний период, перед ледоставом перемещаясь к зимовальным ямам.

В озере Амут обитание черного байкальского хариуса приурочено к мелководным (до 10 метров) участкам, расположенным в основном в западном конце озера в районе истока Амутской протоки и на моренных грядах. Нерест так же происходит в пределах данных участков озера, на песчано-галечных грунтах.

Белый байкальский хариус вне оз. Байкал отмечается только в период размножения. Обитание его в Байкале приурочено к юго-восточной и северо-восточной частям озера, Селенгинскому и Северобайкальскому мелководьям, Баргузинскому и Чивыркуйскому заливам, Малому Морю и заливу-сору Провал. В незначительном количестве отмечается вдоль северо-западного побережья озера в районе Слюдянской губы, Молокона, Мужиная и Большой Косы. Единичные особи встречаются в районе южной оконечности озера. Белый байкальский хариус обитает на глубинах до 20–30 м с песчаными и илисто-песчаными грунтами. В участках литорали с несвойственными ему каменистыми грунтами белый байкальский хариус встречается в незначительном количестве. Обитание молоди хариуса на первом году жизни приурочено к участкам, непосредственно прилегающим к устьевым протокам Селенги. Рыбы старшего возраста рассредоточиваются практически по всему мелководью до глубин 30–50 м и более.

Нагульные миграции неполовозрелых и пропускающих нерест рыб носят характер постепенных перемещений вдоль восточного побережья с юга на север. На участке от Чивыркуйского залива до б. Фролиха мигрирующие особи отмечаются с конца мая до конца июня. В пользу этого свидетельствуют данные П.Я. Тугариной (1981) о возрастной структуре

белого байкальского хариуса в различных участках северо-восточного побережья. Согласно этим данным по направлению с юга на север количество рыб старшего возраста увеличивается. В дальнейшем рыбы концентрируются на песчаных и песчано-илистых участках крупных заливов и в предустьевых участках рек, где нагуливаются в течение всего лета на глубинах от 10 до 30 м.

До настоящего времени достоверно известно лишь два притока, в которых происходит размножение этого вида – рр. Селенга и Баргузин. Миграция белого хариуса в них отмечается в два срока – весной и осенью. Хариус, заходящий в реку осенью, остается там на зимовку. Миграция белого хариуса вверх по Селенге отмечается до границы с МНР и далее. Заходит в нижнее течение ее основных притоков: Уды, Хилка, Чикоя, Джиды, Орхона (Тугарина, 1981). По Баргузину отдельные особи предположительно поднимаются до п. Майск и несколько выше.

Форма хариуса, сходная по морфологическим признакам и рисунку спинного плавника с рыбами верхнего течения р. Лены, была обнаружена в 90-е годы XX века в верховьях р. Баргузин (Елаев и др., 1995; Матвеев, Книжин, 1996; Пронин и др., 1999). Проведенные позднее исследования выявили гораздо более широкое ее распространение в бассейне оз. Байкал (Матвеев и др., 2005; Книжин и др., 2006).

Байкалоленский хариус населяет подавляющее большинство предгорных и горных участков рек и горных озер севера и северо-востока Байкальской горной страны в ленском бассейне и, как правило, доминирует в структуре рыбной части сообществ этих водоемов.

В бассейне крупного притока Байкала – р. Баргузин он был отмечен в среднем и верхнем течении р. Алла, где 9 июня 1995 г. было отловлено 7 экз. в районе курорта Алла и на расстоянии 3–5 км выше по течению. В основном русле р. Баргузин 32 экз. хариуса данной формы были отловлены 10 июня этого же года в районе впадения в него притока р. Ковыли и на расстоянии 15–20 км выше по течению. В р. Гарга, в 10 км ниже по течению от курорта

Гаргинский 11 июня было отловлено 6 экз. черного байкальского хариуса, но в просмотренных в 2–3 км выше по течению уловах рыбаков байкалоленский хариус составлял около 60%. Обе формы хариуса были представлены половозрелыми рыбами, часть из которых уже отнерестились, а другие имели текущие половые продукты. В июле 1995 г. байкалоленский хариус был обнаружен при обследовании верхнего течения р. Баргузин и озер Амут, Балан-Тамур и Чурикто в истоках Баргузина (Елаев и др., 1998). В августе 2004 г. в р. Гарге на обследованном ранее участке реки было отловлено 3 экз. хариуса, представленного только рыбами этой формы. В сентябре – октябре 2005 г. байкалоленский хариус был отмечен в основном русле р. Баргузин практически на всем его протяжении на территории Джергинского государственного заповедника (Матвеев и др., 2005, 2006б) и в оз. Балан-Тамур. Просмотренные в этот же период рыбы из уловов рыбаков-любителей в среднем и верхнем течении р. Ины также имели внешние признаки, характерные для данной формы. В июне 2006 г. байкалоленский хариус был детально исследован в оз. Балан-Тамур, в июне 2007 г. – в оз. Балан-Тамур и крупном ультраолиготрофном озере Амут – верхнем водоеме Амутской группы озер.

Летом 2000 г. 3 экз. байкалоленского хариуса, собранные в одном из горных озер в бассейне ключа Якчий, впадающего в Верх. Ангару в районе станции Ангоя, были доставлены на кафедру зоологии позвоночных и экологии ИГУ студентом В. Бубновым. В июле 2001г. и в июле 2004 г. озера в верховьях кл. Якчий были исследованы экспедицией кафедры (Матвеев и др., 2005, 2006б; Книжин, Вайс, Сушник, 2006; Книжин и др., 2006). Было установлено, что байкалоленским хариусом заселено несколько озер, расположенных в среднем и верхнем течении этого ключа, в то время как в его основном русле хариусы не были отмечены. Дополнительные исследования хариуса этих озер были проведены в 2005 г.

В августе 2004 г. байкалоленский хариус был отмечен практически на всем протяжении р. Илокалуй, притока рр. Светлой – Верх. Ангары. В ряде

обследованных нами озер в истоках Светлой, Илокалуя и его притока Талы Светлинской, хариус не обнаружен, что обусловлено, очевидно, особенностями строения русел водотоков, препятствующих распространению рыб. Форма отмечена в среднем и нижнем (18–20 км выше устья) течении р. Светлой. Все просмотренные на этих участках реки уловы рыбаков-любителей содержали хариусов только этой формы. Опросы местных жителей свидетельствуют о вероятном обитании байкалоленского хариуса и в других притоках Верх. Ангары – Котере, Чуро, Ангаракане. Летом 2006 г. данная форма хариуса была зарегистрирована нами в среднем течении р. Верх. Ангара. В районе устья крупного притока р. Янчуй было отловлено 10 экземпляров байкалоленского хариуса.

Получены также доказательства заселенности этой формой среднего и верхнего течения байкальских притоков, стекающих с северной оконечности Байкальского хребта и хребта Унгдар. Весной 2005 г. на кафедру зоологии позвоночных и экологии доставлены 5 экз. байкалоленского хариуса, выловленного в притоке р. Тыи Грамне на границе гольцового пояса выше Грамнинских озер, а в августе 2006 г. в нашем распоряжении оказались 20 экз. этой формы, добытые в среднем течении Тыи в 30–35 км. выше устья реки.

Таким образом, в настоящий момент можно считать установленными границы области обитания байкалоленского хариуса в бассейне Байкала между верхним и средним течением р. Тыи с притоками на северо-западном макросклоне Северобайкальской котловины до верхнего течения р. Баргузин в верховьях Баргузинской котловины Байкальского рифта (рис. 2).

В бассейне р. Лены байкалоленский хариус обитает практически повсеместно в пригодных для его обитания водоемах и водотоках верхнего и среднего течения (Карантонис, Кириллов, Мухомедиаров, 1956; Тугарина, Пронин, 1966; Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Матвеев и др., 2005, 2006б, в; Книжин и др., 2006, Книжин, Кириллов, Вайс, 2006; Книжин, Вайс, 2007).

Миграции байкалоленского хариуса носят генеративно-трофический характер. Весной после распаления льда на реках и озерах как половозрелые, так и неполовозрелые и пропускающие нерест особи поднимаются в верхние участки рек, где после размножения происходит нагул. Наиболее мелководные локации вверх по течению занимают рыбы младших возрастных групп, а нижние участки – наиболее крупные старшевозрастные особи. По мере снижения водности рек происходит постепенный скат рыб вниз по течению. Рыбы, обитающие в озерах постоянно (в ряде изолированных озер (Якчинская группа) ведут исключительно озерный образ жизни), для размножения перемещаются к местам впадения в озера небольших речек и ручьев на участки с песчано-галечным дном.

В верховьях р. Баргузин байкалоленский хариус в возрасте от двух лет и старше в зимний период компактно держится в основном русле реки Баргузин на крупных ямах с тихим течением и глубиной до 3 м у мест впадения притоков первого порядка. Сеголетки байкалоленского хариуса зимуют преимущественно в притоках Баргузина первого порядка. Только очень небольшая часть молодежи скатывается в основное русло реки (устное сообщение К.А. Просекина). Весной, сразу после распаления льда, наблюдается незначительный ход байкалоленского хариуса, что связано с миграцией из зимовальных ям на нагул у неполовозрелых особей и началом нерестового периода взрослых рыб. В течение второй половины июня отнерестившийся байкалоленский хариус небольшими группами постепенно перемещается к местам нагула. В тоже время происходит миграция рыб младшего возраста (1+, 2+) в верховьях р. Баргузин из главного русла и притоков первого порядка в притоки второго и третьего порядка к местам нагула. Около 80% трехлетних особей мигрируют на нагул в притоки первого порядка. Нагул половозрелого байкалоленского хариуса старше четырехлетнего возраста происходит на всем протяжении реки Баргузин от местности Зугдели до системы Амутских озер (такая ситуация, очевидно, характерна и для других крупных рек). Нами зарегистрирован

байкалоленский хариус, поднимающийся в мае-июне в среднюю часть Амутской протоки. Единичные особи встречены непосредственно в оз. Амут. Осенью происходит массовый скат хариуса к зимовальным ямам из притоков в р. Баргузин.

Косогольский хариус круглый год встречается в оз. Хубсугул и в предустьевых участках впадающих в озеро рек (Экология и ..., 1985). Хариус в оз. Хубсугул занимает несколько ярусов, из которых один ярус приурочен ко всей озерной литорали, до глубин 25–30 м; второй – к предустьевым пространствам крупных притоков озера р. Их-Ханх-Гол, р. Увур-Хачим-Гол, р. Жарголант-Гол, р. Баян-Гол, к предустьям всех притоков восточного и западного побережий озера: Тураг-Гол, Шингнуул-Гол, Ноян-Гол, Их-Далбай-Гол, Борсог-Гол, а также к заливам: Эдин-Год Ходон, Алаг-Цаар, Хонгор-Боош, к отмели Модот-Булон. Третий – пелагиаль над глубинами 80–100 м. Таким образом, вертикальная изобата этой сложной экологической ниши хариуса очерчивается изобатой захватывающей глубины более 130 м, в зоне которой был отловлен хариус с почти одинаковыми линейными размерами и массой (Тугарина, 2002). Из абиотических условий прямо определяющих все его жизненные годовые циклы является температура вод озера, которая довольно низкая и годовая сумма в них тепла небольшая, всего 700-800 градусодней. На таких глубинах, на которых наблюдается хариус, температура воды не повышается в открытый период озера выше 10⁰ С. В комплексе с температурой воды на рост и развитие хариуса в онтогенезе сильное влияние оказывает и ветровой режим с его сильной волной в прибойной зоне и высотой иногда до 6–7 баллов в пелагиали.

Одни особи нерестятся в озере, а другие уходят нереститься в реки. По окончании нереста хариус нагуливается. Продолжительность интенсивного нагула в озере составляет примерно 180–200 дней. Зимой хариус распределен на тех же глубинах, что и летом (Тугарина 2002, Рыбы Монгольской Народной Республики, 1983; Экология и хозяйственное значение рыб МНР, 1985).

ГЛАВА 5.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХАРИУСОВЫХ РЫБ БРЗ

5.1. Линейно-весовые характеристики, возраст и рост

В настоящее время рост рыб часто рассматривается как приспособление к условиям среды обитания, кормовой базе водоема и ее доступности (Васнецов, 1947, 1953; Никольский, 1974). В олиготрофных и ультраолиготрофных водоемах Байкальской рифтовой зоны, характеризующихся слабой биотопической дифференциацией и бедной кормовой базой, как и в большинстве высокоширотных водоемов (Решетников, 1980), создаются предпосылки для формирования различий в особенностях роста между аллопатрическими популяциями.

Такие биологические показатели, как темпы увеличения длины и массы, плодовитость являются прямым отображением условий существования рыб. В данной главе рассматриваются биологические характеристики хариуса из популяций, населяющих водоемы БРЗ с различным сочетанием биотических и абиотических факторов.

Черный байкальский хариус

Ранние стадии онтогенеза черного байкальского хариуса среди прочих форм хариусовых рыб наиболее подробно изучены.

Эмбриональное развитие в зависимости от температуры воды длится от 16 до 30 суток (Тугарина, Черняев, 1961; Соин, 1963; Тугарина, 1981). Молодь хариуса на предличиночной стадии малоподвижна, особенно первые двое суток, и питается только желтком.

Личинки, переходящие на экзогенное питание, в различных притоках оз. Байкал имеют сходные размеры, составляющие 13–14 мм. Однако сроки появления личинок хариуса в притоках Байкала и особенности их роста характеризуются значительными различиями, обусловленными сроками нереста и температурным режимом рек, в которых проходило эмбриональное развитие. Мальковые признаки появляются у молоди хариуса длиной 23 - 25 мм (Тугарина, 1967). В дальнейшем особенности роста во многом

определяются обеспеченностью молоди пищей. Различия роста молоди черного байкальского хариуса на первом году жизни в некоторых притоках оз. Байкал представлены в табл. 6. Наибольшие размеры молоди отмечаются в притоках южного Байкала, где нерест проходит в среднем на две – три недели раньше, чем в северных притоках. Среди последних наиболее раннее начало нереста отмечается в р. Фролиха, которая имеет зарегулированный одноименным озером сток, в связи с чем река имеет более благоприятный температурный режим, из озера в речное русло выносятся планктон, уровень развития зообентоса также относительно высок.

Таблица 6.

Средние размеры молоди черного байкальского хариуса из разных притоков Байкала на первом году жизни по многолетним данным (по: Матвеев, 2006)

Притоки	Дата взятия пробы					
	15.07		25.07		26.08	
	длина, мм	масса, г	длина, мм	масса, г	длина, мм	масса, г
Голоустная	29,0±0,8	0,285±0,03			50,6±0,9	1,12±0,06
Мантуриха	30,6±0,9	0,312±0,03	35,1±0,9	0,408±0,04	51,6±1,1	1,25±0,08
Фролиха	28,2±0,8	0,255±0,02	32,3±0,9	0,340±0,04	44,7±0,8	0,95±0,05
Шегнанда	19,7±0,3	0,076±0,01	22,1±0,4	0,130±0,03	34,1±0,9	0,58±0,04
Кабанья	19,7±0,2	0,072±0,01	21,6±0,4	0,112±0,02	33,9±1,1	0,55±0,04

Небольшие стайки молоди хариуса во время ската (июнь — август) состоят из личинок и мальков разного возраста.

Стадия малька первого возраста характеризуется выделением желудка и продолжается в южных притоках до 1,5–2-месячного возраста.

Стадия малька второго возраста (сеголеток) наступает с 1,5–2 месяцев, продолжается до 2,5–3-месячного возраста. В этом возрасте молодь хариуса в основном и скатывается в Байкал на зимовку (Тугарина, 1967). Таким образом, в южных притоках Байкала молодь хариуса нагуливается до 2–2,5-месячного возраста, достигая длины 45 - 50 мм.

В дальнейшем темп линейного и весового роста черного байкальского хариуса в различных участках литорали Байкала характеризуется

значительными различиями (Тугарина, 1981), обусловленными как численностью самих рыб, так и количественными показателями основных объектов их питания. Наиболее высок темп роста в местах с высокой численностью амфипод, личинок и имаго байкальских ручейников. Детальный анализ возрастных, межгодовых и локальных особенностей роста черного байкальского хариуса в 50–70-е годы XX в. проведен П.Я. Тугариной (1981), а в 80-е А.Н. Матвеевым (1993).

Численность большинства локальных популяций хариуса в последнее десятилетие имела отчетливую тенденцию к снижению в результате усиливающегося пресса вылова, как основными заготовителями, так и туристами, посещающими большую часть побережья озера. Это, несомненно, положительно сказалось на обеспеченности хариуса пищей и увеличении его линейно-весовых показателей. Практически неизменным остался темп роста хариуса на участках северо-восточного побережья, прилегающих к Баргузинскому заповеднику. Лишь здесь в современный период сохраняется стабильно высокая численность черного байкальского хариуса. Наиболее низким на протяжении более чем 50 лет является темп роста хариуса в литорали юго-восточного побережья (Тугарина, 1958; 1981; наши данные), что связано, по-видимому, со значительными изменениями в прибрежных биоценозах в результате функционирования транссибирской магистрали и промышленных предприятий, а также длительным интенсивным и селективным воздействием нерегулируемого вылова.

Нами исследованы рыбы, обитающие в литорали южного (районы пос. Бол. Коты и г. Слюдянка), Среднего Байкала (район м. Ухан – о. Ольхон) и северного Байкала (бухта Шегнанда).

Полученные нами при анализе линейно-весовых характеристик результаты, указывают на сходство показателей роста хариуса разных популяций, обитающих в литорали Южного Байкала (прил. 12). Особенности линейно-весового роста хариуса в этом районе ранее были описаны П.Я. Тугариной (1958). Отмечается некоторое ускорение темпа роста связанное,

по-видимому, либо с увеличением в последние годы численности желтокрылки, которая в рационе хариуса занимает все большее место, либо со снижением его численности и как следствие с повышением обеспеченности пищей. К моменту полового созревания в возрасте четырех лет рыбы достигают длины около 200 – 260 мм и массы 200 – 220г, что несколько ниже, чем в популяциях Среднего и Северного Байкала.

Ростовые показатели черного байкальского хариуса из бухты Шегнанда (Северный Байкал) превосходят таковые у рыб из популяций среднего и южного Байкала, что напрямую связано с характеристиками кормовой базы, развитие которой диктуется более благоприятными условиями существования данной популяции (значительная площадь литорали, относительно высокий уровень прогрева воды).

Близкими показателями характеризуются старшевозрастные рыбы из популяций районов Слюдянки и Бол. Котов (прил.12), подвергающихся интенсивному воздействию промысла в течение длительного времени. При этом линейно-весовой рост рыб младших возрастов различен (прил. 12).

Полученные данные свидетельствуют о значительном воздействии антропогенных факторов на особенности роста черного байкальского хариуса, как через пресс вылова, так и опосредованно через воздействие на условия его обитания и в первую очередь на его кормовую базу. Наименьшим темпом роста характеризуется хариус, обитающий на участке литорали, к которой непосредственно примыкает Транссибирская магистраль, защитные дамбы которой в значительной мере изменяют условия обитания. На возрастной состав популяций черного байкальского хариуса в значительной мере воздействует интенсивный вылов. В этих районах отмечается небольшое число возрастных групп и наличие в популяции практически только неполовозрелых рыб (прил. 12). Половозрелые рыбы встречаются единично и представляют собой главным образом мигрантов из других менее облавливаемых участков озера. Как видно из приложения 12, в обоих районах возрастной состав популяций

состоит из 5 – 6 возрастных классов, при этом половозрелые рыбы составляют не более 10% численности выборок, хотя благодаря селективному изъятию ставными сетями их процент в выборках заведомо несколько завышен. Более благополучная ситуация констатируется в популяции хариуса из района м. Ухан, где отмечается большая доля половозрелых рыб. Вместе с тем, по сравнению с популяциями из Северного Байкала возрастной ряд здесь так же невелик (Матвеев, 2006, наши данные). И в этом районе известно усиление воздействия пресса вылова в последнее десятилетие. При длительном воздействии подобная ситуация может привести к измельчанию популяции аналогично имеющему место в Южном Байкале.

В ряде озерных водоемов, находящихся в верховьях крупных и средних притоков Байкала, имеются популяции черного байкальского хариуса, характеризующихся значительной степенью изолированности от материнского водоема. Исследованные нами в последние годы локальные популяции черного байкальского хариуса в горных озерах бассейна Байкала – озерах Кулинда в верхнем течении р. Кичеры и Балан-Тамур в верховьях р. Баргузин имеют высокую численность и характеризуются высоким темпом линейного и весового роста (прил. 12), превышающим таковой у рыб из исследованных байкальских популяций (Тугарина, 1981; наши данные). Такая ситуация объясняется прежде всего довольно высокими показателями развития кормовой базы. Средняя биомасса зообентоса в литорали оз. Кулинда составляет около 7 г/м^2 , а в оз. Балан-Тамур – 10 г/м^2 , помимо этого в данных озерах довольно высока численность рыбных жертв, которая составляет значительный процент рациона хариуса в возрасте старше четырех лет (в оз. Кулинда – песчаная широколобка, в оз. Балан-Тамур – обыкновенный гольян).

В ходе исследований водоемов верхней части Баргузинской долины была тщательно изучена популяция хариуса из оз. Амут. Сравнение

показателей линейно-весового роста хариусов из этого водоема и оз. Балан-Тамур показало заметно более низкие оценки первых.

Особи из оз. Амут запаздывают в росте по сравнению с хариусом оз. Балан-Тамур более чем на 1,5 года (Рис. 3). Например, длина пятилетних особей из первого озера составляет в среднем 251,1 мм, тогда как во втором хариус достигает таких размеров в возрасте трех - трех с половиной лет. Подобная же картина наблюдается и в отношении массы рыб (прил. 12). Столь разительные отличия в показателях роста хариусов из двух неподалеку расположенных популяций связаны с комплексом абиотических и биотических факторов. Озеро Амут расположено выше на 200 метров над уровнем моря. Такая разница высот в условиях высокогорья весьма существенна, поскольку заметно сокращается период открытой воды (период смены возрастных стадий амфибиотических насекомых и высокой активности воздушноназемных насекомых), на который приходится пик нагула хариусовых рыб.

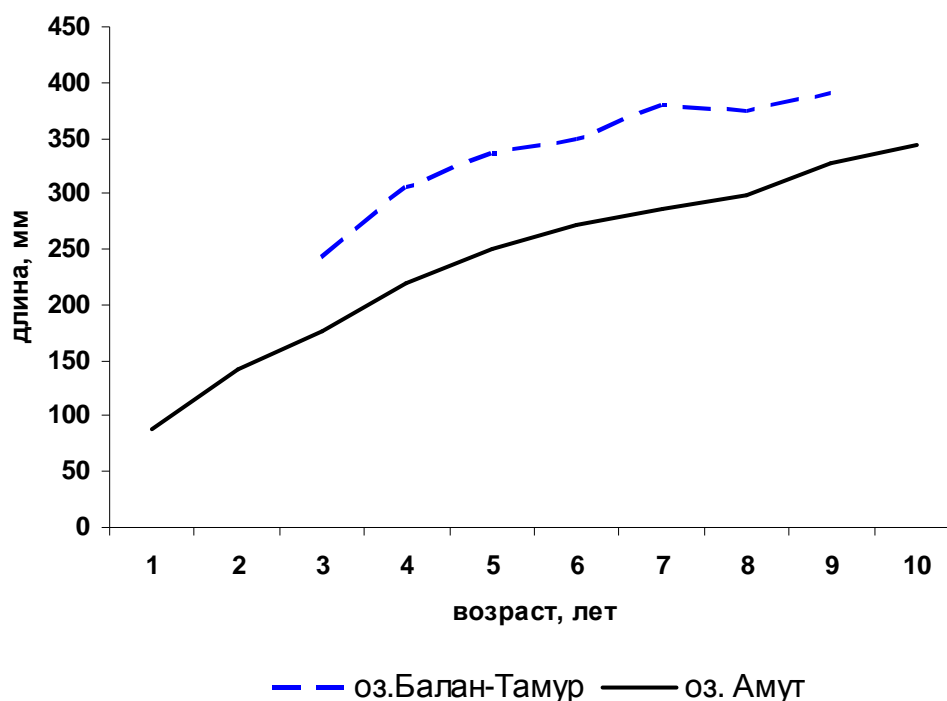


Рис. 3. Динамика роста линейных размеров черного байкальского хариуса из озер Амутской котловины (верховья р. Баргузин).

Существенную роль также играет и температурный режим вод (так в период исследований температура воды в оз. Балан-Тамур превышала 10°C , тогда как в оз. Амут составляла только $5-6^{\circ}\text{C}$), соответственно которому происходит развитие бентосных и планктонных организмов. На характеристики кормовой базы влияют и лимнические особенности сравниваемых водоемов. Озеро Амут имеет классический плотинно-моренный характер озерной ванны с основными глубинами более 25 - 30 м и слабовыраженной литоральной зоной, что препятствует развитию бентосных организмов. Напротив, в термокарстовом озере Балан-Тамур основные глубины не превышают 1-5 метров, для него характерна высокая степень развития макрозообентоса, организмы которого являются основной составляющей питания хариуса этого водоема.

Судя по данным С.В. Каницкого (1986), исследовавшего названные водоемы в первой половине 80-х гг., линейно – весовые показатели хариуса из еще более мелководного озера Чурикто, характеризующегося еще более высокими показателями биомассы зообентоса, превышают таковые у рыб из Балан-Тамура.

В бассейне Байкала известны также изолированные карликовые тугорослые популяции черного байкальского хариуса, населяющие мелкие высокогорные озера в верховьях притоков озера. Так, хариусы, обитающие в оз. Таркулик, лежащем на высоте около 1500 м в верховьях одноименной реки на западных склонах Баргузинского хребта, достигают в пятилетнем возрасте длины 180-200 мм., что соответствует показателям двух-трехгодовалых особей из оз. Байкал (Тугарина, Брянский 1979; Тугарина, 1981).

Еще одна карликовая популяция черного байкальского хариуса обитает в озере Гитара, расположенном у подножия горы Черского на высоте 1250 метров н.у.м. В возрасте 3+ длина рыб достигает в среднем 112,55 мм при массе 14,5 г. Максимальный зарегистрированный размер хариуса данного водоема в возрасте 6+ составляет 168 мм., при массе 49,9 г. Размеры

исследованных нами хариусов из байкальских популяций (м. Ухан, бухта Бол. Коты, Слюдянка) из соответствующих возрастных групп в два раза превышают линейные показатели рыб из оз. Гитара и более чем в пять раз массовые (прил. 12) (Рис. 4). Причиной столь низких темпов роста рыб являются пессимальные условия существования данной популяции. В каровом озере со

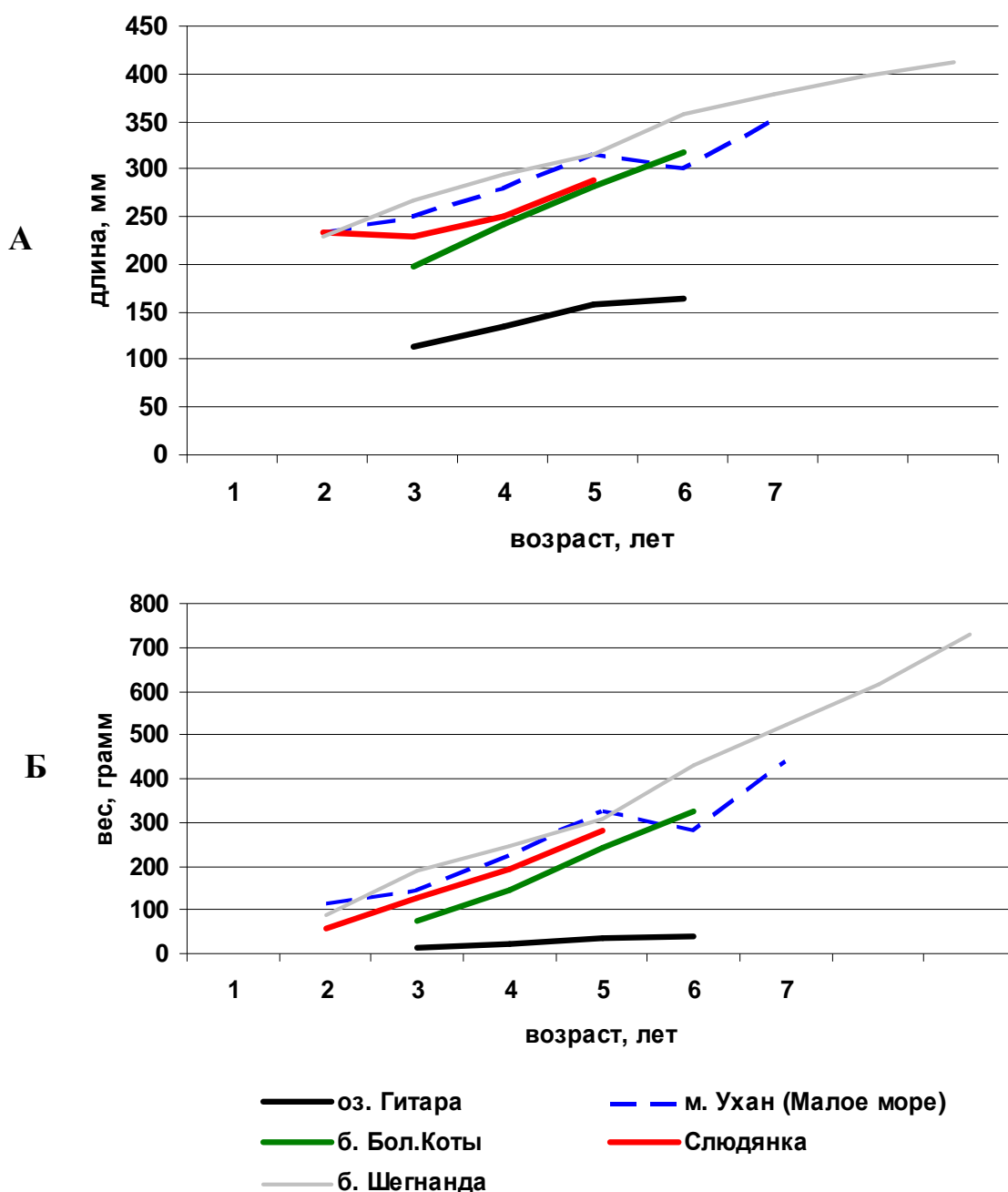


Рис. 4. Динамика роста длины (А) и массы (Б) черного байкальского хариуса из ряда локальных популяций оз. Байкал и из оз. Гитара.

слаборазвитой литоральной зоной, низкими температурами воды и крупноглыбовым грунтом весьма низки показатели кормовой базы рыб. Качественный состав бентоса весьма беден (в пробах обнаружены личинки двукрылых, поденок и веснянок), а его биомасса крайне мала: средние значения не превышают $0,5 \text{ г/м}^2$ (Самусенок, 1994).

Возрастной состав собственно байкальских популяций черного байкальского хариуса за последние десятилетия претерпел серьезные изменения, связанные с увеличением интенсивности вылова. В 60–70-е годы (Тугарина, 1981), предшествующие интенсивному освоению ряда районов, прилегающих к побережью озера и строительству БАМ, популяции хариуса имели наиболее широкую возрастную структуру; в них отмечались рыбы до 10–12-летнего возраста (Тугарина, 1981). В 80-е годы в северобайкальских локальных популяциях хариуса, наиболее доступных для вылова (северо-западное побережье, бухты Фролиха и Ширильды), отмечалось до шести – восьми возрастных групп и лишь вдоль северо-восточного побережья (район Баргузинского государственного заповедника) сохранялась возрастная структура популяций с небольшим количеством рыб 10–12-летнего возраста (Матвеев, 1993). Изменение экономической ситуации, усилившееся браконьерство и неучтенный вылов в районах наибольшей антропогенной нагрузки (Малое Море, юго-западное и северо-западное побережье) привели к еще большему уменьшению возрастного ряда в популяциях хариуса.

Популяции черного байкальского хариуса из оз. Амут насчитывают десять возрастных групп с преобладанием двух - семи-летних особей, восьми – десяти-летние особи встречаются единично. Возрастной состав популяций из горных озер Кулинда и Балан-Тамур включает 8–9 групп, с преобладанием в уловах рыб трех – шестилетнего возраста, численность которых примерно одинакова. Довольно многочисленными являются и рыбы старших возрастов, что свидетельствует о благополучном состоянии этих популяций, обусловленном удаленностью и труднодоступностью водоемов, а также

заповедным статусом территорий (озера Амутской группы располагаются на территории ГПЗ «Джергинский») (прил. 12).

В состав карликовой популяции хариуса оз. Гитара входят шесть возрастных групп, с преобладанием рыб трех – шестилетнего возраста.

Для всех исследованных популяций черного байкальского хариуса в различные сезоны года характерно соотношение полов, близкое к 1:1 (Тугарина, 1981, наши данные)

Белый байкальский хариус.

Белый байкальский хариус обладает одним из самых высоких показателей роста среди хариусовых рыб. Это обусловлено его обитанием на всех стадиях жизненного цикла в наиболее продуктивных участках озера Байкал – предустьевом участке р. Селенги и Селенгинском мелководье, заливе – соре Провал, Баргузинском и Чивыркуйском заливах, Дагарской губе. Рыбы, отмечающиеся в несвойственных для данной формы местообитаниях, характеризуются более низкими темпами роста. Так, имеющиеся литературные (Тугарина, 1981) и полученные нами данные свидетельствуют, что наиболее высоким темпом линейного и весового роста обладает белый байкальский хариус, нагуливающийся на Селенгинском мелководье и в заливе Провал. Рыбы, обитающие в этом районе, к пятилетнему возрасту достигают длины 350–400 мм и массы 500–780 г. (Тугарина, 1981). Меньшим темпом роста обладает белый байкальский хариус, нагуливающийся на мелководьях северной оконечности озера (Слюдянская и Дагарская губы). Здесь к пятилетнему возрасту рыбы достигают длины 300–370 мм и массы 300–400 г (Рис. 5) (прил. 13).

Наши данные по особенностям роста белого байкальского хариуса в современный период близки к приводимым П.Я. Тугариной (1981) за 60–70-е годы XX века, и несколько превышают их, однако ниже приводимых Световидовым (1934) для 20-х годов. Это, по-видимому, обусловлено

значительно большей ролью в его питании рыбной пищи, представленной в те годы преимущественно желтокрылкой.

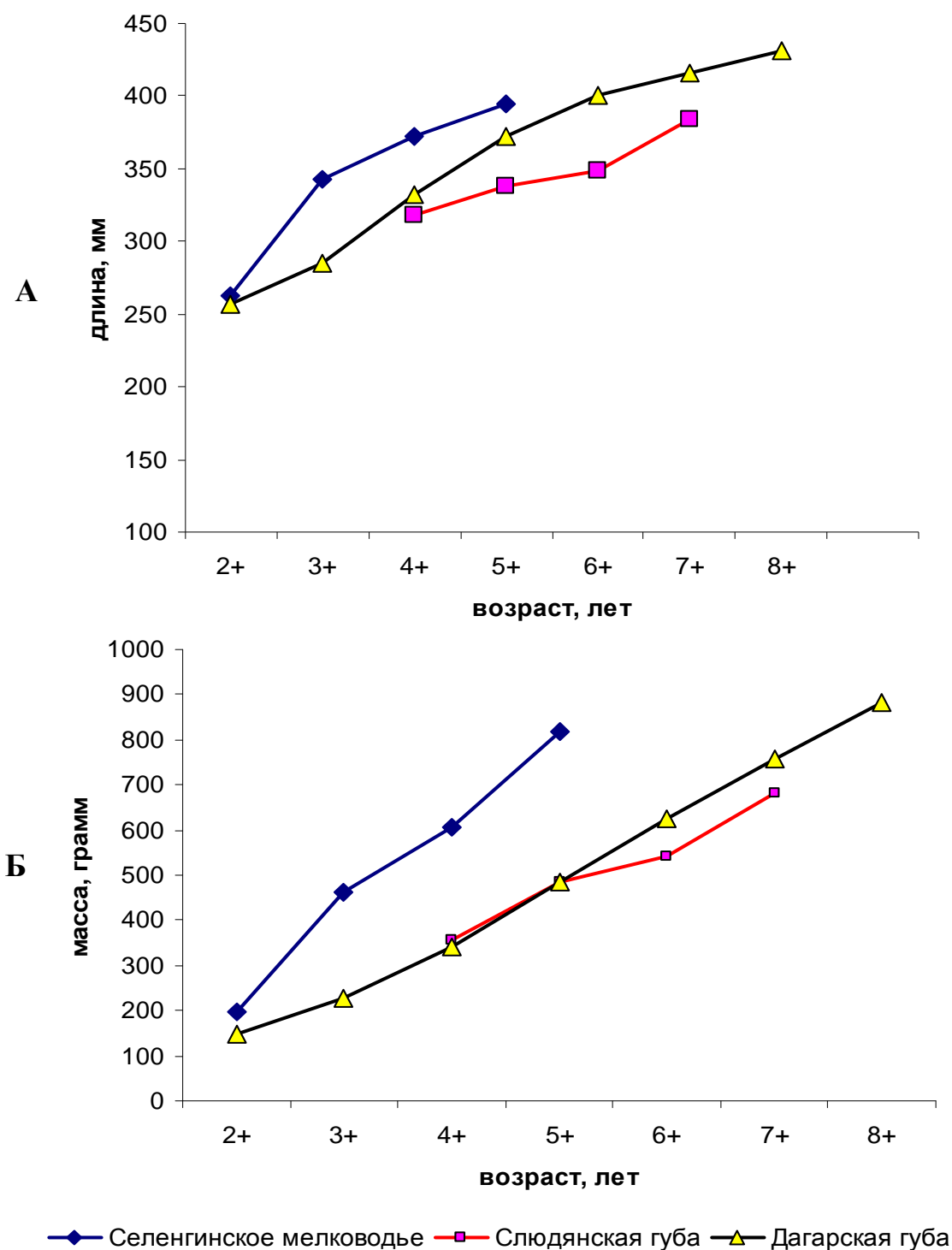


Рис. 5. Динамика линейного (А) и весового (Б) роста белого байкальского хариуса некоторых районов оз. Байкал.

Возрастная структура белого байкальского хариуса в большинстве участков его обитания включает от восьми до десяти возрастных групп, среди которых преобладающими чаще всего являются пяти – восьмилетние рыбы. Лишь на Селенгинском мелководье возрастная структура белого байкальского хариуса значительно проще. В этом районе отмечаются рыбы до шестилетнего возраста, а доминирующей группой в уловах являются пятилетние особи. По сравнению с 50–60-ми годами (Тугарина, 1981) возрастная структура белого байкальского хариуса практически не претерпела изменений.

Половая структура локальных группировок белого байкальского хариуса в различных участках оз. Байкал характеризовалась практически равным соотношением самцов и самок с лишь незначительными отклонениями в некоторых случаях.

Для представления полной картины специфики биологических особенностей хариусовых рыб в пределах БРЗ, нами были взяты литературные данные касающиеся ростовых характеристик косокольского хариуса, обитающего в оз. Хубсугул, в связи с отсутствием собственных материалов по данной форме хариуса.

Косокольский хариус

Косокольский хариус характеризуется низким темпом роста. К трем годам жизни самцы и самки хариуса оз. Хубсугул достигают длины 180-200 мм, к десяти годам - 350 мм. К 5-годовалому возрасту он достигает длины 230–250 мм и массы 120–180 г, к 10-годовалому – 330–350 мм и 260–310 г. В свое время С.Л. Перетолчин (1903) указывал максимальную длину хариуса 310 мм. Следовательно, за прошедшее столетие условия обитания хариуса в озере почти не изменились. Межгодовые изменения темпа линейного роста у четырехлетнего хариуса в пределах от 175 мм до 218 мм. Двенадцатилетняя самка, отловленная в 1986 г, была длиной 349 мм (Тугарина, 2002). Линейный рост хариуса, обитающего в разных районах Хубсугула, различается незначительно (Экология и ..., 1985).

Хариус оз. Хубсугул значительно уступает в темпе роста хариусу оз. Байкал (Табл. 7). Это свидетельствует о том, что условия обитания хариуса в оз. Хубсугул по сравнению с условиями в оз. Байкал сдвинуты в сторону экологического пессимума.

Таблица 7.

Средние показатели линейного роста косогольского и черного байкальского хариуса

водоемы	возраст							
	3	4	5	6	7	8	9	10
оз. Хубсугул данные Тугариной, 2002	200,4	227,4	250,2	268,6	281,4	296,4	306	324
р. Алагшар, приток оз. Хубсугул (Дашидорж, Демин 1972 год)	185	200	210	196	233	245		
оз. Байкал (Тугарина, 1958 г.)	258	282	311	359	380	425	455	
Наши данные, бухта Шегнанда (июнь 2002 г.)	260,8	312	334	358	385			

В соответствии с темпом линейного роста у хариуса оз. Хубсугул находится и весовой рост.

Возрастная структура в летний период нагуливающегося хариуса состоит в основном из десяти возрастных групп, преобладает при этом пяти, шести, семилетний хариус, Старшевозрастной хариус встречается крайне редко или единично (Тугарина 2002). Кроме старшевозрастного, в сетных уловах очень редко отмечался и трехлетний хариус (Тугарина 2002).

Байкалоленский хариус

Популяция байкалоленского хариуса, населяющая высокогорное озеро в верховьях р. Якчий имеет низкий темп роста и размеры, близкие к показателям рыб в карликовых популяциях байкалоленского хариуса, исследованного Ю.Е. Калашниковым (1978) в горных озерах бассейна Витима, и черного байкальского хариуса из озер в верховьях притоков Северного Байкала рр. Таркулик (Тугарина, 1981) и Куркулы (оз. Гитара) (Самусенок, 1994).

Наименьшими линейными и весовыми показателями обладает хариус из наиболее высокорасположенного верхнего озера каскада в верховьях р. Якчий Якчинское-1, характеризующегося комплексом наиболее пессимальных абиотических условий, низкими показателями кормовой базы и высокой плотностью рыб в нем. Максимальные размеры хариусов в этом озере не превышают 144 мм и 29 г в возрасте пяти лет. Рыбы из нижнего озера Якчинское-2 имеют большие линейные размеры и практически в два раза большую массу в соответствующих возрастных группах по сравнению с таковыми из верхнего озера, при этом их биологические показатели не выходят за пределы, отмеченные для карликовых популяций (прил. 14).

В озере Якчинское-1 в наших уловах встречались особи шести возрастных групп с преобладанием рыб в возрасте от одного до четырех лет, старшевозрастные особи встречались единично. В р. Илокалуй возрастной ряд немного уже (1+ - 5+), при численном перевесе в сторону трех-четырех-летних особей.

Сопоставив данные, полученные нами по росту карликовой популяции байкалоленского хариуса из бассейна оз. Байкал, с таковыми бассейна р. Витим, приводимыми Решетниковым, а также карликовой популяцией черного байкальского хариуса из оз. Гитара, можно констатировать, что наиболее тугорослыми являются хариусы оз. Якчинское – 1 (Табл. 8).

Хариус изученный в р. Илокалуй превосходит по своим ростовым показателям рыб карликовых популяций бассейнов оз. Байкал и р. Витим, но в свою очередь, уступает в росте хариусу из рек Баргузин, Тья и Верх. Ангара. Масса тела хариуса из р. Илокалуй (басс. р. Светлой) в одновозрастных группах в свою очередь практически в два раза превышала показатели рыб из оз. Якчинское-1, тем не менее, максимальные показатели пойманных здесь рыб не превышали в 5-летнем возрасте 200 мм и 100 г соответственно.

Рыбы из среднего и нижнего течения р. Светлой, просмотренные нами в уловах рыбаков-любителей, имели размеры, превышающие максимальные

Таблица 8.

Наблюденные линейно-весовые показатели хариусов из карликовых популяций бассейнов оз. Байкал и р. Витим

место и время лова	показатель	возраст, лет							
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
оз. Якчинское-1, июль 2004 г. (данные автора)	L sm, мм	$\frac{74,4 \pm 1,7}{63,0-86,0}$	$\frac{95,3 \pm 1,9}{88,0-109,0}$	$\frac{110,4 \pm 1,4}{101,0-116,0}$	$\frac{129,0 \pm 1,6}{120,0-136,0}$	$\frac{137,7 \pm 3,2}{134,0-144,0}$	164		
	Q, г	$\frac{3,3 \pm 0,2}{1,8-4,8}$	$\frac{7,1 \pm 0,4}{5,2-10,6}$	$\frac{11,4 \pm 0,5}{9-16,3}$	$\frac{18,1 \pm 0,5}{15-19,7}$	$\frac{25,6 \pm 1,7}{23,8-29,0}$	43,5		
	n	17	13	16	10	3	1		
карликовая форма р. Витим (Калашников, 1978)	L sm, мм	$\frac{52}{50-55}$		$\frac{132}{130-135}$	$\frac{151}{135-165}$	$\frac{163}{150-180}$	$\frac{172}{155-190}$	$\frac{187}{175-195}$	$\frac{202}{200-204}$
	Q, г			20	$\frac{27}{20-40}$	$\frac{35}{28-45}$	$\frac{42}{30-60}$	$\frac{54}{45-70}$	$\frac{73}{70-77}$
оз. Гитара июль 1991 г. (первичные данные предоставлены Самусенком В.П.)	L sm, мм			$\frac{112,55 \pm 3,6}{101-135}$	$\frac{134,25}{132-136,5}$	$\frac{157,5}{156-159}$	$\frac{163,16 \pm 1,3}{160,8-168}$		
	Q, г			$\frac{14,5 \pm 2,03}{7,95-27,2}$	$\frac{21,92}{21,48-2,35}$	$\frac{33,25}{31,8-34,7}$	$\frac{40,42 \pm 3,37}{29,6-49,9}$		
	n			11	2	2	5		

отмеченные для хариуса из р. Илокалуй. Это косвенно свидетельствует о более высоком темпе роста хариуса в этих участках нижней части бассейна р. Светлой.

Байкалоленский хариус из оз. Балан-Тамур и прилегающих участков реки Баргузин, а также из притока Баргузина Аллы характеризуются высокими линейно-весовыми показателями (прил. 14), сравнимыми с быстрорастущими популяциями этого подвида из верхнего течения р. Лены (Тугарина, Пронин, 1966; Калашников, 1978; данные автора) и черного байкальского хариуса (Тугарина, 1981; данные автора), достигая к пяти годам длины более 300 мм и массы 350 - 400 г. Рыбы из выборок, собранных в рр. Верх. Ангара и Тья, также имеют достаточно высокие размерно-весовые показатели, несколько уступая хариусам из баргузинских водоемов.

Популяции байкалоленского хариуса из водоемов верхнего течения р. Лены также характеризуются значительным диапазоном линейно-весовых характеристик. Низкий темп роста, ненамного превышающий таковой у карликовых популяций, описанных ранее (Калашников, 1978; Тугарина, Брянский 1979; Тугарина, 1981; Самусенок, 1994), имеет хариус из озер Огиендо, Джело, Девчаин и Леша (прил. 15). Лишь единичные особи хариуса из этих популяций достигают длины 200–240 мм и массы 130–150 г. Столь низкие биологические показатели обусловлены абиотическими характеристиками местообитания и определяемыми этим особенностями пищевой базы. Численность воздушноназемных насекомых – обычно основного компонента питания хариуса в летние месяцы – период интенсивного нагула, что связано характером окружающей растительности (оз. Огиендо, оз. Леша и оз. Девчаин). Более короткий период открытой воды определяет и меньшие возможности потребления пищевых компонентов вневодоемного происхождения. Небольшая площадь водоема также снижает вероятность попадания на нее крылатых насекомых. Оба последних абиотических показателя существенно влияют и на интенсивность развития и численность гидробионтов, входящих в число кормовых объектов хариуса

– организмов макрозообентоса и планктонных ракообразных. Усиливает эффект и межвидовая и внутривидовая конкуренция в связи с малой площадью озер и скудной кормовой базой. Столь же тугорослая популяция хариуса описана И.Б. Книжиным и соавторами из высокогорного озера Гусиное в верховьях притока р. Ангары Китоля, характеризующегося сходными лимническими и биотическими характеристиками (Книжин, Богданов, Васильева, 2006) (Рис. 6)

В остальных исследованных нами популяциях из водоемов ленского бассейна показатели роста хариуса более высоки. Это озера с заметно большей площадью водного зеркала, в которые впадают или из которых вытекают довольно крупные реки, что обеспечивает возможность нагула части популяции в речных условиях: Амудиса (басс. Конкудеры – Мамы -

Витима), Даватчан (басс. Чары - Олекмы), Амудиса (бассейн Калара - Витима), Нижнеолондинское и Читканда (басс. Хани - Олекмы). Различия в темпе роста между последними выборками незначительны (Рис. 7).

Следует отметить, что популяция хариуса в озере Читканда была практически уничтожена в период строительства БАМ, и лишь в последние 7-9 лет началось постепенное восстановление его численности. В 2000–2001 гг., когда численность рыб была невысока, отмечался наиболее высокий темп роста: отдельные экземпляры к пятилетнему возрасту достигали длины 300 мм и массы 350 г (Матвеев, 2006). В последние годы, по мере роста плотности популяции, темп роста несколько снизился. Это наблюдение вновь доказывает положение о том, что обеспеченность пищей является одним из основных факторов, ограничивающих рост хариуса в горных водоемах.

Наиболее высоким темпом роста из изученных нами популяций в бассейне Лены характеризуется хариус оз. Бол. Намаракит. По линейно-весовым показателям он лишь незначительно уступает наиболее быстро растущим байкалоленским хариусам бассейнов рек Баргузин и Витим (Матвеев и др., 2006б, в). Такая ситуация обусловлена высокой

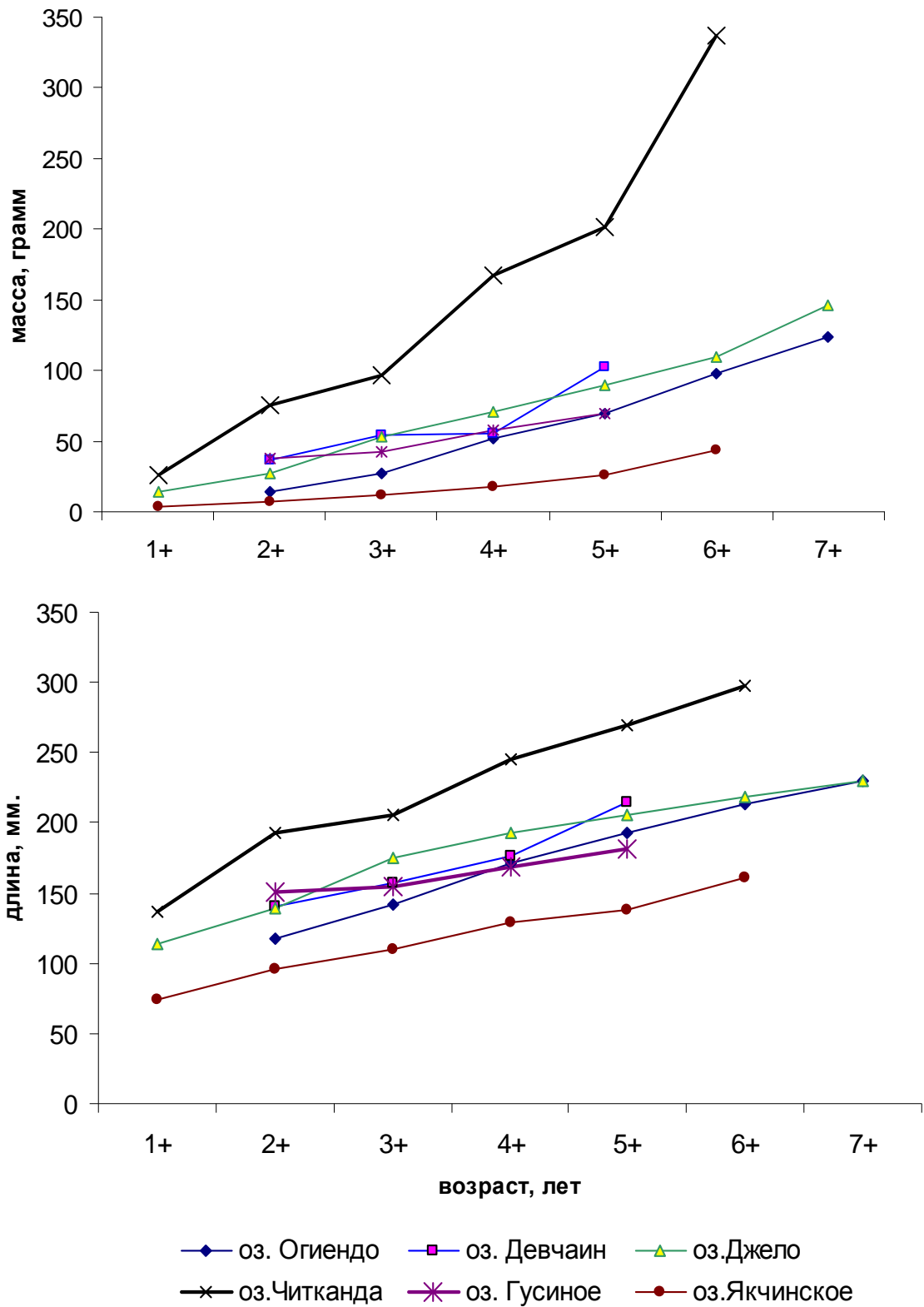


Рис. 6. Сравнительная характеристика изменения линейно-весовых показателей хариусов из разных популяций ленского и байкало-ангарского бассейнов.

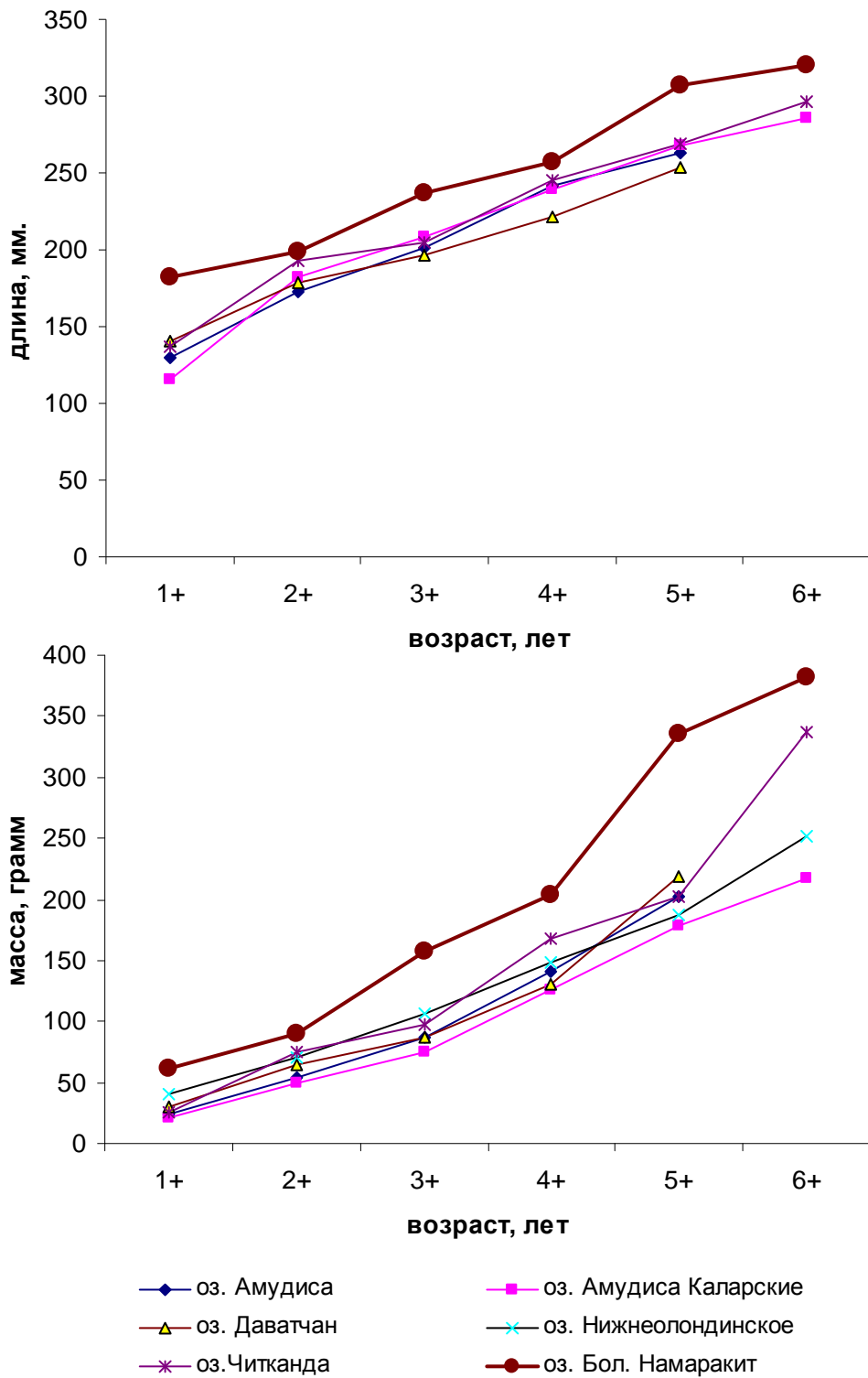


Рис.7. Динамика изменения с возрастом линейных размеров (А) и массы тела (Б) байкалоленского хариуса из некоторых озер бассейна р. Лены в пределах Байкальской горной страны.

продуктивностью зообентоса в озере (биомасса зообентоса в литоральной зоне озера составляет $4,6 \text{ г/м}^2$), а также включением в рацион старшевозрастных особей молоди рыб (в качестве жертв выступает преимущественно молодь окуня). Кроме того, озеро в современный период практически не подвержено воздействию промысла, что способствует увеличению численности рыб старших возрастов.

В результате проводимых нами исследований была выявлена закономерность увеличения интенсивности роста от расположения водоема. Подобная закономерность отмечается для хариусов, обитающих в водотоках бассейна верхнего течения р. Лены (в бассейне Байкала такая ситуация наблюдалась нами в системе Илокалуй - Светлая). Самый низкий темп роста имеют рыбы, обитающие в верхнем течении рек, характеризующихся низкими температурами воды и низкой численностью бентоса. Со снижением скорости течения рек и увеличением прогрева их вод в среднем и нижнем течении растет уровень развития кормовой базы, что в итоге влечет увеличение интенсивности роста рыб. Наиболее высокий темп роста хариуса в бассейне верхнего течения р. Лены был отмечен в р. Чара (Тугарина, Пронин, 1966). Немного уступают им в темпах роста рыбы, отловленные нами в р. Чая (Табл. 9).

Среди выборок байкалоленского хариуса из бассейна Байкала, отобранных в речных условиях (рр. Тыя, Верх. Ангара, Илокалуй, Баргузин) заметно выделяются показатели последних. Ситуация, вероятно, объясняется обитанием рыб в непосредственной близости от расположенных выше мелководных озер и речных разливов с довольно высокой температурой воды и обилием амфибиотических и наземновоздушных насекомых и организмов зообентоса, выносимых речными водами.

Полученные нами в августе 2005 г. линейно-весовые характеристики рыб из верхнего течения р. Куанда несколько ниже данных, приведенных П.Я. Тугариной и Н.М. Прониным (1966) (табл. 9) и вполне сравнимы с

Таблица 9.

Наблюденные средние линейно-весовые показатели байкалоленского хариуса из некоторых водоемов бассейнов верхнего течения р. Лены и оз. Байкал

место и дата лова	Показатели	Возраст, лет							
		1	2	3	4	5	6	7	8
р. Калар (данные автора, август 2002 г.)	L, см	115	180	202	236	-	-	-	-
	Q, г	15	67	96	167	-	-	-	-
	n	1	6	10	8	-	-	-	-
р. Куанда (данные автора, август 2005 г.)	L, см	-	182	208	248	-	-	-	-
	Q, г	-	61,5	90	152	-	-	-	-
	n	-	4	26	5	-	-	-	-
р. Тья , (данные автора, август 2005 г.)	L, см	142	184	223	273	292	-	-	-
	Q, г	28	74	115	169	252	-	-	-
	n	3	5	7	4	1	-	-	-
р. Чая (данные автора, сентябрь, 2007 г.)	L, см	139	190	222	248	280	-	-	-
	Q, г	25	72	114	163	228	-	-	-
	n	12	12	12	8	5	-	-	-
р. Баргузин, октябрь 2005 г. (данные автора)	L, см	-	-	268	280	309	327	-	-
	Q, г	-	-	242	291	396	519	-	-
	n	-	-	7	13	13	2	-	-
р. Илокалуй, август, 2005 г. (данные автора)	L, см	142	155	185	196				
	Q, г	25	40	65	83				
	n	1	4	9	2	2			
р. Верх. Ангара (данные автора, август 2006 г.)	L, см	-	171	227	-	-	-	-	-
	Q, г	-	48	113	-	-	-	-	-
	n	-	7	1	-	-	-	-	-
р. Куанда (Тугарина, Пронин, 1966)	L, см	132	187	222	268	295	320	343	-
	Q, г	-	-	98	179	235	297	-	-
	n	4	3	10	38	9	6	2	-
р. Чара (Тугарина, Пронин, 1966)	L, см	-	198	232	289	313	326	-	-
	Q, г	-	85	141	253	275	320	-	-
	n	-	26	37	9	3	1	-	-
р. Витим (Калашников, 1978)	L, см	59	156	192	235	256	285	302	-
	Q, г	2	42	75	138	184	255	329	-
	n	74	10	87	187	130	52	10	-
р. Лабазный и протока Оронская (Матвеев и др., 2006а)	L, см	-	-	201	249	281	293	308	333
	Q, г	-	-	83	179	248	285	336	416
	n	-	-	1	8	6	4	1	1

показателями хариуса из среднего течения р. Витим в районе Витимского заповедника (Матвеев и др., 2006а).

Сравнение полученных нами данных по динамике роста черного байкальского и байкалоленского хариусов из района их симпатрического

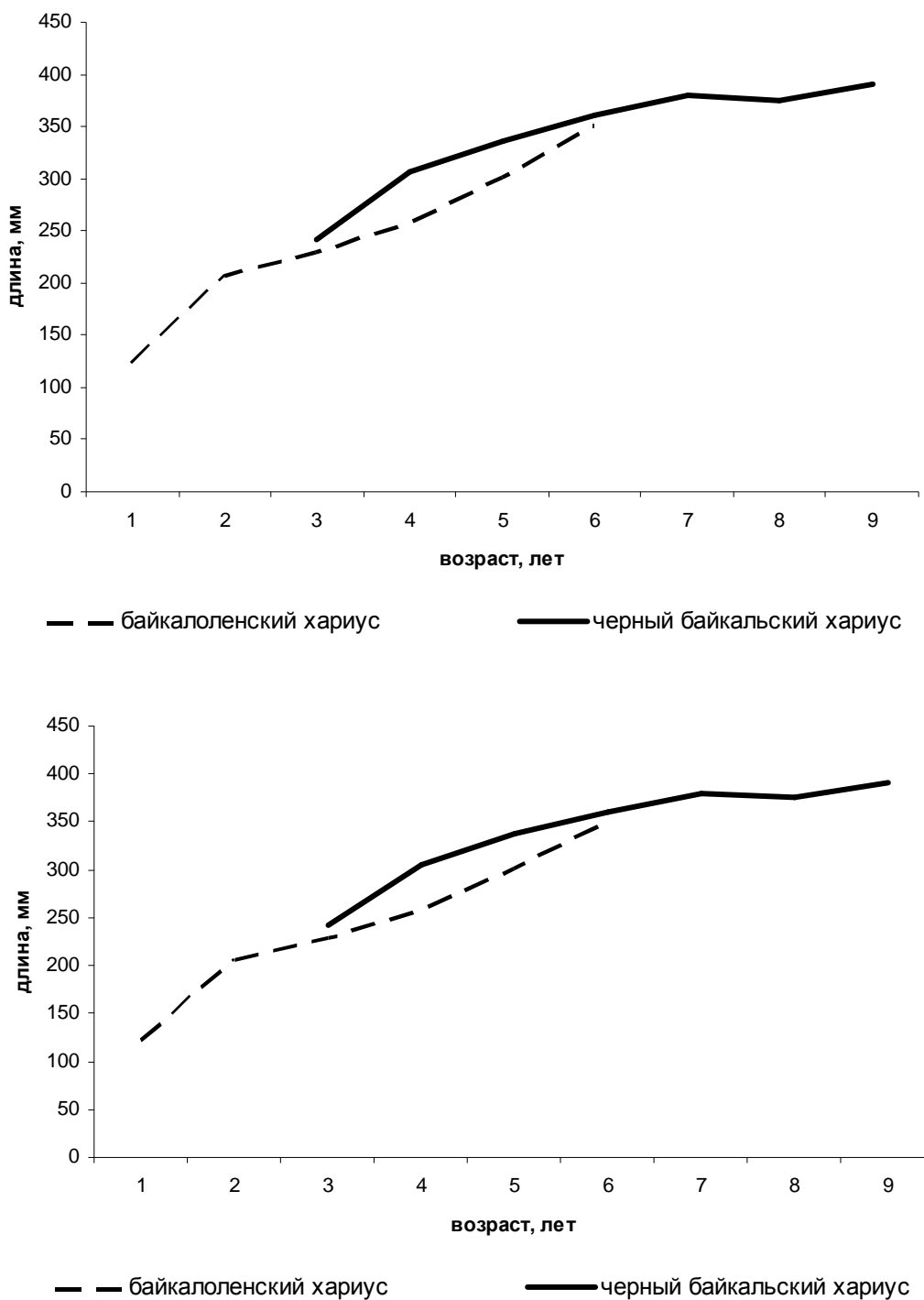


Рис. 8. Динамика изменения с возрастом линейных (А) и весовых (Б) показателей черного байкальского и байкалоленского хариуса из оз. Балан-Тамур и прилегающих участков р. Баргузин.

обитания в оз. Балан-Тамур и прилежащих участках р. Баргузин, показывает, что динамика роста длины и массы первого заметно выше (Рис. 8).

Это объясняется их биотопическим распределением в районе исследования: в то время как черный байкальский хариус нагуливается в пределах самого озера, потребляя избыточные в летний период амфибиотических насекомых на различных стадиях развития (в основном хирономид), подавляющая часть байкалоленских придерживается основного русла реки несколько ниже озера, питаясь личинками ручейников и выносимыми из озера субимагинальными стадиями хирономид.

Возрастная структура исследованных популяций байкалоленского хариуса в бассейне оз. Байкал и верхнего течения р. Лены характеризуется наличием 7–8 возрастных групп, что характерно для большинства исследованных ранее популяций этого подвида (Карантонис, Кириллов, Мухомедиаров, 1956; Тугарина, Пронин, 1966; Калашников, 1978). Довольно редко наблюдаются популяции с более разнообразной возрастной структурой. Так, в удаленном труднодоступном озере Озерный-4 в бассейне Конкудеры – Мамы уловы состояли из особей девяти возрастных групп с практически равным распределением числа рыб в возрастных группах (Вокин, Седых, Сатдарова, 2007). В популяциях из которых имеет место интенсивное изъятие хариуса (Читканда, Нижнеолондинское), а также карликовых популяциях, отмечается значительное преобладание рыб младших возрастных групп (1+ – 3+), в то время как в менее облавливаемых водоемах (Даватчан, Амудиса Каларские, Девчаин, Амудиса) отмечается заметное увеличение доли рыб старших возрастных групп (4+ – 6+).

В большинстве популяций байкалоленского хариуса, изученных нами, соотношение полов близко 1:1 с незначительным преобладанием самцов. В плотнонаселенной популяции из оз. Леша, характеризующейся, видимо, значительной степенью изолированности, наблюдается стойкое смещение соотношения в сторону самцов: 1,5-1,7:1.

5.2. Созревание и плодовитость. Особенности размножения.

Среди изученных нами популяций хариусов встречаются как длинно- и среднецикловые, так и короткоцикловые. Ряд популяций состоит из карликовых и тугорастущих рыб, характеризующихся сравнительной короткоцикловостью. Как известно, для рыб из таких популяций, находящихся в пессимальных условиях существования, одним из приспособлений к подобным условиям обитания являются наиболее ранние сроки полового созревания. Как правило, для них характерны также низкая плодовитость и пропускание нерестового сезона. Сроки и особенности размножения в значительной мере зависят от климатических особенностей и высоты водоема над уровнем моря, определяющих прогревание воды до температур, оптимальных для нереста.

Черный байкальский хариус

В большинстве локальных популяций массовое созревание черного байкальского хариуса отмечается в пятигодовалом возрасте. В популяциях, размножающихся в притоках Южного Байкала, массовое созревание наступает на год раньше, в четырехгодовалом возрасте. Сходные сроки созревания отмечались у черного байкальского хариуса и другими исследователями (Световидов, 1934, 1936; Тугарина, 1958, 1961, 1981). Вместе с тем, уже с конца 80-х годов в ряде популяций, подверженных наиболее интенсивному воздействию промысла, до 10–15% особей созревают в более раннем возрасте (4 года). Снижение возраста наступления половозрелости характерно также и для рыб из водоемов с более жесткими условиями существования (оз. Гитара): в них часть особей созревает уже к 3 годам.

Плодовитость впервые созревающих хариусов обычно колеблется в пределах 1–3 тыс. икринок, увеличиваясь у повторно нерестующих рыб в 1,5–2 раза. У наиболее крупных рыб в возрасте 8–10 лет плодовитость достигает 7,7–8,3 тыс. икринок. Средняя для всех возрастов плодовитость в локальных популяциях обычно не превышает 4 тыс. икринок.

Черный байкальский хариус из южных притоков Байкала, характеризующийся, как отмечалось выше, низким темпом роста и ранним созреванием, имеет низкие показатели АИП у впервые созревающих рыб, составляющие в среднем 1200–1600 икринок. Максимальная плодовитость рыб из этих популяций не превышает 4800 икринок (Тугарина, 1958, 1981). А.Н. Матвеевым и В.П. Самусенком отмечается увеличение с возрастом абсолютной индивидуальной плодовитости в популяциях оз. Байкал от 1600 до 16000 икринок. Максимальное значение АИП других популяций не превышает 8000 икринок (Матвеев, Самусенок, 2007). В изученной нами популяции из р. Фролиха значение АИП варьирует от 2230 до 8430 икринок, что превосходит значения из популяций южного Байкала. Плодовитость хариуса в горных водоемах бассейна оз. Байкал значительно ниже. К примеру, в оз. Амут показатели абсолютной индивидуальной плодовитости практически втрое ниже таковых у рыб, нерестящихся в р. Фролиха (Табл. 10).

Относительная плодовитость черного байкальского хариуса в Байкале с возрастом незначительно увеличивается, достигая максимальных значений у повторно нерестующих рыб. У рыб девяти – десятигодовалого возраста этот показатель несколько уменьшается. Средние значения ОИП находятся в пределах от 7,4 до 8,7. (Матвеев, 2006)

Сроки захода на нерест и размножения черного байкальского хариуса довольно растянуты и составляют от 30 до 40 дней. Наиболее ранний нерест отмечается в притоках южной части Байкала, где он начинается с середины апреля и заканчивается к концу мая. В северной части озера нерест отмечается позднее: в р. Фролиха с 1 мая по 10–15 июня, в рр. Кабанья, Шегнанда, Ширильды, Урбикан и ряде других с 10–15 мая по 15 июня (Матвеев, 2006). В оз. Балан-Тамур начало нереста отмечается в первых числах июня, а его пик приходится на 15–20 июня.

Для оз. Амут С.В. Каницкий указывал еще более поздние сроки – начало – середина июля (Каницкий, 1986). По нашим наблюдениям, к началу

III декады июня 2007 года хариус в оз. Амут практически отнерестился, большинство самок были текучими (более 65%). Возможно, причиной тому явилась теплая зима и ранняя весна, результатом чего явилось ранее освобождение озера ото льда. Линейно-весовые показатели впервые нерестящихся самок из оз. Амут очень заметно уступают характеристикам самок из других популяций черного байкальского хариуса. При этом значения относительной индивидуальной плодовитости хариуса из оз. Амут у большинства особей в шестигодовом возрасте превосходят таковые у хариусов, нерестящихся в р. Фролиха.

В озерах Балан-Тамур, Амут и прилежащих участках р. Баргузин нерест начинается с формирования нерестовых стад. Как правило, отдельные нерестовые группы черного байкальского хариуса не превышают 50 особей. Соотношение нерестующих самок и самцов в нерестовых стадах в оз. Балан-Тамур составляет 1:1, в оз. Амут – 1:1,7. В верховьях реки Баргузин имеется ряд участков, которым отдает предпочтение хариус. Значительных нерестовых миграций хариус в пределах данного района не совершает. Однако в основном русле реки на нерест остается незначительная часть популяции хариуса, о чем свидетельствует снижение уловов черного байкальского хариуса в русле. Основная масса черного байкальского хариуса осуществляет нерест непосредственно в пределах озер: в озере Амут нерестилищами являются восточный западный участок озера с глубинами не превышающими 10 метров и моренные гряды с галечными и песчано-галечными грунтами.

В озере Балан-Тамур нерестилища располагаются в районе впадения протоки соединяющей с ним озеро Чурикто и реки Баргузин, на мелководных участках озера, а также непосредственно в русле р. Баргузин, несколько ниже озера на глубинах 0,3–1,5 м.

Нерест хариуса также отмечен в районе слияния протоков из озер Амут и Якондыкон.

Таблица 10.

Средние биологические показатели, абсолютная индивидуальная (АИП), относительная индивидуальная (ОИП) плодовитость и гонадо-соматический индекс (ГСИ) черного байкальского хариуса из некоторых локальных популяций оз. Байкал и его бассейна

Водоем	Показатели	Возраст					
		4	5	6	7	8	9
р. Фролиха	<u>Lsm, мм</u>	<u>304±9,8</u>	<u>314±13,0</u>	<u>345±11,6</u>	<u>376±8,4</u>		
	Q, г	290±7,9	340±14,1	471±13,0	580±14,8		
	АИП, шт	<u>2814±260</u> 2320-3680	<u>4030±308</u> 3944-4118	<u>4510±143</u> 4300-4700	<u>4914±365</u> 4500-8340		
	ОИП, шт/г	<u>8,2±0,3</u> 7,3-9,7	<u>8,6±0,1</u> 8,4-8,7	<u>8,6±0,2</u> 7,4-8,1	<u>10,1±0,4</u> 8,0-12,2		
	ГСИ						
	n	8	4	4	6		
оз. Балан-Тамур	<u>Lsm, мм</u>		<u>314,5±5,8</u>	<u>344,9±4,4</u>	<u>357,0±3,9</u>	<u>374,2±4,6</u>	<u>384,0</u>
	Q, г		348,0±18,5	492,3±5,7	554,6±7,9	624,3±13,9	699,0
	АИП, шт		<u>2838,5±86,4</u> 2637-3007	<u>4033,6±168,2</u> 3103-4672	<u>4447,3±162,1</u> 3754-5680	<u>4478,2±267,2</u> 3175-4892	<u>4579,0</u> 4427-4731
	ОИП, шт/г		<u>8,2±0,5</u> 6,8-9,1	<u>8,2±0,4</u> 6,0-9,9	<u>8,0±0,3</u> 7,1-10,1	<u>7,2±0,4</u> 5,3-8,5	<u>6,5</u> 6,2-6,8
	ГСИ		<u>9,2±0,6</u> 7,3-10,4	<u>9,3±0,4</u> 6,5-10,3	<u>9,7±0,3</u> 8,5-12,0	<u>8,2±0,5</u> 5,6-9,1	<u>8,3</u> 7,0-9,7
	n		4	9	11	6	2
оз. Амут	<u>Lsm, мм</u>		<u>243,5±1,23</u>	<u>264±10,1</u>			
	Q, г		161±2,13	203,75±9,2			
	АИП, шт		<u>1375±6,3</u> 1170 -1557	<u>1484±6,32</u> 1232 -1867			
	ОИП, шт/г		<u>6,72±6,78</u> 5,91 -8,15	<u>9,38±0,63</u> 8,5 -11,25			
	ГСИ		<u>14,89±0,32</u> 14,09-15,66	<u>12,85±0,93</u> 11,11-15,18			
	n		8	10			

Эмбриональный период, включающий 9 этапов, у черного байкальского хариуса длится в течение 23 суток. При длине 16,3 мм и возрасте 23 суток питание зародыша становится смешанным (экзогенно-эндогенным). Рот становится конечным, на челюстях появляются зачатки зубов. Личинка становится способной к активному захвату пищи извне. Переход личинки на полное экзогенное питание происходит при длине 18 мм в возрасте 26 суток (Соин, 1963).

Белый байкальский хариус.

Созревание белого байкальского хариуса наблюдается начиная с пяти лет, однако к этому возрасту созревает лишь часть рыб (не более 15–20%). Большинство созревают в шести-семигодовалом возрасте при достижении длины 360–400 мм и массы 500–600 г. (Тугарина, 1981; Матвеев, Самусенок, 2007).

Белый байкальский хариус имеет одни из наиболее высоких показателей абсолютной индивидуальной плодовитости среди хариусовых рыб. У впервые созревающих рыб, размножающихся в притоке Селенги р. Хилок, в 50-е годы XX века в пятигодовалом возрасте этот показатель в среднем составлял 10443 икринки, а у девятигодовалых 20709 икринок. В 70-е годы было отмечено снижение АИП в 1,5–2 раза (Тугарина, 1981).

Относительная индивидуальная плодовитость белого байкальского хариуса имеет наибольшие значения у впервые нерестующих рыб и составляет в среднем 14,1 шт/г. У повторно нерестующих рыб этот показатель уменьшается с возрастом до 12,6 шт/г у рыб в восьмигодовалом возрасте (Тугарина, 1981).

П.Я. Тугарина (1954, 1956, 1958, 1981) отмечает два срока захода белого байкальского хариуса для размножения в р. Селенгу: осенний и весенний. Осенний ход начинается в конце августа и продолжается до декабря. Рыбы осеннего хода зимуют в реке и весной используют наиболее высоко расположенные нерестилища, как в самой Селенге, так и в ее

притоках Хилке, Джиде и Чикое. Весенний ход начинается в конце марта и продолжается до середины апреля. Рыбы весеннего хода используют для нереста нижние участки р. Селенги от с. Колесово до с. Татаурово.

Байкалоленский хариус

В популяциях карликового и тугорастущего байкалоленского хариуса из бассейна р. Верх. Ангара (озера Якчинское-1 и -2, р. Илокалуй) единичные особи созревают в трехгодовалом возрасте. Массовое созревание в этих водоемах отмечается в четырехгодовалом возрасте. У части рыб в возрасте 4–5 лет в конце лета в полости тела имеются остаточные резорбирующиеся икринки, а развития икры новой генерации не наблюдается, что указывает на пропуск будущего нерестового сезона. По-видимому, лишь небольшая часть рыб в этих популяциях нерестится ежегодно.

В бассейне верхнего течения р. Лены созревание части особей (от 8 до 45%) байкалоленского хариуса также отмечается в трехгодовалом возрасте. Остальная часть созревает на год позже.

В бассейне р. Баргузин половое созревание у рыб этой формы хариуса отмечается не ранее четырехгодовалого возраста. Рыбы, пропускающие нерест, здесь не отмечены. Абсолютная плодовитость байкалоленского хариуса в водоемах верхней части бассейна Баргузина в среднем составляет 3063 (1260–5166) икринок. Средняя относительная плодовитость равна 10,6 шт./г., при среднем диаметре икринок 2,11 мм.

Плодовитость байкалоленского хариуса в бассейне Витима (Калашников, 1978) и ряде других притоков р. Лены (Тугарина, Пронин, 1966; Кириллов, 1972) невысока и изменяется от 1500 икринок в возрасте четырех лет до 8800 икринок в 9-годовалом возрасте. У хариусов в истоке реки Чары в 1964 году Тугариной и Прониным отмечалась плодовитость в пределах от 1480 до 5020 икринок (Тугарина, Пронин, 1966). У хариуса из р. Витим в районе оз. Орон плодовитость четырехгодовалых самок была равна 2706 икринок, а шестигодовалых – 4242 икринки. Диаметр зрелых икринок в

среднем составил 2,6 мм. Гонадосоматический индекс у хариуса из р. Сыгыкты непосредственно перед нерестом в среднем составлял для самцов 1,5, для самок 16,1 (Матвеев и др., 2006а) в озере Огиендо соответственно 1,19 и 11,12; для хариуса из озера Нижнеолондинское – 1,08 и 10,5. Абсолютная плодовитость хариуса из оз. Нижнеолондинское в 2007 г. составляла от 438 до 1679 икринок (табл. 11). Средняя относительная плодовитость трех- и четырехгодовалых самок имела практически равные значения.

Таблица 11.

Абсолютная индивидуальная (АИП), относительная индивидуальная (ОИП) плодовитость и гонадо-соматический индекс (ГСИ) байкалоленского хариуса из водоемов бассейна р. Лены

водоем	показатели	Возраст				
		2	3	4	5	6
оз. Огиендо	<u>Lsm</u> , мм		<u>144</u>	<u>163,7±2,5</u>	<u>193,5±4,0</u>	<u>201</u>
	Q, г		35	46,5±2,5	69,3±3,6	88
	АИП, шт		247	<u>356±42</u> 325-478	<u>528±99</u> 295-696	<u>596</u> 568-623
	ОИП, шт/г		7,1	<u>7,7±0,8</u> 6,2-9,5	<u>7,5±1,1</u> 4,8-9,9	6,9
	ГСИ		10,1	<u>11,3±0,92</u> 9,16-13,16	<u>11,74±1,17</u> 9,7-14,96	<u>10,07</u> 8,53-11,61
	n		1	4	4	2
оз. Нижнеолондинское	<u>Lsm</u> , мм		<u>191,36±1,27</u>	<u>216±2,1</u>		
	Q, г		64,95±0,17	106±3,2		
	АИП, шт		<u>900±7,23</u> 438-1679	<u>1461,2±8,2</u> 1166-1673		
	ОИП, шт/г		<u>13,53±0,74</u> 9,32-19,51	<u>13,75±0,34</u> 12,54-14,6		
	ГСИ		<u>9,97±0,52</u> 6,31-15,05	<u>12,87±0,51</u> 11,82-14,59		
	n		22	5		
р. Чая *	<u>Lsm</u> , мм	<u>188±11,2</u>	<u>222,67±16,3</u>	<u>251</u>	<u>272</u>	
	Q, г	70,5±6,14	116,67±13,2	165	227	
	АИП, шт	<u>1294±11,3</u> 755 -1770	<u>1824±8,7</u> 1435-2146	2927	3456	
	n	6	3	1	1	

* - относительная индивидуальная плодовитость не подсчитывалась.

Абсолютная плодовитость тугорослых популяций байкалоленского хариуса значительно ниже. У 11 исследованных самок байкалоленского хариуса из оз. Огиендо она увеличивалась с возрастом от 247 до 696 икринок

(табл. 11). Средний диаметр икринок с возрастом увеличивался от 2,7 мм у трехлетних самок до 2,9 мм у шестилетних.

У хариусов из нижнего течения р. Чая, показатели абсолютной плодовитости превосходят таковые у рыб из оз. Огиендо и Нижнеолондинское (табл. 11) и приближаются к рыбам из Витима и Чары. К концу периода открытой воды гонады хариуса достигают III-IV стадии половозрелости, что позволяет достоверно оценить абсолютную индивидуальную плодовитость самок. Гонадо-соматический индекс к этому моменту в среднем составляет у самок – 4,75, у самцов – 1,33.

В бассейне Байкала наиболее ранние сроки нереста отмечены в 1995 г. в рр. Алла, Гарга и Баргузин в районе впадения в него р. Ковыли, где к 8–10 июня нерест уже практически закончился (Матвеев и др., 2006б). В 2006 г. выше по течению Баргузина близ оз. Балан-Тамур нерест хариуса закончился к середине III декады июня.

Сроки нереста черного байкальского и байкалоленского хариуса, обитающих симпатрично в верхней части бассейна р. Баргузин, совпадают, что, видимо, влечет за собой возможность возникновения гибридов. В 2007 году в ходе исследований в данном районе нами отмечены несколько особей, сочетающих в своем фенотипе признаки как одной, так и другой формы.

В сроки с III декады июня до конца I декады июля, вероятно, происходит размножение байкалоленского хариуса в горных озерах в верховьях кл. Якчий (их вскрытие ото льда начинается в последних числах июня), в верховьях р. Илокалуй и ряде горных озер в бассейне верхнего течения р. Лены. Для системы реки Чары (бассейн р. Лены) указывается срок нереста с 20 по 25 мая (Тугарина, Пронин, 1966), в те же сроки нерестуют и хариусы в р. Чая (бассейн Лены). В оз. Огиендо нерест хариуса приходится на III декаду июня – I декаду июля.

В речных условиях нерестилища байкалоленского хариуса располагаются на участках с галечными и песчано-галечными грунтами на глубинах от 0,3–0,5 м и более. В р. Баргузин многочисленные участки,

пригодные для нереста хариуса, отмечаются практически на всем протяжении русла на территории Джергинского заповедника (Матвеев и др., 2006б). Большая часть байкалоленского хариуса для нереста поднимается из крупных рек в их притоки.

В озерных условиях нерестилища хариуса приурочены обычно к местам впадения в озера ручьев и ключей, а также к истоковым участкам вытекающих из озер рек. В озерных популяциях с высокой плотностью нерест может происходить и на удалении от притоков. Как правило, это участки дна с каменисто-галечными грунтами. Озерный нерест байкалоленского хариуса имеет место в озерах бассейна верхнего течения р. Лены, не имеющих крупных притоков (Огиендо, Падоринское, Леша и др.). В ряде озер (Даватчан, Камканда и др.) одна часть популяции нерестится в речных условиях, а другая в озерных.

Соотношение самок и самцов в нерестовых стадах байкалоленского хариуса во всех нами изученных популяциях приближается к 1:1.

Из приведенных выше данных можно констатировать прямую зависимость плодовитости от условий обитания. Чем жестче условия обитания, тем ниже абсолютная плодовитость рыб.

Косогольский хариус созревает в четырех-, в массе в пятигодовалом возрасте. Крайне редко половозрелые рыбы отмечаются в трехгодовалом возрасте. Нерестовые стада хариуса в реках, впадающих в оз. Хубсугул, состоят из года в год из шести возрастных групп. Основу нерестового стада составляют хариусы в возрасте 5–6 лет. Особенностью полового состава нерестового стада является преобладание самцов во всех возрастных группах. Самок наиболее старших возрастных групп в нерестовых стадах не наблюдается.

Плодовитость впервые нерестующих самок косогольского хариуса обычно чуть более 1000 икринок. С возрастом плодовитость самок возрастает: у семигодовалых рыб она достигает 3000–3600 икринок.

Плодовитость самок из разных популяций, приуроченных к определенным местам размножения и обитания, различается. Относительная плодовитость также различается, общей тенденцией является возрастание относительной плодовитости до 6-летнего возраста. У семилетних самок относительная плодовитость снижается. Средний диаметр зрелых икринок составляет не более 2,3-2,5 мм (Экология и....., 1985). Размеры продуцируемых самками икринок с возрастом также увеличиваются.

Нерест косоногого хариуса значительно растянут по времени, по срокам и местам размножения выделяются ранне- и поздненерестующие группы.

Ранненерестующий хариус нерестится во впадающих в Хубсугул реках. Нерестовые стада подходят к рекам происходят в начале апреля подо льдом. Заход единичных особей отмечается в конце апреля. Массовый ход начинается с середины мая и продолжается до середины июня. В р. Их-Ханх-Гол хариус заходит, в зависимости от гидрологических условий, 12– мая, в р. Их-Хороо-Гол заход отмечается ежегодно 17–18 мая. Численность рыб, идущих в реки на нерест, весьма высока.

Нерестовый ход происходит при сравнительно высокой скорости течения, в р. Ханх-Гол – на перекатах 0,8–1м/сек, в р. Их-Хороо-Гол 1,0–1,5 м/сек (Тугарина, 2002). Нерестилища хариуса начинаются в 3,0–5,0 км от устьев рек и тянутся в крупных реках (Их-Ханх-Гол, Их-Хороо-Гол) на 10–15 км. Икрометание происходит на галечных отмелях и перекатах при температуре воды от 6,8 до 10° С и приходится на вечерние сумерки.

Кроме скорости течения и температуры очень важным фактором в размножении хариуса является уровневый режим рек. Наблюдающийся в июне спад уровня рек задерживает определенную часть нерестовых стад хариуса в предустьях рек, и часто приводит к нересту в низовьях рек или резорбции икры.

Поздненерестующие хариусы мечут икру в литорали озера (до глубины 5 м) в июле, хотя текущие особи встречаются до августа. Продолжительный

нерест хариуса в озере связан, очевидно, с неравномерным по срокам достижением оптимальной для размножения температуры в 7–14° С. Озерный нерест является, вероятнее всего, вынужденным, поскольку малая емкость нерестовых рек не соответствует высокой численности хариуса в озере. Кроме того, у хариуса значительно напряжены пространственные взаимосвязи с ленком, который двумя неделями позже ранне-нерестующего хариуса откладывает свою икру на тех же нерестилищах в реках. Большая численность ленка в нерестовых реках является естественным барьером для захода поздне-нерестующей популяции хариуса в эти реки.

Эмбриональное развитие хариуса при температуре воды 5,2 – 15,7 °С продолжается около 14 суток (450 градусо-дней). Личинки вылупляются при средней длине 8,5 мм и весе 8 мг. К концу августа молодь из рек скатывается в озеро (Экология и..., 1985).

После нереста гонады хариусов всех трех видов из всех описываемых популяций, за исключением карликовых, быстро переходят к III стадии зрелости. Зимуют рыбы с гонадами на III–IV стадии зрелости.

Из выше приведенных нами данных можно заключить, что биологические показатели напрямую зависят от условий обитания популяций, которые в свою очередь складываются из ряда лимитирующих абиотических и биотических факторов.

Абиотические факторы: особенности рельефа, высота н.у.м., на которой располагается водоем, от которых зависит продолжительность периода открытой воды; лимнические характеристики (соотношение литорали и профундали, температурный режим).

Биотические факторы: уровень развития кормовой базы; плотность популяции; структура рыбного населения, а также уровень внутривидовой и межвидовой напряженности в пределах рассматриваемого водоема.

Совокупность данных лимитирующих факторов предопределяет темпы линейно-весового роста, сроки и продолжительность нерестового периода, миграции и распределение рыб в водоеме, цикловость хариусовых рыб. Чем

пессимальней условия обитания популяции, тем ниже их биологические показатели. Все рассмотренные нами карликовые популяции характеризуются короткоцикловостью, низкими темпами линейно-весаго роста и плодовитостью, что является причиной приспособления к экстремальным условиям обитания (хариус оз. Гитара, оз. Якчинского каскада, оз. Огиендо). Закономерно с уменьшением воздействия лимитирующих факторов на популяции увеличиваются биологические показатели, что прослеживается в рассмотренных нами водоемах. Наиболее быстрорастущие популяции хариусов, с высоким уровнем абсолютной плодовитости, обитают в водоемах, располагающихся на меньших высотах (оз. Байкал, водоемы бассейна р. Баргузин, оз. Кулинда, оз. Бол. Намаракит), со значительной площадью литорали и высоким уровнем развития кормовой базы.

ГЛАВА 6.
ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ ХАРИУСОВЫХ РЫБ БРЗ.
6.1. Сезонные, локальные и возрастные особенности питания

Выдающаяся экологическая пластичность хариусовых рыб проявляется прежде всего в способности одинаково успешно существовать в условиях как лентических, так и лотических. Хариусы в изучаемых водоемах по типу питания являются неспециализированными эврифагами (Armstrong, 1986; Northcote, 1995; Jones, Tonn, Scrimgeour, 2003), пищевой спектр их весьма широк и включает практически все группы макроскопических водных беспозвоночных и вневодоемных беспозвоночных, выносимых притоками, летных насекомых, падающих на водное зеркало или летающих в непосредственной близости от поверхности воды, а также ряд видов рыб, обитающих совместно с ними в водоемах.

Число таксонов до рода, входящих в перечень кормовых объектов хариуса в исследованных водоемах, превышает 70 (прил. 16, 17), при этом подавляющую их часть с учетом сезонных особенностей, как нам представляется, можно отнести к пяти крупным группам, объединяя пищевые объекты в них по типу станций, в которых они потребляются:

- зообентос – организмы, обитающие на поверхности или в толще грунтов озерных водоемов (моллюски, олигохеты, гаммариды, гарпактициды, остракоды, личинки амфибиотических насекомых, водяные клещи);

- зоопланктон – в группу входят исключительно ракообразные (Crustacea), крайне редко в питании обнаруживаются крупные коловратки, которых следует отнести к случайным объектам;

- имагинальные и преимагинальные стадии (куколки, субимаго) амфибиотических насекомых (поденок, веснянок, ручейников, вислокрылок, хирономид, мошек, мокрецов) - эта группа имеет сезонный характер, компоненты, ее составляющие, появляются в водоемах преимущественно в период открытой воды, когда протекают завершающие стадии развития насекомых, и потребляются в толще воды или с ее поверхности;

- имаго воздушноназемных насекомых и наземных членистоногих (паукообразных), сносимые на водное зеркало, либо выносимые в водоемы притоками и потребляемые с поверхности воды, группа также имеет сезонный характер;

- рыба.

Такой подход, как нам представляется, облегчает процесс описания особенностей питания и связей между сезонной динамикой численности кормовых организмов и изменениями в характере питания рыб.

Наиболее показательное подобное деление при описании питания хариусов в относительно небольших горных озерах. Большая часть исследованных нами популяций населяет именно такие водоемы.

Из ряда озер организуется широкий открытый сток. В этих переходных станциях хариусы демонстрируют особенности пищедобывания, характерные как для озерных, так и речных условий.

В лотических условиях практически все из вышеперечисленных групп пищевых организмов за исключением рыбы в той или иной мере входят в состав дрефта и потребляются преимущественно в толще воды либо с ее поверхности.

Для описания питания хариусов из такого водоема, как оз. Байкал, наиболее показательное характеризовать состав пищи с помощью систематических критериев. Это помогает более детально выявить особенности питания рыб из различных локальных популяций, имеющего генеральное сходство, определяющееся массовостью основных компонентов пищи байкальских хариусов (амфиподы, ручейники, моллюски и рыба).

Черный байкальский хариус

Питание черного байкальского хариуса из оз. Байкал, Иркутского и Братского водохранилищ в сезонном, межгодовом и возрастном аспектах достаточно подробно исследовалось во 2-й половине XX в. П.Я. Тугариной

(1958, 1962, 1967, 1972, 1981), П.Я. Тугариной и Е.С. Купчинской (1977), А.М. Мамонтовым (1977).

Нами исследован ряд локальных популяций черного байкальского хариуса, приуроченных к относительно крупным нерестовым притокам во всех трех котловинах Байкала. В настоящей работе изложены результаты исследования питания рыб из популяций северной оконечности озера (губа Слюдянская, бухта Томпа), восточного побережья о. Ольхон (район Узур и м. Ухан) и Чивыркуйского залива, а также района мыса Голоустный и южной оконечности озера в районе Слюдянки, которые расцениваются нами как вполне показательные для характеристики современного состояния вида в озере. Кроме того, впервые приводятся данные о питании рыб из ранее не исследовавшихся изолированно существующих популяций в озерах Верхне-Кичерской группы, оз. Гитара и в водоемах верховий р. Баргузин.

Основу питания черного байкальского хариуса в районе Слюдянской губы (Северный Байкал) в июне составляли имаго ручейников (38,29% пищевого комка), встречавшиеся более чем в 70% желудков (Рис. 9А). Ручейники интенсивно потреблялись особями всех возрастных групп, присутствовавших в уловах. Личинки ручейников, в частности *Baicalina bellicosa*, составляли около 9% массы пищи, потребленной особями в возрасте от 4 лет. Сходное значение имели амфиподы. В июньском питании рыб из данной популяции присутствовали воздушно-наземные насекомые, на долю которых приходилось около 10%. Большую часть данной группы пищевых организмов составили перепончатокрылые (8,41% общей массы пищевого комка): *Ichneumonidae*, *Tenthretinidae*, *Formicidae*. Наряду с перепончатокрылыми встречались клопы *Pentatomidae* и жесткокрылые. В питании старшевозрастных особей присутствовали моллюски (0,94%), песчаная широколобка (*Leocottus kesslerii*) (21,47%) и желтокрылка (*Cottocomerphorus grewingkii*) (9,39%). Среднее значение индекса наполнения желудка составляло 85,280/000, варьируя от 3,930/000 до 181,640/000. Непитающиеся особи в выборке отсутствовали.

В октябре в районе Слюдянской губы черный байкальский хариус предпочитает потреблять крупных вооруженных амфипод (Рис. 9Б). Их значение по массе составляет 64,2% (*Eulimnogammarus verrucosus* (43,81%), *Eulimnogammarus viridis* (12,85%), *Eulimnogammarus vittatus* (5,26%), *Eulimnogammarus cyaneus* (2,28%)) при частоте встречаемости от 12,5% до 31,25%. Потребление гаммарид возрастает с увеличением размеров и возраста рыб. Достаточно часто встречались представители родов *Pallasea* (*Pallasea kesslerii* (6,5%) и *Pallasea cancelloides* (3,25% общей массы пищи), и *Micruropus* (*Micruropus wohli* (6,39% массы). В пищевом комке отловленных нами рыб присутствовали также *Cryptoropus tuberculatus*, *Gmelinoides fasciatus*, *Brandtia lata*, на долю которых в сумме приходилось 1,22% массы пищи. Заметную часть рациона хариуса составляла на данный момент песчаная широколобка – 15,79% массы пищи при частоте встречаемости 12,5%. Потребление рыбной пищи регистрировалось у особей возрастом от 5 лет. В питании старшевозрастных особей присутствовали также личинки ручейников и моллюски, в сумме составлявшие 2,06% массы пищевого комка. Среднее значение индекса наполнения желудков к моменту проведения исследований составляло 116,04⁰/₀₀₀, при этом в выборке присутствовали как особи с высокими (до 421,18⁰/₀₀₀) показателями, так и с весьма низкими (от 0,92⁰/₀₀₀).

Наибольшее значение в июньском питании черного байкальского хариуса в бухте Томпа имеют амфиподы (45,68%) (Рис. 9В), большая часть которых приходится на представителей рода *Eulimnogammarus* (30,87%) (*E. fuscus*, *E. viridis*). Суммарное значение других амфипод составило 12,94%: *Gmelinoides fasciatus* - 0,17%, *Cryptoropus inflatus* - 2,15%, *Brandtia lata* - 0,11%. *Pallasea cancellus* - 3,44%, *Pallasea kesslerii* - 6,92%, *Pallasea maligna* - Наряду с амфиподами в питании хариуса заметную роль имели имаго ручейников при массовом значении 18,57% и встречаемости в желудках практически 60% особей. Личинки ручейников (*Oligoplectrodes potanini*, *Halesus tessellatus*, *Hydatophylax nigrovittatus*, *Phryganea striata*, *Dicosmoecus*

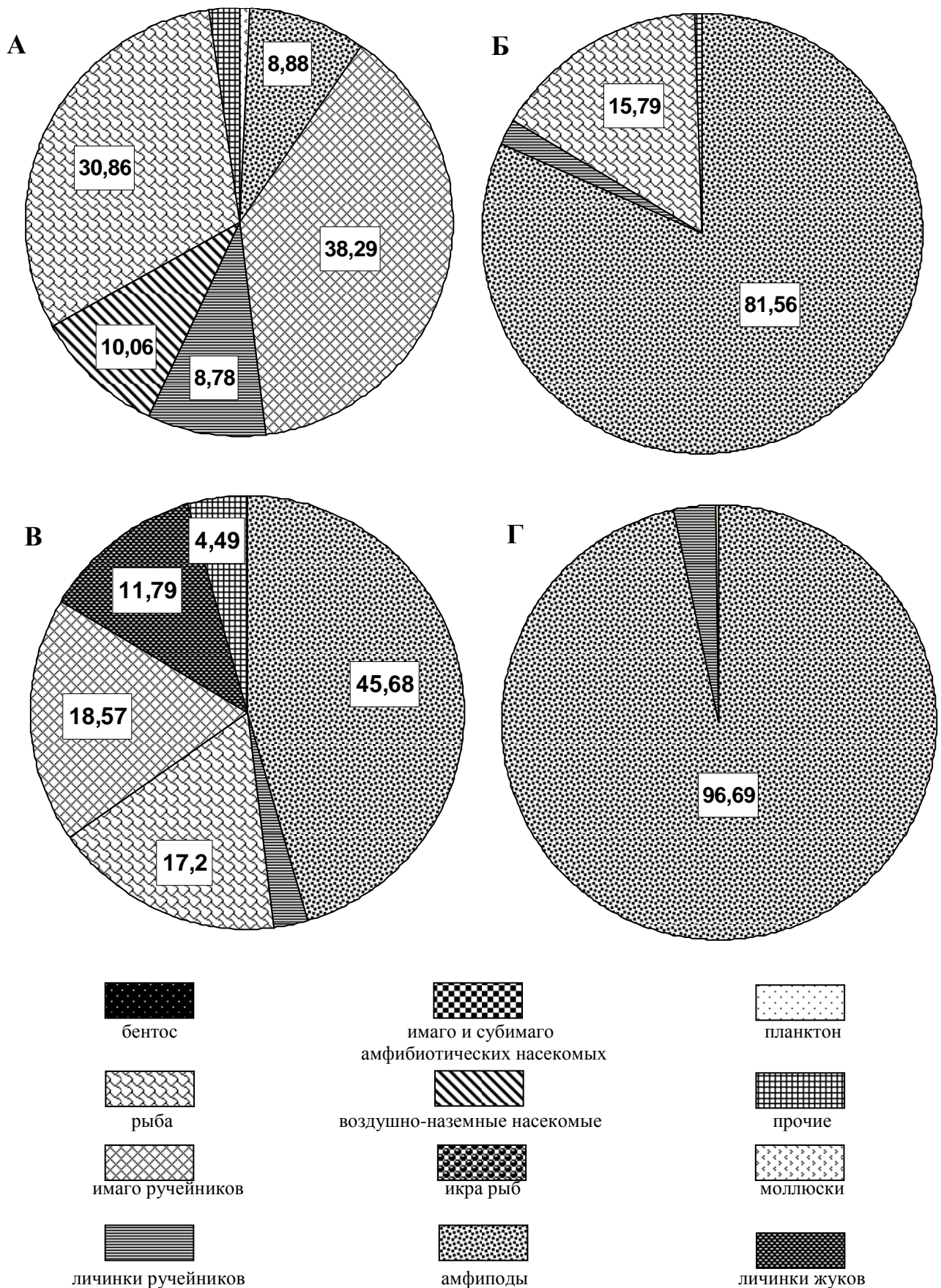


Рис. 9. Массовое соотношение основных компонентов питания черного байкальского хариуса в районе Слюдянской губы в июне (А), октябре (Б) и в бухте Томпа в июне (В) и октябре (Г).

примечание: условные обозначения к рисункам – 9 -24.

palatus, *Baicalina bellicosa*) на время исследований составляли 2,27% массы съеденной пищи. В рационе старшевозрастных рыб, начиная с семилетнего возраста, присутствует рыба (17,2%), в частности песчаная и длинокрылая широколобка и желтокрылка. В четверти желудков встречались клопы, хотя их массовое значение не превысило 0,6%. В свою очередь, при значительном проценте по массе (11,79%) жесткокрылые встречаются всего в 3,23% желудков. Куколки хирономид при частоте встречаемости 9,68%, по массе составляли 2,35%. Другие пищевые компоненты составляют в сумме незначительный процент. Индекс наполнения желудков составлял в среднем $90,33^{0}/_{000}$, достигая максимального значения $281,52^{0}/_{000}$. Особи с пустыми желудками отсутствовали.

В октябре спектр питания хариуса в бухте Томпа заметно сужается (Рис. 9Г). Значение амфипод в питании хариуса возрастает до 97% массы пищевого комка. Также как в июне, основная часть потребленных гаммарид приходится на представителей рода *Eulimnogammarus* (47,56% по массе при встречаемости 30,77%). Рыбы потребляли также *Crypturopus inflatus* (0,23%), *Micruropus wohlii* (16,68%), *Brandtia lata* (0,63%), *Pallasea kesslerii* (6,82%) и *Pallasea brandtii* (9,16% по массе). Помимо гаммарид в питании встречались личинки хирономид и ручейников, клопы и рыба. Среднее значение индекса наполнения желудков составляет $97,68^{0}/_{000}$ при максимальном $317,65^{0}/_{000}$.

В районе Узур (северная оконечность о. Ольхон) в июньском питании черного байкальского хариуса наиболее часто встречались личинки ручейников (в 62,5% желудков при массовом значении 15,94%) (Рис. 10А). Наиболее значительная массовая доля пищи приходилась на икру рыб (41,82%), хотя встречаемость компонента была довольно низкой – 12,5%. Немного меньший процент составляли амфиподы (37,07%), преимущественно *Brandtia lata* (28,25% по массе). Помимо вышеперечисленных компонентов в пищевом комке регистрировались тли (2,5% массы), субимаго ручейников (0,37%) и переваренная рыба (0,15%).

При среднем значении индекса наполнения желудков, равном $73,18^0/_{000}$, колеблются от $9,02^0/_{000}$ до $276,38^0/_{000}$.

В питании хариуса в районе м. Ухан (восточное побережье о. Ольхон) в июне (Рис. 10Б) преобладали представители бентосных организмов, основу которых составили амфиподы. Их массовое значение было равно $39,76\%$ (*Pallasea cancellus* и *Eulimnogammarus sp.* со значениями по массе $11,44\%$ и $10,88\%$ соответственно). Личинки ручейников встречались примерно в пятой части желудков, их массовая доля невелика – $6,09\%$. Моллюски имели близкое значение – $6,51\%$, однако их встречаемость меньше в два раза. Субдоминантной группой на период исследования стали воздушно-наземные насекомые, имеющие значительную роль в питании хариуса ($23,17\%$ по массе при встречаемости около 60%). Чаще всего среди организмов данной группы пищевых компонентов встречались клопы. Их содержали желудки $42,42\%$ особей при массовом значении $17,12\%$. Присутствовали в рационе также тли ($3,28\%$), представители жесткокрылых (5 семейств) и перепончатокрылых, массовое значение которых колебалось от $0,05\%$ до $0,28\%$. В $6,06\%$ желудков содержалась икра при массовом значении $7,34\%$ массы пищевого комка. В пищевом комке содержится 3 количество драпарнальдии - $12,23\%$ массы. Скорее всего, причиной этого является захватывание её с другими компонентами питания.

В Чивыркуйском заливе в июне (Рис. 10В) основу рациона составляли имаго ручейников при массовом значении $69,05\%$ и встречаемости в 80% желудков. В свою очередь на амфипод, представленных *Micruropus wohlii*, *Crypturopus tuberculatus*, *Pallasea cancellus*, *P. brandtii*, *P. baicalii*; *Parapallasea lagowskii*, *Acanthogammarus albus*, *Eulimnogammarus verrucosus*, *Eucarinogammarus wagi pallidus*, приходилось $26,67\%$ массы пищевого комка. На моллюсков (*Benedictia sp.*, *Baicalia florii*) и личинок ручейников (*Baicalodes ovalis*, *Baicalina bellicosa*, *Baicalinella foliata*) приходилось соответственно $0,2\%$ и $0,15\%$ общей массы пищи. Низкое массовое значение имела также рыба (песчаная широколобка) – $3,04\%$. Интенсивность питания

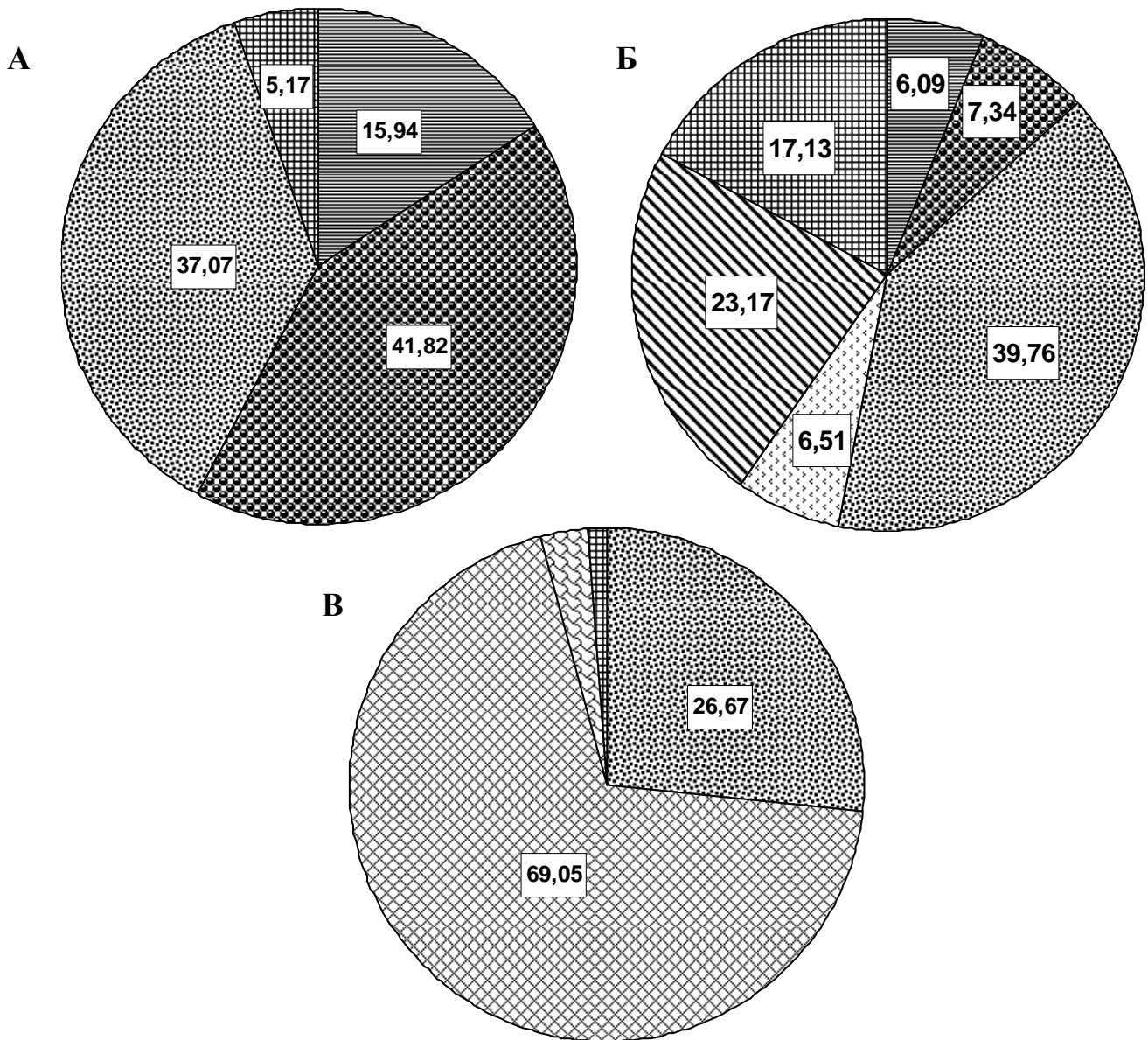


Рис. 10. Массовое соотношение основных компонентов питания черного байкальского хариуса в районе Узур, июнь (А), м. Ухан, июнь (Б) и Чивыркуйском заливе, июнь (В).

была достаточно высокой – индекс наполнения желудков варьировал от $33,09^{0}/_{000}$ до $540,54^{0}/_{000}$, в среднем составляя $199,81^{0}/_{000}$.

Основу питания хариуса всех возрастных групп в районе м. Голоустного (Южный Байкал) в зимний период составляли амфиподы, массовое значение которых колебалось от 53,26% до 86,22%. Среди них предпочитались *Brandtia latissima lata*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pallasea kesslerii* и *P. baicalii*. Помимо амфипод, неполовозрелые рыбы в возрасте 1–4 лет в заметном количестве потребляли личинок байкальских ручейников, в

питании встречались также коконы планарий, моллюски и носток. У половозрелых рыб в возрасте 5–6 лет чуть менее половины массы потребленной пищи составляла икра, по-видимому, большой красной широколобки (*Procottus major*), которая в этот период нерестится в районе Голоустного на глубинах от 10 м и более.

В июле в районе Слюдянки (южный Байкал) черный байкальский хариус отдавал предпочтение в питании амфиподам, в частности *Pallasea cancellus* (77,82% по массе) (Рис. 11А). Личинки ручейников в данный период составляли 11,67% массы пищевого комка при встречаемости в трети желудков. Преимагинальные стадии ручейников и хирономид имеют меньшее значение в рационе исследованных рыб – 4,28% и 2,72% соответственно, хотя встречаемость их выше. Их содержат более 60%

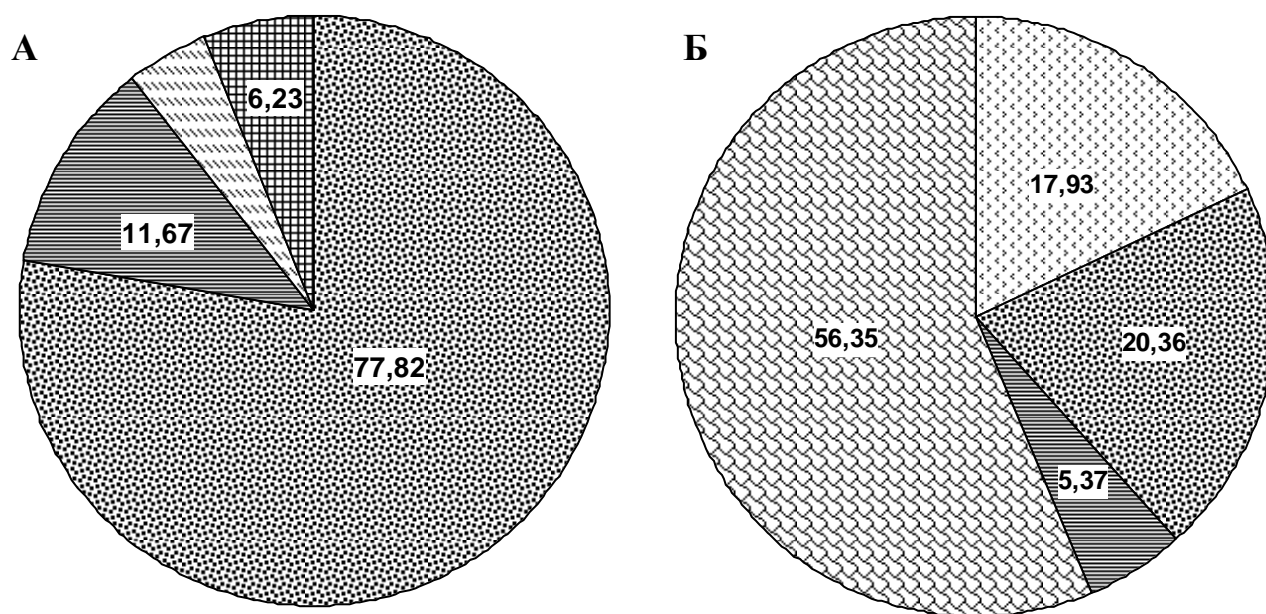


Рис. 11. Массовое соотношение основных компонентов питания черного байкальского хариуса в районе Слюдянки в июле (А) и октябре (Б).

желудков. Встречаются также субимаго мошек *Simuliidae* (1,17% массы пищевого комка) и имаго мух *Muscidae* (2,33%).

Основу рациона хариуса в районе Слюдянки в октябре (Рис. 11Б) составляла рыба, в частности желтокрылка *Cottocomphorus grewingkii* (44,23% массы пищевого комка) и каменная широколобка *Paracottus knerii* (12,12%). Также активно потреблялись моллюски (17,93% массы пищевого

комка), представленные *Choanomphalus sp.*, *Benedictia sp.*, *Baicalia elata*, *Pisidium sp.* и амфиподы - *Gmelinoides fasciatus*, *Pallasea kesslerii*, *Acanthogammarus grewingkii* (20,36% в общем). Личинки ручейников в октябрьском питании, встречавшиеся в желудках пятой части особей, по массе составляли 5,37%. Индекс наполнения желудков в среднем был равен $59,61^{0}/_{000}$, достигая максимума $146^{0}/_{000}$.

Особенности питания черного байкальского хариуса из изолированных популяций, обитающих в верховьях некоторых притоков Байкала, отражают характеристики пищевой базы водоемов: от характерного для Байкала потребления обильных и постоянных пищевых объектов (оз. Балан-Тамур) до максимальной реализации любых пищевых возможностей в небольших ультраолиготрофных высокогорных озерах (оз. Гитара).

Доминирующей группой в питании карликового черного байкальского хариуса из изолированной популяции оз. Гитара в верховьях северобайкальского притока р. Куркула в июле (Рис. 12А) являлись воздушноназемные насекомые, составляющие по массе 56,23% и встречавшиеся в желудках всех изученных особей. Основными компонентами данной группы были перепончатокрылые, представленные двумя семействами (Formicidae, Ichneumonidae) (31,11% по массе), жесткокрылые (Cerambycidae, Staphylinidae, Elateridae и Ipidae) (17,33% по массе) и равнокрылые (Cicadellidae) (6,69%). Постоянно потреблялись также имагинальные и преимагинальные стадии амфибиотических насекомых, преимущественно имаго хирономид, также имевшие серьезное значение – 41,38% массы пищевого комка. Организмы бентоса, представленные личинками поденок, ручейников и хирономид, при значительной частоте встречаемости (80%), составляют по массе лишь 2,1%. Средний индекс наполнения желудков, равный $133,59^{0}/_{000}$ ($46,63^{0}/_{000}$ - $298,31^{0}/_{000}$) свидетельствует о значительной интенсивности питания хариуса в данный сезон.

Воздушноназемные насекомые также занимали основное место в питании хариуса из оз. Кулинда в августе (Рис. 12Б): при массовом значении, равном 31,75%, частота их встречаемости весьма велика - 80,3%. Среди организмов этой группы превалируют жесткокрылые (12,42%) пяти семейств: Curculionidae, Elateridae, Carabidae, Chrysomelidae, Scarabaeidae; перепончатокрылые (13,44%): Formicidae, Ichneumonidae и Apidae. Субдоминантной группой в питании является рыба, преимущественно песчаная широколобка, встречающаяся в 12,12% желудков со значением по массе 25,78%. Несколько меньшее массовое значение (23,06%) имеют имагинальные и преимагинальные стадии амфибиотических насекомых (куколки хирономид (8,21%); субимаго ручейников (3,18%); имаго ручейников (6,17%) и имаго хирономид (3,5% по массе)). Бентосные организмы встречаются столь же часто, как и наземновоздушные, однако их массовая доля вдвое меньше и составляет 16,95%. Наиболее часто встречающимися компонентами этой группы являются личинки подёнок и ручейников, а также моллюски, значение по массе которых равно соответственно 3,83%, 5,29% и 3,94%, с частотой встречаемости от 16,67% до 22,73%. Индекс наполнения желудков был достаточно высок и составлял в среднем $71,67^0/000$, достигая максимума в $240,96^0/000$. Особей с пустыми желудками в уловах обнаружено не было.

Наиболее значимой группой пищевых компонентов в питании черного байкальского хариуса из оз. Балан-Тамур (верховья р. Баргузин) в первой половине июня (Рис. 12Г) являются имаго и субимаго амфибиотических насекомых (96,88% частоты встречаемости при массовом значении 68,48%). Основу этой группы составляли куколки хирономид (65,61% массы пищевого комка), встречавшиеся практически во всех желудках. Субдоминантными в питании черного хариуса в июне были бентосные организмы с массовым значением 22,8%, большая часть при этом приходится на моллюсков (19,35%). Массовое значение довольно разнообразных (прил. 18). воздушно-наземных насекомых в питании по причине столь

интенсивного развития организмов вышеупомянутых групп не превышает 6,4%. Интенсивность питания хариуса в озере в июне весьма высока (среднее значение индекса наполнения желудка превышает $120^{0}/_{000}$), что обусловлено массовым вылетом хирономид и широким развитием бентофауны озера.

В подледный период (апрель) питание черного байкальского хариуса в оз. Балан-Тамур (Рис. 12В) базируется на потреблении рыбных объектов (97,2%), в основном это речной гольян, который при частоте встречаемости 59,76% составляет 91,33% массы пищевого комка исследованных нами рыб. Наряду с речным гольяном (*Phoxinus phoxinus*), в желудках некоторых крупных особей обнаружена молодь хариуса (4,75% массы пищевого комка) и ленка (*Brachymystax lenok*) (1,12%). Бентосные организмы (личинки веснянок, хирономид, мошек и ручейников) потреблялись хариусом в небольших количествах, составляя 1,8% массы. Планктон, преимущественно *Bosmina longispina*, составляет менее 1% общей массы пищевого комка и присутствует в питании младшевозрастных особей. Средний индекс наполнения желудков составлял на период отлова $82,56^{0}/_{000}$, при максимальном значении, достигающем $594,87^{0}/_{000}$, что свидетельствует о высокой интенсивности питания хариуса данного водоема в подледный период.

В питании черного байкальского хариуса из высокогорного глубоководного озера Амут в июне, как и в оз. Балан-Тамур, также преобладали имаго и субимаго амфибиотических насекомых, представленные куколками хирономид (47,65% по массе) и субимаго ручейников (9,98%) (Рис. 12Д). Более чем у половины особей в желудках встречался планктон со значением по массе 20,27%, представленный преимущественно *Bosmina longispina* и каланоидными ракообразными. Бентосные организмы и воздушно-наземные насекомые имеют в питании хариуса практически равное значение, как по частоте встречаемости (39,34% и 36,07% соответственно), так и по массе (10,86% и 9,79%). Основная масса первых представлена личинками (прил. 16). Наиболее значимыми из

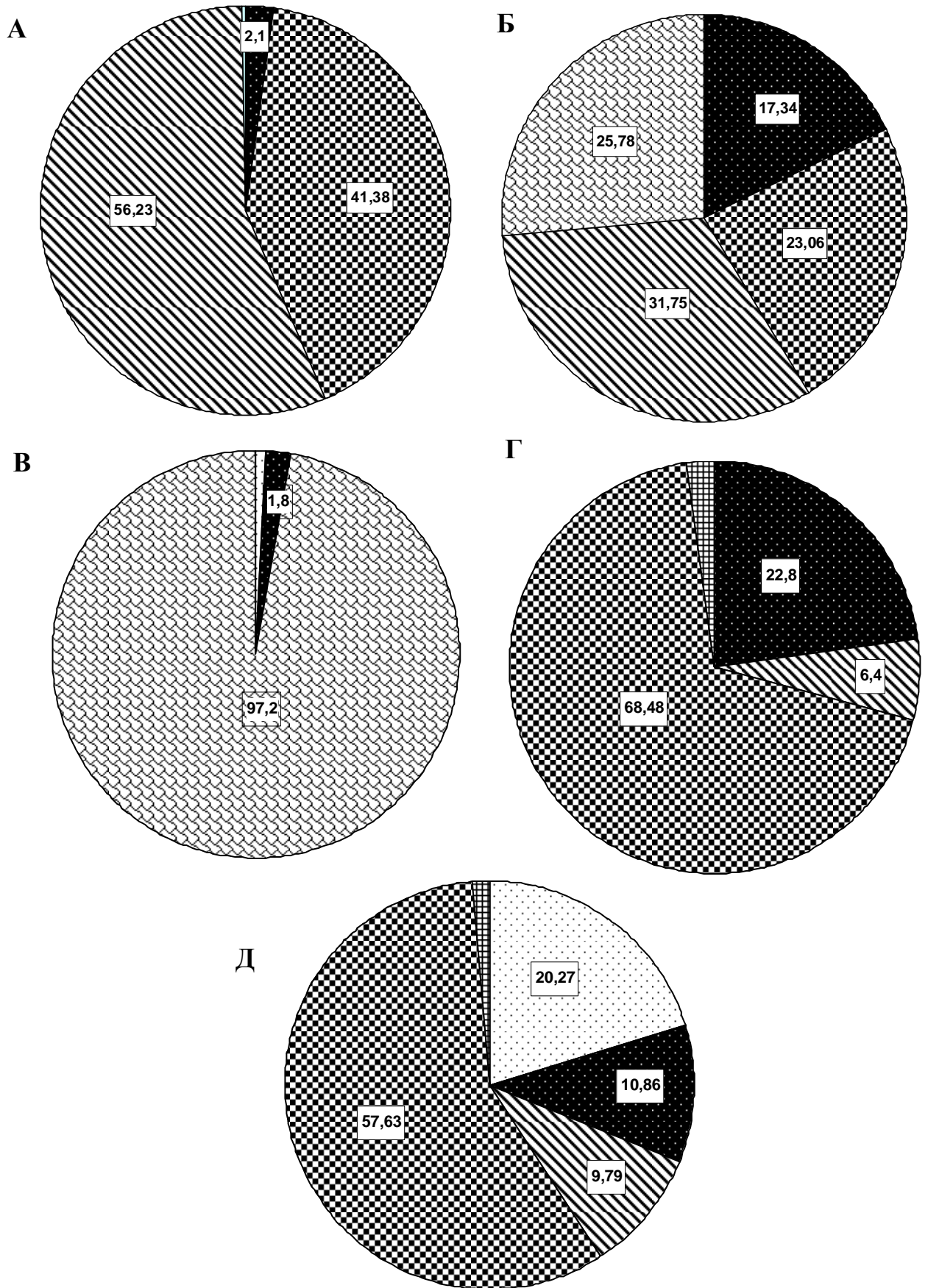


Рис. 12. Массовое соотношение основных компонентов питания черного байкальского хариуса оз. Гитара, июль (А); оз. Кулинда, август (Б); оз. Балан-Тамур, апрель (В), июнь (Г); оз. Амут, июнь (Д).

воздушноназемных насекомых традиционно являются перепончатокрылые и жесткокрылые. Наряду с активно питающимися особями (до $365,5^0/000$) регистрировались рыбы с довольно низким индексом наполнения желудка $12,94^0/000$ при среднем его значении $61,95^0/000$.

В пределах оз. Байкал в питании черного байкальского хариуса прослеживается картина генерального сходства его особенностей. В большинстве случаев летний рацион содержит достаточное количество получающих широкое развитие ручейников и воздушно-наземных насекомых, наряду с амфиподами, играющими важную роль в питании хариуса в течение всего года. Важную роль в питании старшевозрастных особей играет рыба, в частности песчаная, каменная, длиннокрылая широколобки, желтокрылка и др.. Локальные особенности питания хариусов в оз. Байкал связаны в основном с перераспределением в разных участках литорали основных пищевых объектов, что в свою очередь связано с особенностями мест обитания популяций (Тугарина, Купчинская, 1977; Тугарина, 1981, данные автора).

Белый байкальский хариус

В связи с относительной малочисленностью и сложностью отлова белого байкальского хариуса данные по его питанию достаточно ограничены (Световидов, 1931; Базикалова, Вилисова, 1959; Устюжанина-Гурова, 1971; Тугарина 1964, 1981; Тугарина, Купчинская, 1977; Матвеев, 1993, 2006).

Основу питания молоди на первом году жизни в предустьевом пространстве р. Селенги составляют личинки хирономид и поденок, а также имаго воздушно-наземных насекомых (Тугарина, 1966; 1972; Устюжанина-Гурова, 1971). При этом в районе протоки Харауз отмечалось значительное преобладание в рационе личинок хирономид (до 80% по массе), а в районе Среднего устья эта группа организмов лишь незначительно превалировала над имаго воздушно-наземных насекомых (42% против 40% по массе).

Интенсивность питания сеголетков была достаточно велика и составляла от 135⁰/₀₀₀ до 180⁰/₀₀₀ (Тугарина, 1981).

Со второго года жизни основным объектом питания белого хариуса на Селенгинском мелководье становятся амфиподы. В рационе неполовозрелых рыб в возрасте двух - четырех лет это в основном некрупные виды рода *Micruropus* (*M. wohlii*, *M. talitroides*, *M. ciliodorsalis*, *M. possolskii*), *Gmelinoides fasciatus* и *C. tuberculatus*. В зимний период, по данным Л.А. Устюжаниной-Гуровой (1971), до 98% потребленной пищи составляет *M. wohlii*. Интенсивность питания рыб этой возрастной группы достаточно высока как в летний, так и в зимний период, составляя в среднем от 112⁰/₀₀₀ до 132⁰/₀₀₀.

Питание половозрелых рыб (5–8-годовики) в летний период на глубине 20–30 м также основывалось на потреблении амфипод, составляющих более двух третей рациона. Среди потребляемых амфипод преобладал крупный вооруженный вид *Acanthogammarus brevispinus* (55,4% по массе), число особей которого в одном желудке рыб достигало пятнадцати. Другие виды амфипод (*Poekilogammarus sukaczewi*, *Pallasea grubii*, *Parapallasea borowskii* и *P. puzillii*) использовались в пищу в незначительном количестве. Рыба, представленная песчаной широколобкой, была отмечена в рационе четверти исследованных рыб и составляла 23,8% веса пищи. Размеры съеденных широколобок были в среднем равны 49 мм (с колебаниями от 41 до 56 мм).

Сходный характер питания указывается для белого байкальского хариуса, обитающего в этом районе, и в осенне-зимний период (Тугарина, 1964, 1981; Устюжанина-Гурова, 1971).

В ходе наших исследований изучалось питание белого байкальского хариуса из районов Дагарской губы, губы Ширильды, в бухте Шегнанда (Северный Байкал); в районе м. Хобой, м. Ухан (Средний Байкал); а также непосредственно на Селенгинском мелководье.

Питание белого байкальского хариуса в районе Дагарской губы в августе (Рис. 13А) основывалось на потреблении амфипод, составляющих

82,88% пищевого комка. Рыбами потреблялись преимущественно представители рода *Acanthogammarus*, в частности *A. victorii* (37,49%) и *A. godlewski* (8,3%). Значительно меньший процент в рационе составляли представители родов *Pallasea* (*P. cancelloides*, *P. baicalii*, *P. kesslerii*) (16,57%) и *Eulimnogammarus* (*E. verrucosus*, *E. fuscus*) (9,04%). Особи белого хариуса в данном районе на четвертом году жизни начинают потреблять рыбу, преимущественно песчаную и желтокрылую широколобок, которая составляет в августе 16,75% массы пищи. В питании также присутствовали моллюски (*Baicalia pulhella*, *B. ciliata*, *Valvata lauta*) с массовой долей 0,3%, личинки ручейников *Baicalina bellicosa* (0,07%). Индекс наполнения желудков в среднем составил 56,58⁰/₀₀₀, достигая максимума 283,33⁰/₀₀₀. В выборке присутствовали несколько непитающихся особей.

В июне в районе губы Ширильды (Рис. 13Б) питание белого байкальского хариуса всех возрастных групп, присутствовавших в уловах, основывалось на потреблении в массе выплождающихся имаго ручейников. Встречаясь практически во всех желудках, они составляли 87,74% массы пищевого комка. Помимо ручейников рыбами потреблялись амфиподы, в частности *Eulimnogammarus verrucosus* (8,42%), куколки и личинки хирономид и олигохеты. Интенсивность питания на момент исследования была очень высока – средний индекс наполнения желудков составлял 231,4⁰/₀₀₀, варьируя от 90,23⁰/₀₀₀ до 418,02⁰/₀₀₀.

Июньское питание белого хариуса в бухте Шегнанда (Рис. 13В) базируется на потреблении рыбных объектов (48,48%), в частности желтокрылки (27,26%) и каменной широколобки (21,21%). Как и в районе губы Ширильды, особи всех возрастных групп потребляли ручейников: их массовая доля в рационе составила 21,88% при встречаемости 66,67%. Чуть меньшее значение в питании имеют амфиподы (18,12%), представленные *Pallasea cancellus*, *Eulimnogammarus sp.*, *Acanthogammarus victorii*. Младшевозрастные особи, наряду с ручейниками и гаммаридами, потребляли воздушно-наземных насекомых (мух, муравьев). Среднее значение индекса

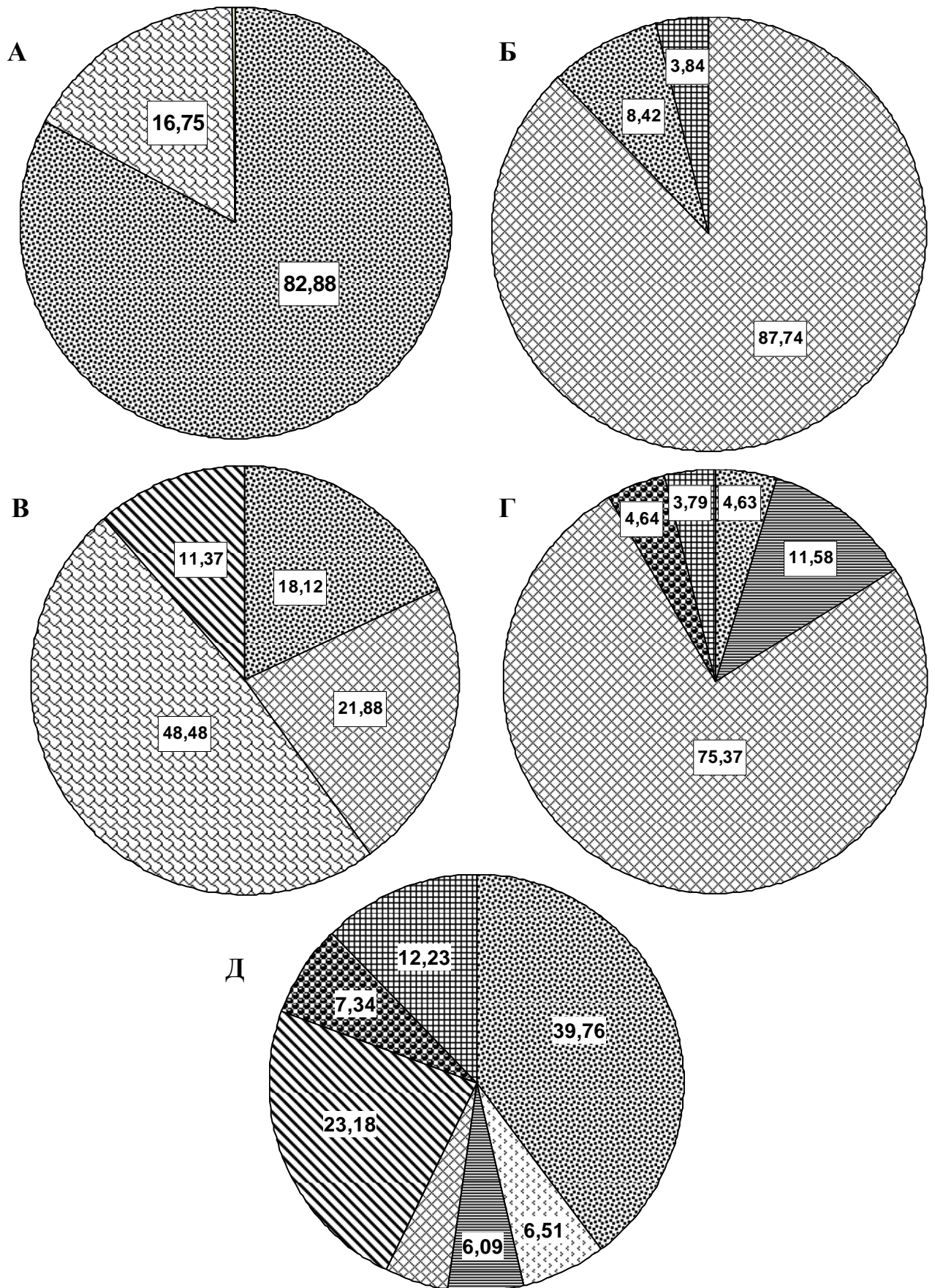


Рис. 13. Массовое соотношение основных компонентов питания белого байкальского хариуса в районе Дагарской губы в августе (А), губы Ширильды в июне (Б), в бухте Шегнанда в июне (В), в районе м. Хобой в июне (Г) и м. Ухан в июне (Д).

наполнения желудков составляло $99,2^{0}/_{000}$ при колебаниях от $4,64^{0}/_{000}$ до $357,29^{0}/_{000}$.

Основную роль в июньском питании белого байкальского хариуса в районе м. Хобой (Рис. 13Г) также играют имаго ручейников при массовом значении 75,37% и частоте встречаемости 85%. В свою очередь их личинки составляют 11,58% веса пищевого комка, встречаясь в пятой части желудков. Довольно часто в желудках встречается икра желтокрылки (в 15% желудков), при значении по массе 4,64%. На долю амфипод (*Brandtia lata*, *Pallasea cancellus*, *P.grubei*, *Eulimnogammarus cyaneus*, *E.sp.*) приходится 4,63% веса пищевого комка. В незначительных количествах потреблялись также воздушно-наземные насекомые (муравьи, наездники и жуки). Интенсивность питания составляла в среднем $63,78^{0}/_{000}$ ($2,07^{0}/_{000}$ – $154,38^{0}/_{000}$).

В июньском питании в районе м. Ухан (Рис. 13Д) хариус отдавал предпочтение амфиподам (*Pallasea concellus* (46,71% массы пищевого комка), *Pallasea kesslerii* (1,69%), *Eulimnogammarus viridis* (3,39%) *Macrochectopus branickii* (0,39%)) и рыбе (44,76%). Наряду с упомянутыми пищевыми компонентами, в незначительных количествах хариус потребляет личинок ручейников, моллюсков, клопов и муравьев. Среднее значение индекса наполнения желудков равняется $43,26^{0}/_{000}$ при варьировании от $13,65^{0}/_{000}$ до $80,38^{0}/_{000}$.

Питание белого хариуса на Селенгинском мелководье в июне (Рис. 14А) базируется на потреблении амфипод (75,21% массы пищевого комка), представленных *Crypturopus sp.* (35,45%), *Brandtia lata* (6,29%), *Eulimnogammarus sp.* (33,47%). Рыба на период проведения исследований занимала в рационе 13,53% пищевого комка. Потреблялись также моллюски родов *Pisidium* и *Waicalia*: их суммарный процент от общей массы пищи составлял 4,6%.

Основу питания белого байкальского хариуса на Селенгинском мелководье в июле (Рис. 14Б) составляют также амфиподы (76,1%). Рыбами в

больших количествах потребляются *A.brevispinus* (65,37%). Другие представители амфипод имеют значительно меньший процент в рационе,

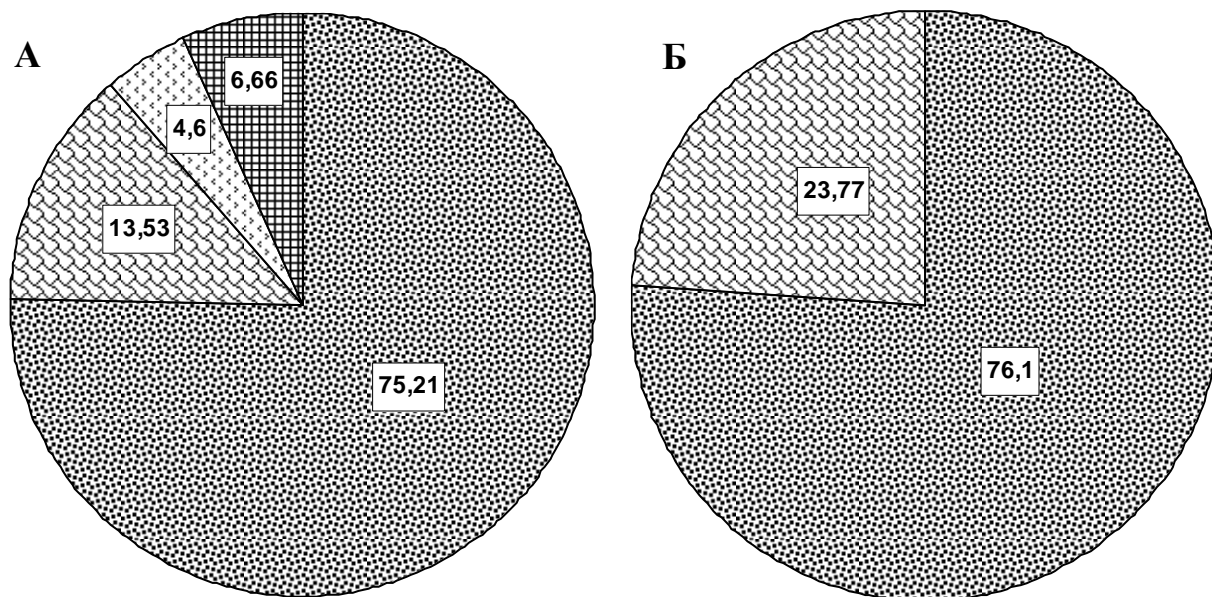


Рис. 14. Соотношение по массе основных пищевых компонентов в питании белого байкальского хариуса в районе на Селенгинском мелководье в июне (А) и в июле (Б).

составляя в сумме 10,73% (*Poekilogammarus sukaczewi*, *Pallasea grubei*, *P. Borowskii*, *P. puzillii*). Встречаясь в питании 23,53% особей, песчаная широколобка составляет 23,77% массы пищевого комка. Единично в питании встречаются наездники. Среднее значение индекса наполнения желудков в августе составляло $66,68^0/_{000}$ при варьировании от $7,2^0/_{000}$ до $267,9^0/_{000}$.

Байкалоленский хариус

В результате проведенных в течении нескольких лет работ нами были исследованы особенности питания байкалоленского хариуса из ряда речных и озерных водоемов (Табл. 1) в бассейнах оз. Байкал и реки Лены.

В р. Илокалуй соотношение основных групп пищевых организмов, потребляемых хариусом в августе со дна и в придонных слоях (бентос) и с поверхности воды (имаго и субимаго амфибиотических насекомых и воздушно-наземные насекомые) было примерно одинаковым (Рис. 15А). Среди бентосных организмов в питании преобладали относительно крупные

и активно передвигающиеся личинки веснянок (23,6% по массе), поденок (5,4%) и ручейников (19,0%). Имаго и субимаго веснянок (35,7%) наряду с листоблошками (10,6%) составляли основу «воздушной» части рациона, собираемой с поверхности воды. Непитающихся особей зафиксировано не было. Индекс наполнения желудков был достаточно высок, равнясь в среднем $142,65^0/_{000}$.

Пищевой комок хариусов, отловленных в среднем течении р. Верх. Ангара в августе (Рис. 15Б), на 41% по массе состоял из воздушно-наземных насекомых, представленных двумя семействами перепончатокрылых (Formicidae (36,91%), Ichneumonidae (0,49%)), а также мухами семейства Tachinidae (2,25%), личинками двукрылых и наземными паукообразными. Бентосные организмы, представленные личинками ручейников, поденок и жуками семейства Dytiscidae, являются субдоминантной пищевой группой (37,89%). 21,43% массы пищи хариуса приходилось в сумме на преимагинальные стадии поденок и хирономид и имаго поденок. Интенсивность питания хариуса на данном участке реки в момент проведения работ была достаточно высока, средний индекс наполнения желудков составлял $118^0/_{000}$, достигая максимум $193^0/_{000}$.

В верхнем течении р. Баргузин в районе притока р. Ковыли в начале июня (Рис. 15В) основу питания хариуса составляли имаго и субимаго амфибиотических насекомых с массовым значением 44,7%. Большая часть приходилась на преимагинальные стадии поденок – 31,5%. В воздушно-наземной составляющей рациона байкалоленского хариуса преобладали муравьи (20,5%) и жуки (8,6%). Помимо этих групп наземные членистоногие были представлены в пище пауками, клопами, мухами и пилильщиками, однако их потребление было незначительно (3,4%). На долю бентосных организмов на период проведения работ приходилось 20% общей массы пищи.

Во второй половине июня 2006 г. в названной реке в районе оз. Балан-Тамур (Рис. 15Г) основу питания хариуса составили бентосные организмы

(54,4% по массе). Среди этой группы организмов в наибольшем количестве утилизируются личинки ручейников (32,85%) и хирономид (13,4%). Потребление таких групп зообентоса, как личинки поденок и веснянок, моллюсков и амфипод составляло десятые доли процента. Столь же важным в питании байкалоленского хариуса в этот период было значение куколок, субимаго и имаго амфибиотических насекомых (43,55%) поднимающихся к поверхности или располагающихся на ней. В этот период на оз. Балан-Тамур и прилежащих участках р. Баргузин отмечался вылет хирономид, которые и преобладали среди этой группы компонентов его питания. Помимо хирономид с водной поверхности потреблялись субимаго и имаго ручейников (4,2%), мошек (0,2%) и веснянок (0,04%). Использование в пищу воздушно-наземных насекомых было незначительным (1,8%) несмотря на их довольно широкое разнообразие: более десяти групп ранга семейств. Наиболее часто встречающимися компонентами были жуки *Cerambycidae*, наездники, муравьи, листоблошки и пауки. Незначительное потребление воздушно-наземных насекомых было обусловлено относительно низкой температурой воздуха, наличием крупной наледи в русле реки, препятствующей проникновению насекомых на водную поверхность и высокой численностью субимаго хирономид, в ряде мест сплошным ковром покрывающих поверхность реки.

В октябре 2005 г. в верховьях р. Баргузин рацион байкалоленского хариуса практически полностью состоял из бентосных организмов (Рис. 15Д). Его основу составляли личинки ручейников (60,2%), среди которых преимущественно потреблялся *Oligoplectrodes potanini* (54,3%). В значительно меньших количествах в пищевом комке были представлены личинки веснянок (16,3%), поденок (5,2%), хирономид (5,6%), жуков (4,3%) и ряда других организмов, отмеченных единично. Имаго воздушноназемных насекомых (стрекозы и комары) встречены лишь в двух желудках (1,6 %).

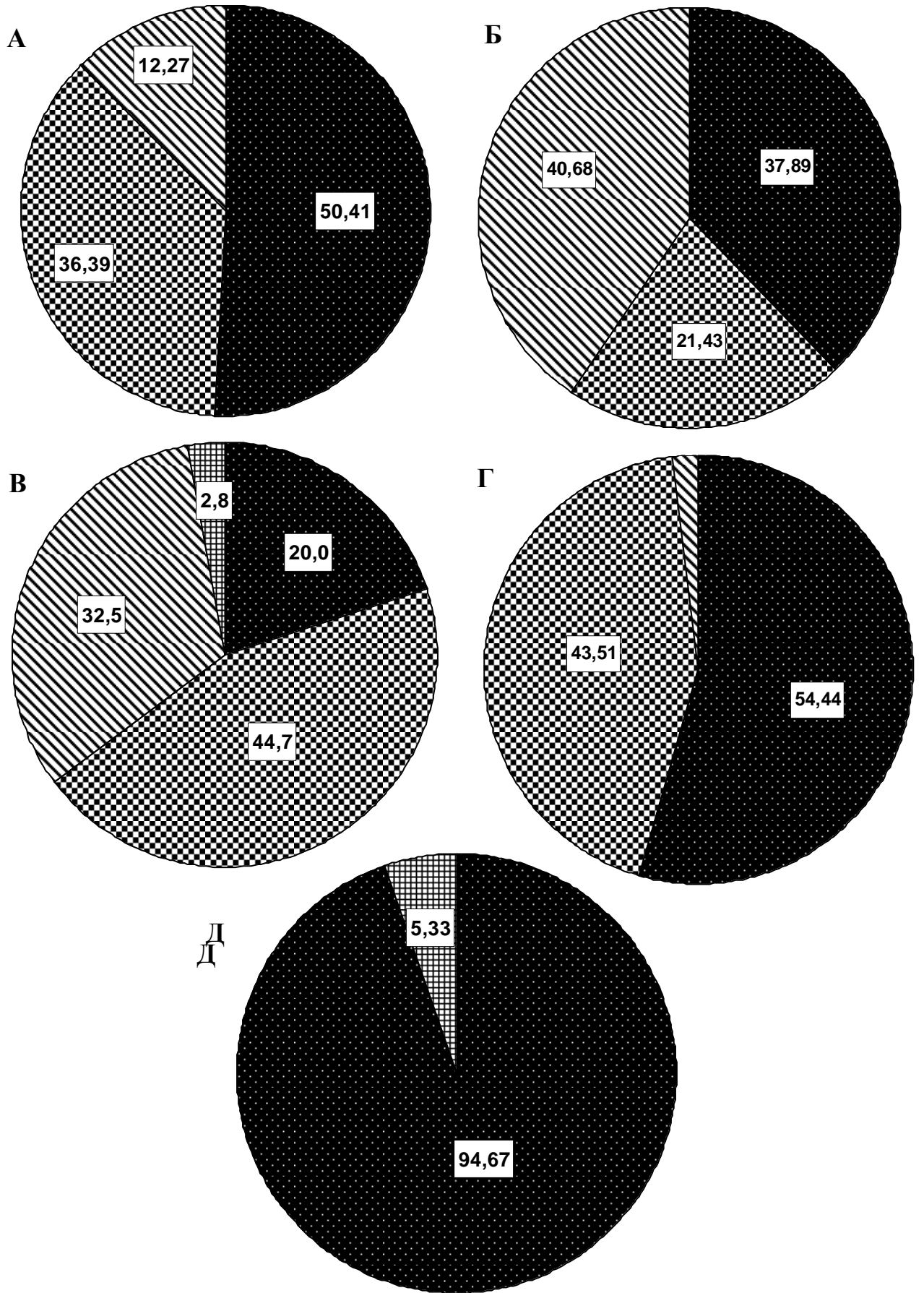


Рис. 15. Соотношение основных групп пищевых организмов в питании байкалоленского хариуса р. Илокалуй, августе (А), р. Верх. Ангара, август (Б), р. Баргузин (в районе притока Ковыли) (В), в районе оз. Балан-Тамур (Г) июнь, в верховьях р. Баргузин (Д), октябрь.

В феврале 2006 г. в рационе байкалоленского хариуса были отмечены только два компонента – личинки хирономид и ручейников - со значительным преобладанием первого (96,7% по массе).

Пища байкалоленского хариуса из р. Чая в сентябре (Рис. 16А) практически полностью состояла из представителей группы бентосных организмов (92,66%). Основную массу данной группы составляли личинки ручейников (*Oligoplectrodes potanini*, *Apatania sp*, *Dicosmoecus palatus*, *Stenopsyche griseipennis*, *Hydropsyche nevae*, *Arctopsyshe ladogensis*) (83,21%). На других представителей (личинки веснянок, поденок и моллюски) в сумме приходится 9,19% пищевого комка. Доля массы пищевого комка, приходящаяся на представителей воздушно-наземной энтомофауны и имаго амфибиотических насекомых, составила всего 7,34%, что связано с сезонным снижением жизненной активности представителей данных групп организмов. Среднее значение индекса наполнения желудка исследованных нами особей составило 24⁰/₀₀₀ при максимуме, достигающем 120⁰/₀₀₀.

Питание хариуса в среднем течении р. Куанда в августе 2003 г. (Рис. 16Б) основывалось на потреблении организмов бентоса (62,71% массы пищевого комка при стопроцентной встречаемости): это были личинки ручейников (34,63%), веснянок (9,29%), жуков (18,53%), хирономид (0,2) и стрекоз (0,05%). Второй по значимости группой пищевых компонентов в питании являются воздушно-наземные насекомые (27,9% массы пищевого комка). Основу их составляют представители отряда перепончатокрылых (*Ichneumonidae* – 15,69%, *Formicidae* – 2,54%), клопы – 4,45% и жесткокрылые - 3,55%. Прочие представители данной группы в питании рыб малозначительны. Меньший процент в позднелетнем питании хариуса р. Куанды составляли имаго и субимаго амфибиотических насекомых (7,94%), при этом встречавшиеся в третьей части желудков. Индекс наполнения желудков имеет здесь достаточно высокие показатели: в среднем 95,25⁰/₀₀₀, достигая у некоторых особей 314⁰/₀₀₀.

Хариус верхнего течения р. Куанды откармливается в летний период в небольших озеровидных расширениях русла с более богатой, чем непосредственно в русле реки, кормовой базой. В августе (Рис. 16В) предпочтение отдавалось планктонным организмам (42,04% массы пищевого комка при встречаемости в 80,82% желудков), представленным рачками родов *Diaptomus*, *Daphnia*, *Heterocope* и *Bosmina*. Следующей по значимости группой пищевых организмов на данном участке являлись воздушно-наземные насекомые, составляющие 23,91% по массе. Большая их часть приходится на представителей отряда перепончатокрылых (12,93%) и полужесткокрылых (9,47%). Амфибиотические насекомые с массовым значением 10,44% были представлены имаго (1,4%) и субимаго (4,47%) ручейников и куколками (4,47%) и имаго (0,1%) хирономид. На долю бентосных организмов приходилась десятая часть пищевого комка при их встречаемости более чем в половине желудков. Данная группа представлена тремя компонентами: личинками ручейников (5,36%), хирономид (0,14%) и водяными клопами (4,73%). Интенсивность питания была невысока: в среднем $33,13^{0/000}$ при максимальном значении, не превышающем $100^{0/000}$.

В августовском питании хариуса из р. Джелло (Рис. 16Г) доминировали амфибиотические насекомые на имагинальных и преимагинальных стадиях развития (48,8% массы пищевого комка, встречающиеся в 55,56% желудков): наибольший процент по массе приходится на имаго веснянок (26%) и субимаго ручейников (16,5%). Воздушно-наземные насекомые (40,43% массы пищевого комка) присутствовали в питании 75% особей. Наибольший процент приходился на представителей разнокрылых (клопы) (20,89%) и наземных паукообразных (12,76%). Значение прочих групп наземно-воздушной энтомофауны не превышало 1,7%. Бентосные организмы присутствовали в питании абсолютно всех нами отловленных особей, составляя по массе 10,77%. Из этой группы можно выделить наиболее распространенных личинок амфибиотических насекомых (веснянок, поденок,

хируномид и ручейников) с массовым значением 6,05%, жуков-плавунцов 2,98%, личинок вислокрылок 2,8%. Интенсивность питания отдельных особей достигала достаточно высокого уровня – 638,59⁰/₀₀₀ при среднем значении индекса наполнения желудков 64,38⁰/₀₀₀.

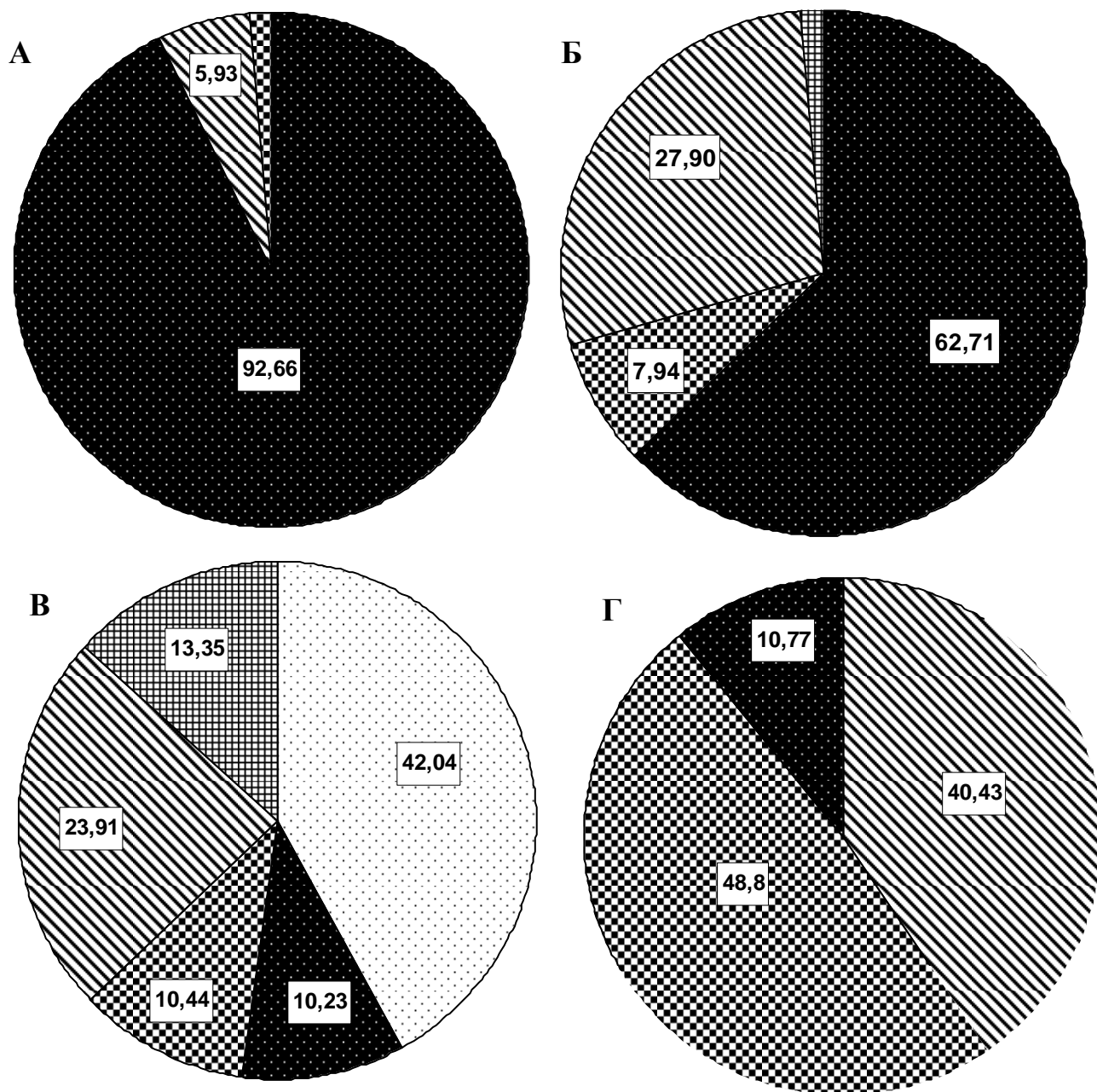


Рис. 16. Соотношение основных групп пищевых организмов в питании байкалоленского хариуса р. Чая, сентябрь (А); среднего (Б) и верхнего (В) течения р. Куанда, август; и р. Джело, август.

Питание рыб, населяющих озерные водоемы, исследовалось нами на примере многочисленных озерных популяций на всем ареале байкалоленского хариуса.

В питании байкалоленского хариуса из оз. Огиендо в июле (Рис. 17А) доминируют организмы группы имаго и субимаго амфибиотических насекомых (89,48% по массе, встречаясь практически во всех желудках), представленные субимаго ручейников (84,85% массы пищевого комка, при встречаемости 88,64%) и взрослыми ручейниками (4,63% массы). Второй по значимости группой пищевых организмов на момент проведения работ стала рыба (обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*) занимая 9,09% пищевого комка встречаясь у десятой части отловленных особей. В 6,82% желудков была встречена икра рыб. Другие группы пищевых компонентов в июльском рационе хариуса оз. Огиендо имели незначительный процент: воздушно-наземные насекомые 0,01%, бентосные организмы, несмотря на встречаемость в 40,91% желудков, составляли 1% массы пищевого комка. Интенсивность питания хариуса данного водоема в июле была достаточно высока (ИНЖ $221,52^{0}/_{000}$ в среднем, достигая максимально $596,61^{0}/_{000}$).

Основу питания байкалоленского хариуса в высоко расположенном оз. Якчинское-1 в июле (Рис. 17Б) составляла группа имаго и субимаго амфибиотических насекомых (84,46% массы пищевого комка, при встречаемости 95%), представленная куколками хирономид, на долю которых приходилось 83,8% массы съеденной пищи. Взрослые особи и куколки других групп амфибиотических насекомых в пище отмечались единично. Характерные для питания хариуса в этот период воздушно-наземные насекомые занимали в рационе не более 3,2% и были представлены в основном жуками семейств Carabidae, Coccinellidae, Chrysomelidae и Cantharidae. В довольно значительном количестве хариусом потреблялись планктонные ракообразные (6,74% по массе). ИНЖ хариусов данного водоема в июле достигал максимального значения $545^{0}/_{000}$, при среднем его значении $150^{0}/_{000}$.

В оз. Якчинском-2 (Рис. 17В) разнообразие объектов питания хариуса в июле было более выраженным. При этом основу рациона составляли потребляемые с поверхности воды имаго и субимаго амфибиотических

насекомых (63,22% по массе), основу которых составляли взрослые ручейники и хирономиды и куколки хирономид; и воздушно-наземные насекомые (22,0%) (листоблошки – 5,1%, наездники Ichneumonidae – 4,68%, жуки нескольких семейств – 11,17% и др.) (прил.). Бентосные организмы утилизировались в значительно меньшем количестве и составляли 9,23% пищевого комка, в основном это личинки амфибиотических насекомых, а также моллюски и акари. ИНЖ хариуса данного водоема ниже, чем в расположенном выше озере Якчинское-1. Его средняя величина равна $80,16^{0}/_{000}$, при максимуме $276,26^{0}/_{000}$.

Основу рациона хариуса оз. Амудиса (басс. р. Конкудеры) в августе (Рис. 17Г) составляли воздушно-наземные насекомые, встречающиеся практически во всех исследованных желудках. Данная группа представлена традиционно встречающимися в питании рыб семействами перепончатокрылых Formicidae, Ichneumonidae, Tenthredinidae и Vombicidae, которые встречаются более чем в половине пищеварительных трактов, составляя 40,08% массы пищевого комка, и мелких жесткокрылых Staphylinidae, Elatheridae, Cerambycidae, Ipidae, Carabaeidae, Curculionidae, массовая доля которых была невелика (2,06%). Довольно часто в пище встречались листоблошки Psyllodea, а также цикады, мухи-зеленушки и пауки. Эпизодически отмечены стрекозы, прямокрылые, клопы, грибные комарики и мухи-сирфиды. Крупные представители достигшего максимального развития в данный сезон зарослевого планктона составили 25,72% по массе при высокой частоте встречаемости (68,54%). Пятая часть желудков содержала бентосные организмы, преимущественно личинок ручейников и хирономид, на долю которых приходится 9,41% от общей массы пищи. Незначительную часть составили моллюски, водяные клещи и жуки-плавунцы. Массовое значение в питании хариуса имагинальных и преимагинальных стадий амфибиотических насекомых во второй половине августа невысоко и составляет 7,86%, хотя встречаются они в половине желудков исследованных рыб. Максимальный индекс наполнения желудков

достигал у отдельных особей $277^0/000$, в среднем составляя $60,08^0/000$, что меньше обычных показателей для хариуса в данный сезон. В выборке присутствовали 1,66% непитающихся особей.

В питании хариуса из оз. Девчаин (Рис. 17Д) основное значение имели имаго и субимаго амфибиотических насекомых, преимущественно куколки хирономид, с частотой встречаемости в 73,53% желудков, занимая 39,78% рациона. Прочие представители группы в сумме составили менее 2% массы пищевого комка. Несколько чаще в желудках встречались планктонные организмы (85,29%), при значении по массе – 31,23%. Более половины рыб потребляло организмы бентоса: личинки амфибиотических насекомых и водяных клещей. Довольно часто встречавшиеся личинки хирономид (38,24%) и клещи (19,12%) суммарно составили не более 3% массы пищи. Более 10% по массе приходится на личинок ручейников. Воздушно-наземные насекомые при встречаемости 20,59% составляли 12,84% общей массы пищи. Основная доля данной группы (8,71% пищевого комка) приходится на перепончатокрылых семейств Formicidae и Ichneumonidae. Среднее значение индекса наполнения желудка хариусов из оз. Девчаин составляло $45,16^0/000$.

В питании хариуса оз. Амудиса (басс. р. Калар) в августе (Рис. 18А) чаще всего встречались бентосные организмы (88,41%). Массовая доля их составляла 82,27% (Gammaridae (30,33%) и личинки ручейников (51,73%), а также моллюски Valvata, личинки комаров звонцов и веснянок. Субдоминантной группой в питании хариуса в данный период были имаго и субимаго амфибиотических насекомых, с частотой встречаемости 17,39%, при массовом значении 7,54% пищевого комка (субимаго ручейников – 6,38%, куколки комаров звонцов – 0,76%). Незначительную часть составляют в позднелетнем питании хариуса взрослые насекомые ручейников и комаров. Воздушно-наземные насекомые составляют примерно 1/15 часть от общей массы пищи. Основу этой группы составляют перепончатокрылые, представленные в данном случае наездниками

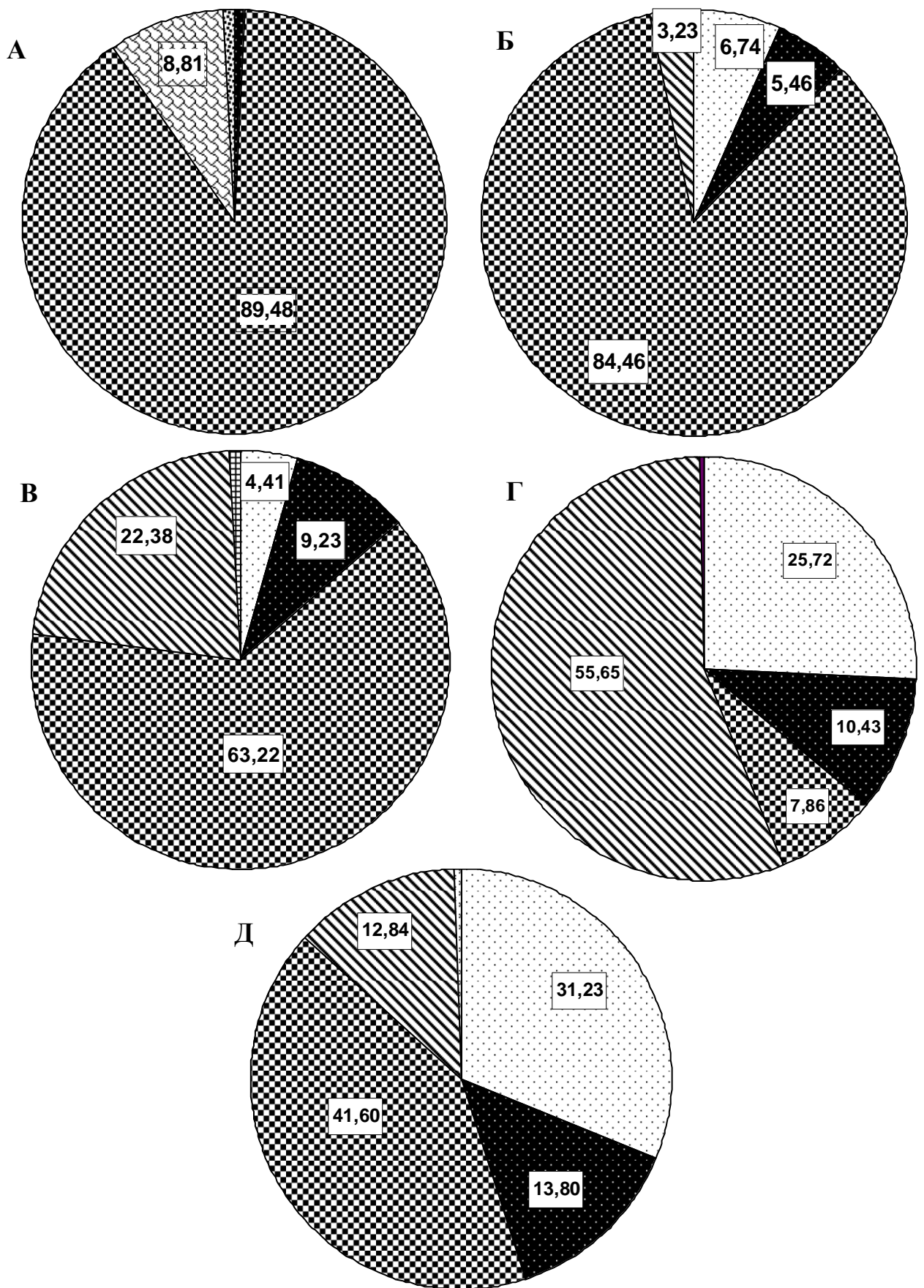


Рис. 17. Соотношение основных групп пищевых организмов в питании байкалоленского хариуса из оз. Огиендо, июль (А); оз. Якчинское - 1 (Б) и 2 (В), июль; оз. Амудиса (бассейн Конкудеры), август (Г); и оз. Девчаин, август (Д).

Ichneumonidae (2,5%), Apidae (2,75%) и муравьями Formicidae (0,57%). Жуки двух семейств представляют вторую её часть. Это – Elatheridae и Cantharidae. Их роль в питании незначительна. В уловах было встречено 7,9% непитающихся особей. Средний индекс наполнения желудков в оз. Амудиса в августе низкий и составляет $12,1^0/000$.

В рационе хариуса оз. Даватчан в августе (Рис. 18Б) преобладали воздушно-наземные членистоногие (37,84%): Pentatomidae (29,31%); Aranea (0,08%); три семейства жесткокрылых, не превышающие в сумме 3%; два семейства перепончатокрылых – Ichneumonidae (2,64%) и Formicidae (0,88%); и др. Субдоминантной группой является бентос, составляя 28,51% пищевого комка. В основном это личинки амфибиотических насекомых и моллюски. Куколки и взрослые амфибиотические насекомые занимают 15,9% пищевого комка в августовском питании хариуса. Планктонные организмы представлены в питании байкалоленского хариуса 4,89% массы пищевого комка *Daphnia longiremis* и 4,44% - *Heteroscopa appendiculata*. Среднее значение ИНЖ не так велико для летнего питания хариуса ($57,8^0/000$).

Центральное место в рационе хариуса оз. Бол. Намаракит в августе (Рис. 18В) занимают воздушноназемные насекомые – 78,47% пищевого комка. Чаще всего встречаются из этой группы представители отряда перепончатокрылых: Formicidae (в 58,50% желудков), составляя по массе 22,98% пищевого комка, Ichneumonidae встречающиеся немного чаще муравьёв – в 70,73 % желудков, при массовой доле – 21,87%, также встречаются Tenthredinidae, Braconidae и Apidae. На других представителей группы – клопов Pentatomidae приходится 13,99% массы пищи. Жесткокрылые представлены пятью семействами: Elatheridae, Cerambycidae, Iridae, Staphilinidae, Cantharidae с суммарным значением по массе 5,44%.

Также, немалое значение имеют цикады (11,28%). Другие составляющие этой группы: Aranea, Syrphidae, Muscidae, Aphididae, Tettigonidae, Lepidoptera; в сумме составляют по массе 1,2%. Имаго и субимаго амфибиотических насекомых являются субдоминантной группой в

питании байкалоленского хариуца оз. Намаракит, на долю которых приходится 7,7% массы пищи (куколки комаров звонцов (3,75%) и ручейники (3,18%). Бентосные организмы встречаются довольно часто – 68,29%, но их массовая доля низка – 5,9%. Эту группу представляют: личинки вислоккрылок, ручейников и хирономид и др. В 7,32% желудков встречалась рыба, значение по массе которой 5,9% (молодь речного окуня). Озеро Бол. Намаракит в этот период изобиловало планктоном, но в питании хариуса он встречается очень редко, всего в 2,44% желудков, и масса его была незначительна - 0,16%. От общего количества отловленных особей непитающиеся составили 0,4%. ИНЖ составлял в среднем на момент проведения работ – 97,2⁰/₀₀₀.

В оз. Джелло в августе (Рис. 18Г) хариус отдавал предпочтение в питании бентосным организмам (70,1%). Основная масса их приходится на личинок стрекоз и ручейников, которые, встречаясь соответственно в 24,44% и 28,89% желудков, занимали 58,64% и 10,05% пищевого комка. Масса других компонентов данной группы (личинки жуков, веснянок, поденок и хирономид, акари и моллюски) была незначительна и составляла в сумме 1,41%. Воздушно-наземные насекомые при частоте встречаемости 75,56% составляли 16,54% массы пищевого комка. Также как в ряде других водоемов основу данной группы составляли представители перепончатокрылых (11,62% пищевого комка) и жесткокрылых (4,44%). Наряду с ними в рационе присутствовали цикады и тли. На долю планктонных организмов в августовском питании хариуса приходится 6,51%, при их встречаемости 28,89%. Группа имаго и субимаго амфибиотических насекомых, представленная взрослыми ручейниками, хирономидами и стрекозами занимает 3,59% пищевого комка. В августе месяце непитающихся особей зафиксировано не было. Средний ИНЖ равнялся 31,08⁰/₀₀₀, при максимальном его значении 173,8⁰/₀₀₀.

В озере Лёша все желудки июньского хариуса (Рис. 19А) содержат представителей группы имаго и субимаго амфибиотических насекомых, при

массовом значении равном 62,94%. Основой этой группы являются взрослые насекомые комаров звонцов (31,99% по массе и 67,92% ч. в.) и их куколки,

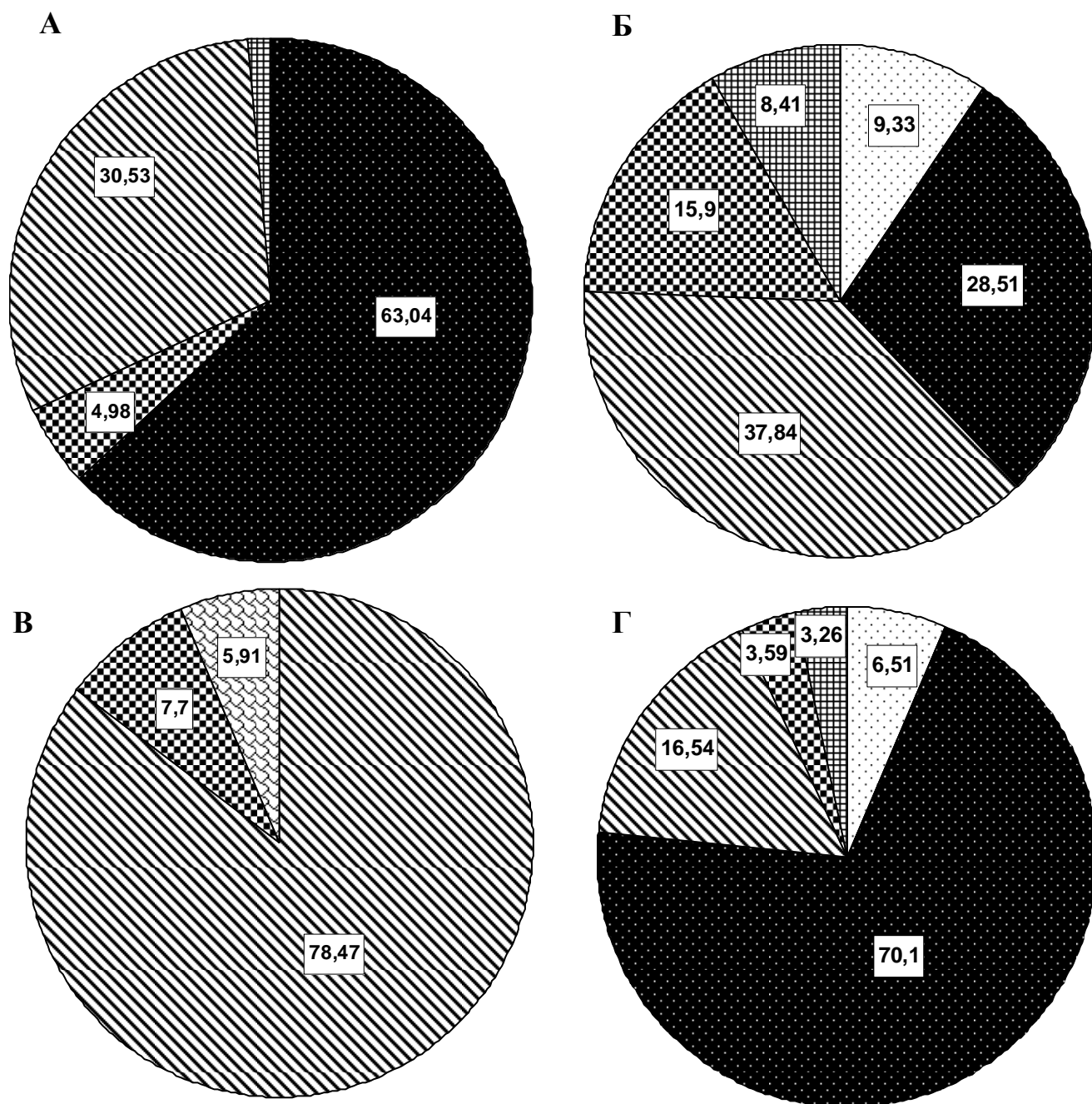


Рис. 18. Соотношение основных групп пищевых организмов в питании байкалоленского хариуса из оз. Амудиса (бассейн Калара), август (А); оз. Даватчан, август (Б); оз. Бол. Намаракит, август (В); оз. Джело, август. (Г).

которые встречаются в 35,85% желудков, при значении по массе – 28,47%. А куколки и взрослые ручейники составляют небольшой процент по массе (1,26% и 1,22%), и по частоте, соответственно 9,43% и 16,98%.

Субдоминантной группой пищевых компонентов являются воздушно-наземные насекомые. Её основа в питании данного озера – отряд перепончатокрылых 7,74%, при встречаемости 41,51%. Чуть реже встречаются представители отряда жесткокрылых, но их массовая доля равна всего 2,32%. Также в июне в питании хариуса представляют эту группу Cicadidae, Aranea, Psyllodea, Muscidae, которые в сумме составляют 4,9%. Бентосные организмы занимают в этот период в рационе 10,98%. Большую часть этой группы составляют личиночные стадии насекомых: вислокрылок (3,55%), комаров звонцов (1,52%), ручейников (1,9%), стрекоз (1,58%), подёнок и мошки. Присутствуют в рационе также моллюски, Corixidae, Hemiptera, хотя их процент ничтожен. В незначительных количествах встречался планктон (0,03%). Наряду с вышеупомянутыми пищевыми компонентами в рационе хариуса присутствовала икра *Barbatula toni*. Это говорит о том, что время отлова пришлось на время нереста сибирского гольца. В выборке совершенно отсутствовали пустые желудки.

В питании хариуса озера Лёша в августе (Рис. 19Б) основное место занимает группа планктонных организмов (36,76%). Более чем в половине желудков содержалась *Bosmina longispina*, массовая доля которой – 33,65%. В 10,53% случаев встречались Diaptomida со значением по массе равным 3,1%. Это представители придонных планктонных организмов, которые получают широкое развитие в конце летнего сезона. Субдоминантной группой являются представители разнокрылых 16,88% пищевого комка. Все остальные компоненты этой группы (Coleoptera, Ichneumonidae, Formicidae, Tettigonidae) имеют небольшую частоту встречаемости, варьирующую от 2,63% до 7,89%, при массовой доле не превышающей 1%. Менее значительны в августовском питании хариуса оз. Лёша имаго и субимаго амфибиотических насекомых – 7,64% пищевого комка. Основным компонентом этой группы являются взрослые насекомые ручейников 21,05% частоты встречаемости и 7,21% по массе. В уловах было зафиксировано 0,8%

особей с пустыми желудками. Индекс наполнения желудков достигает $150^{0}/_{000}$ (в среднем $80^{0}/_{000}$).

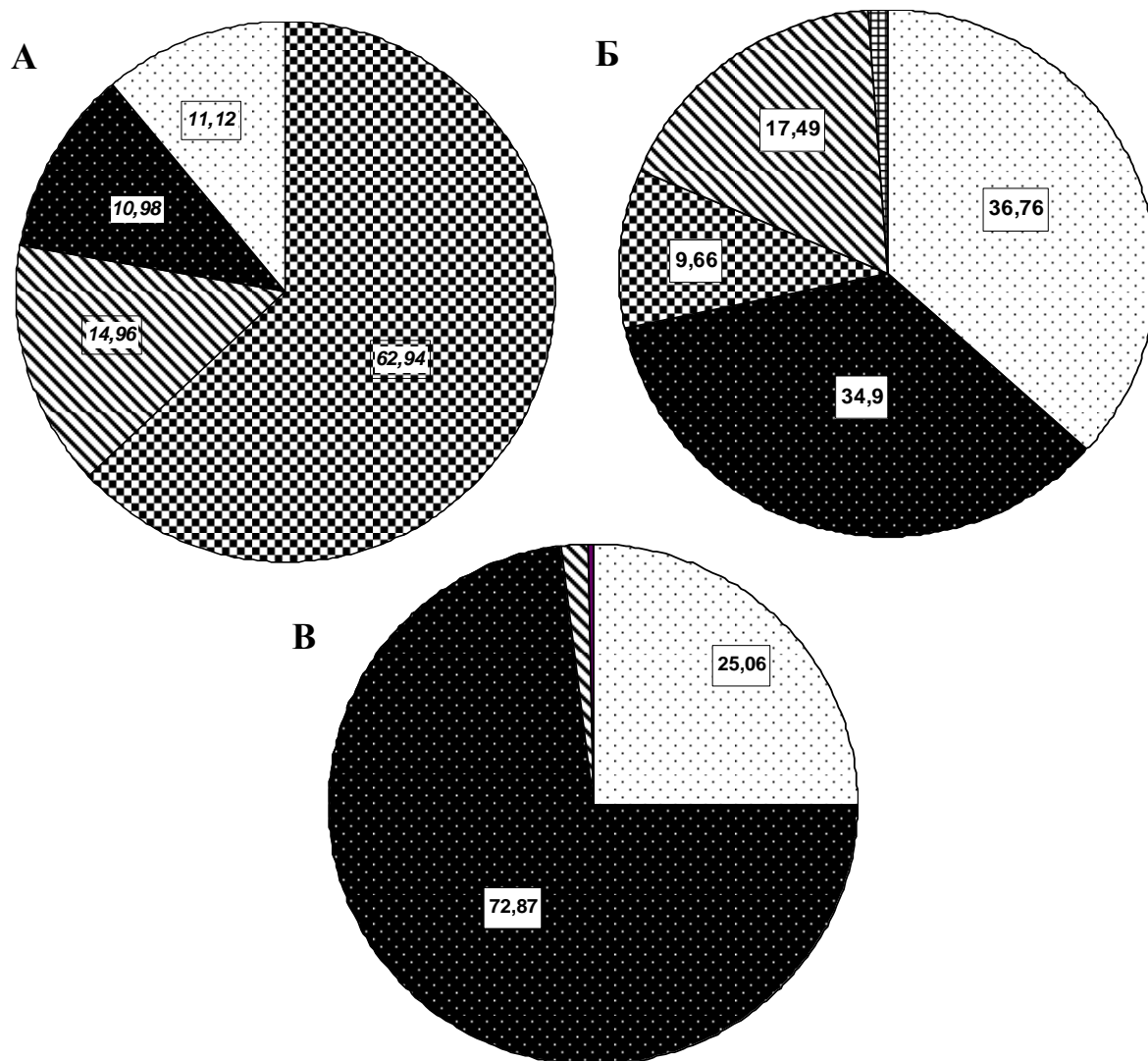


Рис. 19. Соотношение основных групп пищевых компонентов в питании хариуса оз. Леша в июне (А); в августе (Б) и сентябре (В).

В начале сентября в питании хариуса оз. Леша (Рис. 19В) преобладают бентосные организмы как по частоте встречаемости (71,73%) так и по массе (72,87%). В основном это личинки насекомых: стрекоз (42,21%), ручейников (30,61%). Незначительный процент приходится на моллюсков (всего 0,02% пищевого комка). Значительный процент рациона приходится на планктонные организмы (25,06% пищевого комка, при встречаемости 71,43%), которые представлены *Bosmina longispina* (20,32%) и *Acroporus harpae* (4,74%). Значение воздушно-наземных насекомых, представленных

тлями, кузнечиками и муравьями, к данному периоду снижается до 1,58% по массе, при встречаемости 17,86%. Амфибиотические насекомые составляют мизерный процент в рационе хариуса в сентябре (0,1%). ИНЖ составлял в среднем $59,1^{0}/_{000}$, достигая у некоторых особей $129^{0}/_{000}$.

В конце мая начале июня в рационе хариуса оз. Нижнеолондинское (Рис. 20А) превалируют бентосные организмы с массовым значением 74,08%, при частоте встречаемости 85,54%. Данную группу составляют личинки вислокрылок (38,51% пищевого комка), хирономид (22,93%), стрекоз (7,43%) и ручейников (5,17%), а также моллюски. Субдоминантной группой пищевых организмов в рационе хариуса является планктон (25,2% по массе, при встречаемости 78,31%), представленный *Calanoida* и *Bosmina*. В момент проведения работ процент потребляемых извне водоема организмов был низок и составлял в сумме всего 0,43% (имаго амфибиотических насекомых и воздушно-наземные насекомые). ИНЖ достигал максимум $322^{0}/_{000}$, при среднем его значении $82,56^{0}/_{000}$.

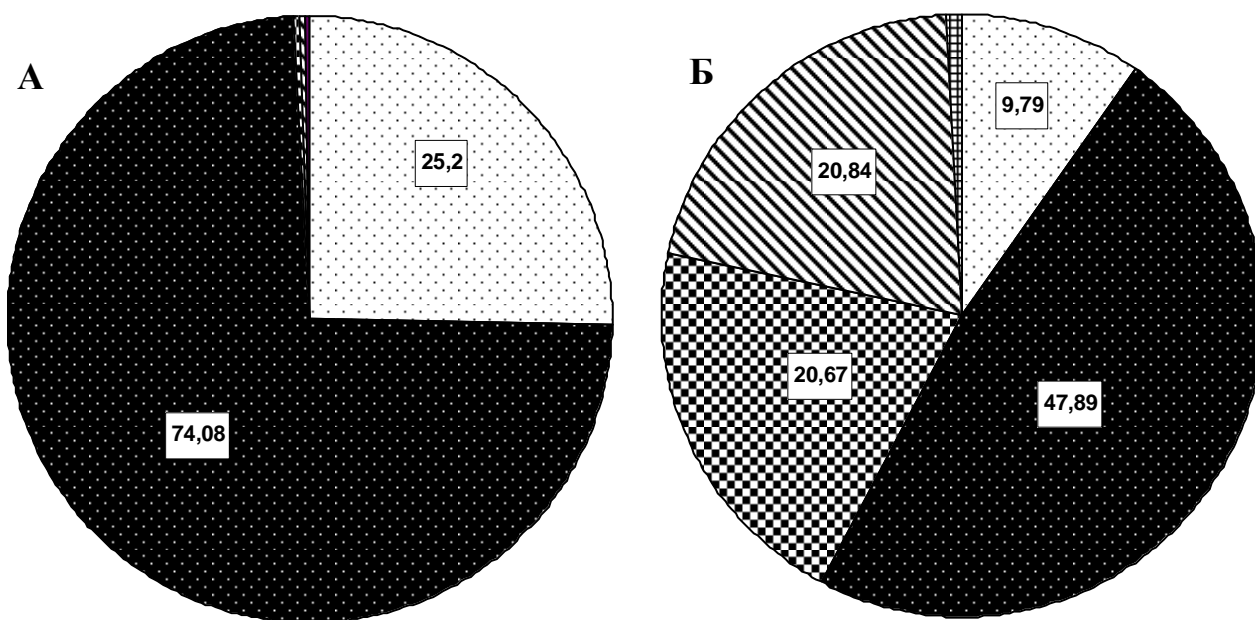


Рис. 20. Соотношение основных групп пищевых компонентов в питании хариуса оз. Нижнеолондинское в конце мая - начале июня (А) и сентябре (Б)

В начале сентября (Рис. 20Б) в питании хариуса оз. Нижнеолондинское основное место занимали бентосные организмы (47,89%, при встречаемости – 75,36%). Данную группу составляли исключительно личинки

амфибиотических насекомых: ручейников (25,12%), стрекоз (22,76%) и хирономид. Более чем в половине желудков встречались воздушно-наземные насекомые, массовая доля которых на момент исследования достигала 20,84%. Они представлены широким спектром организмов: Pentatomidae (1,3%); тремя семействами жесткокрылых (Elateridae, Cerambycidae, Ipidae) (1,58%); двукрылых (Fungivoridae, Muscidae, Dolichopodidae) (2,62%); перепончатокрылых (Ichneumonidae, Formicidae Tenthredinidae) (14,02%); а также листоблошками. Чуть реже встречаются амфибиотические насекомые (40,58%), занимая 20,67% пищевого комка, из которых на имаго ручейников и хирономид приходится соответственно 8,12% и 8,15% общей массы пищи. Преимагинальные стадии этих насекомых в сумме составляют 2,73%. Планктонные организмы (Diaptomida), встречаясь в трети желудков хариуса, по массе составляют десятую часть пищевого комка. ИНЖ в сентябре составил в среднем 34,1⁰/₀₀₀, достигая максимум 122⁰/₀₀₀.

В питании байкалоленского хариуса оз. Читканда в июле (Рис. 21А) значительную часть составляют бентосные организмы (44,5% пищевого комка), 41,71% из них по массе приходится на личинок ручейников: Brachycentridae 1, Nalesus sp. 1. Прочие представители этой группы в рационе хариуса в данном водоеме имеют малый процент по массе, в сумме равный 2,78%. Хотя частота встречаемости их варьирует от 4,76% - Mollusca, Plecoptera 1., Coleoptera 1., до 14,28% - Chironomidae 1.. Субдоминантной группой являлись воздушно-наземные насекомые, по массе составляющие 15,28%. Чаще всего из этой группы встречаются наездники Ichneumonidae - 19,05%, с массовой долей - 5,84%. Чуть реже встречаются Pentatomidae, Coleoptera, Tabanidae - 14,28%, со значением по массе равным, соответственно - 4,43%, 1,05%, 1,46%. Другие компоненты группы не столь значимы и составляют в сумме 2,5%. В питании хариуса озера Читканда в этот период последнее место занимает планктон (11,45%). В половине желудков содержались организмы группы имаго и субимаго амфибиотических насекомых, массовая доля которых составляет 5,12%.

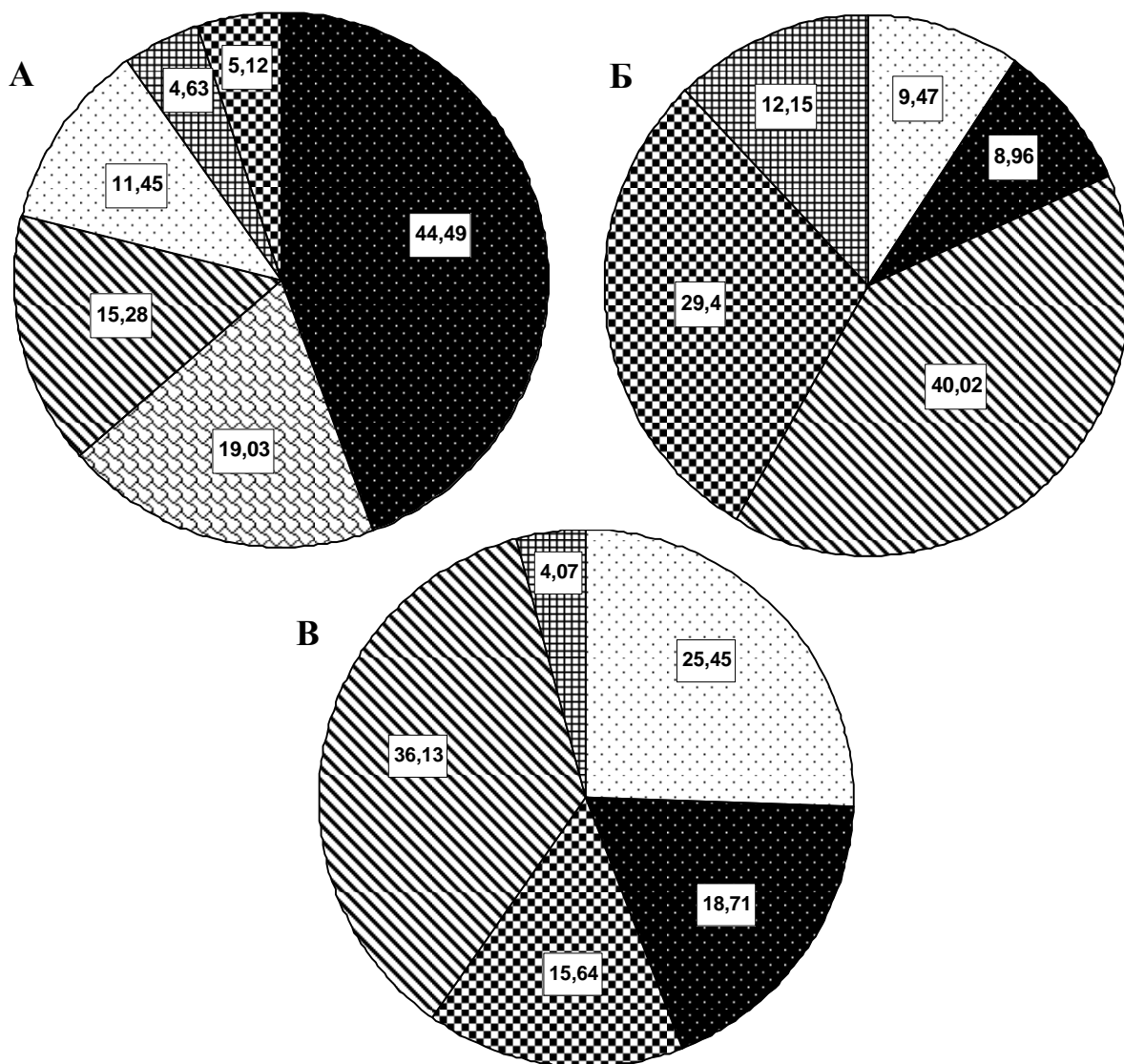


Рис. 21. Соотношение основных групп пищевых организмов в питании хариуса оз. Читканда в июле (А), августе (Б) и сентябре (В).

Чаще всего из них встречались куколки комаров звонцов и половозрелые особи ручейников. Прочие составляющие группы менее значительны (2,5% по массе). Хариус этого озера также употребляет в пищу рыбу, в частности - это *Phoxinus phoxinus*. Хотя значение по массе составляет практически пятую часть всей пищи 19,03%, частота встречаемости небольшая – 9,52%. В 28,57% желудков встречались макрофиты. Выборка содержала 0,2% особей с пустыми желудками. Среднее значение индекса наполнения желудков хариуса этого озера составлял 55,4⁰/₀₀₀.

Основу питания хариуса озера Читканда в августе (Рис. 21Б) составляли воздушноназемные насекомые в данном случае представлены 5 компонентами, встречающимися более чем в половине желудков и имеющими 40,02% пищевого комка. Чаще всего из них встречаются клопы

Pentatomidae, наездники *Ichneumonidae*, занимая соответственно 31,42% и 3,91% всей массы пищи. Остальные составляющие этой группы (*Cicadidae*, *Coleoptera*, *Formicidae*) наблюдались в одинаковом количестве желудков (7,14%), и имели массовое значение в рационе 0,4%, 1,32% и 2,97%, соответственно. Имаго и субимаго амфибиотических насекомых со значением по массе 29,4% и частотой встречаемости 71,43% являлись субдоминантной группой в питании хариуса оз. Читканда на момент проведения работ. Она представлена куколками комаров звонцов (15,65%), их имаго (13,21%) и имаго мокрецов (0,55%). Значение бентосных организмов в питании хариуса в августе снижается до 8,96%. Личинки ручейников (*Oligoplectrodes americana*, *Hydatophylax nigrovittatus*, *Apatania sp.*, *Halesus sp.*) по массе в сумме составляли 6,44%. Небольшую часть бентоса представляют личинки мокрецов и жуков (2,51%). Планктон занимает в августовском рационе хариуса озера Читканда малый процент, как по массе (4,16%), так и по частоте встречаемости (7,14%). В 14,3% желудков были обнаружены макрофиты. Их массовая доля равна 12,3%. Особей с пустыми желудками в уловах в озере Читканда в данный период обнаружено не было. Индекс наполнения желудков имеет среднее значение $30,8^{0/000}$.

Доминантной группой в сентябрьском питании хариуса оз. Читканда (Рис. 21В) являются воздушноназемные насекомые (36,13% пищевого комка, при встречаемости 37,83%). Основу данной группы составляют представители отряда перепончатокрылых (*Ichneumonidae* (13,27%), *Formicidae* (4,51%), *Tenthredinidae* (1,88%)) полужесткокрылых (12,65%). Другие компоненты группы имеют незначительный процент не превышающий индивидуально 1% (несколько семейств жуков, цикады, мухи, грибные комарики и

листоблошки). Значение планктонных организмов возрастает и они становятся субдоминантной группой в питании хариуса (25,45% по массе, при встречаемости 35,14%). Основная его масса приходится на *Calanoida*, составляющих 25,34% пищевого комка. А также в желудках встречается *Bosmina longispina*. Бентосные организмы имеют значение по массе 18,71%, из которых 18,19% приходится на личинок ручейников. Из этой группы в питании присутствовали также моллюски, жуки-плавунцы, клопы, личинки хирономид. В 43,24% желудков встречались представители группы имаго и субимаго амфибиотических насекомых, при массовом значении 15,64%. Большая их часть приходится на субимаго ручейников (8,19%) и имаго хирономид (7,07%).

Анализ содержимого желудков хариуса исследованных водоемов показывает, что его питание в летне-осенний период имеет ряд отличий, обусловленных различиями характеристик кормовой базы этих водоемов.

Поскольку эврифагия является генеральной пищевой стратегией хариуса, в его питании отражаются все сезонные изменения в видовом составе и численности организмов, составляющих его рацион. Примерно в половине исследованных озер их летнее и раннеосеннее питание в значительной мере базируется на потреблении воздушноназемных членистоногих, преимущественно насекомых, с разной весовой долей и с различной продолжительностью во времени в зависимости от конкретных условий (видовой состав и биомасса, погодные условия). К таким водоемам относятся озера Амудиса (бассейн Конкудеры) (55,65%), Бол. Намаракит (78,47%), Даватчан (37,84%), Гитара (52,23%), Кулинда (31,75%), Читканда (40,02%) и р. Джело (40,43%). В желудках хариусов других популяций группа также встречается, хотя и меньшими значениями по массе (рис.). В основном это представители отрядов перепончатокрылых (Hymenoptera), полужесткокрылых (клопов) (Heteroptera) и жесткокрылых (Coleoptera). Встречаются также и другие насекомые: равнокрылые, прямокрылые, чешуекрылые и пр. (прил. 16, 17). В рационе хариуса исследованных

водоемов обнаружены воздушно-наземные насекомые 24 семейств (жесткокрылые – 12 семейств, перепончатокрылые – 6 семейств, двукрылые – 6 семейств). Причиной столь широкого использования компонентов данной группы в некоторых водоемах является то, что кормовая база рассматриваемых водоемов скудна, а в летний период насекомые получают широкое распространение. Немаловажную роль играют и размеры водного зеркала водоемов, а также их высотное расположение. Заметна здесь и зависимость потребления их от погодных условий: при отсутствии осадков и сильного ветра их значение в питании возрастает. При этом в наиболее высоко расположенных водоемах значительную роль играют жесткокрылые семейств *Cerambycidae* (усачи), *Elatheridae* (щелкуны), *Carabidae* (жужелицы), *Staphylinidae* (хищники), клопы *Pentatomidae* и перепончатокрылые *Ichneumonidae* (наездники), а в озерах, находящихся в поясе горной тайги (оз. Бол. Намаракит) к ним присоединяются и даже доминируют в пище крылатые особи муравьев *Camponotus*.

Особая роль воздушноназемных насекомых (до 90% массы пищи в отдельные моменты), отмечается и в питании других лососевидных рыб из наиболее высоко расположенных горных озер БРЗ или Альп (Reimer, 1985). Заметное значение наземных насекомых отмечается в питании хариуса в других водоемах Байкальской горной страны (Книжин, Пильников, 1986) и прочих районах обитания, например, оз. Байкал (Кожов, 1950), водоемы Восточного Саяна (Книжин и др., 2001б).

Определенную роль в сезонном питании имеют и преимагинальные стадии и имаго амфибиотических насекомых, из-за их массовости, довольно крупных размеров и доступности для потребления. Конечные жизненные стадии этих насекомых выступают одним из основных источников энергии, потребной для соматического роста и в особенности для формирования половых продуктов. В период их вылета наблюдается наивысшая интенсивность питания. Значение амфибиотических насекомых в питании рыб континентальных водоемов ранее отмечалось Боруцким (1963). Имаго и

субимаго амфибиотических насекомых играют важную, порой главную, роль в питании некоторых нами исследованных водоемов во время их массового вылета. К таким водоемам относятся оз. Огиендо, июль (89,48%), озера Якчинского каскада, июль (1 – 84,46%; 2 – 63,22%), оз. Амут, июнь (57,63%), оз. Балан-Тамур, июнь (68,48%), оз. Лёша (июнь – 66,7%, июль – 33,02%), оз. Гитара, июль (68,48%), оз. Девчаин, август (41,6%), р. Джело, август (48,8%), р. Илокалуй, август (36,39%), а также оз. Байкал (Тугарина, 1981, Матвеев, 1993). Пик интенсивности выклева амфибиотических насекомых в некоторых нами исследованных водоемах выглядел впечатляюще: на момент проведения нами работ на озере Балан-Тамур, во второй половине июня 2006 года, отдельные участки водного зеркала были сплошь покрыты ковром из преимагинальных стадий хирономид. Значительная роль имаго ручейников в летнем питании хариусов, обитающих в литорали оз. Байкал, отмечалась Базикаловой, Вилисовой, 1959; Тугариной, 1981; Матвеевым, 1993;. Величина потребления имаго байкальских ручейников зависит как от сроков и особенностей вылета в разные годы, так и от погодных условий. В штиль значение ручейников в питании хариуса оз. Байкал возрастает, а в ветреную штормовую погоду увеличивается значение амфипод.

Воздушно-наземные насекомые и преимагинальные стадии и имаго амфибиотических насекомых – группы кормовых организмов, сезонный характер которых выражен в наибольшей мере. Максимальная их роль в питании хариуса наблюдается в период наибольшей активности насекомых в летние месяцы.

Наряду с вышеупомянутыми группами пищевых организмов, основу питания хариусов во многих популяциях составляют бентосные организмы. Эта группа также присутствует в пище хариусов из всех нами исследованных водоемов. В ряде озёр бентос занимает основное место в рационе хариуса в некоторые летние месяцы (речь идет о летне-осеннем питании). Такими водоемами являются: оз. Балан-Тамур, в июньском питании байкалоленского и черного байкальского хариусов которого содержалось бентосных

организмов соответственно 54,44% и 22,8% массы пищевого комка; р. Илокалуй в августе – 50,41%, оз. Читканда в июле – 44,49%; оз. Лёша в августе – 34,9%, в сентябре – 72,87%; оз. Джелло в августе – 70,1%; оз. Амудиса (бассейн Калара) в августе – 63,04%. Этому способствуют относительная мелководность, более высокая среднелетняя температура воды, значительное развитие макрофитов, водяных мхов вдоль береговой полосы и наличие прочих субстратов, заселяемых рядом бентосных организмов, таких как моллюски, личинки ручейников, хирономид, вислокрылок, жуков и других насекомых. Совершенно очевидно прогнозируется резкое увеличение значения бентосных организмов в рационе с концом летнего сезона (оз. Лёша, оз. Нижнеолондинское, см. ниже). В питании хариусовых рыб в подледный период эта группа неизменно играет решающую роль в большинстве водоемов.

В рационе хариуса некоторых из рассматриваемых водоемов: оз. Бол. Намаракит, оз. Читканда, оз. Кулинда, оз. Балан-Тамур, оз. Огиендо и оз. Байкал, содержится рыба. При низкой частоте встречаемости, за исключением апрельского питания черного байкальского хариуса из оз. Балан-Тамур (около 60% частоты встречаемости), она составляет по массе довольно значительный процент: это объясняется тем, что рыба по отношению к другим компонентам имеет значительно большую массу. Питание рыбой свойственно популяциям из водоемов, в которых обитают доступные для хариуса жертвы с достаточной плотностью населения. Таковыми являются виды, обитающие в одних биотопах с хариусом: молодь речного окуня встречается в питании особей из оз. Бол. Намаракит, озерный гольян в желудках рыб из оз. Читканда, обыкновенный гольян – из озер Огиендо и Балан-Тамур и представители коттоидных рыб – из озёр Кулинда и Байкал. Питание рыбной пищей свойственно особям старших возрастных групп, начиная с трех-пяти лет. Наряду с упомянутыми видами рыб хариус потребляет и молодь лососевидных: в оз. Балан-Тамур в составе пищи зафиксированы собственная молодь и молодь ленка.

В раннелетнем питании хариуса озер Амут и Нижнеолондинское достаточно большой процент составляли холодноводные планктонные организмы (Calanoida) соответственно 20% и 25%, что связано с дефицитом более доступных компонентов кормовой базы. В питании хариуса в озерных водоемах в подледный период планктон также играет важную роль, наряду с бентосными организмами. В озёрах Лёша, Читканда, Девчаин, позднелетнее и раннеосеннее питание хариуса содержит большое количество планктонных организмов. Это, как правило, *Bosmina longispina*, *Diaptomida* и *Calanoida*, максимум развития которых в сибирских горных водоёмах приходится на конец лета. В это время их количество столь велико, что в некоторых озерах хариус полностью переходит на планктонное питание (данные автора), или они составляют значительную часть рациона.

Как отмечалось выше, питание байкальских хариусов характеризуется особой специфичностью. При наличии в их пищевом комке всех выделенных нами групп пищевых компонентов значение организмов ряда таксономических категорий, входящих в какую-либо из рассматриваемых групп, оказывается определяющим. В первую очередь (в порядке убывания значимости в питании хариусов) это объекты бентосного происхождения: байкальские амфиподы, личинки ручейников и моллюски, а также ряд видов населяющих литораль придонных и бентопелагических коттоидных рыб.

Взрослыми рыбами достаточно активно потребляются разновозрастные особи бычковых, имеющих наименьшие среди байкальских коттоидных линейные размеры. Это преимущественно обильно населяющие придонные слои литорали песчаная и каменная широколобки, а также массово появляющаяся в прибрежье в определенные периоды года желтокрылка. Значение рыбного компонента в питании хариусов расширяется и за счет потребления икры коттоидных рыб, подавляющее большинство видов которых нерестятся в разные сезоны года именно в литорали озера. При этом потребляется преимущественно икра видов, не охраняющих кладку. В летние

месяцы во время миграции в прибрежье скоплений личинки желтокрылки («поеди») она также может потребляться хариусами.

Тенденции использования рыбной пищи сохраняются и в изолированных популяциях черного байкальского хариуса из озерных водоемов, в которых велика численность населяющих литораль мелких рыбных жертв. Так, в озерах Кулинда и Балан-Тамур крупные особи черного байкальского хариуса активно потребляют песчаную широколобку и речного гольяна соответственно.

Сезонные особенности питания черного байкальского хариуса из оз. Байкал отмечались ранее и характеризуются использованием им в июне-июле преимущественно имаго байкальских ручейников, в августе-сентябре воздушных насекомых, а с сентября по апрель – амфипод, личинок байкальских ручейников, моллюсков и рыбы (Базикалова, Вилисова, 1959; Тугарина, 1962, 1981; Егоров, Гаврилов, Трещетенкова, 1969; Тугарина, Купчинская, 1977, данные автора).

Рассмотреть сезонные особенности питания изолированных локальных популяций черного байкальского хариуса нам удалось на примере оз. Балан-Тамур. В то время как основу питания рыб данного водоема в июне составляли представители групп амфибиотических насекомых и бентосных организмов, что связано с их широким развитием на момент проведения работ, в подледный период основу рациона составляют рыбные объекты, в частности обыкновенный гольян (91,33% пищевого комка), молодь хариуса (4,55%) и ленка (0,8%). Такая картина питания обусловлена существенно возросшей доступностью данных объектов по сравнению с летне-осенним сезоном, поскольку промерзание основных участков обитания последних на глубинах до 1,5 м, составляющих большую часть площади приводит к увеличению плотности рыбного населения и смещению мест обитания всех рыб на участки, более предпочтительные для крупного хариуса. На фоне столь интенсивного использования рыбных объектов потребление бентосных и планктонных организмов, свойственное в период закрытой воды

хариусовым рыбам из большинства популяций, невелико и составляет в сумме всего 2,74% массы пищевого комка. Среднее значение ИНЖ черного байкальского хариуса из оз. Балан-Тамур как в период открытой воды, так и в подледный период было достаточно высоко (соответственно 120⁰/₀₀₀ и 82,56⁰/₀₀₀), хотя в апреле в уловах содержались несколько непитающихся особей, в то время как в июне таковых не встречалось.

Рассмотреть питание байкалоленского хариуса в сезонном аспекте возможно на примере нескольких водоемов: оз. Лёша, в котором отбирались пробы в июне, августе и сентябре; оз. Читканда, в котором рыбы изучались в июле, августе и сентябре; и оз. Нижнеолондинское – в конце мая - начале июня и сентябре.

В озере Лёша в июне предпочтение в питании отдавалось группе имагинальных и преимагинальных стадий амфибиотических насекомых (66,7%). В августе же, при снижении численности вышеупомянутой группы, которая составляет лишь десятую часть пищевого комка, и сокращении на водном зеркале этого не крупного озера количества воздушноназемных насекомых, их место вновь занимает бентос, который в июне находится лишь на третьем месте среди основных групп пищевых организмов (см. выше). К концу июля началу августа имаго амфибиотических насекомых остаются доминирующей группой в рационе хариуса, однако их потребление снижается практически в два раза. Воздушно-наземные насекомые становятся субдоминантной группой, а их доля в пищевом комке возрастает до 26,2% по причине их широкого развития. Довольно значительно потребление зоопланктона в этом месяце (16,2%), на который приходится начало их интенсивного развития. К концу лета более значительной становится роль в питании увеличивших численность пелагических и развивающихся к этому времени крупных придонных планктонных организмов. Среди организмов этой группы преобладала *B. longispina*, составляющая более 90% потребленного зоопланктона. В начале лета их численность очень невысока – это связано со спецификой климата: поздним

началом лета и поздним вскрытием озёр. К концу летнего сезона вода достаточно прогрета для широкого развития придонных планктонных организмов. К началу осени еще больше усиливается значение бентосных организмов в рационе хариуса до 72,87% пищевого комка, что обусловлено практически полным завершением активности воздушно-наземных и амфибиотических насекомых (их массовые значения в свою очередь снижаются соответственно до 1,58% и 0,1%). Также возрастает употребление хариусом планктонных организмов – 25,06%.

Интенсивность питания байкалоленского хариуса из оз. Леша в течение летне-осеннего периода изменяется следующим образом: максимальная накормленность рыб отмечается в июне, когда средний индекс наполнения составляет $96,8^{0}/_{000}$, к августу отмечается некоторое снижение этого показателя до $76,7^{0}/_{000}$ и дальнейшее снижение в сентябре до $65^{0}/_{000}$.

В условиях высокогорий максимальные значения индексов наполнения желудков хариусовых рыб приходятся, как правило, на летние месяцы, в течение которых проявляется наибольшая активность воздушно-наземной энтомофауны и амфибиотических насекомых, являющихся наиболее предпочтительными пищевыми компонентами для хариусовых рыб, имеющие большое значение для роста и аккумуляции энергии, необходимой для размножения. Исключение составляют такие озера как Балан-Тамур, в которых и в зимние месяцы хариус располагает довольно богатой кормовой базой, в виде рыбных объектов. Наименьшее количество непитающихся особей хариуса в условиях высокогорий приходится на июнь, июль и начало августа, во время которых наблюдается наиболее интенсивный вылет амфибиотических и воздушно-наземных насекомых (прил. 18).

В интенсивности питания хариусовых рыб в летне-осенний период, так же как у большинства эврифагов из числа лососевидных рыб имеются суточные особенности. Наибольшей интенсивностью характеризуются два временных промежутка:

- 1) утренний – с 6-7 часов до 10-11 часов.

2) вечерний – с 17 часов до 21-22 часов.

В зимний период данные пики сдвигаются соответственно продолжительности светового дня.

В оз. Читканда в среднелетнем питании хариус отдает предпочтение бентосным организмам, значение которых в августе снижается, и их место занимают воздушно-наземные насекомые. Также в августе возрастает значение амфибиотических насекомых до 29,4%. К началу осени картина меняется: снижается употребление хариусом воздушно-наземных и амфибиотических насекомых, и увеличивается потребление планктонных и бентосных организмов, что определяется уменьшением активности насекомых.

Хорошо заметно, что в более высоко расположенном оз. Леша, переход с питания насекомыми на употребление гидробионтов происходит раньше, чем в оз. Читканда.

Интенсивность питания хариуса из оз. Читканда в летний и раннеосенний периоды имеет практически равные показатели.

В озере Нижнеолондинское нам удалось провести отлов рыб в конце мая, когда водоем практически весь находился подо льдом, что дает возможность охарактеризовать питание хариуса в подледный период. В мае практически вся масса пищевого комка хариуса приходилась на гидробионтов: бентосные организмы (личинки вислоккрылок, амфибиотических насекомых и моллюски) (74,08%) и планктон (25,2%). К концу августа началу сентября в питании хариуса данного водоема значительный процент составляли воздушно-наземные (20,84%) и амфибиотические (20,67%) насекомые, вследствие их широкого развития и доступности для питания хариусовых рыб. Значение планктонных организмов снижается по сравнению с маем практически в три раза, и организмов бентоса до 47,89%, что еще раз подтверждает стремление хариуса наиболее широко и полно использовать кормовую базу.

У хариусов из исследованных нами водоемов хорошо прослеживаются возрастные изменения питания. Для характеристики возрастной динамики мы взяли выборки из нескольких наиболее показательных водоемов: оз. Байкал, оз. Амут, оз. Кулинда, оз. Девчаин, оз. Леша и оз. Нижнеолондинское.

С увеличением возраста и линейных размеров рыб в исследованных озерах наблюдается изменение состава потребляемых объектов, в основном в сторону увеличения их размеров.

В озере Байкал основу питания младшевозрастных групп (Рис. 22Б) составляют преимущественно мелкие и средние представители амфипод, личинки ручейников, хирономид, воздушно-наземные насекомые и т.д., в то время как с увеличением возраста, а соответственно и размеров рыб, возрастают габариты объектов, ими потребляемых. В питании начинают доминировать крупные вооруженные амфиподы, такие как *Eulimnogammarus*, *Acanthogammarus*. Также с большей частотой начинают встречаться моллюски и рыбные объекты, преимущественно песчаная, каменная, длиннокрылая широколобки и желтокрылка. Потребление рыбы в оз. Байкал свойственно особям хариуса начиная с 4-5 лет. Наши наблюдения совпадают с динамикой возрастных изменений в питании черного байкальского хариуса в литорали оз. Байкал, отмечавшейся ранее Тугариной (1962, 1981).

В оз. Кулинда в августе (Рис. 22А) питание молоди основывается на потреблении мелких личинок амфибиотических насекомых. По мере увеличения размеров, в пище встречается больше представителей воздушно-наземной энтомофауны, личинок ручейников. Особи хариуса в возрасте 3+ начинают употреблять в пищу рыбные объекты (*Leocottus kesslerii*), которые к возрасту 6+ составляют половину рациона хариуса данного водоема. Такая же тенденция прослеживается и для хариуса оз. Байкал (рис. 22Б).

В питании младшевозрастных особей оз. Амут в июне основное место занимали планктонные организмы (96,43%). С увеличением возраста (соответственно и размеров) значение зоопланктона в рационе хариуса

снижается, и его место занимают более крупные объекты, представляющие группы амфибиотических, воздушно-наземных насекомых и бентосных организмов. К шести-семи годам они совсем выпадают из рациона хариуса (Рис. 23А).

В озере Девчаин особи в возрасте 2+, 3+ отдают предпочтение планктонным организмам и мелким куколкам хирономид, к возрасту 4+, 5+ их значение в питании уменьшается и хариус переходит на питание бентосными организмами и воздушно-наземными насекомыми (рис. 23Б).

В сентябре младшевозрастные особи хариуса оз. Леша отдавали предпочтение планктонным организмам (до 92% пищевого комка у особей в возрасте 2+). У особей возрастом 3+ их процент составляет уже менее половины рациона, а к 4+ - 5+ они составляют уже менее 5%. С бентосными организмами наблюдается обратная ситуация (рис. 23В).

В оз. Нижнеолондинском нам удалось проследить возрастную динамику питания хариуса на момент начала распаления льда. В рационе хорошо прослеживается увеличение массы бентосных организмов, и снижение значимости планктонных организмов по мере увеличения размера рыб: если планктонные организмы в возрасте 2 лет составляли более половины пищевого комка, то к 4-5 годам их процент был равен 1,01% (рис. 23Г).

В питании хариуса высокогорных водоемов отражается интенсивность развития того или иного компонента питания на момент отлова. Наряду с возрастными вариациями в рационе очень хорошо видны различия рациона с изменением погодных условий. Такого рода наблюдения нам удалось провести на оз. Амудиса (бассейн Конкудеры- Мамы) (рис. 24А, В). При ненастной холодной погоде снижается разнообразие представителей воздушно-наземной фауны и имагинальных стадий амфибиотических насекомых. В связи со снижением их жизненной активности закономерно уменьшается уровень потребления компонентов вышеупомянутых пищевых групп. Напротив, при данных условиях, увеличивается интенсивность

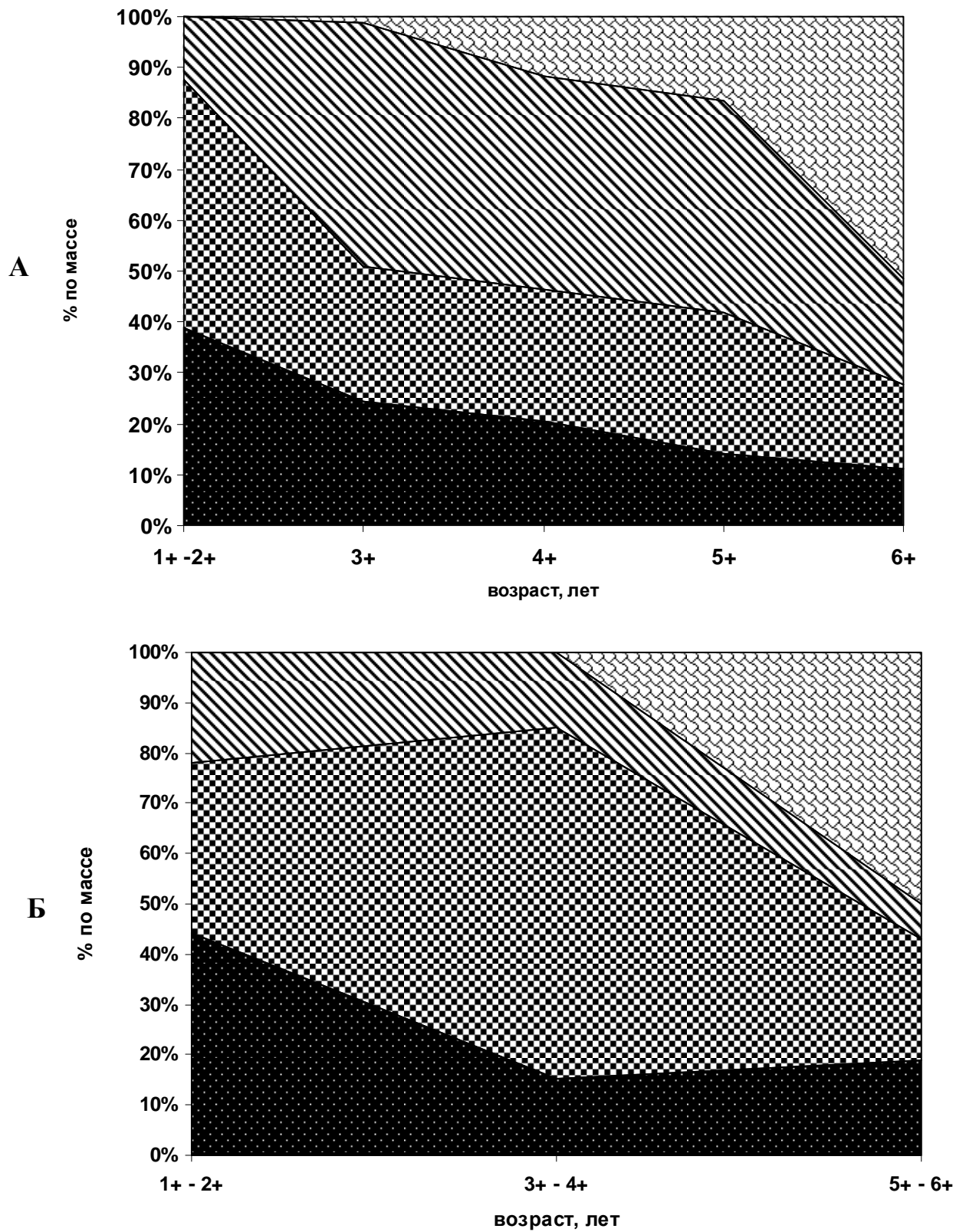


Рис. 22. Возрастные изменения спектра питания хариуса оз. Кулинда, август (А); оз. Байкал (Слюдянка), июнь (Б).

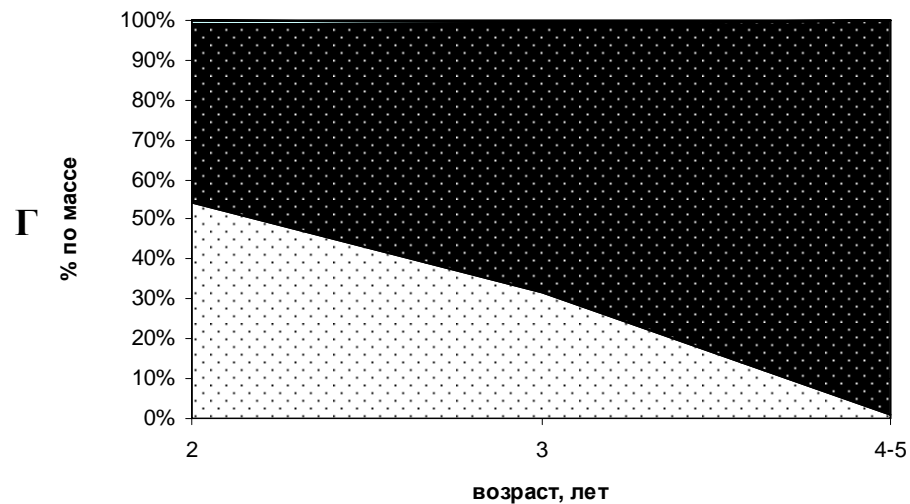
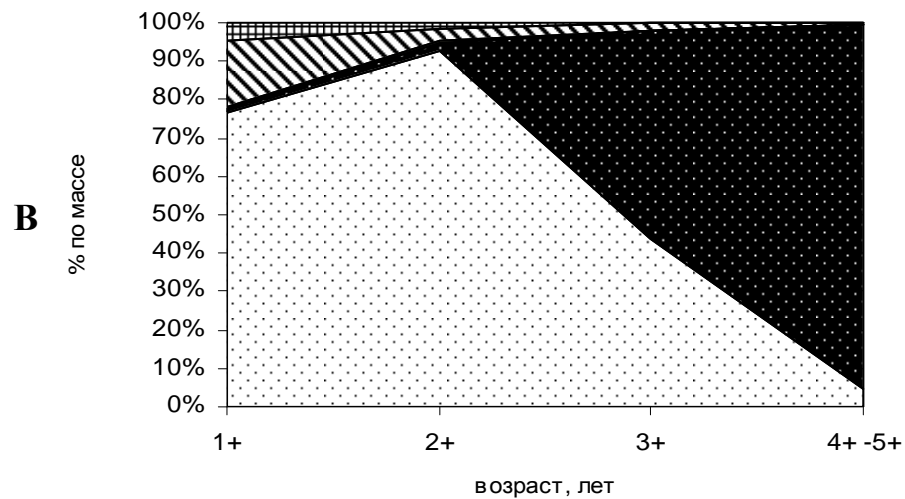
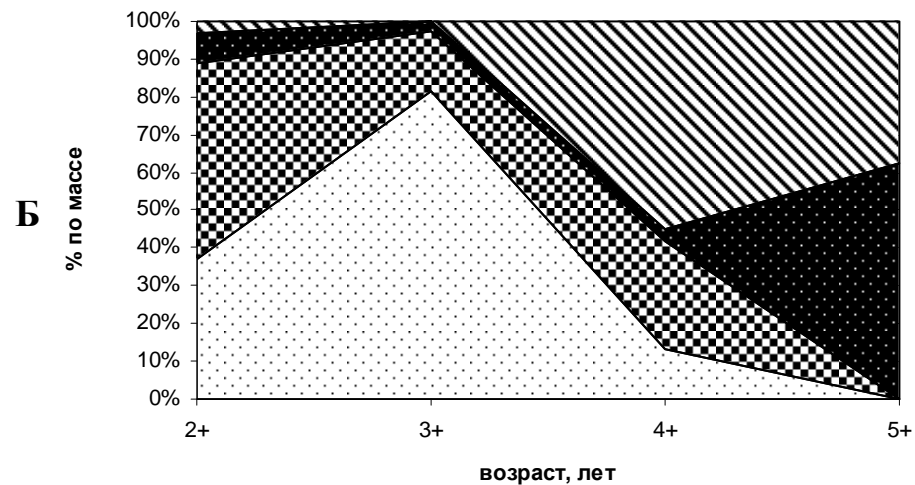
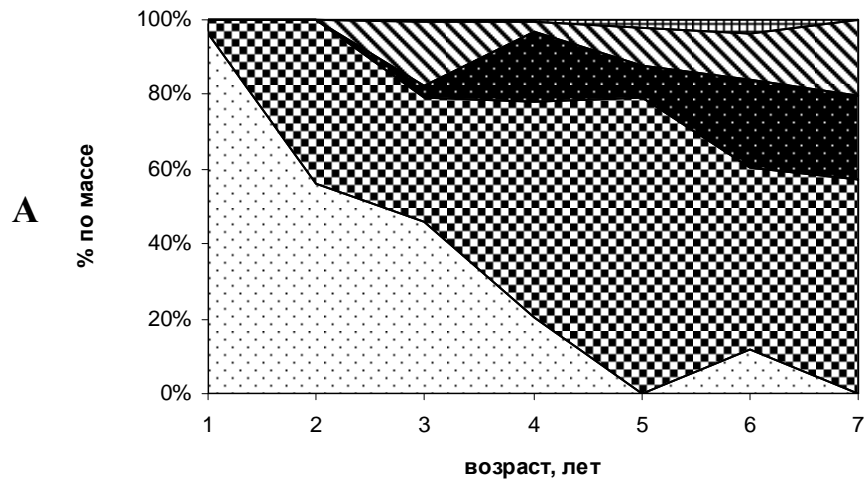


Рис. 23. Возрастные изменения спектра питания хариуса оз. Амут, июнь (А); оз. Девчайн, август (Б), оз. Леша, начало сентября (В); оз. Нижнеолондинское, май (Г).

потребления рыбами бентосных и планктонных организмов, процент которых в пищевом комке хариуса при ясной погоде в летний период менее значителен. Интенсивность же питания при этом изменяется незначительно, что говорит о высоком уровне пищевой пластичности хариусовых рыб, способных наиболее полно использовать достаточно скудную кормовую базу горных водоемов.

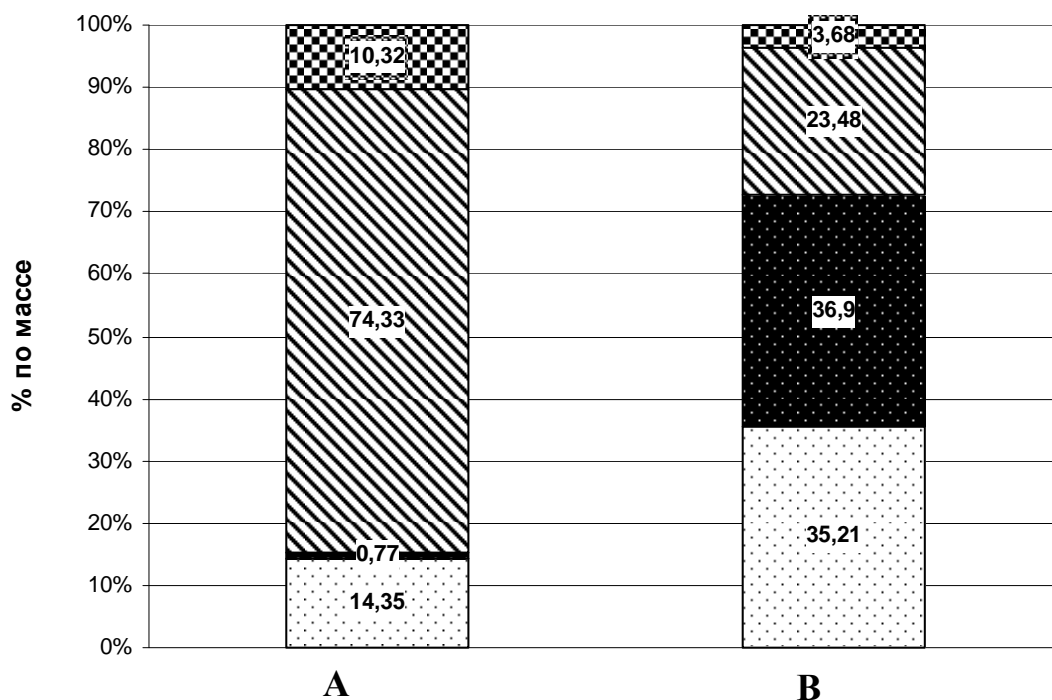


Рис. 24. Соотношение основных групп пищевых организмов в рационе хариуса из озера Амудиса (бассейн Конкудеры-Мамы) в ясную (А) и в ненастную (Б) погоду.

В данной работе необходимо затронуть биотопическое разделение питания хариусовых рыб. Это было нами осуществлено на примере черного байкальского хариуса из озера Кулинда, двух его оконечностей: верхней и нижней. В августовском питании хариуса верхней части озера значительный процент составляла рыба (песчаная широколобка *Leocottus kesslerii*) 47,32% по массе, которая в данной части достаточно многочисленна (Рис. 25). Причиной столь широкого развития песчаной широколобки является наличие в истоке озера достаточного количества песчаных отмелей, которые как нельзя лучше подходят для обитания и успешного развития данного вида коттоидных рыб. В нижнем же конце рыба имеет незначительный процент и

встречается лишь в одном желудке, а основу пищевого кома хариуса составляют воздушноназемные насекомые со значением по массе 35,68% и встречаемостью практически во всех желудках и амфибиотические насекомые, составляющие 29,26% массы. Они в большом количестве сносятся к истоку вытекающей реки, вблизи которой и были отловлены хариусы. Наряду с представителями воздушно-наземной энтомофауны и амфибиотических насекомых в этой части озера приобретают большее значение бентосные организмы. Их массовое значение возрастает от 9,37% в верхнем конце до 22,95% в нижнем. Здесь бентос получил большее, чем в верхнем конце развитие. Основу данной группы составляли личинки амфибиотических насекомых: ручейников, поденок и веснянок - типичная реофильная фауна, развивающаяся на струе вытекающей из озера воды.

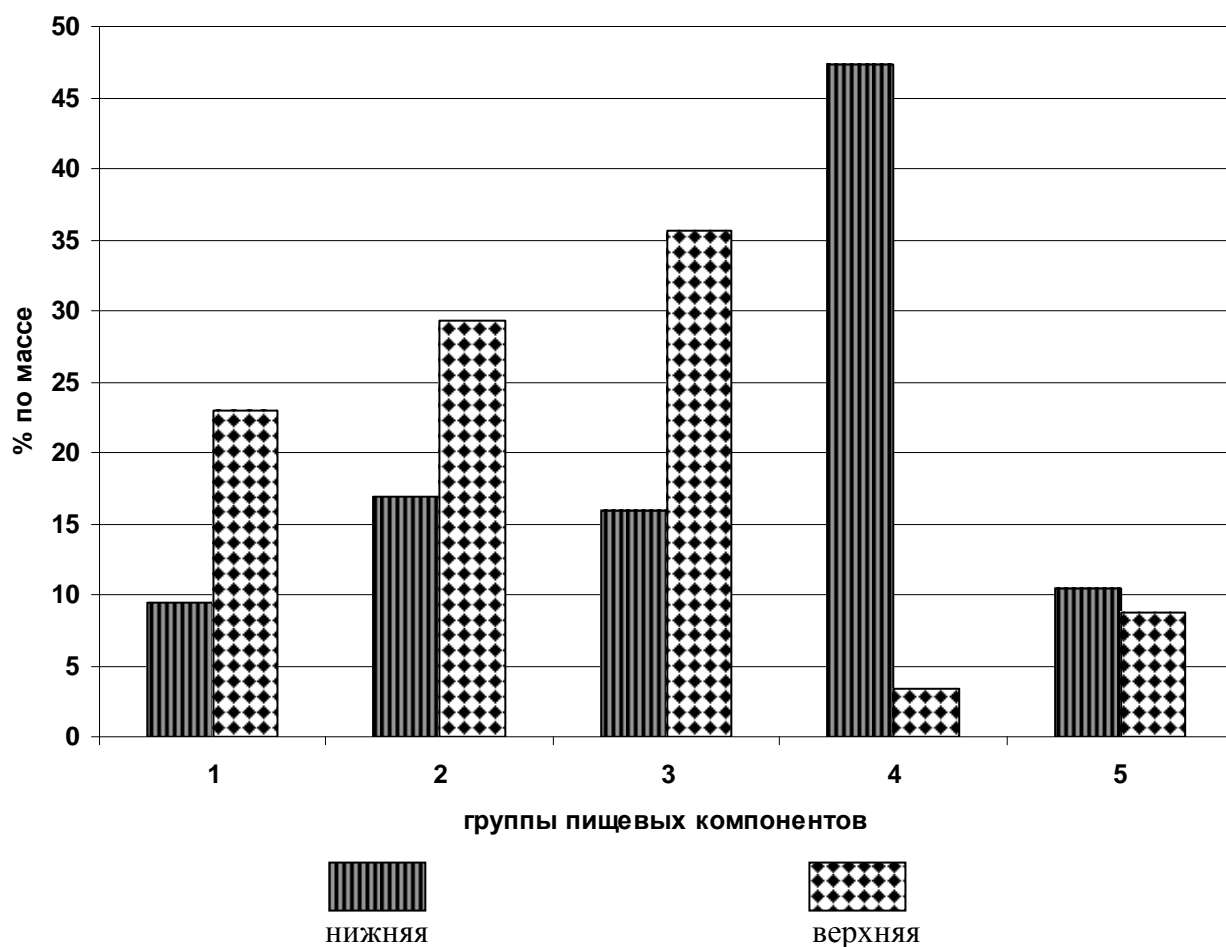


Рис. 25. Соотношение основных групп пищевых организмов в питании черного байкальского хариуса верхней и нижней оконечностей озера Кулинда. Примечание: 1 – бентос, 2 – имаго и субимаго амфибиотических насекомых, 3 – воздушно-наземные насекомые, 4 – рыба, 5 – прочие.

На основании проведенных нами исследований на ряде водоемов верховий бассейнов рек Хани-Олекмы и Баргузина, можно зафиксировать факт зависимости спектра питания хариуса от высотного расположения водоемов.

При сравнении состава сентябрьского питания байкалоленского хариуса достаточно высоко расположенного озера Лёша с таковым озер Нижнеолондинское и Читканда (ясная погода), находящихся ниже над уровнем моря приблизительно на 200 м, хорошо видны отличия (рис. 26). Рацион хариуса из оз. Лёша в сентябре более чем на 90% состоял из бентосных и планктонных организмов, в то время как в оз. Нижнеолондинское уровень потребления организмов данных групп гораздо ниже. В свою очередь пищевой камок хариуса оз. Лёша содержал мизерный процент представителей воздушно-наземной энтомофауны и амфибиотических насекомых, которые в питании двух других популяций составляли значительный процент, что связано с более ранним завершением периода активности данных организмов в районе озера Лёша. Наряду с этим важную роль играют более благоприятные условия для развития организмов, составляющих данные группы, (площадь литорали, уровень прогрева вод, расположение озер Нижнеолондинское и Читканда в лесной зоне, в то время как оз. Лёша находится в гольцовой зоне) и большая вероятность попадания насекомых на поверхность водоемов (водное зеркало озер Нижнеолондинское и Читканда в несколько раз превосходят по площади оз. Лёша).

В июньском питании двух озер (Амут и Балан-Тамур) (ненастная погода), расположенных в верховьях реки Баргузин, также имеются ряд отличий (рис. 27). Несмотря на то, что в рассматриваемых водоемах основное место в рационе черного байкальского хариуса занимают преимагинальные стадии хирономид, их процент в более высоко расположенном озере Амут (разница 200 м н.у.м.) значительно меньше (похожая ситуация и с бентосными организмами – их процент в питании хариуса в два раза меньше,

чем в озере Балан-Тамур). Причиной тому являются также как в вышерассмотренных водоемах более жесткие условия для развития кормовой базы. Вследствие этого хариус переходит на более интенсивное потребление мелких планктонных организмов, масса которых составляет 20,27%

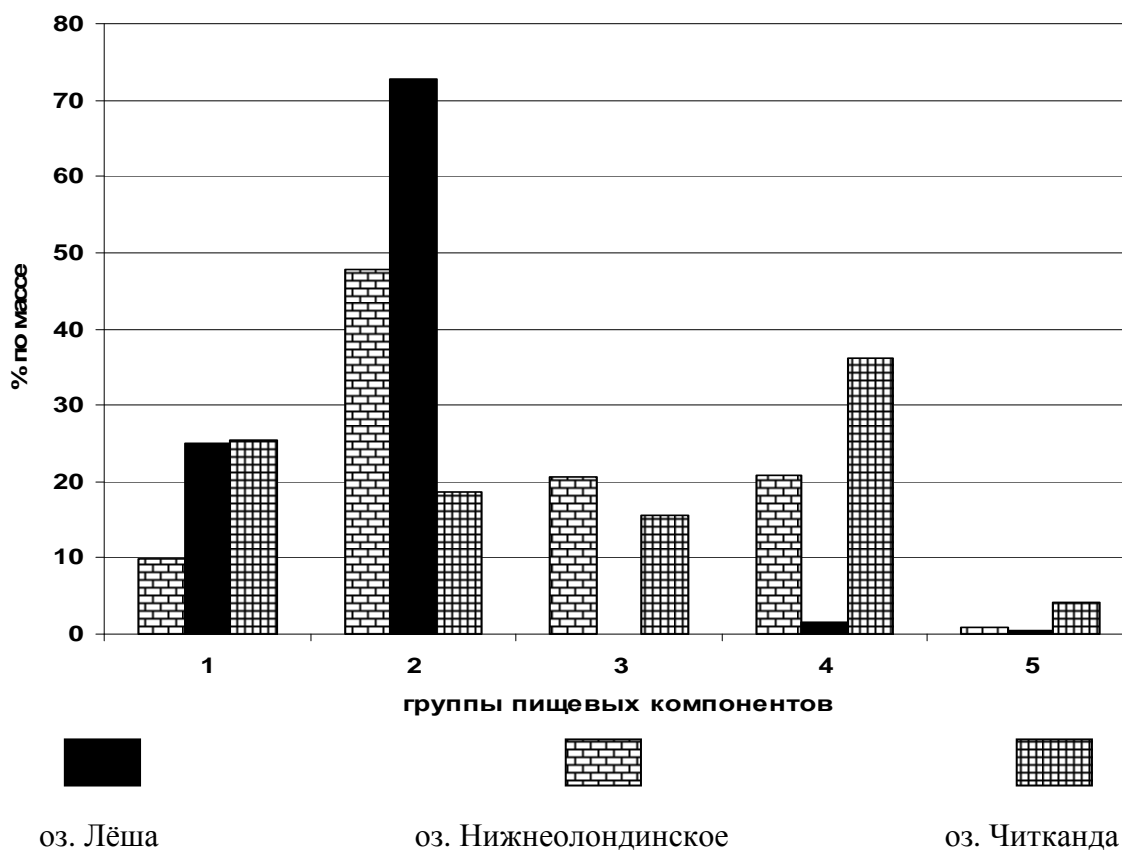


Рис. 26. Соотношение основных групп пищевых компонентов в рационе байкалоленского хариуса из озёр Лёша, Нижнеолондинское и Читканда (бассейн Хани-Олекмы) в сентябре 2005 года. Примечание к рис. 26, 27: 1 – планктон, 2 – бентос, 3 – имаго и субимаго амфибиотических насекомых, 4 – воздушно-наземные насекомые, 5 - прочие.

пищевого комка и организмов неводоемного происхождения (воздушно-наземных насекомых), тем самым, компенсируя недостаток объектов других пищевых групп.

В речных условиях обитания существует важный фактор, влияющий на характер питания хариусовых и других видов рыб – скорость течения. На участках с медленным течением, с наличием большого количества плес и заводей, с достаточно высоким прогревом воды (для рек БРЗ – это, как правило, среднее и нижнее течение) летнее питание в большей мере базируется на потреблении воздушно-наземных насекомых, в то время как на

участках с быстрым течением (верхнее течение) хариус отдает предпочтение личинкам веснянок, поденок, ручейников и их преимагинальным стадиям. Такая ситуация наблюдается в августовском питании байкалоленского хариуса из среднего течения р. Верх. Ангара и верхней части одного из её притоков – р. Илокалуй.

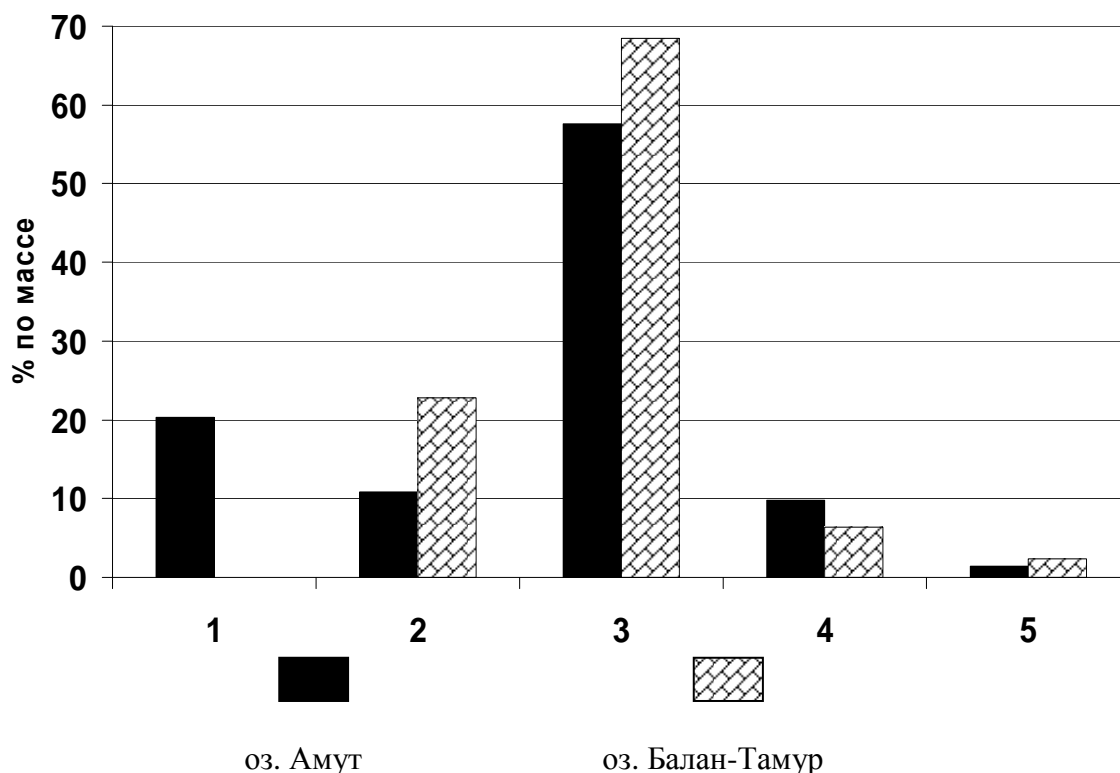


Рис. 27. Соотношение основных групп пищевых компонентов в рационе черного байкальского хариуса из озёр Амут и Балан-Тамур (бассейн Баргузина) в июне

Весьма часто в летний период хариус, обитающий в реофильных условиях, использует заметно более высокий потенциал пищевой базы в небольших озеровидных расширениях речного русла (верховья р. Куанда), либо нагуливается на широких и относительно медленнотекущих участках несколько ниже озер, потребляя объекты, выносимые из них течением.

В озерных условиях хариус питается на мелководьях, площадь которых в большинстве горных озер весьма ограничена и не превышает 5-25 процентов общей площади дна. Как правило, это узкая полоса литорали, иногда не более 3-5 м шириной, несколько расширяющаяся в местах

впадения притоков, и мелководные заливы в верхней части озер, куда, как правило, впадает основной приток, и в нижней предплотинной части, откуда организуется озерный сток. Именно эти биотопы характеризуются наивысшей продуктивностью макрозообентоса. В предустьях притоков потоками выносятся попавшие в воду наземновоздушные и наземные членистоногие, а также амфибиотические насекомые из состава формирующегося здесь дрефта, а на сливах из озер концентрируются насекомые, попавшие на озерное зеркало.

Наиболее значимыми группами пищевых компонентов в питании хариусовых рыб в речных условиях являются бентосные организмы, основу которых составляют личинки веснянок, поденок, ручейников (моллюски и личинки двукрылых встречаются редко и составляют незначительный процент) (р. Илокалуй, р. Верх. Ангара, р. Куанда и т.д.). Реже встречается группа воздушно-наземных насекомых (их роль увеличивается в местах естественных озеровидных расширений, на плесах и на участках рек, расположенных ниже озер) (рассматривается летне-осеннее питание). Наряду с воздушно-наземной энтомофауной, похожая ситуация наблюдается и с субимагинальными жизненными стадиями таких амфибиотических насекомых, как хирономиды и симулиды. Например, в р. Баргузин ниже оз. Балан-Тамур в июньском питании хариуса, не смотря на достаточно большой процент куколок хирономид (до 30%), сносимых в русло реки, что связано с пиком выклева их в озере, бентосные организмы, основу которых составляют личинки ручейников, занимают основное место в рационе (54,44%). В озерных же условиях в летне-осенний период рацион хариуса базируется на потреблении организмов групп имаго и субимаго амфибиотических насекомых и воздушно-наземных насекомых, за редким исключением озер с высоким уровнем развития бентофауны и дефицитом компонентов вневодоемного происхождения. В озерах, в которых обитают доступные для хариуса жертвы с достаточной плотностью населения (гольян, молодь окуня, собственная молодь), хариус, начиная с возраста 3 – 4 лет, потребляет их в

пищу (оз. Читканда, оз. Кулинда, оз. Огиендо, оз. Балан-Тамур, оз. Байкал). Для речных популяций изученных нами питание рыбой не свойственно. Благодаря своей пищевой пластичности, в большинстве водоемов при высоком уровне развития зоопланктонных организмов, хариус в значительных количествах потребляет их, нередко данная пищевая группа становится основной (см. выше). В свою очередь в питании рыб в речных условиях данная группа отсутствует, за редким исключением участков расположенных ниже озер, в которых существует дрейф данных организмов.

Способность хариусовых рыб наиболее полно и эффективно использовать скудную кормовую базу олиготрофных и ультраолиготрофных горных водоемов и успешно реагировать на её изменения позволила им благоприятно существовать и доминировать в большинстве случаев в ихтиоценозах.

6.2. Пищевые взаимоотношения

На характер и специфику пищевых взаимоотношений рыб в горных водоемах значительный отпечаток накладывают их видовое разнообразие и особенности пространственного распределения видов.

В ледниково-моренных и каровых озерах, населенных хариусом и некрупными по размерам гольяном, сибирским гольцом и пестроногим подкаменщиком, арктическим гольцом или ленком, отмечается следующий характер пространственного распределения: в литорали этих озер отмечается обитание хариуса, крупной формы арктического гольца (при наличии таковой), и (или) ленка, гольяна, сибирского гольца и пестроногого подкаменщика, с доминированием по численности чаще всего хариуса (озера Леша, Джело, Огиендо, Амут и т.д., см. выше). В большинстве речных ихтиоценозов, изученных нами, хариус вступает во взаимоотношения с большинством наиболее распространенных видов: ленок, таймень, валец, сиг, налим, сибирский голец, гольяны, подкаменщики.

Значительное число видов в ихтиоценозах горных водоемов по типу питания являются хищниками-эврифагами или неспециализированными

эврифагами. К этой группе, кроме хариуса, относятся все внутривидовые формы арктического гольца, ленок, окунь. Все перечисленные виды вполне можно рассматривать как потенциально конкурирующие.

Бентофагами являются обыкновенный и озерный гольяны, сибирский голец, пестроногий подкаменщик.

Характер пищевых взаимоотношений хариуса и видов - сожителей в значительной мере зависит от особенностей биотопического распределения: обитание практически всех видов, кроме арктического гольца, встречающегося во всех стациях, приурочено к литорали озер; и характеристик кормовой базы.

Наиболее четкое разделение по глубинам обитания отмечено в оз. Леша, населенном хариусом, мелкой формой арктического гольца и сибирским гольцом. Обитание сибирского гольца в этом озере приурочено к небольшому участку мелководья, поросшему водной растительностью в истоке мелкого ручья. Хариус населяет прибрежную зону озера до глубин 4 – 5 м, в то время как арктический голец обитает только на глубинах свыше 5 м. Анализ пищевых взаимоотношений арктического гольца и хариуса в оз. Леша в течение летних месяцев показывает, что здесь степень пищевого сходства весьма невысока (0,18–0,19) и проявляется в основном в отношении имаго и субимагинальных стадий хирономид и ручейников. В июне-июле питание гольцов основано на потреблении бентоса с постепенным увеличением доли планктона, тогда как хариус питается имаго и субимаго амфибиотических насекомых и наземных насекомых. Проанализировав питание их в сентябре, можно отметить степень пищевого сходства лишь по отношению к группе планктонных организмов ($c\lambda=0,56$), потребление которой данными видами возросло в связи с высоким уровнем его развития и сокращения численности воздушно-наземной энтомофауны, но это в основном в отношении одного конкретного вида *Bosmina longispina* ($c\lambda=0,57$). При этом средний индекс перекрывания пищевых ниш составляет сотые доли. Логично предположить, что в подледный период пищевые ниши

этих видов разнятся за счет потребления гольцом планктона, в то время как рацион хариуса составляют преимущественно бентосные организмы. В озере Амудиса (басс. Конкудеры), хариус и голец также хорошо расходятся специализационно: обитание хариуса приурочено к литоральной зоне озера, редко он встречается на глубине более 10 метров, голец в основном концентрируется на глубинах свыше 10 метров. Перекрытие пищевых ниш наблюдается только лишь по второстепенным компонентам, в то время как общий средний индекс $s\lambda=0,07$. В нескольких пищеварительных трактах крупных гольцов из данного озера были обнаружены особи байкалоленского хариуса.

В озере Амур в западной мелководной части совместно обитают такие виды как черный байкальский хариус, ленок, налим, речной голец и сибирский голец. Пищевые ниши хариуса и ленка в данном водоеме пересекаются лишь в отношении таких пищевых объектов как личинки ручейников, индекс Хорна по которым достигает единицы (в то же время данный компонент не является основополагающим в питании рассматриваемых рыб – массовое значение его, как у первого, так и второго не превышает 7%). Их интересы в июньском питании расходятся за счет потребления ленок в массе хариусовой икры (39,2% пищевого комка), рыбы (речного гольца) и крупных личинок вислокрылок. В свою очередь питание хариуса базировалось на потреблении преимагинальных стадий амфибиотических насекомых (куколок хирономид (47,65%) и субимаго ручейников (9,98%)) и планктонных организмов (20,27%). В отношении черного байкальского хариуса и налима пищевой напряженности в июне не наблюдается вследствие ориентирования второго на потребление личинок вислокрылок и икры, нерестившегося на момент проведения исследований первого. В питании сибирского гольца и хариуса оз. Амур значительная степень перекрытия гастрономических интересов наблюдается (до $s\lambda=0,97$) в отношении таких отнюдь не основных компонентов рациона данных видов, как личинки и субимаго ручейников и личинки вислокрылок.

Средние же значения индекса пищевой напряженности хариуса с вышерассмотренными видами составляют лишь сотые доли, что говорит о значительном расхождении данных видов по пищевым нишам и как факт отсутствия пищевой конкуренции.

В достаточно крупном озере Бол. Намаракит помимо хариуса отмечается обитание арктического гольца, сибирского гольца и речного окуня. Нами проанализированы взаимоотношения между двумя видами, обитающими в литорали озера – хариусом и речным окунем в августе (уровень пищевого сходства с другими представителями ихтиофауны данного водоема ничтожно мал). Их пищевые интересы сходились только лишь по второстепенным в рационе компонентам – это личинки вислоккрылок ($c\lambda=0,94$), ручейников ($c\lambda=0,4$) и хирономид ($c\lambda=0,43$), которые составляют незначительный процент в питании рассматриваемых видов (см. выше). Общий индекс перекрывания пищевых ниш составлял 0,09. В случае сожительства хариуса и окуня логично предположить некоторое усиление в осенне-зимний период степени перекрывания пищевых ниш в отношении организмов бентоса. Однако данные по питанию рыб озера Бол. Намаракит убеждают нас в том, что напряженность в данном конкретном случае будет избегаться за счет преимущественного потребления весьма многочисленным окунем планктонных организмов, поскольку развитие последних в озере достигает весьма высоких показателей.

Нам предоставилась возможность проследить пищевые взаимоотношения двух форм хариуса в верховьях р. Баргузин, в районе оз. Балан-Тамур. На данном участке их индекс пищевого сходства приближается к единице только лишь по второстепенным для июньского питания компонентам (личинки веснянок, субимаго ручейников, жуки и листоблошки). Достаточно большое сходство находят данные формы в отношении потребления широко распространенных в данный момент куколок хирономид, но в рационе черного байкальского хариуса его масса в два раза превышает таковую у байкалоленского. Среднее значение индекса Хорна для

хариусов, обитающих в районе проведения исследований составило $s\lambda=0,38$, что говорит о достаточном расхождении их гастрономических интересов. Основной причиной тому является их пространственное распределение: в то время как озерный хариус нагуливается в пределах самого озера и на плесах, потребляя изобилующих в летний период амфибиотических насекомых различных стадий развития (в основном хирономид), подавляющая часть байкалоленских придерживается основного русла реки с быстрым течением несколько ниже озера, питаясь личинками ручейников хирономид и только лишь выносимыми из озера преимагинальными стадиями хирономид.

В результате работ проведенных нами в апреле месяце выявлено, что черный байкальский хариус в подледный период концентрируется непосредственно в озере Балан-Тамур. В это время его питание базируется на потреблении рыбных объектов: обыкновенного гольяна, наряду с которым потребляется небольшое количество собственной молоди и молоди ленка. В свою очередь байкалоленский хариус в уловах в пределах озера абсолютно отсутствовал, и концентрировался в русле реки несколько ниже озера и питался исключительно представителями группы бентосных организмов (в его рационе полностью отсутствовала рыба). Такая картина распределения двух форм хариуса, обитающих в верховьях р. Баргузин, определяет отсутствие пищевой напряженности между ними. Этим же объясняются и различия в росте данных форм в старших возрастах, напрямую зависящие от их пищевой специализации: черный байкальский хариус из оз. Балан-Тамур, потребляя более калорийный объект (рыбу), демонстрирует большую по сравнению с байкалоленским хариусом интенсивность роста (см. выше).

Пищевые взаимоотношения хариуса с другими представителями ихтиофауны в речных условиях можно рассмотреть на примере рр. Куанда и Чая.

В реке Куанда совместно с хариусом обитают такие виды как ленок (является субдоминантным видом), таймень, валец, налим и подкаменщик. Ленок и налим в своих гастрономических интересах в августе отдавали

предпочтение подкаменщику, который составлял около 50% рациона данных видов. Пищевые интересы байкалоленского хариуса и ленка сходились только в отношении потребления отдельных представителей бентофауны: личинки веснянок и ручейников (соответственно $s\lambda=0,93$; $s\lambda=0,74$), имевшие на момент исследования широкое распространение на данном участке реки. В отношении других составляющих рациона их пищевые пристрастия полностью расходились. Похожая ситуация наблюдалась и во взаимоотношениях хариуса с вальком: их пищевые ниши перекрывались лишь в употреблении личинок ручейников $s\lambda=0,98$, немногим меньшие показатели индекса пищевого сходства по данному компоненту зафиксированы нами в сентябре для р. Чая. В результате можно сказать, что факта конкуренции хариуса с другими видами рыб для рассматриваемых водотоков не зафиксировано (среднее значение индексов перекрывания пищевых ниш достаточно низко и не составляет биологически значимого уровня), по причине специализации данных видов на различных пищевых компонентах. Байкалоленский хариус в реке Куанда играл ведущую роль в августовском питании тайменя, составляя 98% его пищевого комка, в свою очередь в р. Чая таймень в сентябре отдавал предпочтение сиговым рыбам, в основном тугуну (хариус в питании тайменя отсутствовал).

Проанализировав состав пищи хариусовых рыб и других представителей ихтиофауны литоральной зоны оз. Байкал можно констатировать, что перекрывание пищевых ниш прослеживается только в отношении второстепенных в питании объектов. В отношении видов, доминирующих в питании, перекрывания пищевых ниш практически не отмечается. Таким образом, в литорали озера Байкал наблюдается механизм избегания пищевой конкуренции, основанный на потреблении разных пищевых объектов или довольно многочисленных, таких как личинки и имаго ручейников. Конкуренция за пищу между рассмотренными нами видами, населяющими литораль озера Байкал, практически отсутствует. Рассчитанные нами общие индексы перекрывания пищевых ниш между

хариусом и другими видами не выявили напряженности в пищевых взаимоотношениях (индексы Хорна не достигали биологически значимого уровня 0,6). Ранее факт отсутствия конкуренции между видами, обитающими в литорали оз. Байкал, отмечался А.Н. Матвеевым (1993, 2006). Расхождение пищевых интересов черного и белого байкальских хариусов отмечала П.Я. Тугарина в своей монографии «Хариусы Байкала» (1981).

В результате проведенных нами исследований можно констатировать, что избежать межвидовой конкуренции в ихтиоценозах горных водоемов позволяют такие механизмы, как обитание видов в различных биотопах, использование ими определенных групп пищевых организмов или разных видов составляющих одну группу, а также использование в пищу массовых сезонных компонентов. И так как хариус является видом, который в силу своей экологической пластичности наиболее полно использует довольно ограниченные кормовые ресурсы горных водоемов, его пищевые отношения с другими видами в изученных нами водоемах конкуренции не наблюдают.

ВЫВОДЫ

1. Хариусовые рыбы населяют большинство олиготрофных водоемов Байкальской рифтовой зоны, и благодаря высокой степени экологической пластичности являются доминантными или субдоминантными в рыбной части сообществ.
2. Распределение хариусов в изученных нами водоемах и водотоках определяется гидрологическими особенностями последних, характеристиками кормовой базы, воздействием конкурентных отношений с другими видами рыб. В реках обитание хариусов приурочено к предгорным и горным участкам, в озерных условиях – к зоне литорали.
3. Особенности линейно-весагого роста и возрастной состав популяций хариусовых рыб, сроки их полового созревания и плодовитость находятся в зависимости от высоты расположения водоема, которая, в свою очередь, определяет комплекс абиотических и биотических условий обитания. Популяции карликовых черного байкальского (оз. Гитара) и байкалоленского (оз. Якчинские) хариусов, обитающие в пессимальных условиях, характеризуются коротким жизненным циклом (5–6 лет), ранним половым созреванием (в 3 года) и низкой абсолютной плодовитостью. Рыбы из популяций всех исследованных форм в благоприятных условиях демонстрируют высокий темп линейно-весагого роста, сложную возрастную структуру (до 10–12 возрастных групп), более позднее созревание (в 4–7-годовалом возрасте) и высокие генеративные показатели.
4. Разные формы хариусовых рыб, населяющие горные озера и реки БРЗ, не проявляют четко выраженной специфичности в питании. В исследованных водоемах они являются неспециализированными эврифагами, гибко и эффективно использующими, как правило, ограниченные кормовые ресурсы местообитаний. Преобладание тех или иных групп пищевых объектов и их соотношение в питании хариусов зависят от характеристик и сезонной динамики внутри- и вневодоемных кормовых ресурсов и особенностей расположения водоемов.

5. Основу питания хариусовых рыб в речных условиях составляют наиболее многочисленные и доступные личинки и субимагинальные стадии реофильных амфибиотических насекомых. В оз. Байкал в питании черного и белого байкальских хариусов доминируют эндемичные амфиподы, а также личинки и имаго байкальских ручейников. В других озерных водоемах питание всех форм хариусов основывается на потреблении наиболее многочисленных и доступных групп кормовых объектов.
6. Пищедобывание хариусов характеризуется наибольшей активностью в период открытой воды в связи с наиболее высоким уровнем развития компонентов кормовой базы. Максимальная интенсивность питания и наименьшее число непитающихся особей регистрируются во время массового выплода амфибиотических и высокой численности воздушно-наземных насекомых.
7. Хариусовые в сообществах горных водоемов БРЗ успешно снижают возможность возникновения напряженности в пищевых взаимоотношениях с другими видами рыб за счет гибкой пищевой стратегии и различий в биотопическом распределении.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонов А.Л. Новый вид хариуса *Thymallus burejensis* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Амура / А.Л. Антонов // Вопр. ихтиологии. – 2004. – Т.44, Вып. 4. – С. 441-451.
2. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. / Ответ. ред. Тимошкин О.Н. – Новосибирск: Наука, 2001. – Т.1: Озеро Байкал, Ч.2. – 560 с.
3. Антонов А.Л. О хариусах (род *Thymallus*) реки Буряя (бассейн Амура)/ А.Л. Антонов // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т.35, Вып. 6. – С. 831-834.
4. Афанасьева Э.Л. Биология байкальской эпишуры / Э.Л. Афанасьева. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977а. – 144 с.
5. Афанасьева Э.Л. Отряд *Copepoda* – веслоногие, подотряд *Calanoidea* / Э.Л. Афанасьева // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала. – Новосибирск: Наука, 1995. – С.365-395.
6. Базикалова А.Я. Питание бентосоядных рыб Малого Моря / А.Я. Базикалова, И.К. Вилисова // Тр. / Байкал. лимнолог. станции АН СССР, 1959. – Т. 17. – С. 382-497.
7. Байкал. Атлас. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1993. – 160 с.
8. Балускина Е.В. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Е.В. Балускина, Г.И. Винберг // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. – Л., 1979. – С. 58-79.
9. Бекман М.Ю. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом Море / М.Ю. Бекман // Тр. / Байкал. лимнол. ст. АН СССР, 1959. – Т. 17. – С. 342-381.
10. Бекман М.Ю. Население бентали и кормовые ресурсы рыб Байкала/ М.Ю. Бекман, Р.С. Деньгина // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. – М.: Наука, 1969. – С.42-47.

11. Бекман М.Ю. Амфиподы / М.Ю. Бекман // Экология Южного Байкала. – Иркутск, 1983. – С. 128-123.
12. Берг Л.С. Рыбы Байкала / Л.С. Берг // Ежегодник Зоол. музея Имп. Акад. Наук. – 1900. – Т.5. – С. 326-372.
13. Берг Л.С. Рыбы бассейна Амура / Л.С. Берг // Зап. АН СССР, 1907. – т. 24, № 9.
14. Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи /Л.С. Берг. – М., 1916. – 563 с.
15. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1932.– Т.1. – 543 с.
16. Богуцкая Н.Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями / Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 389 с.
17. Борисов П.Г. Рыбы реки Лены / П.Г. Борисов // Тр. / ком. АН СССР по изучению Якутской СССР. – Л., 1928. – Т.9. – С. 1-181.
18. Буров В.С. Материалы к распределению грунтов и фауны прибрежной полосы Северного Байкала / В.С. Буров, М.М. Кожов, Ф.Ф. Талызин и др. // Изв. / БГНИИ при Иркутском гос. ун-те. – Иркутск, 1934. – Т.6, вып. 1. – С. 154-175.
19. Васильева Г.Л. Зоопланктон Кичерских озер / Г.Л. Васильева // Изв. / Биол.-Геогр. НИИ при ИГУ. – Иркутск, 1971. – Т.ХХV. Гидробиологические и зоологические исследования бассейна Ангары и Байкала. – С. 58-65.
20. Васнецов В.В. Рост рыб как адаптация / В.В. Васнецов // Бюл./ МОИП. – 1947. – Т. 52, Вып. 1. – С. 23-33.
21. Васнецов В.В. О закономерностях роста рыб / В.В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.–Л., 1953. – С. 218-226.
22. Верещагин Г.Ю. Два типа биологических комплексов Байкала / Г.Ю. Верещагин // Тр. / Байкал. лимнолог. ст. – 1935. – Т.6. – С. 199-212.

23. Винберг Г.Г. Линейные размеры и масса тела животных / Г.Г. Винберг // Журн. общей биол. – 1971. – Т.32. – № 6. – С. 714-723.
24. Вокин А.И. К экологии восточно-сибирского хариуса *Thymallus arcticus pallsii* высокогорных озер хребта Удокан / А.И. Вокин, В.В. Пуляров, В.П. Самусёнок // Вестник ИГУ. – Иркутск, 2005. – С. 19 – 31.
25. Вокин А.И. Особенности биологии байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* (Salmoniformes, Thymallidae) из горных водоемов верхнего течения р. Мамы (бассейн Витима – Лены) / А.И. Вокин, Т.Н. Седых, Л.Р. Сатдарова // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – №2 – Иркутск, 2007. – С. 20-25.
26. Волобуев В.В. Экология и структура популяций сибирского хариуса *Thymallus arcticus* в водоемах материкового побережья Охотского моря / В.В. Волобуев, А.Ю. Рогатных // Вопросы ихтиологии. – 1999. – Т.39, Вып. 1. – С. 125-130.
27. Вотинцев К.К. Гидрохимия озера Байкал / К.К. Вотинцев. – Л., 1961. – 311 с.
28. Вотинцев К.К. Биоэнергетическая структура экосистемы пелагиали / К.К. Вотинцев // Проблемы Байкала. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. – С. 258-265. – (Тр. ЛИН СО АН СССР; Т. 16(36)).
29. Гаврилов Г.Б. Богатство фауны прибрежной зоны Байкала / Г.Б. Гаврилов // Природа. – 1950. – № 9. – С. 44-342.
30. Грацианов В. Ихтиофауна Байкала / В. Грацианов // Дн. Зоол. отд. Общ. любит. ест.. – Москва, 1902. – Т. 3., Вып. 3.
31. Дашидорж А. Зоогеографический анализ ихтиофауны Монголии / А. Дашидорж, А.И. Демин // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. – Иркутск - Улан-Удэ, 1977. – Вып. 5. – С. 141-158.
32. Дашидорж А. Рыбы оз. Хубсугул и перспективы их хозяйственного использования / А. Дашидорж, П.Я. Тугарина, Л.И. Тютрина // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья в МНР. – М., 1976. – С. 268-284.

33. Дорогостайский В.Ч. Определитель рыб бассейна оз. Байкал и р. Ангары / В.Ч. Дорогостайский // Тр. / проф. и препод. Иркут. ун-та. – Иркутск, 1926. – Вып.11. – 41 с.
34. Дорогостайский В.Ч. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны оз. Байкал / В.Ч. Дорогостайский // Тр. / Професс. и преподават. Иркут. гос. ун-та. – Иркутск, 1923. – Вып. 4. – С. 1-31.
35. Дорофеева Е.А. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения: Дисс. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. / Е.А. Дорофеева. – СПб., 1999. – 55 с.
36. Дорофеева Е.А. Семейство Thymallidae / Е.А. Дорофеева // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России.– М.: Наука, 1998.– С. 48-49.
37. Дорофеева Е.А. Семейство Thymallidae / Е.А. Дорофеева // Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 2002. – Т.1. – С. 163-169.
38. Дорофеева Е.А. Современное состояние исследований филогении и классификации лососевидных рыб / Е.А. Дорофеева, Е.А. Зиновьев, В.А. Ключанов и др. // Вопросы ихтиологии. – 1980. – Т. 20. Вып. 5 (124). – С. 771-791.
39. Дыбовский Б.И. Рыбы озера Байкал / Б.И. Дыбовский // Изв. Сиб. отд. Русс. геогр. о-ва. – 1876. – Т.7, № 1/2. – С. 1-25.
40. Егоров А.Г. Мечение хариуса на р. Ангаре / А.Г. Егоров // Вопросы ихтиологии. – 1956. – Вып. 6. – С. 47.
41. Егоров А.Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (миноговые, осетровые, лососевые, сиговые, хариусовые, щуковые) / А.Г. Егоров. – Иркутск, 1985.– 361 с.
42. Егоров А.Г. К систематике хариусов верхнего течения реки Ангары / А.Г. Егоров, З.И. Ильясова // Изв. / БГНИИ при ИГУ. – Иркутск, 1958. – Т.17, Вып. 1-4. – С. 84-102.

43. Егоров А.Г., Наблюдение над сезонными изменениями в питании черного байкальского хариуса / А.Г. Егоров, Г.Б. Гаврилов, А.А. Трещетенкова // Тр. / Бурят. компл. научн.-исслед. ин-та СО АН СССР. Сер. биол.-почв. – Улан-Удэ, 1969. – Вып.4. – С. 98-107.
44. Елаев Э.Н. Материалы к фауне позвоночных заповедника «Джергинский» (Прибайкалье) / Э.Н. Елаев, Цыр.З. Доржиев, Б.О. Юмов и др. // Биоразнообразие экосистем Прибайкалья. Труды государственного заповедника «Джергинский» – Улан-Удэ, 1995. – Вып.1. – С. 70-90.
45. Елаев Э.Н. Природа заповедника «Джергинский» (Прибайкалье) / Э.Н. Елаев, Ц.З. Доржиев, А.Б. Иметхенов и др. – Улан-Удэ: изд-во БГУ, 1998. – 88 с.
46. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования / В.И. Жадин. – М.: Высш. шк., 1960. – 189 с.
47. Зиновьев Е.А. Экологическая и таксономическая структура р. Thymallus: Тез. докл. Всес. совещ. по лососевым рыбам./ Е.А. Зиновьев. – Л., 1983. – С. 74-75.
48. Зиновьев Е.А. Ручьевого экотип хариуса в бассейне Камы / Е.А. Зиновьев // Биологические ресурсы камских водохранилищ и их использование. – Пермь., 1992. – С. 69-107.
49. Зиновьев Е.А. Экотипы у хариусовых рыб / Е.А. Зиновьев // Экология. – 2005. – Вып. 5. – С. 385-389.
50. Калашников Ю.Е. Рыбы бассейна реки Витим / Ю.Е. Калашников. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. – 289 с.
51. Каницкий С.В. Биологическая характеристика рыб Баргузинской котловины / С.В. Каницкий // Озера Баргузинской долины. – Новосибирск: Наука, 1986.– С. 148-156.
52. Каплина Г.С. Макрозообентос каменистых грунтов литорали Байкала и его сезонная динамика (данные 1963–1968 гг., район Б. Котов) / Г.С. Каплина // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. – Иркутск, 1974. – С. 126-137.

53. Карантонис Ф. Э. Рыбы среднего течения реки Лены / Ф. Э. Карантонис, Ф. Н. Кириллов, Ф. Б. Мухомедияров // Тр. / Ин-та биол. Якут. Фил. СО АН СССР. – Иркутск, 1956. – Вып. 2. – С. 3-144.
54. Картушин А.Н. Основные промысловые рыбы (карта) / А.Н. Картушин, Н.В. Тюменцев, А.Н. Шведов // Атлас Байкала – М.; Иркутск, 1969. – 30 с.
55. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии / Ф.Н. Кириллов. – М.: Наука, 1972. – 359 с.
56. Киселёв И.А. Методы исследования планктона / И.А. Киселёв // Жизнь пресных вод. – М.; Л., 1956. – Т.4, Ч. 1. – С. 140-416.
57. Книжин И.Б. К морфологии и биологии сибирского хариуса *Thymallus arcticus* верховьев р. Оки (Восточный Саян) / И.Б. Книжин, С.С. Самарина, Е.А. Васильева и др. // Современные проблемы гидробиологии Сибири.– Томск, 2001а.– С. 44-45.
58. Книжин И.Б. Особенности питания хариусов некоторых водоемов юга Восточной Сибири / И.Б. Книжин, С.С. Самарина, Е.А. Васильева и др. // Современные проблемы гидробиологии Сибири.– Томск, 2001б.– С. 45-47.
59. Книжин И.Б. К вопросу о систематическом положении хариусов бассейна озера Байкал / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, С.В. Кирильчик и др. // Тр. / Каф. зоологии позвоночных.– Иркутск, 2001в.– С. 147-151.
60. Книжин И.Б. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, А.Л. Антонов и др. // Вопр. ихтиологии. – 2004 – Т.44, Вып. 1. – С. 59-76.
61. Книжин И.Б. Морфобиологическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (*Thymallidae*) высокогорных озер бассейна верхнего течения реки Ангара / И.Б. Книжин, Б.Э. Богданов, Е.А. Васильева // Вопросы ихтиологии. – 2006. – Т. 46. Вып. 6. – С. 709-721.
62. Книжин И.Б. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (*Thymallidae*) / И.Б. Книжин, А.Л. Антонов, С.Дж. Вайс // Вопросы ихтиологии. – 2006. – Т. 46. Вып. 8. – С. 555-562.

63. Книжин И.Б. О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* (Thymallidae) в бассейне озера Байкал / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, Б.Э. Богданов и др. // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т.46, Вып. 1. – С. 38-47.
64. Книжин И.Б. Разнообразие и таксономический статус хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) реки Лены / И.Б. Книжин, А.Ф. Кириллов, С.Дж. Вайс // Вопр. ихтиологии. – 2006 – Т.46, Вып. 2. – С. 182-194.
65. Книжин И.Б. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*, Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, С. Сушник // Вопросы ихтиологии. – 2006. – Т. 46. Вып. 4. – С. 442-459.
66. Книжин И.Б. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae sp. nova* (Thymallidae) из бассейна Амура / И.Б. Книжин, А.Л. Антонов, С.Н. Сафронов и др. // Вопросы ихтиологии. – 2007. – Т. 47. Вып. 2. – С. 139-156.
67. Книжин И.Б. Современные представления о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (Thymallidae) Евразии / И.Б. Книжин, С. Дж. Вайс // Мат. Междунар. науч. практ. конфер. «Охрана и научные исследования на территории ООПТ Дальнего Востока и Сибири» посвященная 20-тилетию организации Буреинского гос. зап-ка. п. Чегдомын 10 августа 2007 года – Приамурское географическое общество, 2007. – С.103-112.
68. Кожов М.М. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания / М.М. Кожов // Изв. / БГНИИ при ИГУ им. А.А. Жданова. – 1931. – Т.5, Вып. 1 – С. 1-171.
69. Кожов М.М. К вопросу о питании омуля (*Coregonus migratorius automnalis* Georgi) и других рыб Байкала / М.М. Кожов // Изв. / БГНИИ при ИГУ им. А.А. Жданова. – 1934. – Т.4, Вып. 1. – С. 116-127.
70. Кожов М.М. Моллюски оз. Байкал. Систематика, распределение, экология, некоторые данные по генезису и истории / М.М. Кожов // Тр. / Байкал. лимнолог. ст. – 1936. – Т.8. – С. 1-320.

71. Кожов М.М. К вопросу о рыбных запасах водоемов Бурят-Монгольской АССР / М.М. Кожов // Изв. / БГНИИ при ИГУ им. А.А. Жданова. – 1947а. – Т.10, Вып. 1. – С. 3-21.
72. Кожов М.М. Животный мир Байкала / М.М. Кожов. – Иркутск: ОГИЗ, 1947б. – 303 с.
73. Кожов М.М. Пресные воды Восточной Сибири / М.М. Кожов. – Иркутск: ОГИЗ, 1950. – 252 с
74. Кожов М.М. Биология озера Байкал / М.М. Кожов. – М., 1962. – 315 с.
75. Кожов М.М. Очерки по байкаловедению / М.М. Кожов. – Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1972. – 252 с.
76. Кожова О.М. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом / О.М. Кожова, Н.Г. Мельник. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 1978. – 50 с.
77. Кончина Ю.В. Питание сигов и хариусов в районе Ушканьих островов оз. Байкал / Ю.В. Кончина // Вопросы ихтиологии. – 1968. – Т. 8. Вып.3 (50). – С. 591 – 595.
78. Кравцова Л.С. Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 1. Локальное разнообразие донного населения и особенности его пространственного распределения / Л.С. Кравцова, Е.Б. Карабанов, Р.М. Камалтынов и др. // Зоол. журнал. – 2003а. – Т.82, № 3. – С. 307-317.
79. Кравцова Л.С. Макрозообентос субаквальных ландшафтов мелководной зоны Южного Байкала. 2. Структура сообществ макробеспозвоночных животных / Л.С. Кравцова, Е.Б. Карабанов, Р.М. Камалтынов и др. // Зоол. журнал. – 2003б. – Т.82, № 5. – С. 547–557.
80. Курлыков О.Б. Внутривидовая дифференциация сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на северо-востоке России / О.Б. Курлыков, А.Н. Макоедов // Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т.35., Вып.6. – С. 748-752.
81. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 293 с.

82. Левковская Л.А. Зоопланктон некоторых озер Верхнеангарской котловины / Л.А. Левковская // Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. – С. 146-156.
83. Мазепова Г.Ф. Зоопланктон / Г.Ф. Мазепова // Физико-химический режим и жизнь планктона Селенгинского района озера Байкал. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 225-308.
84. Мазепова Г.Ф. Отряд Copepoda – Веслоногие, подотряд Cyclopoidea / Г.Ф. Мазепова // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала с краткими отчерками по их экологии. – Новосибирск: Наука. Сиб. издат. Фирма РАН, 1995. – С. 406-430.
85. Мазепова Г.Ф. Циклопы озера Байкал / Г.Ф. Мазепова. – Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1978. – 143 с.
86. Мазепова Г.Ф. Зоопланктон Селенгинского мелководья и открытых участков Южного Байкала / Г.Ф. Мазепова, Э.Л. Афанасьева // Лимнология придельтовых пространств Байкала. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ие, 1971. – С. 223-259.
87. Макоедов А.Н. Окраска спинного плавника хариусов как дифференцирующий интегрирующий признак: Тез. докл. X Всесоюзн. сим. Биологические проблемы Севера. – Магадан, 1983. – С.193-194.
88. Макоедов А.Н. Межпопуляционные различия и история расселения хариусов *Thymallus*: исследования изменчивости окраски спинного плавника / А.Н. Макоедов // Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т.27, Вып. 6. – С. 906-912.
89. Мамонтов А.М. Рыбы Братского водохранилища. / А.М. Мамонтов. – Новосибирск. 1977. – 247 с.
90. Матвеев А.Н. Структура рыбного населения литорали Северного Байкала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / А.Н. Матвеев. – Иркутск, 1993. – 24 с.

91. Матвеев А.Н. Проблемы систематики хариусовых рыб бассейна оз. Байкал / А.Н. Матвеев, И.Б. Книжин // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. – Томск, 1996. – С. 96.

92. Матвеев А.Н. Ихтиофауна горных озер северной части Байкальской рифтовой зоны и ее изменение в результате антропогенного воздействия / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, А.Л. Юрьев // Экосистемы и природные ресурсы горных стран. Материалы первого Международного симпозиума «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран». – Новосибирск: Наука, 2004. – С. 181-188.

93. Матвеев А.Н. Новый подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, А.Н. Тельпуховский и др. // Вестник БГУ. – Улан-Удэ: изд-во БГУ. – 2005. – Сер.2: «Биология», Вып. 7. – С. 69-82.

94. Матвеев А.Н. Структура рыбного населения горных водоемов Байкальской рифтовой зоны: автореф. дисс. ...д-ра биологических наук / А.Н. Матвеев. – Иркутск, 2006. – 47 с.

95. Матвеев А.Н. Биота Витимского заповедника: структура биоты водных экосистем / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, Н.А. Рожкова и др. – Новосибирск: Академ. изд-во ГЕО, 2006а. – 256 с.

96. Матвеев А.Н. Биология нового подвида сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) в бассейне озера Байкал / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, Н.М. Пронин и др. // Вестник БГУ.– Улан-Удэ: изд-во БГУ. – 2006б. – Сер.2: «Биология», Вып. 8. – С. 222-233.

97. Матвеев А.Н. Биологическая характеристика байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) в бассейне среднего течения р. Олекмы / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, А.И. Вокин и др. // Вестн. Бурятского ун-та. – Изд-во БГУ, 2006в. – Спец. выпуск. – С. 123-131.

98. Матвеев А.Н. Видовые очерки по биологии и экологии рыб / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок // Рыбы озера Байкал и его бассейна. – Улан-Удэ, 2007. – С. 38-94.
99. Матвеев А.Н. Питание байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* (Thymallidae) в водоемах верхнего течения р. Баргузин / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенок, А.И. Вокин и др. // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – №2 – Иркутск, 2007. – С. 86-88.
100. Мац Д.В. Кайнозой Байкальской рифтовой зоны / Д.В. Мац, Г.Ф. Уфимцев, М.М. Мандельбаум и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал "ГЕО", 2001. – 252 с.
101. Методические указания по сбору и обработке ихтиологического материала в малых озерах. – Л.: ГосНИОРХ, 1986. – 65 с.
102. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.
103. Миклашевская Л.Г. Материалы к познанию продуктивности дна Байкала / Л.Г. Миклашевская // Тр. / Байкал. лимнолог. ст. – 1935. – Т.6. – С. 99-198.
104. Мишарин К.И. Состояние и перспективы рыбного промысла в Восточной Сибири / К.И. Мишарин // Изв. / Биол.-геол. НИИ при Иркутском ун-те. – 1942. – Т.9, Вып. 3-4 – С. 3-34.
105. Мишарин К.И. Промысел и воспроизводство рыбы на Байкале / К.И. Мишарин. – Иркутск, 1949. – 52с.
106. Мишарин К.И. Рыбы и рыбный промысел в Иркутской области / К.И. Мишарин. – Иркутск: ОГИЗ, 1950. – 48с.
107. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб / Г.В. Никольский. – М.: Пищевая пром-сть, 1974. – 448 с.
108. Павлов Д.С. Хоминг у европейского хариуса *Thymallus thymallus* в бассейне верхней Волги / Д.С. Павлов, В.К. Нездолий, М.П. Островский и др. // Вопросы ихтиологии. – 1998. – Т.38, Вып. 4. – С. 569-571.

109. Павлов Д.С. Сравнительный морфологический анализ природных популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* верхневолжского бассейна / Д.С. Павлов, К.В. Кузицин, Б.П. Легкий и др. // Вопросы ихтиологии. – 2000. – Т.40, Вып. 4. – С. 447-485.
110. Перетолчин С.П. Физико-географический очерк оз. Косогол / С.П. Перетолчин // Тр. / об-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. – 1903. – Т. 37, Вып. 6. – С. 16-27.
111. Плохинский Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: Наука, 1970. – 368 с.
112. Плюснин В.М. Эволюция гольцовых ландшафтов Северного Забайкалья / В.М. Плюснин // Поздний плейстоцен и голоцен юга Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 116-125.
113. Помазкова Г.И. Зоопланктон озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.И. Помазкова. – Иркутск, 1970. – 22 с.
114. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / Правдин И.Ф. – М.: Изд-во Пищевая пром-ность, 1966. – 376 с.
115. Пронин Н.М. Сравнительный анализ паразитофауны байкальских хариусов / Н.М. Пронин, П.Я. Тугарина // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. – Иркутск, 1971. – С. 76-81.
116. Пронин Н.М. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки в оз. Байкал и ерша в оз. Верхнее / Н.М. Пронин, А.Х. Селгеби, А.Г. Литвинов и др. // Сиб. эколог. жур., 1998. – Т.5. – С. 397-406.
117. Пронин Н.М. Рыбы Бурятии: систематический состав и распределение по бассейнам / Н.М. Пронин, В.А. Кильдюшкин, Ю.А. Сокольников // Биоразнообразие Байкальской Сибири. – Новосибирск: Наука, 1999. – С. 88-98.

118. Раднаев Н.Д. О питание ленка и хариуса в реках Восточного Прибайкалья / Н.Д. Раднаев // Вестник БГУ.– Улан-Удэ: изд-во БГУ. – 2004. – Сер.2: «Биология», Вып. 6. – С. 143-151.
119. Раднаев Н.Д. Вариации спинных плавников разных форм хариусов *Thymallus* Восточной Сибири как важный диагностический признак / Н.Д. Раднаев // Материалы Всероссийской конф. мол. ученых «Экология в современном мире: взгляд научной молодежи», 24-27 апреля 2007 г. – Улан-Удэ, 2007. – С.92-95.
120. Раднаев Н.Д. К биологии черного байкальского хариуса / Н.Д. Раднаев, О.П. Унгаев // Материалы Всероссийской конф. мол. ученых «Экология в современном мире: взгляд научной молодежи», 24-27 апреля 2007 г. – Улан-Удэ, 2007. – С.91-92.
121. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю.С. Решетников. – М.: Наука, 1980. – 301 с.
122. Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре и статусе западносибирского хариуса *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas) / В.И. Романов // Сборник тез. VIII съезда Гидробиологического общества РАН. – Калининград, 2001. – Т.1. – С. 133-134.
123. Романов В.И. Морфофенетические особенности некоторых подвидов сибирского хариуса (Pallas) в зонах их симпатрии / В.И. Романов // Эволюционная биология. – Томск, 2002. – Т.2. – С. 268-288.
124. Романов В.И. К вопросу о диагностике и ареале восточносибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasi* (Valenciennes) / В.И. Романов // Вестник ТГУ «Проблема вида и видообразование». – 2004. – Вып.10. – С. 102-106.
125. Романов В.И. Морфофенетические особенности сибирского хариуса (Pallas) в водоемах реки Лены / В.И. Романов // Эволюционная биология. – Томск, 2005. – Т.3. – С. 233-241.
126. Романов В.И. Морфофенетические особенности строения спинного плавника хариусов из р. Кия (бссейн р. Чулым) / В.И. Романов,

М.Э. Карпов // Материалы Всероссийской конференции «Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири». – Томск, 2007. – С. 234-238.

127. Романов В.И. О таксономическом статусе монгольского хариуса из озера Хиндиктиг-Холь и сибирского хариуса из бассейна реки Кобдо / В.И. Романов, О.Г. Карманова // Материалы Всероссийской конференции «Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири». – Томск, 2007. – С. 218-233.

128. Россолимо Л.Л. Температурный режим оз. Байкал / Л.Л. Россолимо. – М., 1957. – 551с.

129. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 319 с.

130. Рыбы Монгольской Народной Республики. – М.: Наука, 1983. – 277 с.

131. Самусенок В.П. К экологии карликового хариуса оз. Гитара / В.П. Самусенок // Тезисы докладов к юбилейной научной конференции, посвященной 75-летию Иркутского гос. ун-та. – Иркутск, 1994. – С. 74.

132. Световидов А.Н. Материалы по систематике и биологии хариусов оз. Байкал / А.Н. Световидов // Тр. / Байкальск. Лимнол. Ст. АН СССР. – 1931. – Т. 1. – С. 90-200.

133. Световидов А.Н. О росте байкальских сигов и хариусов / А.Н. Световидов // Докл. АН СССР, 1934. – Т.3, № 8-9. – С. 661-665.

134. Световидов А.Н. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) / А.Н. Световидов // Тр. / Зоол. ин-та АН СССР, 1936. – Т.3. – С. 33

135. Сиделева В.Г. Рыбы (Pisces) / В.Г. Сиделева // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2001. – Т.1: озеро Байкал, Кн. 2. – С. 419-428.

136. Сиделева В.Г. Рыбы / В.Г. Сиделева // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна: В 2 томах: Пол редакцией

О.А. Тимошкин, Т.Я. Ситникова, О.Т. Русинек и др. – Новосибирск: Наука, 2004.– Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. – 1024-1050.

137. Сиделева В.Г. Закономерности распределения рыб по подводным ландшафтам озера / В.Г. Сиделева, Е.Б. Карабанов, Н.Г. Мельник // Подводные ландшафты Байкала. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1990. – Ч.2, Гл.1-5. – С. 88-95.

138. Скопец М.Б. Биологические особенности популяций восточносибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasi* из горных водоемов хребта Большой Анначаг (Верхняя Колыма) / М.Б. Скопец // Вопросы ихтиологии. – 1988. – Т.28, Вып. 5. – С. 731-742.

139. Скопец М.Б. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. I. Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* / М.Б. Скопец, Н.М. Прокофьев // Вопросы ихтиологии. – 1990. – Т.30, Вып. 4. – С. 564-576.

140. Скопец М.Б. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. III. Восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi* / М.Б. Скопец // Вопросы ихтиологии. – 1993. – Т.33, Вып. 4. – С. 469-474.

141. Скопец М.Б. Некоторые особенности роста, структуры популяций и экологии хариусов бассейна Охотского моря / М.Б. Скопец, П.К. Гудков // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. – Владивосток, 1987. – С. 112-127.

142. Скурихина Л.А. Генетическая дивергенция хариусов (род *Thymallus* Cuvier, 1829) Евразии в свете данных молекулярной гибридизации ДНК x ДНК: Автореф. дисс....кандидата биологических наук / Л.А. Скурихина. – М., 1984. – 23 с.

143. Скурихина Л.А. Генетическая дивергенция хариусов (*Thymallus*) Евразии и "сети видов" / Л.А. Скурихина, Б.М. Медников, П.Я. Тугарина // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, Вып.1. – С. 245-251.

144. Снимщикова Л.Н. Олигохеты Северного Байкала / Л.Н. Снимщикова. – Новосибирск: Наука, 1987. – 104 с.
145. Соин С.Г. О размножении и развитии черного байкальского хариуса. (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) / С.Г. Соин // Зоол. жур. – 1963. – Т.42, № 12 – С. 1817-1839.
146. Сокольников В.М. О течениях и температуре воды под ледяным покровом в южной части Байкала и у истока р. Ангары / В.М. Сокольников // Исследования гидрометеорологического режима Байкала. Тр. Байкал. лимнол. ст., 1960. – Т.18. – С. 264-285.
147. Сыч-Аверинцева Н.В. О меристических признаках некоторых представителей семейства Salmonidae реки Лены / Н.В. Сыч-Аверинцева // Тр. / Якутск. науч. рыбохоз. станции. – 1932. – Вып.2. – С. 175-208.
148. Тарасова Е.Н. Современное состояние гидрохимического режима озера Байкал / Е.Н. Тарасова, А.И. Мещерякова – Новосибирск: ВО Наука. Сиб. изд. Фирма, 1992. – 44 с.
149. Тахтеев В.В. К характеристике донной фауны и сообществ зообентоса северного Байкала в районе Байкало-Ленского заповедника / В.В. Тахтеев, Г.Л. Окунева, В.И. Провиз и др. // Исследование водных экосистем Восточной Сибири (Тр. Биолого-почвенного факультета ИГУ; Вып. 3: Биоразнообразие Байкальского региона). – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – С. 21-41.
150. Томилов А.А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озёр Олекмо-Витимской горной страны / А.А. Томилов // Тр. / Иркутского гос. ун-та: Изд-во Ленинградского университета. – Л., 1954. – Т.ХI. Сер. биолог. – С. 5-86.
151. Тугарина П.Я. Места и условия размножения белого байкальского хариуса / П.Я. Тугарина // Из./ ВСОГО СССР, 1954. – Т.58. – С. 89-94.

152. Тугарина П.Я. Некоторые данные о размножении белого байкальского хариуса / П.Я. Тугарина // Зоол. журнал. – 1956.- Вып.6. – С. 938-939.
153. Тугарина П.Я. Байкальские хариусы / П.Я. Тугарина // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал – Иркутск: ОГИЗ, 1958. – С. 311-333.
154. Тугарина П.Я. К питанию черного хариуса из южных притоков Байкала / П.Я. Тугарина // Изв. / ВСОГО СССР, 1962. – Т.60 – С. 101-110.
155. Тугарина П.Я. О питании белого байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* *infrasp. brevipinnis* Svet. / П.Я. Тугарина // Вопросы ихтиологии. – 1964а. – Т.4, Вып.4(33). – С. 695-707.
156. Тугарина П.Я. Морфо-систематическая характеристика хариуса р. Голоустной / П.Я. Тугарина // Сб. кратких сообщений / Иркутского ун-та за 1964 г. – Иркутск, 1964б. – С. 79-85.
157. Тугарина П.Я. К экологии молоди основных промысловых рыб на Селенгинском мелководье озю Байкал / П.Я. Тугарина. – В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах средней Азии и Казахстана. – Алма-Ата, 1966. – С. 202-203.
158. Тугарина П.Я. Питание и рост молоди черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) и ленка (*Brachymystax lenok* (Pall.)) в южных притоках Байкала / П.Я. Тугарина // Вопросы ихтиологии. – 1967. – Т.7, Вып.4(45). – С. 670-682.
159. Тугарина П.Я. Систематическое положение хариуса (род *Thymallus*) бассейна р. Камчатки / П.Я. Тугарина // Вопр. Ихтиологии. – 1972. – Т.12, Вып. 3 – С. 452-663
160. Тугарина П.Я. Хариусы Байкала / П.Я. Тугарина.– Новосибирск: Наука, 1981.– 281 с.
161. Тугарина П.Я. Хариусовые рыбы (*Thymallidae*) крупнейших озер центральной Азии / П.Я. Тугарина // Тр. / Каф. зоологии позвоночных ИГУ. – Иркутск, 2001. – Т.1. – С. 114-127.

162. Тугарина П.Я. Экология рыб озера Хубсугул и их рыбохозяйственный потенциал / П.Я. Тугарина. – Иркутск, 2002. – 210 с.
163. Тугарина П.Я. Инструкция по искусственному разведению хариуса / П.Я. Тугарина, Ж.А. Черняев. – Иркутск, 1961. – 27 с.
164. Тугарина П.Я. Кормовой коэффициент и суточный рацион мальков черного байкальского хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* Dyb. / П.Я. Тугарина, Т.А. Ходарева // Вопросы ихтиологии. – 1963. – Т.3, Вып. 2(27). – С. 414-417.
165. Тугарина П.Я. Ленок и хариус Куандо-Чарского водораздела / П.Я. Тугарина, Н.М. Пронин // Вопр. географии и биологии (ученые записки кафедр естеств.-геогр. ф-та). – Чита: Читинский гос. пед. ин-т, 1966. – С. 103-119.
166. Тугарина П.Я. Питание хариуса в Иркутском водохранилище / П.Я. Тугарина, Е.С. Гоменюк // Изв. / БГНИИ при Иркутском ун-те за 1965. – 1965. – Т. 18, Вып.1/2. – С. 70-83.
167. Тугарина П.Я. К эколого-биологической характеристике рыб Иркутского водохранилища / П.Я. Тугарина, Е.С. Гаменюк // Изв. / БГНИИ при Иркутском ун-те. – 1967. – Т. 20 – С. 201-253.
168. Тугарина П.Я. Эколого-физиологическая характеристика молоди черного байкальского хариуса / П.Я. Тугарина, Л.Н. Рыжова // Гидробиол. журнал. – 1969. – Т.5, Вып. 5. – С. 72-77.
169. Тугарина П.Я. Сезонные изменения крови черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dyb.) / П.Я. Тугарина, Л.Н. Рыжова // Вопросы ихтиологии. – 1970. – Т.10, Вып. 6 (65). – С. 1079-1090.
170. Тугарина П.Я. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна / П.Я. Тугарина, Е.С. Купчинская. – Новосибирск: Наука, 1977.– 104 с.
171. Тугарина П.Я. Карлик высокогорных озер Байкала / П.Я. Тугарина, В. Брянский // Рыбоводство и рыболовство. – 1979. – Вып.3. – С.15-16.

172. Тугарина П.Я. Морфофизиологическая характеристика амурского хариуса *Thymallus grubei* Dyb. / П.Я. Тугарина, В.С. Храмцова // Вопросы ихтиологии. – 1980. – Т.20, Вып. 4(123). – С. 590-605.
173. Тугарина П.Я. К вопросу о морфологической неоднородности рыб рода *Thymallus* водоемов Якутии: Тез. докл. XI Всес. симп. «Биологические проблемы Севера. Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология» / П.Я. Тугарина, И.Б. Книжин. – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 64-65.
174. Устюжанина–Гурова Л.Н. Питание и пищевые взаимоотношения бентосоядных рыб / Л.Н. Устюжанина–Гурова // Лимнология придельтовых пространств Байкала (Селенгинский район). – Л.: Наука. – 1971. – С. 132-157
175. Черепанов В.В. Экологическая структура и продуктивность донного населения / В.В. Черепанов // Проблемы Байкала. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. – Гл.18. – С. 199-216. – (Тр. ЛИН СО АН СССР; Т. 16(36))
176. Черешнев И.А. Состав ихтиофауны и особенности распространения пресноводных рыб в водоемах Северо-Востока СССР / И.А. Черешнев // Вопросы ихтиологии. – 1990. – Т.30, Вып. 5. – С. 836-840.
177. Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводных рыб Северо-Востока России / И.А. Черешнев – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 195 с.
178. Черешнев И.А. Лососевидные рыбы Северо-Востока России / И.А. Черешнев, В.В. Волобуев, А.В. Шестаков и др. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 496 с.
179. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб / Н.И. Чугунова. – М., 1939. – 164 с.
180. Шимараев М.Н. Элементы теплого режима озера Байкал / М.Н. Шимараев. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. – 149 с.
181. Экология и хозяйственное значение рыб МНР. – М.: Наука, 1985. – 199 с.

182. Armstrong R.H. A review of Arctic grayling studies in Alaska, 1952-1982 / R.H. Armstrong // *Biological Papers of University of Alaska* / - 1986. – V. 23. – P. 3-17.
183. Dybovski B. Die Fische des Baical-Wassersystems / B. Dybovski // *Verh. zool.-bot. Ges.* – Wien, 1974. – XXIV. – P. 391.
184. Froufe E. Phylogenetic analysis of the genus *Thymallus* (grayling) based on mtDNA control region and ATPase 6 genes. with inferences on control region constrains and broad-scale Eurasia phylogeography / E. Froufe, I. Knizhin, S. Weiss // *Mol. Phylog. and Evol.* – 2005. – V.11. – P. 2599-2611.
185. Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich / J.G. Georgi – St. Pet., 1775.
186. Horn H.S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies / H.S. Horn // *Amer. Natur.* – 1966. – V. 100. – P. 419-424.
187. Jones N.E. Selective feeding of age-0 Arctic grayling in lake-outlet streams of the N.W.T., Canada / N.E. Jones, W.M. Tonn, G.J. Scrimgeour // *Environmental Biology of Fishes.* – 2003. – V.67. – P. 169-178.
188. Koskinen M. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbations in the world's oldest body of fresh water, Lake Baikal / M. Koskinen, I. Knizhin, C. Primmer et al. // *Molecular Ecology.* – 2002a. – V. 11(12). – P. 2599-2611.
189. Koskinen M.T. Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae / M.T. Koskinen , J. Nilsson, A.J. Veselov et al. // *Heredity.* – 2002b. – V.88. – P. 391–401.
190. Koskinen M.T. Genetic lineages and postglacial colonization of grayling (*Thymallus thymallus*, Salmonidae) in Europe, as revealed by mitochondrial DNA analyses / M.T. Koskinen, E. Ranta, J. Piironen et al. // *Mol Ecol.* – 2000.– V.9. – P. 1609– 1624.
191. Loffler H. The Importance of Mountains for Animal Distribution, Species Speciation, and Faunistic Evolution (With Special Attention to Inland

Waters) / H. Löffler // *Mountain Research and Development* – 1984. – V. 4, No. 4. – P. 299-304 .

192. Messerli B. Mountains of the world: a global priority / B. Messerli, Ives, J.D. – 1997, Parthenon Publishing Group. – 495 P.

193. Northcote T.G. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, Thymallus) / T.G. Northcote // *Rev. Fish Biol. Fish.* – 1995. – V.5. – P. 141-194.

194. Pivnicka K. Morphological variation in the Genus Thymallus Cuvier / K. Pivnicka, K. Hensel // *Acta Universitatis Carolinae-Biologica* – 1978. – P. 37-67.

195. Rand A. L. Glaciation, an isolating factor in speciation / A. L. Rand // *Evolution.* – 1948. – V.2. – P. 314-321.

196. Stemford M.D. Phylogeographic lineages of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in North America: divergence, origins and affinities with Eurasia *Thymallus* / M.D. Stemford, E.B. Taylor // *Molecular Ecology* – 2000. – V.13.- P. 139-152.

197. Wallace R.K. An assessment of diet-overlap indexes / R.K. Wallace // *Trans. Amer. Fish. Soc.* – 1981. – V.110. – P. 2-76.

198. Weiss S. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications / S. Weiss, I. Knizhin, V. Romanov et al. // *Journal of Fish Biology.* – 2007. – V. 71. – P. 371-386.

199. Weiss S. Phenotypic and genetic differentiation of two major phylogeographic lineages of arctic grayling *Thymallus arcticus* in the Lena River, and surrounding Arctic drainages / S. Weiss, I. Knizhin, A. Kirillov, E. Froufe // *Biol. J. of the Linnean Soc.* – 2006. – V.88. – P. 511-525.

200. Weiss S. Complex patterns of colonization and refugia revealed for European grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA control region / S. Weiss, H. Persat, R. Eppe, C. Schlötterer, F. Uiblein // *Mol. Ecol.* – 2002. – 11(8) – P.1393-1407.



Озеро Большой Намаракит.



Озеро Нижнеолондинское.

Приложение 3.



Оз. Якчинское – 1.



Истоки реки Куанда.

Приложение 5.



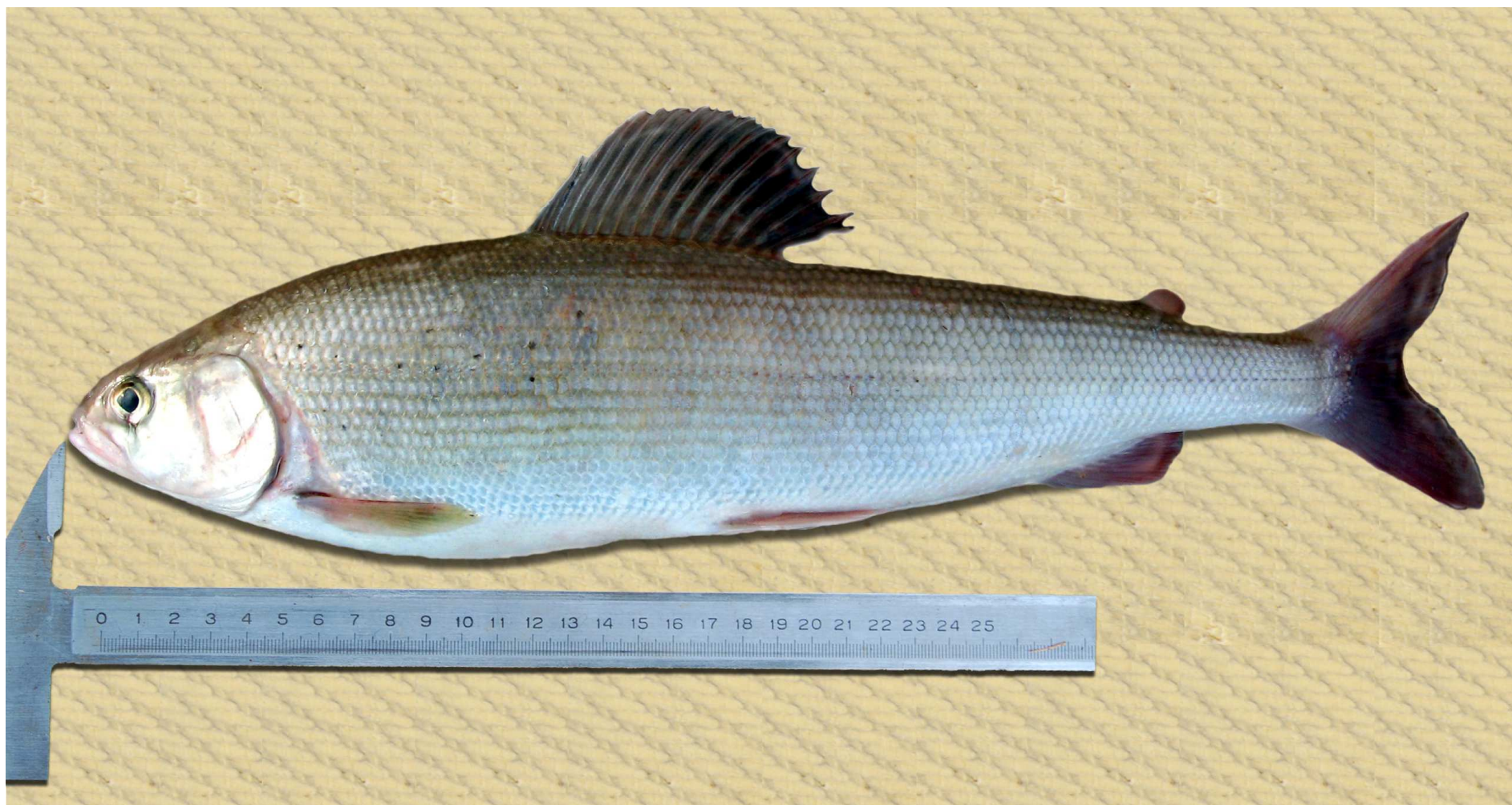
Черный байкальский хариус из оз. Байкал.

Приложение 6.



Черный байкальский хариус из оз. Амут.

Приложение 7.



Белый байкальский хариус.

Приложение 8.



Байкалоленский хариус из оз. Амудиса (бассейн Конкудеры-Мамы).



Байкалоленский хариус из р. Верхняя Ангара.



Байкалоленский хариус из оз. Нижнеолондинское.



Байкалоленский хариус из карликовой популяции оз. Якчинское-1.

Приложение 12.

Линейно-весовой рост черного байкальского хариуса оз. Байкал и водоемов его бассейна

Водоем, автор	Показатели	Возраст									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
оз. Байкал Слюдянка октябрь 2003 г.	L см, мм		208	$\frac{229,4 \pm 3,2}{222-243}$	$\frac{250,4 \pm 1,72}{234-276}$	$\frac{288 \pm 1,17}{296-318}$					
	Q, г		56	$\frac{126,8 \pm 4,7}{117-145}$	$\frac{195,3 \pm 2,35}{135-257}$	$\frac{281,1 \pm 2,65}{235-308}$					
	n		1	39	18	8					
оз. Байкал бухта Б.Коты июнь 2004 г.	L см, мм			$\frac{197,6 \pm 1,23}{195-204}$	$\frac{241,1 \pm 6,11}{218-258}$	$\frac{282,2 \pm 5,3}{262-296}$	$\frac{318,3 \pm 1,7}{300-342}$				
	Q, г			$\frac{74 \pm 2,5}{70-80}$	$\frac{144,1 \pm 1,17}{120-180}$	$\frac{241 \pm 4,1}{200-280}$	$\frac{326,7 \pm 2,46}{310-375}$				
	n			10	21	10	6				
оз. Байкал район п. Бол. Голоусного декабрь 2005 г.	L см, мм	$\frac{181,1}{158-218}$	$\frac{213}{193-235}$	$\frac{261}{239-276}$	$\frac{283,6}{271-293}$	$\frac{313,25}{310-320}$	$\frac{333,5}{318-349}$				
	Q, г	$\frac{66,1}{46-104}$	$\frac{103,1}{71-148}$	$\frac{199,9}{150-266}$	$\frac{279,6}{266-316}$	$\frac{381,25}{370-386}$	$\frac{430}{412-448}$				
	n	9	11	12	6	4	3				
оз. Байкал м. Ухан, июнь 2003 г.	L см, мм		233	$\frac{249,4 \pm 1,32}{242-263}$	$\frac{280,38 \pm 6,21}{254-306}$	$\frac{315 \pm 5,29}{296-341}$	$\frac{325,91 \pm 1,22}{301-344}$	$\frac{350,2 \pm 1,1}{338-370}$			
	Q, г		116	$\frac{146,8 \pm 1,55}{137-175}$	$\frac{225,25 \pm 4,26}{165-287}$	$\frac{323,13 \pm 7,1}{275-380}$	$\frac{280,73 \pm 2,3}{230-336}$	$\frac{438,6 \pm 5,23}{360-604}$			
	n		2	6	5	12	11	5			
оз. Байкал бухта Шегнанда июнь 2002 г.	L см, мм		$\frac{230 \pm 1,23}{210-246}$	$\frac{267,7 \pm 4,72}{263-275}$	$\frac{295 \pm 1,3}{270-315}$	$\frac{314,8 \pm 3,6}{300-332}$	$\frac{357,7 \pm 1,73}{347-368}$	$\frac{379,5 \pm 1,52}{360-400}$	$\frac{397}{390-404}$	$\frac{412,5}{395-430}$	
	Q, г		$\frac{87,9 \pm 2,1}{60-105}$	$\frac{190 \pm 1,65}{180-195}$	$\frac{248,2 \pm 2,5}{200-300}$	$\frac{309,4 \pm 5,12}{290-335}$	$\frac{431,7 \pm 2,45}{420-450}$	$\frac{522,5 \pm 2,36}{500-555}$	$\frac{615}{600-630}$	$\frac{730}{710-750}$	
	n		12	3	11	9	6	4	2	2	

продолжение приложения 12.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
оз. Гитара июль 1991 г. (данные предоставлены Самусенком В.П.)	L см, мм			<u>112,55±3,6</u> 101-135	<u>134,25</u> 132-136,5	<u>157,5</u> 156-159	<u>163,16±1,3</u> 160,8-168				
	Q, г			<u>14,5±2,03</u> 7,95-27,2	<u>21,92</u> 21,48-22,35	<u>33,25</u> 31,8-34,7	<u>40,42±3,37</u> 29,6-49,9				
	n			11	2	2	5				
оз. Кулинда август 2004 г.	L см, мм	<u>202,3±1,27</u> 195-210	<u>243±5,3</u> 217-269	<u>295,7±1,17</u> 262-328	<u>329,2±2,5</u> 312-340	<u>360,7±1,24</u> 335-390	<u>391,2±1,25</u> 377-403	<u>407,7±1,11</u> 400-412	450		
	Q, г	<u>69,3±5,2</u> 60-76	<u>121,8±1,23</u> 90-158	<u>237,3±2,34</u> 178-321	<u>321,9±3,21</u> 277-394	<u>441,1±1,36</u> 418-509	<u>604±2,36</u> 524-662	<u>689,3±2,36</u> 650-709	875		
	n	3	11	16	10	15	9	3	1		
оз. Балан-Тамур июнь 2006	L см, мм			<u>242,2±1,2</u> 242-243	<u>305,63±4,36</u> 294-322	<u>336,94±3,6</u> 315-354	<u>360±6,32</u> 320-370	<u>379,14±1,3</u> 362-404	<u>375</u> 360-390	390	
	Q, г			<u>153,75±2,6</u> 146-165	<u>310,75±3,5</u> 274-358	<u>415,63±1,7</u> 348-490	<u>464±5,2</u> 368-602	<u>603,71±2,9</u> 506-792	<u>598</u> 574-622	632	
	n			4	8	16	12	7	2	1	
оз. Амут июнь 2006 г.	L см, мм	<u>87,5</u> 86-88	<u>141,7±2,6</u> 113-161	<u>176,4±2,9</u> 164-193	<u>219,1±2,1</u> 203-236	<u>251,1±1,2</u> 226-268	<u>272,2±1,2</u> 255-287	<u>286,4±1,9</u> 270-300	<u>298</u> 291-305	328	343
	Q, г	<u>6,5</u> 6-7	<u>32,5±1,6</u> 14-44	<u>62,9±3,2</u> 50-79	<u>109,7±2,8</u> 97-138	<u>160,4±1,7</u> 137-182	<u>199,9±1,4</u> 173-219	<u>235,0±3,1</u> 206-260	<u>288</u> 275-301	352	415
	n	2	20	10	16	47	49	22	2	1	1

Приложение 13.

Показатели линейного и весового роста белого байкальского хариуса в некоторых районах оз. Байкал.

водоем \ дата лова	показатели	Возраст							
		2	3	4	5	6	7	8	9
Селенгинское мелководье, июль 2004 г.	L см	263,0	$\frac{342,3 \pm 3,6}{340,0-346,0}$	$\frac{372,8 \pm 4,23}{345,0-408,0}$	395,0				
	Q, г	196,0	$\frac{462,7 \pm 1,72}{447,0-473,0}$	$\frac{604,9 \pm 3,65}{494,0-781,0}$	820,0				
	n	1	3	15	1				
Слюдянская губа, октябрь 1985 г. (данные Матвеева А.Н.)	L см			$\frac{317,5}{290,0-343,0}$	$\frac{337,8}{320,0-369,0}$	$\frac{348,3}{330,0-360,0}$	$\frac{383,5}{375,0-390,0}$		
	Q, г			$\frac{354,2}{265,0-400,0}$	$\frac{484,0}{450,0-550,0}$	$\frac{541,7}{480,0-600,0}$	$\frac{681,7}{620,0-720,0}$		
	n			6	5	6	6		
Дагарская губа, август 2002 г.	L см	$\frac{256,5}{243 - 270}$	$\frac{284,47 \pm 7,14}{232 - 328}$	$\frac{331,82 \pm 4,89}{303 - 365}$	$\frac{372,38 \pm 3,21}{340 - 406}$	$\frac{401,09 \pm 3,71}{375 - 417}$	$\frac{415,71 \pm 6,79}{389 - 434}$	$\frac{431,33 \pm 6,3}{401 - 468}$	415
	Q, г	$\frac{148,5}{135 - 162}$	$\frac{225,81 \pm 1,19}{166 - 280}$	$\frac{339,24 \pm 8,91}{290 - 390}$	$\frac{484,33 \pm 9,86}{410 - 590}$	$\frac{623,81 \pm 1,72}{540 - 750}$	$\frac{758,28 \pm 1,93}{705 - 800}$	$\frac{881,66 \pm 5,32}{840 - 945}$	1028
	n	2	16	17	24	11	7	3	1

Приложение 14.

Линейно-весовой рост байкалоленского хариуса из водоемов бассейна оз. Байкал

Водоем, автор	Показатели	Возраст						
		1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9
оз. Якчинское-1, июль 2004 г. (данные автора)	L sm, мм	$\frac{74,4 \pm 1,7}{63,0-86,0}$	$\frac{95,3 \pm 1,9}{88,0-109,0}$	$\frac{110,4 \pm 1,4}{101,0-116,0}$	$\frac{129,0 \pm 1,6}{120,0-136,0}$	$\frac{137,7 \pm 3,2}{134,0-144,0}$	164	
	Q, г	$\frac{3,3 \pm 0,2}{1,8-4,8}$	$\frac{7,1 \pm 0,4}{5,2-10,6}$	$\frac{11,4 \pm 0,5}{9-16,3}$	$\frac{18,1 \pm 0,5}{15-19,7}$	$\frac{25,6 \pm 1,7}{23,8-29,0}$	43,5	
	n	17	13	16	10	3	1	
р. Илокалуй, август 2004 г. (данные автора)	L sm, мм	96,0	$\frac{142,3 \pm 3,2}{135,0-150,0}$	$\frac{155,0 \pm 3,5}{137,0-169,0}$	$\frac{185,2}{180,0-190,0}$	$\frac{196,0}{195,0-197,0}$		
	Q, г	7,8	$\frac{25,8 \pm 2,4}{21,2-32,5}$	$\frac{40,8 \pm 2,2}{34,4-53,0}$	$\frac{65,8}{60,0-71,5}$	$\frac{83,6}{77,2-90,0}$		
	n	1	4	9	2	2		
р. Алла, июнь (данные автора)	L sm, мм				$\frac{277,6 \pm 4,3}{270,0-285,0}$	$\frac{305,0 \pm 5,5}{294,0-311,0}$	324,0	
	Q, г				$\frac{273,0 \pm 8,9}{260,0-290,0}$	$\frac{333,7 \pm 15,1}{305,0-356,0}$	400,0	
	n				3	3	1	
р. Баргузин, октябрь 2005 г. (данные автора)	L sm, мм			$\frac{268,7 \pm 2,7}{256,0-278,0}$	$\frac{280,2 \pm 2,9}{260,0-298,0}$	$\frac{309,4 \pm 3,7}{287,0-338,0}$	$\frac{327,5}{325,0-330,0}$	343,0
	Q, г			$\frac{242,0 \pm 11,4}{192,0-273,0}$	$\frac{291,1 \pm 6,9}{252,0-328,0}$	$\frac{396,2 \pm 10,3}{340,0-466,0}$	$\frac{519}{502,0-536,0}$	646,0
	n			7	13	13	2	1
оз. Балан-Тамур июнь 2006 г. (данные автора)	L sm, мм	$\frac{122,5}{113-132}$	$\frac{206 \pm 6,36}{189-222}$	$\frac{229,1 \pm 6,21}{201-258}$	$\frac{256,67 \pm 5,29}{238-300}$	$\frac{300,91 \pm 1,22}{282-323}$	$\frac{350,2 \pm 1,1}{338-370}$	
	Q, г	$\frac{18}{14-22}$	$\frac{88,5 \pm 1,55}{63-119}$	$\frac{134,8 \pm 4,26}{85-176}$	$\frac{182,25 \pm 7,11}{130-272}$	$\frac{280,73 \pm 2,3}{230-336}$	$\frac{438,6 \pm 5,23}{360-604}$	
	n	2	6	5	12	11	5	

продолжение приложения 14.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
р. Тья , август 2006 г.	L sm, мм	$\frac{142,3 \pm 2,0}{139-146}$	$\frac{184,2 \pm 3,5}{177-197}$	$\frac{223,7 \pm 5,2}{205-240}$	$\frac{273,0 \pm 1,9}{268-277}$	292		
	Q, г	$\frac{28,3 \pm 0,9}{27-30}$	$\frac{74,2 \pm 3,8}{66-87}$	$\frac{115,6 \pm 4,4}{94-126}$	$\frac{169,7 \pm 3,9}{159-176}$	252		
	n	3	5	7	4	1		
р. Верх. Ангара август 2006 г.	L sm, мм		$\frac{171,29 \pm 5,21}{151 - 191}$	227				
	Q, г		$\frac{48,43 \pm 4,12}{33 - 63}$	113				
	n		7	1				

Линейно-весовой рост байкалоленского хариуса из водоемов верхней части бассейна р. Лены

Водоем, автор	Показатели	возраст						
		1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9
оз. Огиендо июнь 1997 г.	L sm, мм		117	$\frac{142,4 \pm 1,3}{131-155}$	$\frac{171,4 \pm 3,6}{155-184}$	$\frac{192,9 \pm 1,3}{155-205}$	$\frac{213,7 \pm 2,31}{202-223}$	$\frac{229,5}{227-232}$
	Q, г		14	$\frac{26,6 \pm 5,6}{21,5-35}$	$\frac{51,4 \pm 4,1}{39-59}$	$\frac{69,6 \pm 1,25}{60-79}$	$\frac{97,8 \pm 2,5}{90-112}$	$\frac{123,5}{116-132}$
	n		1	9	20	14	12	2
р. Чая сентябрь 2007	L sm, мм	$\frac{139,17 \pm 3,08}{124-162}$	$\frac{190,5 \pm 3,6}{175-213}$	$\frac{222,3 \pm 2,02}{210-238}$	$\frac{247,5 \pm 3,62}{226-256}$	$\frac{280 \pm 5,06}{268-292}$		
	Q, г	$\frac{25,5 \pm 1,77}{16,5-37,2}$	$\frac{72 \pm 4,22}{54-90}$	$\frac{114,67 \pm 3,4}{99-137}$	$\frac{163,13 \pm 3,93}{141-177}$	$\frac{228 \pm 11,7}{192-260}$		
	n	12	12	12	8	5		
оз. Амудиса (бассейн Конкудеры) август 2006 г.	L sm, мм	$\frac{130,23 \pm 1,68}{87-152}$	$\frac{172,12 \pm 1,86}{136-190}$	$\frac{201,17 \pm 3,66}{182-225}$	$\frac{241,43 \pm 1,36}{223,5-269}$	$\frac{263,67 \pm 3,89}{253-278}$		
	Q, г	$\frac{24,3 \pm 0,85}{7,8-39,6}$	$\frac{53,86 \pm 1,59}{26,41-71}$	$\frac{87,33 \pm 5,78}{60-120}$	$\frac{141,56 \pm 2,69}{110-217}$	$\frac{202,33 \pm 16,01}{165-276}$		
	n	78	34	12	54	6		
оз. Девчаин август 2006 г.	L sm, мм		$\frac{139,89 \pm 8,38}{131 - 144}$	$\frac{156,63 \pm 1,86}{140 - 177}$	$\frac{176,58 \pm 3,61}{170,5 - 181}$	$\frac{214}{211 - 217}$		
	Q, г		$\frac{37,04 \pm 1,51}{25 - 52}$	$\frac{53,86 \pm 6,93}{26,41-71}$	$\frac{55,83 \pm 5,95}{48 - 62}$	$\frac{102}{101 - 103}$		
	n		9	51	12	54		
р. Калар август 2002 г.	L sm, мм	115	$\frac{180,66 \pm 6,31}{161 - 194}$	$\frac{202,15 \pm 2,96}{187 - 214}$	$\frac{236,15 \pm 4,98}{216,5 - 255}$			
	Q, г	15	$\frac{67,67 \pm 7,29}{44 - 88}$	$\frac{96,1 \pm 5,15}{77 - 120}$	$\frac{167,38 \pm 5,2}{120 - 225}$			
	n	1	6	10	8			

продолжение приложения 15.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
оз. Амудиса (бассейн Калара) август 2002	L sm, мм	<u>115,07±1,47</u> 100,5-132	<u>181,6±4,1</u> 172-193	<u>208±3,46</u> 186-229	<u>239,39±2,72</u> 220-263	<u>268,1±2,85</u> 258-289	<u>286±6,11</u> 278-298	
	Q, г	<u>14,58±0,58</u> 9,5-21	<u>44,4±1,94</u> 42-52	<u>68,4±3,19</u> 50-88	<u>110,89±3,11</u> 90-130	<u>157,4±5,27</u> 130-178	<u>217,33±1,76</u> 214-220	
	n	29	5	15	18	10	3	
р. Куанда (среднее течение) август 2003 г.	L sm, мм			<u>219,3±3,38</u> 201 – 239	<u>260±3,17</u> 246 – 275	<u>305±4,82</u> 275 – 324	<u>328,67±1,86</u> 325 – 331	
	Q, г			<u>89,1±4,33</u> 68 – 108	<u>136,5±4,48</u> 120 – 160	<u>233±2,18</u> 190 – 284	<u>303,67±1,23</u> 270 – 326	
	n			10	8	4	3	
р. Куанда (верхнее течение) август 2005 г.	L sm, мм		<u>182,5±4,33</u> 170 – 190	<u>208,39±2,12</u> 193 – 231	<u>248,8±4,53</u> 235 – 260			
	Q, г		<u>61,5±5,78</u> 45 – 70	<u>90,92±2,63</u> 71 – 122	<u>152,4±9,2</u> 124 – 174			
	n		4	26	5			
оз. Даватчан август 2005	L sm, мм	<u>140,4±1,2</u> 125-149	<u>178,6±1,75</u> 165-188	<u>196,9±3,42</u> 177-217	<u>221,6±2,14</u> 211-237	<u>254±4,2</u> 249-258		
	Q, г	<u>30,4±1,36</u> 22-36	<u>63,9±2,36</u> 47-68	<u>86,2±1,1</u> 64-117	<u>130,9±5,23</u> 108-180	<u>218,7±3,36</u> 190-230		
	n	9	9	26	18	4		
оз. Бол. Намаракит август 2003 г.	L sm, мм	182	<u>199,37±1,17</u> 179-219	<u>236,36±3,6</u> 223-248	<u>256,89±1,43</u> 243-284	<u>307,25±4,2</u> 292-316	320	
	Q, г	61	<u>90,37±2,43</u> 65-114	<u>157,93±2,74</u> 118-185	<u>203,89±1,56</u> 166-266	<u>335,25±3,1</u> 292-358	382	
	n	1	8	14	9	8	1	
оз. Джелло август 2003 г.	L sm, мм	<u>114,11±2,04</u> 105-131,6	<u>138,8±2,59</u> 128-149,3	175	<u>192,83±2,09</u> 184-207	<u>205,14±2,76</u> 195-217	<u>218±0,58</u> 217-219	<u>230±5,77</u> 220-240
	Q, г	<u>14,4±0,85</u> 10,9-22	<u>27,16±1,46</u> 21,4-35	53	<u>71,25±1,93</u> 62-82	<u>89,29±2,49</u> 78-99	<u>109,67±4,33</u> 102-117	<u>145,67±5,72</u> 132-166
	n	12	8	1	12	7	3	3

продолжение приложения 15.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
р. Джело август 2003	L см, мм	$\frac{121,24 \pm 2,04}{108 - 134}$	$\frac{140,67 \pm 2,68}{135 - 154}$	$\frac{219 \pm 2,3}{213 - 224}$	$\frac{257,27 \pm 4,43}{231 - 285}$	$\frac{278,4 \pm 1,83}{274 - 285}$	$\frac{279 \pm 2,3}{245 - 297}$	318
	Q, г	$\frac{17,5 \pm 2,65}{11,2 - 24,9}$	$\frac{29,31 \pm 2,37}{21,6 - 40}$	$\frac{109 \pm 5,8}{93 - 125}$	$\frac{184,55 \pm 1,93}{135 - 239}$	$\frac{242 \pm 7,82}{212 - 256}$	$\frac{292,67 \pm 4,33}{277 - 305}$	305
	n	5	7	5	11	5	3	1
оз. Леша сентябрь 2005 г.	L см, мм	$\frac{119,75 \pm 1,56}{116,5 - 123,5}$	$\frac{150,33 \pm 4,32}{140,5 - 163}$	$\frac{195,2 \pm 3,51}{179 - 207}$	$\frac{209,2 \pm 1,75}{201 - 218}$	$\frac{229,67 \pm 6,23}{222 - 242}$		
	Q, г	$\frac{16,2 \pm 0,82}{14,5 - 18,4}$	$\frac{35,1 \pm 3,15}{28,3 - 44}$	$\frac{78,4 \pm 3,72}{60 - 88}$	$\frac{168,1}{152,0 - 180,0}$	$\frac{135,33 \pm 14,3}{5}$ 120-164		
	n	4	5	8	9	3		
оз. Нижнеолондинс кое сентябрь 2005 г.	L см, мм	165	$\frac{191,9 \pm 3,6}{172,0 - 210,0}$	$\frac{214,8 \pm 5,6}{196,0 - 229,0}$	$\frac{238,8 \pm 2,74}{221,0 - 262,0}$	$\frac{258,7 \pm 1,28}{247,0 - 275,0}$	$\frac{277,7}{266,0 - 287,0}$	
	Q, г	41	$\frac{70,5 \pm 2,3}{52,0 - 88,0}$	$\frac{106,6 \pm 2,69}{80,0 - 126,0}$	$\frac{147,9 \pm 3,6}{131,0 - 168,0}$	$\frac{187,3 \pm 1,36}{172,0 - 206,0}$	$\frac{251,3}{226,0 - 278,0}$	
	n	1	23	27	15	7	3	
оз. Читканда сентябрь 2005	L см, мм	$\frac{137 \pm 1,21}{97 - 163}$	$\frac{192,3 \pm 3,21}{156 - 207}$	$\frac{205,3 \pm 1,2}{177 - 235}$	$\frac{245,1 \pm 1,48}{234,5 - 256}$	269	297	
	Q, г	$\frac{25,4 \pm 2,4}{8,1 - 40}$	$\frac{75,4 \pm 2,42}{40 - 98}$	$\frac{97,1 \pm 1,36}{54 - 124}$	$\frac{167,5 \pm 1,2}{145,5 - 194}$	202	337	
	n	59	40	42	16	1	1	1

Состав организмов, являющихся пищевыми объектами черного и белого байкальского хариуса
из изученных водоемов БРЗ

компоненты питания	черный байкальский хариус							белый байкальский хариус		
	оз. Байкал (район Слюдянки)	оз. Байкал (район Бол. Голоустной)	оз. Байкал (район Иыса Ухан)	оз. Гитара	оз. Балан-Тамур	оз. Амут	оз. Кулинда	Селенгинское мелководье	Дагарская губа	Слюдянская губа
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Mollusca					+	+	+			
<i>Limnea</i>					+		+			+
<i>Choanomphalus sp.</i>										+
<i>Benedictia baicalensis</i>										+
<i>Baicalia herderiana</i>			+							+
<i>Baicalia oviformis</i>										+
<i>Valvatidae</i>					+	+	+			
Anomopoda						+				
<i>Bosmina longispina</i>						+				
<i>Calanoida</i>						+				
Amphipoda								+	+	
<i>Macrochectopus branickii</i>			+							
<i>Poekilogammarus sukaczewi</i>								+		
<i>Parapallasea borowskii</i>								+		
<i>Parapallasea puzillii</i>								+		

<i>Acanthogammarus brevispinus</i>								+		
<i>Micruropus sp.</i>	+									+

продолжение приложения 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Micruropus wohli</i>			+						+	
<i>Micruropus kluki</i>									+	
<i>Cripturopus tenuipes</i>									+	
<i>Cripturopus inflatus</i>			+							
<i>Eulimnogammarus vittatus</i>									+	
<i>Pallasea grubii</i>	+							+		
<i>Pallasea b. baicalii</i>		+							+	
<i>Pallasea kessleri</i>		+	+						+	+
<i>Pallasea concellus</i>			+							+
<i>Pallasea concelloides</i>										+
<i>Pallasea maligna</i>			+							
<i>Eulimnogammarus verrucosus</i>	+									+
<i>Eulimnogammarus fuscus</i>			+							
<i>Eulimnogammarus viridis</i>	+		+							
<i>Eulimnogammarus sp.</i>			+							+
<i>Eulimnogammarus maaki.</i>	+									
<i>Brandtia lata</i>		+	+							+
<i>Gmelinoides fasciatus</i>		+	+							
<i>Gammarus lacustris</i>					+					
Insecta	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plecoptera					+	+	+			
<i>Perlodidae</i>							+			
Ephemeroptera				+			+			
Odonata						+	+			
Orthoptera						+				
<i>Tettigonidae</i>						+				
Homoptera			+	+	+		+			
<i>Cicadellidae</i>				+	+		+			

<i>Valvatidae</i>				+				+		+		+			+	+	+	+	+	+
Oligochaeta																			+	
Copepoda															+				+	
<i>Heterocope appendiculata</i>					+										+				+	
Anomopoda					+			+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Bosmina longispina</i>					+			+				+	+			+		+	+	+
<i>Daphnia longiremis</i>					+										+					
<i>Calanoida</i>								+	+			+	+			+		+	+	
<i>Diaptomida</i>					+					+								+		+
<i>Acroperus harpae</i>																				+
Amphipoda								+												
<i>Gammarus lacustris</i>								+												

продолжение приложения 17

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Ostracoda										+											
Insecta		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plecoptera		+		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+		+	+		+	+
<i>Perlidae</i>					+																
<i>Isopteryx</i>				+																	
Ephemeroptera		+	+	+	+			+		+	+	+					+	+		+	
<i>Baetis sp.</i>				+	+																
<i>Ephemeridae</i>					+																
<i>Syphlonuridae</i>				+																	
<i>Heptagenidae</i>				+																	
<i>Ecdionurus</i>				+																	
Odonata				+			+	+			+		+		+		+	+	+		+
<i>Libellulidae</i>																					+
Orthoptera													+	+		+		+		+	+
<i>Tettigonidae</i>													+	+		+		+		+	+
Homoptera		+				+	+	+	+		+		+		+		+	+		+	+
<i>Cicadellidae</i>							+	+			+		+		+		+	+		+	+

<i>Psyllinea</i>	+				+			+		+		+						+	+	+
<i>Aphidinea</i>						+								+		+	+			+
Heteroptera			+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Notonectidae</i>			+																	
<i>Himipterae</i>					+														+	+
<i>Corixidae</i>																				+
<i>Hydrometridae</i>																				+
<i>Pentatomidae</i>				+			+		+	+		+	+		+		+	+	+	
<i>прочие Heteroptera</i>																	+			
Coleoptera		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dytiscidae</i>		+					+					+							+	
<i>Carabidae</i>			+					+	+			+								
<i>Cantharidae</i>				+					+									+		+
<i>Staphylinidae</i>								+		+		+			+		+	+	+	

продолжение приложения 17

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Elateridae</i>											+		+	+		+		+	+	+	
<i>Chrysomelidae</i>									+	+						+					
<i>Cerambycidae</i>									+				+					+	+	+	
<i>Curculionidae</i>									+				+								
<i>Coccinellidae</i>						+				+	+										
<i>Ipidae</i>						+							+					+	+	+	
<i>прочие Coleoptera</i>							+							+	+		+	+		+	+
Megaloptera				+							+								+		
<i>Sialidae</i>				+	+						+								+		
Diptera		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chironomidae</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Simuliidae</i>				+	+			+	+				+			+		+	+	+	
<i>Ceratopogonidae</i>											+		+							+	+
<i>Tabanidae</i>																				+	
<i>Empedidae</i>										+											
<i>Tipulidae</i>		+									+					+		+			

<i>Fungivoridae</i>																			+	+	
<i>Culicidae</i>			+																		+
<i>Psychodidae</i>													+								
<i>Blepharoceridae</i>				+																	
<i>Muscidae</i>	+		+			+	+	+	+	+		+		+	+		+	+	+	+	
<i>Dolichopodidae</i>	+					+				+		+		+			+	+			
<i>Syrphidae</i>								+				+					+	+			
<i>Tachinidae</i>		+										+									
Hymenoptera	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>Formicidae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Tenthredinidae</i>			+			+	+					+		+			+	+	+		
<i>Braconidae</i>																	+				
<i>Ichneumonidae</i>	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Bombicidae</i>				+								+									

продолжение приложения 17

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Apoidea</i>						+	+			+				+		+	+			
<i>прочие Hymenoptera</i>																				+
Trichoptera	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stenopsiche greseipenis</i>				+																
<i>Arctopsychidae</i>			+	+																
<i>Hydropsichidae</i>			+	+																
<i>Phryganeidae</i>															+			+	+	+
<i>Oligopterodes americana</i>	+		+	+							+				+			+	+	
<i>Halesus sp.</i>			+																+	
<i>Apatania sp.</i>				+											+				+	
<i>Hydatophylax nigrovittatus</i>															+				+	+
<i>Dicosmoecus palatus</i>			+	+											+					
<i>прочие Trichoptera</i>																	+		+	+
Lepidoptera										+							+			
Arachnida	+	+	+		+		+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+

Aranei																				
<i>Acariformes</i>	+						+		+	+		+	+			+				
Hydrachna																				+
Pisces											+						+		+	
Cyprinidae											+								+	
<i>Phoxinus phoxinus</i>											+								+	
Percidae																	+			
<i>Perca fluviatilis</i>																	+			

Индексы наполнения желудков и процент непитающихся особей в
выборках хариусов из изученных горных водоемов БРЗ.

Водоем	месяц	ИНЖ, 0/000	% непитающихся особей
1	2	3	4
р. Илокалуй	август	142,65 87,43–375,66	–
р. Верх. Ангара	август	118,63 66,67–193,02	–
р. Баргузин	июнь	60,93 6,23–240,69	–
	октябрь	12,11 0,8–29,72	–
р. Чая	сентябрь	24,06 1,85–120,51	–
р. Куанда (верховья)	август	33,13 4,43–97,44	–
р. Куанда (среднее течение)	август	95,25 46,48– 314	–
р. Джелю	август	64,38 4,15–638,59	–
оз. Балан- Тамур	апрель	82,54 0–594,87	4,81
	июнь	120 72–467	0
оз. Кулинда	июль	69,56 0–240	3,07
оз. Гитара	июль	133,59 46,63–388,31	–
оз. Огиендо	июль	221,52 2,44– 596,61	–
оз. Якчинское–1	июль	150 22,76–545	–
оз. Якчинское–2	июль	80,16 5,32–276,26	–
оз. Амудиса (бассейн Конкудеры – Мамы)	август	56,33 0 – 277	2,72
оз. Девчаин	август	45,16 0,71 -308,06	–
оз. Амудиса (бассейн Калара)	август	21,51 0–223,21	12,66
оз. Даватчан	август	65,15 3,4–202,38	–
оз. Бол. Намаракит	август	93,24 0–255,43	4,76

1	2	3	4
оз. Джело	август	31,08 1,09 - 173,8	–
оз. Леша	август	80 0–150	–
	сентябрь	59,1 9,7-129,2	–
оз. Нижеолондинское	конец мая – начало июня	82,56 7,84 - 322	–
	сентябрь	34,1 0-121,99	9,21
оз. Читканда	июль	55,4 0–178,04	4,55
	август	30,81 0,09-123,71	–
	сентябрь	19,2 0–119,6	5