

УДК 597.553.2

**БИОЛОГИЯ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX
(*SALMONIDAE*) ИЗ ОЗЕР ВОДОРАЗДЕЛА РЕК КУАНДА
И ЧАРА (СЕВЕРНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ) И
ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ ИХ ПОПУЛЯЦИЙ
В СВЯЗИ С АНТРОПОГЕННЫМ ВЛИЯНИЕМ
(1977–1999 гг.)**

*С.С. Алексеев, А.Н. Матвеев, М.Ю. Пичугин,
В.П. Самусенок, Н.Г. Шевелева*

На фоне общей слабой изученности гольцов Забайкалья гольцам из озер Леприндокан, Бол. и Мал. Леприндо, Даватчан и Гольцовое, расположенных на водоразделе рек Куанда (бассейн Витима) и Чара (бассейн Олёкмы) (ниже — озера Куандо-Чарского водораздела), уделялось относительно много внимания (Кожов, 1950; Томилов, 1954; Пронин, 1966, 1967; Савваитова и др., 1981б; Багирян-Михайлова, 1981; Савваитова, 1989; Павлов и др., 1990, 1993; Алексеев, Пичугин, 1998). В то же время ряд особенностей их биологии остается неясным, а имеющиеся сведения в основном относятся к периоду до

строительства Байкало-Амурской железнодорожной магистрали (БАМ). Железная дорога была проложена по берегам озер Большое и Малое Леприндо и вблизи от остальных озер (рис. 1). В результате они оказались одними из наиболее доступных населенных гольцом озер Забайкалья, и гольцы в них стали хищнически вылавливаться. Особенно интенсивен был осенний подледный лов гольца, совпадавший на озерах Леприндокан и Даватчан с преднерестовым и нерестовым периодами. Вследствие резкого сокращения численности в 1983 г. гольцы Забайкалья были внесены (как подвид арктического гольца

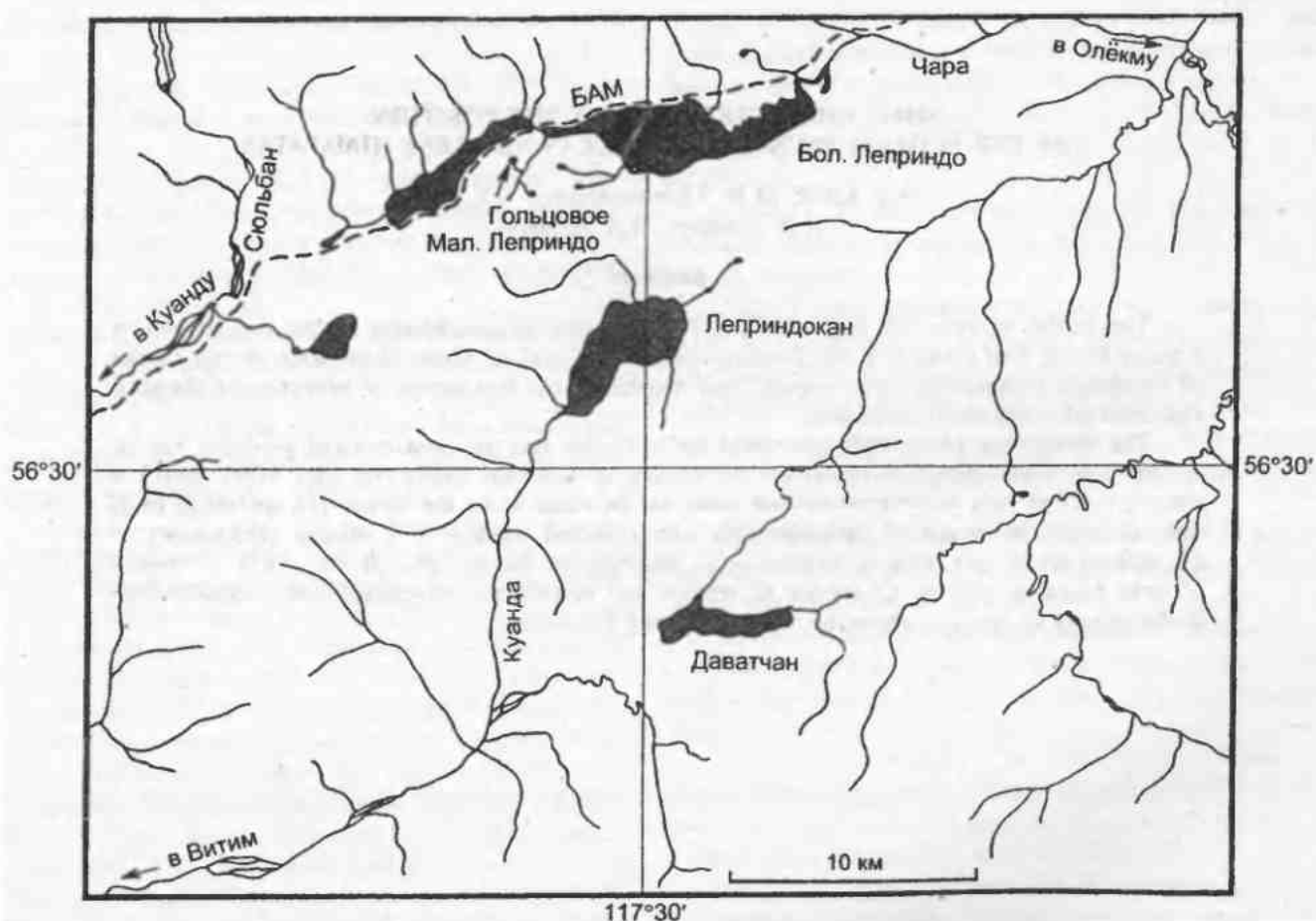


Рис. 1. Географическое положение озер Куандо-Чарского водораздела. Пунктирной линией обозначена Байкало-Амурская железнодорожная магистраль

S. alpinus erythrinus) в Красную книгу РСФСР (Красная книга..., 1983).

Целью настоящей работы является изучение по данным более чем за 20 лет структуры популяций, возраста, роста, размножения, питания гольцов озер Куандо-Чарского водораздела, кормовой базы этих водоемов, а также изменений в популяциях гольцов в связи с антропогенным влиянием.

Характеристики гидробиологических особенностей и ихтиофауны озер Бол. Леприндо, Мал. Леприндо, Даватчан (бассейн Чары-Олёкмы) и Леприндокан (бассейн Куанды-Витима) приводятся в работах Томилова (1954), Савваитовой и др. (1981а) и Алексеева и др. (1999). Гольцовое (или Малое Гольцовое) — местное название небольшого озера, расположенного к югу от перешейка между Малым и Большим Леприндо и соединяющегося с последним ручьем длиной около 2 км. Находится на высоте 1100 ± 20 м над ур. моря, округлое, имеет примерно 0,4 км в диаметре (в работе Савваитовой и др. (1981а), приводятся явно завышенные данные — 1,5—1,0 км). По данным наших замеров, максимальная глубина 25 м (по Савваитовой и др. (1981а) — более 30 м). Мелководная часть практически отсутствует, берега каменистые, уходящие крутым свалом под воду, местами поросшие водной растительностью, из рыб в этом озере встречается только арктический голец.

В связи с ограниченностью материала и указаниями на то, что в соединенных короткой протокой озерах Бол. и Мал. Леприндо локальные стада отсутствуют (Пронин, 1966), мы объединили выборки гольцов из этих двух озер и будем рассматривать их ниже как "гольцов оз. Леприндо", хотя допускаем, что популяции этих озер, в особенности популяции карликовой формы, могут быть в определенной степени обособлены. Приводимые нами сведения по крупной форме гольца из оз. Леприндо относятся к рыбам, пойманым в обоих озерах, но преимущественно в оз. Мал. Леприндо, а по карликовой форме — почти исключительно к рыбам из оз. Бол. Леприндо.

Озера обследовали до (1977—1978 гг.) и после (1986—1999 гг.) строительства БАМ на данном участке, в эти годы в них были взяты выборки гольца (табл. 1). Помимо этого, в 1988 г. изучался нерест гольца в оз. Леприндокан. Гольцов ловили донными жаберными сетями с размером ячеи 10, 14, 20, 22, 24, 28, 30, 35, 40, 45, 50 мм, однако сети с ячеей менее 20 мм использовали только в 1996—1999 гг. Часть рыб, в том числе выборки 1995 и 1998 гг., взяты из уловов местных рыбаков. У рыб свежих или фиксированных 4%-м формалином (выборки 1995 и 1996 гг., выборка 1997 г. из оз. Гольцовое, часть выборок карликовых гольцов 1999 г. из озер Гольцовое и Даватчан) определяли длину тела по Смитту (L), массу, пол, стадию зрелости, плодовитость (Правдин, 1966); возраст определяли по отолитам и у ряда особей также по позвонкам и срезам луча спинного плавника, приготовленным по методике Клейненберга и Смиринной (1969). Последний прирост на отолите, сравнимый по ширине с предыдущими, считали за полный год. Возраст гольцов в выборках 1977 и 1978 гг. определял В.К. Мережин; мы не имели возможности произвести свои оценки возраста рыб в этих выборках, поскольку отолиты сборов тех лет, за исключением отолитов нескольких особей из оз. Леприндо, не сохранились. Выборка 1987 г. из оз. Гольцового собиралась А.Ю. Шаниным, который любезно передал нам данные биоанализа. В этой выборке у гольцов измерялась не L, а длина тела до конца чешуйного покрова (l), L была вычислена нами по уравнению регрессии L по l, параметры которого рассчитаны по выборкам гольцов из этого озера 1977 и 1978 гг. Гольцов разделяли на "незрелых" — с гонадами на I и II стадиях зрелости и "зрелых" — с гонадами на стадиях зрелости II—III, III, III—IV, IV, V, VI—VII.

Пробы зоопланктона отбирали сетями Апштейна и Джеди (малая модель) из газа 55, 62 на ряде станций разреза, прохо-

Таблица 1

Характеристика материала

Озеро	Год	Сроки сбора материала	Метод исследования		
			био-анализ (экз.)	изучение возраста и роста (экз.)	анализ питания (экз.)
Бол. и Мал. Леприндо	1977	20—31.08	20	10	9
	1978	07.09	4	—	—
	1996	17—19, 28—30.09	21	21	20
	1998	07—08.07	15	13	15
	1999	25—29.08	15	7	15
Леприндо-кан	1978	01—14.08	113	112	48
	1986	23—28.10	50	—	10
	1987	05—25.11	24	—	—
	1996	18—20, 25—29.09	26	26	15
	1998	9, 14.07	7	7	7
	1999	26—27.08	64	64	63
Гольцовое	1977	20—22.08	43	—	7
	1978	24—28.08	78	54	59
	1987	05—15.09	85	—	—
	1995	01—02.10	63	—	28
	1996	05—09.09	178	115	44
	1997	17.06	50	50	50
	1999	07.07, 29.08	93	32	58
Даватчан	1978	18—26.08	196	189	53
	1990	18—28.11	25	10	—
	1996	21—27.09	134	126	116
	1997	23—25.06	41	39	37
	1999	10—12.07	101	77	69
Всего			1446	952	723

дящего через центр озер на глубинах от 2—5 м до максимальных, фиксировали 4%-м формалином и обрабатывали счетным методом (Киселев, 1956; Кожова, Мельник, 1978; Руководство..., 1992). Биомассу зоопланктона рассчитывали путем умножения индивидуальной массы организмов каждого вида на его численность (Винберг, 1971; Балушкина, Винберг, 1979).

Анализ питания проводили по стандартным методикам (Методическое пособие..., 1974). Для определения степени перекрытия пищевых ниш рассчитывали индекс Хорна (Нотт, 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 .

В связи с отсутствием возможности длительных наблюдений в течение одного сезона для анализа сезонных изменений кормовой базы и питания гольцов использовали данные, полученные в разные месяцы разных лет.

Оценку значимости различий числа самцов и самок в выборках до 100 особей проводили по критерию знаков, более 100 — по методу сравнения долей с использованием arcsin-преобразования (при этом оценивали отличия доли меньшего по численности пола от 0,5); значимость различий средних — по критерию Стьюдента (Зайцев, 1973). Материалы, собранные в 1977 и 1978 гг., любезно переданы нам К.А. Сав-

ваитовой. Эти материалы, за исключением выборки 1977 г. из оз. Гольцового и данных по нескольким экземплярам из оз. Бол. Леприндо, вошли в статью Савваитовой и др. (1981б).

Размерный состав выборок и разделение на формы. Полиmodalность распределений зрелых особей по длине тела свидетельствует о наличии группировок (форм), созревающих при разных размерах (рис. 2). В распределении гольцов из оз. Даватчан (рис. 2, а) выделяются моды, соответствующие карликовым (модальный класс 16—17 см) и мелким (модальный класс 28—29 см) гольцам, и не имеющая четкой моды правая часть распределения, соответствующая крупным гольцам. Карликовые гольцы из оз. Даватчан отличаются от симпатрических форм и от всех других гольцов Забайкалья по экстерьеру и меристическим признакам (Алексеев, Пичугин, 1998; Alekseyev et al., 1999; Алексеев и др., 2000). К ним отнесены все, кроме одной, рыбы с числом жаберных тычинок 25—32, их длина была менее 21 см. Рыбы с числом жаберных тычинок 34—44 отнесены к крупной (> 32 см) и мелкой (< 32 см) формам. Один голец длиной 28,9 см имел сходные с карликами признаки (однотонная окраска без пятен и полос, 28 жаберных тычинок). Возможно, это представитель еще одной малочисленной формы, близкой к малотычинковым карликам, но сходной по размерам с мелкими гольцами.

В выборках из других озер выделяются аналогичные формы, но все три представлены лишь в выборке из оз. Гольцового (рис. 2, б), хотя относительная численность мелкой формы в ней намного ниже, чем в выборке из оз. Даватчан, а крупная встречается единично. В оз. Леприндо (рис. 2, в) практически отсутствует мелкая форма (добыт лишь один экземпляр, соответствующий по размерам мелкой форме из других озер), а в оз. Леприндокан (рис. 2, г) нет карликовой. Морфологические признаки всех форм гольцов в этих озерах перекрываются, и их разделяли по размерам: к карликовой отнесены рыбы менее 23 см, к мелкой — длиной 23—32 см (в выборке из оз. Леприндокан все рыбы менее 32 см), к крупной — более 32 см. Поскольку четкой границы между диапазонами длины зрелых мелких и крупных гольцов нет, граничное значение 32 см выбрано условно. Ранее в озерах Куандо-Чарского водораздела выделяли две формы гольца (Савваитова и др., 1981б). “Мелкие”, по терминологии Савваитовой и ее соавторов, гольцы из озер Гольцового и Леприндо соответствуют, по принятому нами делению, карликовой, а “крупные” из оз. Гольцового — мелкой форме.

Размеры карликовых гольцов в трех озерах близки, мелкая форма в оз. Леприндокан мельче, чем в озерах Даватчан и Гольцовом (наиболее обычные рыбы длиной 24—27 см), крупные гольцы имеют наибольший размер в оз. Леприндо (до 63 см, большинство зрелых особей в выборке более 50 см)

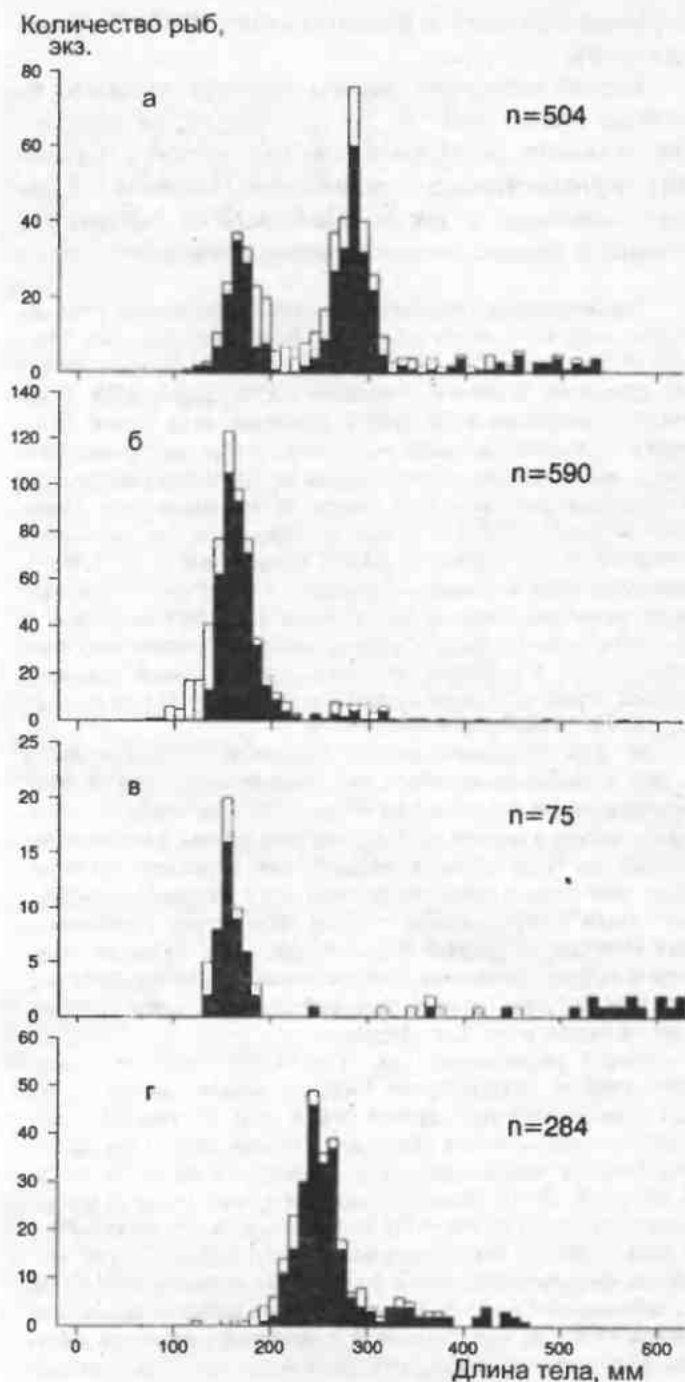


Рис. 2. Распределение по длине тела гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела (выборки разных лет объединены):

а — оз. Даватчан; б — оз. Гольцовое; в — оз. Леприндо; г — оз. Леприндокан.

Черные столбцы — зрелые особи; белые — незрелые; n — число особей

и наименьший в оз. Леприндокан (не более 47 см). В распределении крупных гольцов из оз. Леприндокан по длине намечается бимодальность (выделяются группы особей длиной менее 40 см и более 40 см — рис. 2, г), однако численность выборки этой формы недостаточна для того, чтобы можно было судить об ее подразделенности на размерные группировки.

При анализе роста, питания и соотношения полов незрелых рыб объединяли со зрелыми той

формы, в размерный диапазон которой они попадают. В выборке из оз. Гольцового, однако, из числа карликов исключено 9 незрелых экземпляров длиной 17,5–23,0 см, пойманных в 1977 и 1978 гг. Эти особи отличались от карликов серебристым фоном тела и пропорциями (менее закругленная голова, меньший размер глаз) и были определены в поле как молодь мелкой или крупной формы.

Изменения в составе популяций. В наиболее доступных озерах Бол. и Мал. Леприндо крупные гольцы встречались в 1977–1978 гг. (рис. 3) и ранее (Заплатин, 1964; Пронин, 1967), а в 1990-х гг. не отмечены (рис. 3). По опросным данным, они не встречаются здесь, по крайней мере, в течение десяти-пятнадцати последних лет. Карликовая форма гольца немногочисленна. В 1977 г. поймано только 2 экз. в оз. Мал. Леприндо, а основная часть выборки собрана в 1996–1999 гг. в оз. Бол. Леприндо. Помимо этого, в 1996 г. в нем пойман упомянутый выше мелкий голец (зрелый самец длиной 245 мм). Ранее такие гольцы в озерах Бол. и Мал. Леприндо не отмечались, в настоящее время, по опросным данным, встречаются единично.

В оз. Гольцовом в 1977 и 1978 гг. (рис. 4) встречались все три формы, в 1987 г. (рис. 4) — карликовая и изредка мелкая, в 1995–1999 гг. (рис. 4) отмечены только карлики, их численность заметно возросла.

В озерах Леприндокан и Даватчан в 1978 г. были и мелкая и крупная формы (рис. 5 и рис. 6), в последующие годы численность крупной формы в них значительно снизилась. В оз. Леприндокан она стала крайне редкой (рис. 5). В 1986–1999 гг. мы поймали лишь 5 крупных экземпляров и не об-

наружили их в уловах местных рыбаков (в 1986, 1987 и 1988 гг. просмотрено по 150–200 экз., в 1996 г. — около 50). В оз. Даватчан в 1990 г. крупная форма отсутствовала как в нашей выборке, так и в просмотренных уловах местных рыбаков (около 200 экз.) (рис. 6); с 1996 г. попадает в небольшом количестве (рис. 6). Карликовые гольцы в оз. Даватчан обнаружены только в 1996 г., хотя, очевидно, встречались там и ранее.

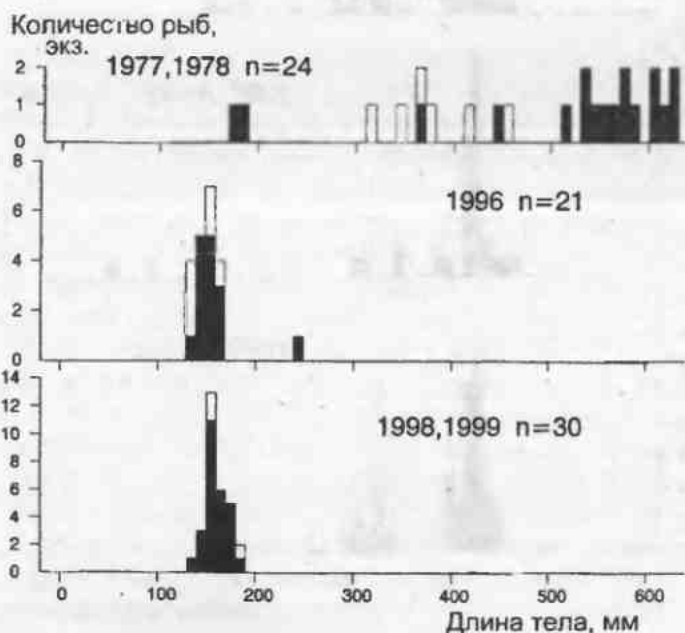


Рис. 3. Распределение по длине тела гольцов из оз. Леприндо в разные годы. Усл. обозначения см. на рис. 2

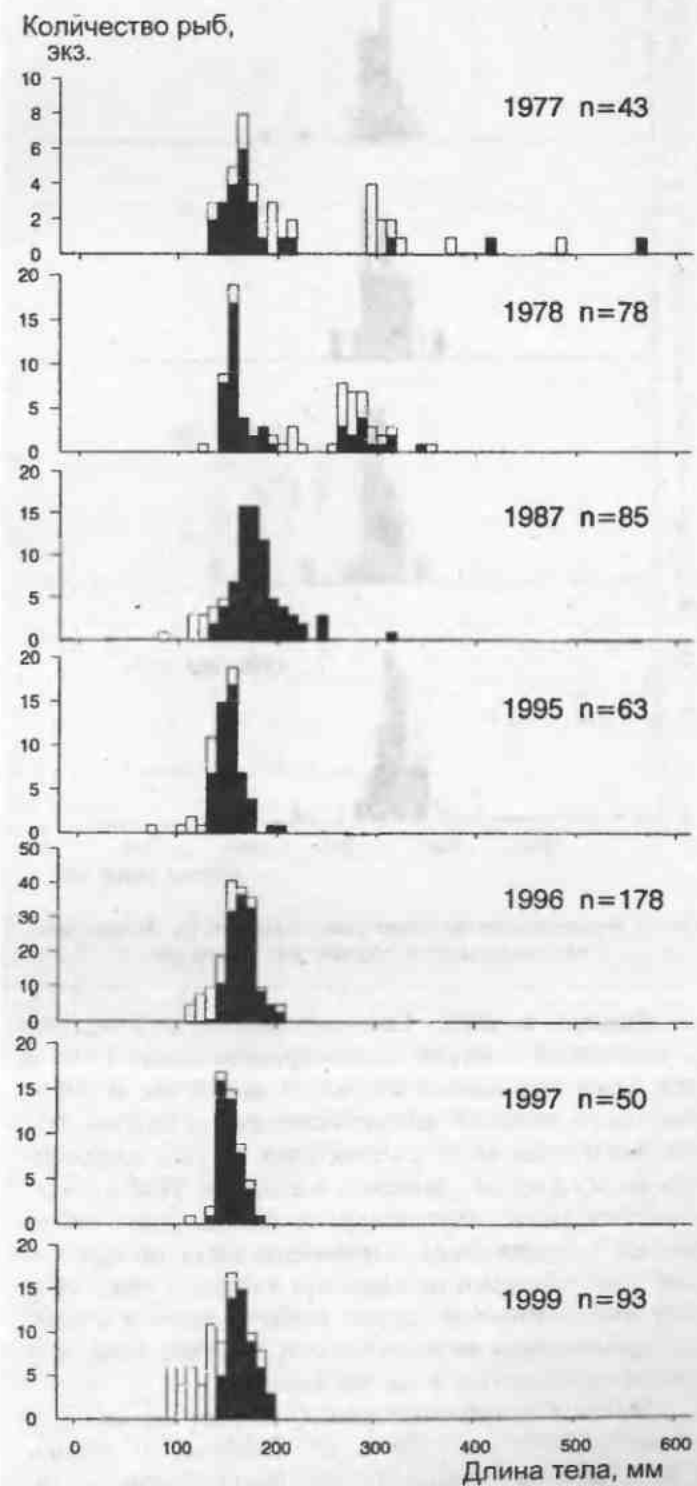


Рис. 4. Распределение по длине тела гольцов из оз. Гольцового в разные годы. Усл. обозначения см. на рис. 2

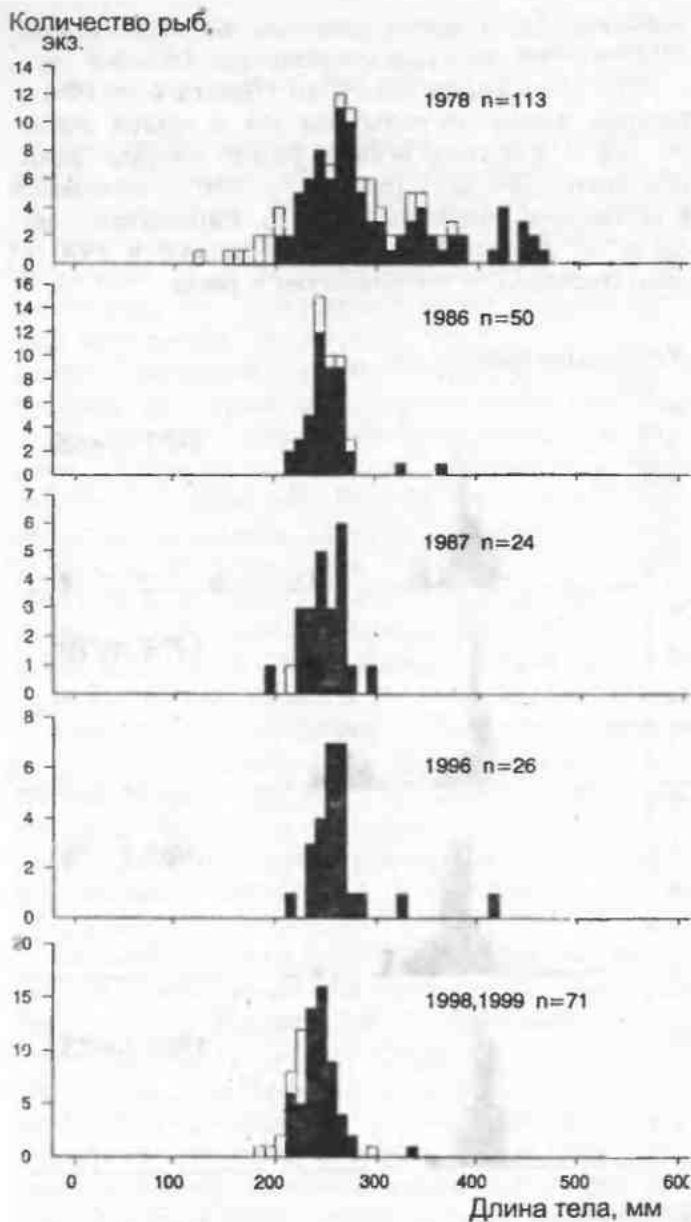


Рис. 5. Распределение по длине тела гольцов из оз. Леприндокан в разные годы. Усл. обозначения см. на рис. 2

Возраст и рост. Соотношение возраст—длина у изученных гольцов иллюстрирует рис. 7, а в табл. 2—4 приведены данные о линейном и весовом росте наиболее многочисленных в наших сборах форм гольцов из разных озер. У ряда карликовых гольцов из оз. Даватчан в выборке 1996 г., изучавшейся ранее Алексеевым и Пичугиным (1998), оценки возраста были уменьшены нами по сравнению с их оценками на один год в связи с тем, что у этих особей ранее за первую годовую зону на отолигах принималась имеющая с ней сходство зона, интерпретируемая нами как мальковая.

Максимальный отмеченный возраст карликовых гольцов 13—14 лет (но в оз. Даватчан у самцов 9 лет), мелких гольцов из оз. Леприндокан — 10, из оз. Гольцового — 12 лет; в оз. Даватчан у мелких многотычинковых гольцов максимальный воз-

раст 13 лет, мелкий малотычинковый имел возраст 14 лет. Мелкий голец из оз. Леприндо пойман в возрасте 12 лет. Максимальный возраст крупных голец в нашей выборке из оз. Леприндо 12 лет (в выборке, исследованной Прониным (1967), — 14+), из оз. Леприндокан — 13, из оз. Даватчан — 17 лет. Основную часть уловов карликовой и мелкой форм составляют особи моложе, а крупной — старше 9—10 лет.

У мелких голец из оз. Даватчан половозрелые самцы немного крупнее самок того же возрас-

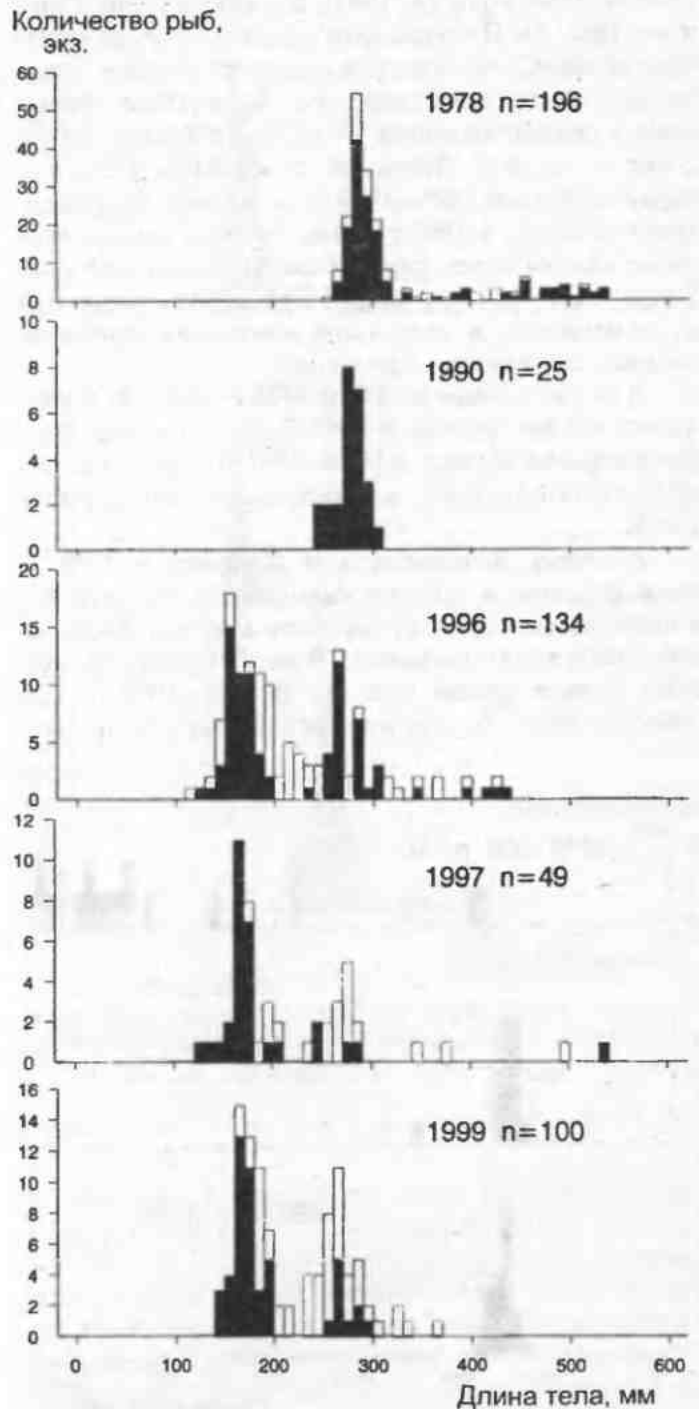


Рис. 6. Распределение по длине тела гольцов из оз. Даватчан в разные годы. Усл. обозначения см. на рис. 2

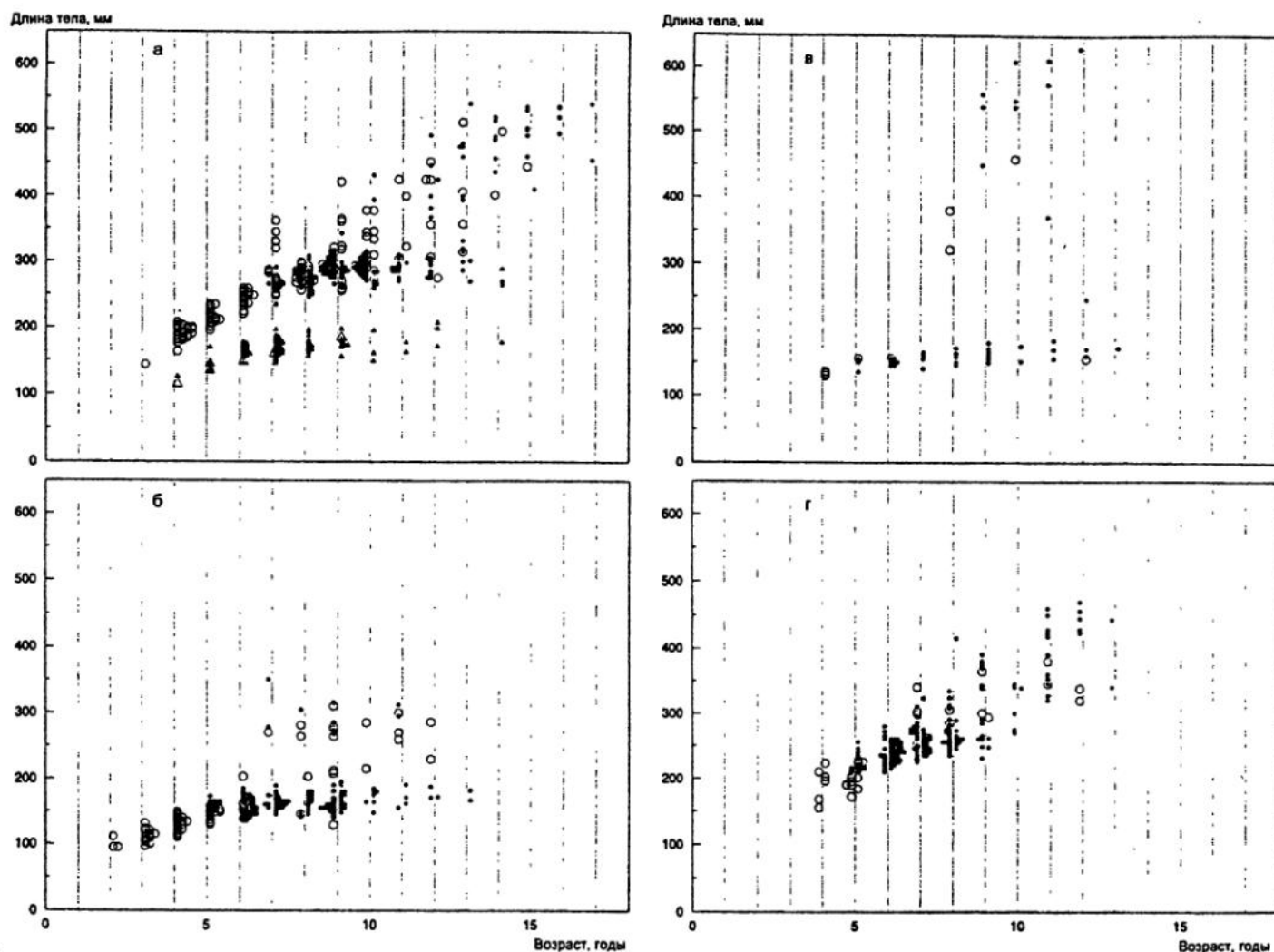


Рис. 7. Соотношение возраст—длина у гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела:

a — оз. Даватчан; *b* — оз. Гольцовое; *v* — оз. Леприндо; *g* — оз. Леприндокан.

Черные фигуры — зрелые особи, белые — незрелые. Треугольники — малотычинковые гольцы из оз. Даватчан, кружки — все остальные гольцы. Слева от вертикальных пунктирных линий — до строительства БАМ (1977, 1978 гг.), справа — после строительства (1990—1999 гг.)

та, значимые различия между полами по длине в выборке 1978 г. имеются у рыб в возрасте 9 лет (самцы: $294 \pm 1,3$ мм, $n = 45$; самки: $283 \pm 3,0$ мм, $n = 10$) и 10 лет (соответственно $295 \pm 2,3$ мм, $n = 26$ и $288 \pm 1,1$ мм, $n = 8$), а в выборке 1996—1999 гг. — в возрасте 8 лет (соответственно $282 \pm 4,7$ мм, $n = 8$ и $267 \pm 3,8$ мм, $n = 15$). У карликовых гольцов в выборке из оз. Гольцового 1996—1999 гг. самцы значимо крупнее самок в возрасте 5 лет ($157 \pm 1,8$ мм, $n = 17$ и $146 \pm 2,8$ мм, $n = 13$) и 6 лет ($160 \pm 2,6$ мм, $n = 28$ и $152 \pm 1,49$ мм, $n = 35$), а в выборке из оз. Даватчан 1996—1999 гг. — в возрасте 8 лет ($189 \pm 7,7$ мм, $n = 4$ и $167 \pm 6,4$, $n = 11$). В последнем случае оценка длины самцов, видимо, смещена из-за случайного подбора четырех особей крупнее среднего размера восьмилетних рыб. Иные значимые различия по размерам между одновозрастными самцами и самками у изученных гольцов не обнаружены. Имеющийся материал не позволя-

ет адекватно оценить такие различия во всех выборках и возрастных группах, но дает основания утверждать, что если они и существуют, то невелики, в связи с чем в табл. 2—4 мы приводим объединенные данные по двум полам.

Уже в возрасте 4 лет карликовые гольцы из озер Даватчан, Леприндо и Гольцового (средняя длина 12—13 см) уступают по размерам мелким из озер Даватчан и Леприндокан (средняя длина 18—21 см). Темп роста карликовых гольцов резко замедляется после 5 (в озерах Леприндо, Гольцовом) или 6 (в оз. Даватчан) лет (рис. 7, *a—v*, табл. 2). Мелкие гольцы из оз. Даватчан замедляются в росте после 7 и практически перестают расти после 9 лет, у мелких гольцов из оз. Леприндокан после 7 лет рост почти останавливается (выборка 1978 г.) или замедляется (выборка 1996—1999 гг.) (рис. 7, *a, g*, табл. 3). Мелкие гольцы из оз. Гольцового, судя по небольшой выборке, после 7 лет также мало менялись в размерах (рис. 7, *b*).

Таблица 2

**Длина и масса карликовой формы гольца
из озера Леприндо (1), Гольцового (2) и Даватчан (3) (1996—1999 гг.)**

Возраст, лет	Длина, мм			Масса, г			n1	n2	n3
	1	2	3	1	2	3			
2	—	$\frac{95-111}{100 \pm 5,3}$	—	—	$\frac{7-8}{7 \pm 0,2}$	—	—	3	—
3	—	$\frac{100-131}{112 \pm 2,3}$	—	—	$\frac{9-20}{14 \pm 0,9}$	—	—	15	—
4	$\frac{132-135}{133 \pm 0,9}$	$\frac{112-148}{131 \pm 2,3}$	$\frac{114-125}{120}$	$\frac{16-19}{17 \pm 0,9}$	$\frac{13-35}{23 \pm 1,3}$	$\frac{12-14}{13}$	3	20	2
5	$\frac{135-156}{150 \pm 4,8}$	$\frac{130-173}{152 \pm 2,2}$	$\frac{134-169}{144 \pm 5,2}$	$\frac{21-30}{24 \pm 2,0}$	$\frac{24-59}{40 \pm 1,6}$	$\frac{20-36}{24 \pm 3,1}$	4	30	6(5)
6	$\frac{146-156}{151 \pm 1,3}$	$\frac{137-203}{156 \pm 1,5}$	$\frac{145-176}{163 \pm 2,2}$	$\frac{22-30}{25 \pm 1,2}$	$\frac{26-97}{44 \pm 1,3}$	$\frac{20-62}{35 \pm 2,6}$	8(6)	63	18(16)
7	$\frac{140-162}{155 \pm 5,1}$	$\frac{145-189}{163 \pm 1,8}$	$\frac{145-196}{168 \pm 2,2}$	$\frac{19-39}{30 \pm 4,5}$	$\frac{31-78}{50 \pm 1,9}$	$\frac{25-63}{37 \pm 1,8}$	4	26	31(27)
8	$\frac{146-161}{157 \pm 4,7}$	$\frac{149-203}{168 \pm 3,7}$	$\frac{156-196}{173 \pm 3,1}$	$\frac{20-38}{29 \pm 3,4}$	$\frac{33-93}{55 \pm 4,8}$	$\frac{28-57}{39 \pm 2,5}$	5	14	15(13)
9	$\frac{149-179}{161 \pm 4,1}$	$\frac{148-194}{170 \pm 4,0}$	$\frac{155-197}{176 \pm 3,5}$	$\frac{25-48}{32 \pm 2,9}$	$\frac{35-86}{56 \pm 4,4}$	$\frac{26-55}{45 \pm 3,1}$	7	13	10(9)
10	$\frac{151-174}{163}$	$\frac{148-184}{172 \pm 6,2}$	$\frac{148-195}{168 \pm 14,1}$	$\frac{31-43}{37}$	$\frac{35-60}{52 \pm 3,6}$	$\frac{22-56}{36 \pm 10,3}$	2	5	3
11	$\frac{151-183}{169 \pm 8,1}$	$\frac{162-191}{175 \pm 8,3}$	$\frac{162-177}{170}$	$\frac{30-52}{40 \pm 6,4}$	$\frac{41-86}{63 \pm 13,1}$	$\frac{27-43}{35}$	3	3	2
12	$\frac{155-170}{162 \pm 5}$	172	$\frac{171-207}{192 \pm 10,8}$	$\frac{33-39}{37,5 \pm 4,3}$	63	$\frac{38-65}{56 \pm 9,2}$	3	1	3
13	172	$\frac{167-182}{175}$	—	39	$\frac{46-71}{52,5}$	—	1	2	—
14	—	—	177	—	—	41	—	—	1

Примечание. Над чертой — пределы варьирования, под чертой — $M \pm m$ (среднее и ошибка среднего); n — число особей (в скобках указано число особей, у которых определена масса, если оно отличается от числа особей, у которых определена длина).

Определить, имеются ли различия в темпе роста симпатрических мелкой и крупной форм в озерах Леприндокан и Даватчан до возраста 7—10 лет, по наблюдаемым размерам не представляется возможным, поскольку в младших возрастных группах некарликовых гольцов не обнаруживается разделения на две размерные группировки, и это не позволяет выделить особей, которые в дальнейшем превратятся в крупную форму. Видимо, все молодые некарликовые рыбы растут примерно одинаково и фактически являются единой формой (в настоящей работе все они рассматриваются совместно с мелкой формой). В старших возрастах, однако, рост крупных гольцов, в отличие от мелких, не замедляется (рис. 7, а, г, табл. 4), либо, возможно, у некоторых особей вновь ускоряется после замедления (Alekseyev et al., 1999). Анализируя приведенные в табл. 2—4 данные, следует учитывать, что оценки размеров мелкой и крупной форм зависят от того, где проводится граница между ними.

У карликовых гольцов из разных озер различия в темпе линейного роста невелики, наиболее

низок он у карликов из оз. Леприндо, а высок у карликов из оз. Даватчан, при этом темп весового роста наиболее низок также у карликов из оз. Леприндо, а наиболее высок у карликов из оз. Гольцового (табл. 2).

Мелкие гольцы из озера Леприндокан и Даватчан к 6 годам достигают одинаковых размеров, в дальнейшем первые, видимо в связи с более ранним созреванием, несколько отстают в росте (табл. 3). С этим отставанием, а, главное, с меньшей продолжительностью жизни связана их меньшая модальная длина. Единственный мелкий голец из оз. Леприндо, судя по ширине годовых зон на срезе луча спинного плавника (рис. 8), в начале жизни был типичным карликом, видимо впервые созревшим в 4 года и после этого мало увеличивавшимся в размерах до 8 лет. Затем темп его роста вновь резко возрос, и он, очевидно перестав размножаться, за три года вырос до размеров мелкой формы, а в последний год вновь созрел, и его рост снова замедлился.

Крупные гольцы из оз. Леприндокан по темпу линейного роста не отличаются от крупных из

Таблица 3

**Длина и масса мелкой формы гольца
из озер Леприндокан и Даватчан в 1978 и 1996—1999 гг.**

Возраст, лет	Леприндокан					Даватчан				
	Длина, мм (1978)	Длина, мм (1996—1999)	Масса, г (1996—1999)	n (1978)	n (1996—1999)	Длина, мм (1978)	Длина, мм (1996—1999)	Масса, г (1996—1999)	n (1978)	n (1996—1999)
3	—	—	—	—	—	—	143	25	—	1
4	155—210 178 ± 16,5	196—223 207 ± 8,2	79—108 92 ± 8,4	3	3	—	176—207 190 ± 1,9	49—77 61 ± 1,9	—	27
5	172—215 197 ± 4,7	184—254 222 ± 2,9	65—168 111 ± 5,8	8	18	—	195—235 215 ± 2,7	55—150 90 ± 5,9	—	17(16)
6	210—280 241 ± 6,1	215—260 241 ± 2,0	103—212 146 ± 4,3	12	37(29)	—	220—258 243 ± 2,8	98—180 142 ± 6,4	—	16
7	225—310 267 ± 4,7	236—276 254 ± 2,7	136—208 161 ± 5,5	24	20(14)	265—290 281 ± 4,1	234—290 263 ± 2,9	124—212 175 ± 6,3	5	17(14)
8	238—310 270 ± 5,1	247—289 263 ± 3,3	196—216 206	19	11(2)	256—297 279 ± 2,0	249—307 272 ± 3,2	165—300 211 ± 8,4	26	23(22)
9	231—300 268 ± 8,2	247—294 265 ± 8,6	178—285 232	8	3(2)	264—318 292 ± 1,1	256—318 279 ± 4,8	166—305 225 ± 13,6	55	14
10	270—300 281 ± 9,5	—	—	3	—	273—312 293 ± 1,9	259—310 277 ± 5,3	161—320 220 ± 19,9	34	9
11	—	—	—	—	—	270—310 290 ± 3,4	298	—	12	1
12	—	—	—	—	—	275—307 293 ± 4,3	275	215	9	1
13	—	—	—	—	—	287—320 308 ± 5,9	270—301 286	189—234 212	6	2

Примечание см. к табл. 2.

оз. Даватчан, а по темпу весового роста превосходят их (табл. 4); меньшие их размеры связаны с меньшей продолжительностью жизни. В оз. Леприндо крупные гольцы росли намного быстрее (рис. 7, в), видимо, в связи с тем, что в их пищу входили высококалорийные сиги, отсутствующие в других озерах (Пронин, 1967). Один крупный голец из оз. Леприндо (зрелая самка) отличался более низким темпом роста, близким к таковому крупных гольцов из других озер. В возрасте 11 лет этот экземпляр имел длину 37 см (в работе Саввантовой с соавторами (1981б) его возраст определен как 9 лет, мы приводим уточненные данные). Возможно, эта уклоняющаяся особь принадлежала к иной, более тугорослой группировке.

Темп роста разных форм гольцов после строительства БАМ существенно не изменился (рис. 7). Наиболее заметное отличие — появление в выборках озер Даватчан (рис. 7, а) и Леприндокан (рис. 7, з), взятых после строительства БАМ, отдельных особей крупной формы с более высоким темпом роста, чем отмечался до БАМ. В выборке 1996 г. четыре крупных гольца из оз. Даватчан длиной 32—36 см имели возраст 7 лет, три длиной 34—42 см — возраст 9 лет, а крупный голец из оз. Леприндокан — 8 лет при длине 41,5 см.

В выборках 1978 г. не было гольцов, достигших к такому возрасту столь больших размеров. Так, в оз. Леприндокан в 1978 г. крупные гольцы длиной 40 см имели возраст минимум 11 лет. Появление быстрорастущих особей крупной формы мо-

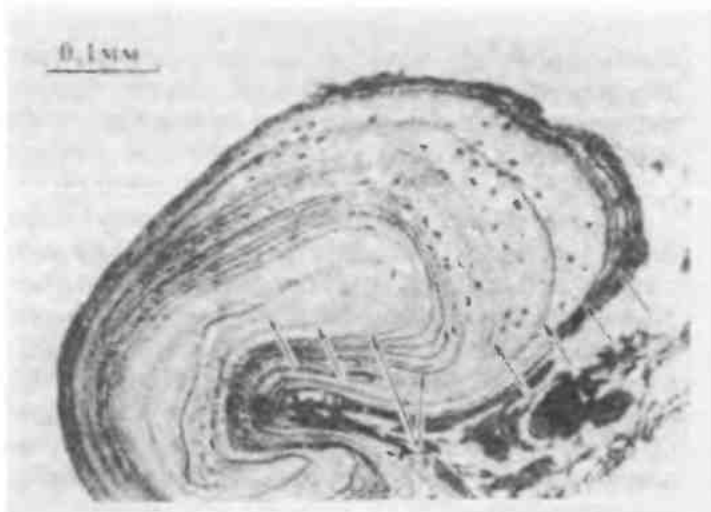


Рис. 8. Срез последнего неветвистого луча спинного плавника мелкого гольца из оз. Леприндо. Длина 215 мм, возраст 12 лет. Внешние границы годовых зон показаны стрелками. Замедление роста в возрасте 4—8 лет с последующим ускорением в возрасте 9—11 лет. Масштаб 0,1 мм.

Таблица 4

Длина и масса крупной формы гольца
из озер Леприндокан (1) и Даватчан (2)
(1978—1999 гг.)

Возраст, лет	Длина, мм		Масса, г		n1	n2
	1	2	1	2		
7	$\frac{323-340}{332}$	$\frac{320-362}{339 \pm 9,2}$	420	$\frac{400-490}{445}$	2(1)	4(2)
8	$\frac{324-415}{352 \pm 28,8}$	—	350	—	3(2)	—
9	$\frac{338-390}{366 \pm 7,3}$	$\frac{321-421}{356 \pm 15,1}$	$\frac{420-640}{513 \pm 29,8}$	$\frac{300-730}{446 \pm 75,6}$	7	6(5)
10	$\frac{339-345}{342 \pm 1,7}$	$\frac{334-431}{368 \pm 11,9}$	$\frac{448-500}{483 \pm 17,3}$	$\frac{300-725}{464 \pm 54,4}$	3	8
11	$\frac{320-460}{385 \pm 13,1}$	$\frac{323-425}{383 \pm 30,7}$	$\frac{350-900}{589 \pm 59,1}$	$\frac{300-650}{475}$	13	3(2)
12	$\frac{320-470}{411 \pm 22,1}$	$\frac{357-492}{417 \pm 13,1}$	$\frac{350-1300}{764 \pm 133,4}$	$\frac{350-1000}{593 \pm 63,9}$	7	10
13	$\frac{340-443}{392}$	$\frac{332-540}{440 \pm 19,7}$	$\frac{580-1000}{790}$	$\frac{350-1700}{782 \pm 123,6}$	2	11
14	—	$\frac{402-520}{475 \pm 14,3}$	—	$\frac{550-1200}{1013 \pm 90,5}$	—	8
15	—	$\frac{411-535}{485 \pm 15,1}$	—	$\frac{700-1200}{941 \pm 69,7}$	—	8
16	—	$\frac{495-535}{517 \pm 11,7}$	—	$\frac{1100-1400}{1200 \pm 99,9}$	—	3
17	—	$\frac{455-540}{498}$	—	$\frac{800-1300}{1050}$	—	2

Примечание см. к табл. 2.

жет быть связано с уменьшением общей ее численности, и как следствие со снижением конкуренции в нише хищников. Видимо, с тем же связано и выщепление мелкой формы из карликовой в оз. Леприндо, где крупная форма уничтожена полностью. У гольцов из озер Леприндокан и Даватчан, по которым имеются наиболее полные сравнительные данные, размеры рыб в возрасте 7 лет и более в выборках 1996—1999 гг. немного меньше, чем в выборках 1978 г. (табл. 3), что, возможно, связано с селективным выловом наиболее крупных рыб.

По сравнению с периодом до строительства БАМ в 1990-х годах значительно снизилась доля старых особей среди крупных, наиболее долгоживущих гольцов. В выборке 1978 г. из оз. Даватчан возраст 12 лет и старше имели 39 из 43 (91%), а в выборке 1996—1999 гг. — только 4 из 20 (20%) особей этой формы. Возраст 22 из 35 (65%) крупных гольцов, пойманных в 1978 г. в оз. Леприндокан, был 11—13 лет, а трех крупных особей в выборках 1996—1999 гг. — 7—10 лет. Видимо, особи поколений начала-середины 1980-х годов, которые достигли промысловой длины в конце 1980-х — начале 1990-х годов, когда пресс браконьерства на этом участке БАМ был очень велик, оказались в основном выловленными.

Размножение. В озерах Гольцовом и Леприндо карликовые гольцы (и самцы и самки) впервые созревают в возрасте 5 лет (однако ограниченные размеры выборки из второго озера не позволяют исключить вероятность того, что в нем отдельные особи могут созревать на год раньше); в выборке из оз. Даватчан имеется карликовый самец, созревший в 4 года. Мелкие гольцы из оз. Даватчан впервые созревают в 7 лет (оба пола), из оз. Леприндокан — самцы в 5, самки — в 6 лет; в выборке мелкой формы из оз. Гольцового зрелые особи имели возраст 7 лет (одна самка) и более, экземпляры моложе 7 лет в выборке отсутствовали. Зрелые крупные гольцы из оз. Леприндокан имели минимальный возраст 8 лет, из оз. Леприндо — 9 (по данным Пронина (1967), в 1960-х годах — 5—6 лет), из оз. Даватчан в выборке 1978 г. — 12, 1996—1999 гг. — 9 лет. В выборках крупной формы из этих озер 1977—1978 гг. среди зрелых рыб минимального возраста присутствовали и самцы и самки. Единственный крупный голец из оз. Гольцового, у которого был определен возраст, был семилетним и зрелым (самка).

Во всех выборках карликовых гольцов из оз. Даватчан самцов значимо меньше, чем самок — в объединенной выборке 1996—1999 гг. — в 2,5 раза (29:71, $p < 0,01$). В выборке мелкой формы из оз. Даватчан 1978 г. самцов в 3,1 раза больше, чем самок (114:37, $p < 0,001$); в 1990 г. на нерестилище формы соотношение полов было примерно таким же, но в 1996—1999 гг. оно значимо не отличалось от равного, и даже несколько преобладали самки. У мелкой формы из оз. Леприндокан, наоборот, в выборке 1978 г. соотношение полов равное, а в выборке 1996—1999 гг. вдвое больше самцов, чем самок (57:29, $p < 0,01$). В оз. Гольцовом в выборках карликовой формы, взятых в августе-октябре (1977—1996, 1999 гг.), т.е. в период нереста, незадолго до или вскоре после него, несколько преобладают самцы — в объединенной выборке этих лет в 1,25 раза (270:216, $p < 0,001$), однако в выборке 1997 г., взятой в июне, численность самцов и самок одинакова. В остальных случаях (крупная форма из всех озер, мелкая из оз. Гольцового и карликовая из оз. Леприндо) соотношение полов значимо не отличается от равного. Все же стоит отметить преобладание, хотя и не значимое (возможно, ввиду небольшого размера выборки), самок среди мелких гольцов из оз. Гольцового, пойманных в 1977 и 1978 гг. Из 18 самцов этой формы зрелыми были только 2, а из 28 самок — 15.

Преобладание самок карликовой формы из оз. Даватчан, видимо, частично объясняется большей продолжительностью их жизни. Некоторое преобладание самцов среди карликов и дефицит зрелых самцов среди мелких гольцов из оз. Гольцового в выборках 1977, 1978 гг. можно было бы объяс-

нить тем, что все формы представляли единую скрещивающуюся популяцию, в которой самцы преимущественно созревали в более раннем возрасте в диапазоне размеров карликов, а самки — при размерах и в большем возрасте. Подобное было отмечено в опытах Норденга (Nordeng, 1983). Однако и после того, как карлики остались единственной формой в озере, соотношение полов в осенних выборках не стало равным. Трудно поддаются интерпретации и противоположные изменения в соотношении полов у мелкой формы из озер Даватчан и Леприндокан за период наблюдений. Видимо, их нельзя объяснить антропогенным влиянием или действием какой-то иной единой причины. Скорее всего, за исключением карликов из оз. Даватчан, разное соотношение полов в уловах отражает их соотношения в популяциях и является результатом различий в распределении по водоему рыб разного пола в разные периоды.

Карлики из всех озер, а также мелкие и крупные гольцы из оз. Леприндокан, за единичными исключениями, нерестятся ежегодно; видимо, это относилось и к крупной форме из оз. Леприндо. Среди мелких и крупных гольцов из озер Даватчан и Гольцового есть особи, пропускающие нерест, особенно велика была их доля в последнем озере (рис. 7).

В оз. Леприндо крупные гольцы нерестились в сентябре: в конце августа 1977 г. текучих рыб еще не было, а четыре самца, пойманные 7 сентября 1978 г. на крутом каменистом береговом свале в восточной части оз. Мал. Леприндо, в районе впадения ключей, были текучими. На этом месте, по данным Пронина (1967), в 1963 г. крупная форма нерестилась с 15 по 25 сентября. Нерест карликовых гольцов в оз. Леприндо, видимо, более растянутый и продолжается с конца августа до начала октября или дольше. В начале июля 1998 г. текучих или отнерестившихся особей среди них еще не было, в конце августа 1999 г. отмечены единичные текучие или отнерестившиеся самки, а в конце сентября 1996 г. половина зрелых самок уже отнерестилась, а другая еще нет, хотя текучих особей в выборке не было. Температура воды от поверхности до глубины 25 м в конце сентября была около 8°. Все карлики были пойманы на глубине не менее 18 м, и можно полагать, что их нерест на нижней части берегового свала или на ложе озера.

В оз. Гольцовом нерест карликовой формы (наблюдения 1987 и 1996 гг.) начинается в первых числах сентября и в основном заканчивается в течение двух недель. В конце августа 1977 и 1978 гг. текучих особей еще не было, а в начале октября 1995 г. все особи были отнерестившимися. Температура воды у поверхности в период нереста в 1996 г. была 8—10°, текучие особи ловились на двух небольших по площади участках, покрытых камен-

ными блоками и булыжником, на глубине более 7—10 м. Мелкая форма нерестилась в те же сроки, три из четырех мелких гольцов, пойманных 6—7 сентября 1987 г., были текучими.

В оз. Леприндокан нерест мелкой формы более поздний и более продолжительный, начинается обычно в конце октября—начале ноября, в период замерзания озера или вскоре после него, но в отдельные годы раньше на месяц или более. В 1986 г. он начался в 20-х числах октября, в 1987 г. 7—9 ноября, в 1988 г. (по сообщению рыбаков) — примерно 3 ноября. В 1987 и 1988 гг. нерест продолжался, по крайней мере, до 25—26 ноября; по сообщениям рыбаков, в эти годы самки с невыметанной икрой попадались еще в середине января. Текучие производители ловились в небольшом заливе в северной части озера, напротив впадения перемерзающего зимой ключа, на глубине 2,5—3,5 м в 30—50 м от берега на площади диаметром около 50 м. Дно в этом месте покрыто слоем черного ила толщиной около 0,5 м, толщина льда достигала 20—40 см, температура воды на глубине 1 м была +1° (Павлов и др., 1990; наши данные). В 1996 г. нерест начался задолго до ледостава и происходил уже 18—29 сентября. Температура воды у поверхности в это время снижалась с 7 до 3°, а на глубине 3 м 26 сентября была 4,6°. Мелкая форма нерестилась вблизи описанного нерестилища, но в большем удалении от берега, на глубине 15—20 м, и не встречалась в уловах на других, более мелких участках озера. Нерест крупной формы в оз. Леприндокан, видимо, происходит в то же время, что и мелкой, но в иных местах. Из четырех крупных гольцов, пойманных в 1986 и 1996 гг. во время нереста мелкой формы, три были текучими и один готовым к нересту. Все они попались в восточной мелководной (менее 8 м) части озера, вдали от нерестилища мелкой формы.

Наиболее поздно и в очень сжатые сроки происходит нерест мелкой формы в оз. Даватчан. В 1990 г. мелкие гольцы нерестились в течение недели с 22 по 27 ноября на крутом свале северо-восточного берега, представляющего собой каменистую осыпь, составленную крупным гравием и булыжником. Нерест проходил подо льдом, достигавшим толщины 20 см, на глубине 2—6 м, возможно, и более, при температуре воды +2—3°. Протяженность нерестилища вдоль берега более 100 м (Павлов и др., 1993; наши данные). Сроки нереста крупной формы неизвестны, судя по состоянию гонад, она может нереститься тогда же, когда и мелкая, а опросные данные и отсутствие ее на нерестилище мелкой формы в 1990 г. позволяют предположить пространственную разобщенность нерестилищ этих форм.

В отличие от других изученных гольцов у карликов из оз. Даватчан нерест летний, начинается не позднее середины июня, а пик его, видимо, при-

ходится на конец июля—август. Во второй половине июня 1997 г. и в первой половине июля 1999 г. около трети производителей были текучими или отнерестившимися, а остальные — готовыми к нересту; во второй половине сентября 1996 г. все пойманные зрелые карлики, за исключением одного текучего самца, имели выбитые гонады. Карлики ловились на глубине 15—45 м, преимущественно за пределами берегового свала на илистых грунтах, где, видимо, и нерестились. Подхода для нереста с глубины к берегам не отмечено. Малотычинковые “мелкие” особи из оз. Даватчан нерестятся одновременно с карликами (пойманная в июне 1997 г. самка длиной 28,9 см была текучей).

В табл. 5 представлены сводные данные по плодовитости и диаметру зрелых ооцитов. Эти характеристики за годы наблюдений не претерпели существенных изменений. Выделяются две группы форм гольцов с разной репродуктивной стратегией. Карлики из озер Даватчан и Леприндо и мелкие гольцы оз. Леприндокан имеют мелкую икру (средний диаметр 3,4—3,7 мм) и высокую индивидуальную относительную плодовитость ИОП (в среднем 3,7—3,9 икринок на грамм массы). Крупные гольцы из оз. Леприндо, мелкие и карликовые из оз. Гольцового и мелкие из оз. Даватчан имеют крупную икру (в среднем 4,2—4,8 мм) и низкую ИОП (в среднем 1,5—1,8 шт./г). Исключение составила тугорослая самка из оз. Леприндо, имевшая по сравнению с другими крупными гольцами из этого озера относительно мелкую икру и очень низкую плодовитость; данные по ней приводятся в табл. 5 отдельно.

Различия гольцов по этим параметрам не связаны с размерами производителей, а, очевидно, объясняются различиями в экологии нереста. Отбор на уменьшение размеров икры может быть связан с развитием ее в неблагоприятных кислородных условиях, а на увеличение плодовитости

(за счет меньших размеров икринок) — с необходимостью компенсировать повышенную гибель икры, например, в результате выедания. Размеры ооцитов и ИОП обычно связаны обратной зависимостью, и даже при отборе лишь по одному из этих параметров второй будет меняться как следствие изменения первого. Икра крупных гольцов из оз. Леприндо, мелких из оз. Даватчан и карликовых из оз. Гольцового, видимо, развивается в щелях между камнями, где хорошо снабжается кислородом и сравнительно защищена от выедания, а мелких гольцов из оз. Леприндокан и карликовых из оз. Даватчан — в иле, где испытывает дефицит кислорода и более доступна для питающихся ею рыб. Карлики из оз. Леприндо, возможно, также нерестятся на иле у нижней границы берегового свала; можно полагать, что существенную роль в увеличении их плодовитости играло выедание икры многочисленным в этом озере сигом *Coregonus lavaretus pidschian*.

Изменение размеров ооцитов в свою очередь привело к значительным различиям в раннем развитии (в скорости протекания различных этапов эмбриогенеза, в размере и степени морфологической сформированности зародыша при вылуплении, в соотношении процессов роста и дифференцировки) гольцов из группировок с относительно крупной и мелкой икрой (Павлов и др., 1993). Для понимания механизмов формирования морфологического разнообразия большой интерес представляет дальнейшее изучение раннего развития симпатрических форм гольцов из водоемов Забайкалья, имеющих разные ИОП и диаметр ооцитов.

Кормовая база. Первые сведения о зоопланктоне Куандо-Чарских озер приводятся в работах Шульги (1953), Томилова (1954) и Антиповой и Шульги (1964), основанных на результатах экспедиции БГНИИ при ИГУ конца 1940-х годов, а также в сообщении В.П. Горлачева (1969). Доволь-

Таблица 5

Плодовитость и диаметр зрелых ооцитов гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела

Озеро	Форма гольца	Длина, мм	Масса, г	ИАП, шт,	ИОП, шт./г	Кол-во рыб	Диаметр икры, мм	Кол-во рыб
Леприндо	крупная	450—612(546)	800—2220(1620)	1484—4200(2935)	1,7—1,9(1,8)	3	4,4—4,9(4,6)	5
Леприндо	крупная?	370	450	346	0,8	1	3,9	1
Леприндо	карликовая	146—181(157)	23—46(33)	104—135(120)	2,3—5,4(3,9)	7	3,3—4,4(3,7)	5
Леприндокан	мелкая	218—265(248)	130—250(169)	375—999(588)	2,3—5,8(3,5)	27	3,0—4,5(3,6)	8
Гольцовое	мелкая	312—330(321)	300—460(380)	592—614(603)	1,3—2,1(1,7)	2	4,2	1
Гольцовое	карликовая	140—205(165)	30—100(55)	47—151(81)	0,8—2,2(1,5)	31	4,1—5,0(4,6)	20
Даватчан	мелкая	247—305(276)	168—250(194)	231—444(338)	1,2—2,3(1,8)	25	4,5—5,0(4,8)	12
Даватчан	карликовая	143—196(166)	26—63(42)	83—267(148)	2,0—6,1(3,7)	33	2,7—4,2(3,4)	10

Примечание. ИАП — индивидуальная абсолютная плодовитость, ИОП — индивидуальная относительная плодовитость. Перед скобками — пределы варьирования, в скобках — средние значения.

но подробное изучение зоопланктона оз. Бол. Леприндо было предпринято в 80-х годах учеными Читинского института природных ресурсов СО РАН и института ВостСибрыбНИИпроект (г. Улан-Удэ), разовые съемки были проведены в оз. Мал. Леприндо, Леприндокан и Даватчан (Клишко, 1998).

Нами в 1996—1999 гг. в составе зоопланктона отмечено 44 вида зоопланктонных организмов: 17 — *Rotifera* (поскольку в питании гольцов коловратки не отмечены, далее мы их не рассматриваем), 4 — *Calanoida*, 8 — *Cyclopoida*, 15 — *Cladocera*, из них в оз. Гольцовом — 28, в оз. Леприндокан — 26, в оз. Даватчан — 22, в оз. Леприндо — 21. В период открытой воды (июнь—сентябрь) во всех озерах, помимо 3—4 видов коловраток, численно доминируют *Daphnia longiremis*, *Bosmina longispina*, *Cyclops scutifer wigrensis*, *Acanthodiaptomus tibetanus*, а основу биомассы зоопланктона составляют от одного до четырех видов (*Acanthodiaptomus tibetanus*, *Cyclops scutifer wigrensis*, *Bosmina longispina*, *Heterocope borealis*, *H. appendiculata*) (табл. 6). Доминирование в зоопланктоне небольшого числа видов характерно для глубоководных горных озер, имеющих мощный гипolimнион и малую площадь литоральной зоны (Петрович, 1968; Эколого-продукционные особенности озер..., 1978; Левковская, 1981). Наибольшая численность и биомасса зоопланктона отмечены в оз. Леприндокан, характеризующемся развитой мелководной зоной и более высокими температурами воды в течение лета.

Сезонная смена видового разнообразия зоопланктона выражена слабо. Наибольшее видовое разнообразие отмечается сразу же после освобождения водоемов ото льда в конце июня — начале июля. В это время как в прибрежной зоне и эпилимнионе, так и в гипolimнионе изученных озер доминирует *C. scutifer wigrensis*. По мере прогрева прибрежной зоны и эпилимниона он в основном мигрирует в более глубокие участки, а в этих зонах отмечается интенсивное развитие *Cladocera* (*D. longiremis*, *B. longispina*) и *Calanoida* (*H. borealis*, *H. appendiculata*), которые составляют основу биомассы зоопланктона в них в июле—августе. В зоопланктоне гипolimниона, основного биотопа арктического гольца, в течение всего лета преобладает *C. scutifer wigrensis* и лишь в конце августа—сентябре отмечаются значительное увеличение численности и биомассы *A. tibetanus* и миграция в эту зону более теплолюбивых видов из эпилимниона. По-видимому, именно *C. scutifer wigrensis* и *A. tibetanus* составляют основу зоопланктона озер в зимний период.

Полученные нами показатели численности зоопланктона в озерах Бол. Леприндо, Леприндокан и Даватчан (табл. 6) значительно выше указываемых Е.Л. Шульгой (1953) для 1940-х годов. При одинаковом методическом подходе к сбору и обра-

ботке материала эти различия могут частично объясняться различиями в численности рыб-планктофагов, которые в значительной степени влияют на состояние зоопланктона. Следует отметить, что количественные и качественные данные, характеризующие планктонные сообщества оз. Б. Леприндо в 1980-е годы (Клишко, 1998), близки к нашим оценкам.

Бентос каменисто-валунных грунтов литорали представлен личиночными стадиями амфибиотических насекомых (поденок, веснянок, ручейников). Биомасса бентоса илистых грунтов, занимающих основную часть озерного ложа, невысока. Ее основу составляют личинки хирономид и моллюски. Более подробные сведения о бентосных организмах озер Куандо-Чарского водораздела приводятся в работе Рожковой и др. (1999).

Питание. В выборках 1977 и 1978 гг. определялась частота встречаемости основных пищевых компонентов (табл. 7). В составе пищи мелкой формы из озер Даватчан, Леприндокан и Гольцового и карликовой формы из последнего озера преобладал планктон. Единично в желудках отмечались бокоплавцы, личинки и имаго амфибиотических и наземных насекомых, а у наиболее крупных экземпляров мелкой формы — в небольшом количестве рыба. Гольцы крупной формы питались практически одной рыбой: в озерах Леприндокан и Даватчан — преимущественно пестроногим подкаменщиком *Cottus poecilopus* и речным голяком *Phoxinus phoxinus* (в последнем — также мелкими экземплярами налимов *Lota lota* и гольцов *S. alpinus*), а в оз. Гольцовом — только гольцом карликовой формы, в одном желудке отмечены также бокоплавцы. Из 9 изученных желудков крупных гольцов оз. Леприндо пища (пестроногий подкаменщик) отмечена только в одном. В выборке мелкой формы гольца из оз. Леприндокан, взятой в октябре 1986 г., определено содержимое желудков 10 особей, во всех был обнаружен только зоопланктон.

Более детально исследовали особенности питания гольцов в летне-осенний период 1995—1999 гг. (табл. 8, рис. 9). В оз. Гольцовом (рис. 9, а) в июне численность и биомасса зоопланктона были низки, и основной пищей карликовых гольцов в это время являлись куколки и имаго хирономид, интенсивный выплод которых начинался на озере. Помимо этого, в желудках довольно часто встречались *Hydrachnellae* и личинки *Heleidae* (*Ceratopogonidae*), реже моллюски, личинки веснянок и водяных жуков, гаммариды, наземные членистоногие (жесткокрылые, перепончатокрылые, клопы, пауки), хотя их значение по массе было невелико. Из планктонных организмов в желудках в незначительных количествах отмечен лишь *A. viridis*.

В июле пищевой спектр карликовых гольцов был наиболее разнообразным. Как и в июне, в

Таблица 6

Численность (тыс. экз./м³ над чертой) и биомасса (мг/м³ под чертой) зоопланктонных ракообразных в гипolimнионе озер Куандо-Чарского водораздела

Таксон	Озеро														
	Бол. Леприндо				Гольцовое				Леприндокан				Даватчан		
	июнь 1997	июль 1998	август 1999	сентябрь 1996	июнь 1997	июль 1999	август 1999	сентябрь 1996	июнь 1997	июль 1999	август 1999	сентябрь 1996	июнь 1997	июль 1999	сентябрь 1996
Отряд <i>Sopropoda</i>															
<i>Acanthodiaptomus tibetanus</i> (Daday)	1,10 8,10	0,24 1,11	0,10 5,80	0,59 36,12	0,03 0,24	0,18 6,14	0,04 1,87	0,05 6,60	0,96 2,0	0,14 0,88	2,56 117,32	3,00 233,46	0,90 0,87	0,18 0,63	1,42 58,17
<i>Heterosope borealis</i> (Fischer)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,14 90,73	0,12 12,06	—	—	—	—
<i>Heterosope appendiculata</i> Sars	—	—	< 0,01 0,28	0,06 10,62	—	—	0,08 8,98	0,03 4,23	—	—	—	0,18 34,56	—	—	0,01 2,23
<i>Cyclops scutifer wigenensis</i> (Kozminski)	3,70 41,00	2,81 31,41	12,40 57,76	3,09 52,98	4,97 17,67	4,53 30,90	4,39 12,25	2,15 50,07	2,19 29,00	12,84 31,35	8,06 12,13	2,46 8,86	0,81 12,62	2,10 38,63	1,42 58,17
Отряд <i>Stenopoda</i>															
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	—	—	—	—	—	—	0,02 0,27	< 0,01 1,01	—	—	—	—	—	—	—
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	—	—	—	0,01 0,37	—	0,03 8,0	0,19 33,1	0,02 2,20	—	—	—	—	—	—	—
Отряд <i>Anomopoda</i>															
<i>Bosmina longispina</i> Leydig	< 0,01 < 0,01	0,02 0,25	0,44 14,00	0,51 20,40	—	0,03 1,40	0,02 0,67	< 0,01 < 0,01	—	3,14 95,20	—	—	0,02 0,60	—	0,87 33,40
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	—	—	—	—	—	0,11 10,36	0,06 5,10	< 0,01 0,17	—	—	—	—	—	—	—
<i>Daphnia longiremis</i> Sars	0,10 7,00	0,01 0,40	0,22 12,10	0,12 4,48	0,11 7,33	2,79 107,11	0,46 32,36	0,81 45,67	—	—	—	—	0,12 6,00	0,24 14,70	2,07 81,34
Прочие*	—	—	< 0,01 0,01	—	—	—	—	0,01 0,23	—	—	—	—	—	—	0,01 0,04
Всего	4,90 56,10	3,08 33,17	13,16 89,95	4,38 124,97	5,12 25,25	7,67 163,91	5,26 94,60	3,08 110,18	3,15 31,00	17,26 218,16	10,74 141,52	5,64 276,88	1,85 20,09	2,52 53,96	5,80 233,35

* *Acroporus harpae* (Baird), *A. elongatus* (Sars), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Leptodora kindtii* (Foske).

Таблица 7

Состав пищи гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела (встречаемость, % от числа содержащих пищу желудков) в августе 1977 и 1978 гг.

Компонент пищи	Оз. Гольцовое (1977, 1978)			Оз. Даватчан (1978)		Оз. Леприндокан (1978)	
	карликовая форма	мелкая форма	крупная форма	мелкая форма	крупная форма	мелкая форма	крупная форма
Планктон	85,7	76,2	—	70,1	—	85,0	—
Рыба	—	9,5	100,0	11,8	100,0	15,0	100,0
Бокоплав	9,5	4,8	25,0	5,9	—	5,0	—
Водные личинки насекомых	—	9,5	—	—	—	—	—
Наземные насекомые	4,8	4,8	—	23,5	—	—	—
Растительность	4,8	—	—	—	—	—	—
Прочие	—	4,8	—	—	—	5,0	—
Число исследованных желудков, экз.	34	26	4	18	35	29	19
Доля пустых желудков, %	38,2	19,2	0,0	5,6	31,4	11,0	21,1

питании преобладали личинки и преимагинальные стадии амфибиотических насекомых (стрекоз, ручейников, хирономид) и наземные насекомые (перепончатокрылые, жесткокрылые, прямокрылые). Несмотря на то что в июле в озере отмечался пик численности и биомассы зоопланктона, роль его в питании была невысока. Очевидно, это связано с наличием более крупных и доступных пищевых объектов. В желудке одного экземпляра обнаружена молодь собственного вида.

В августе, после завершения цикла развития амфибиотических насекомых, карликовый голец питался почти исключительно планктоном, в основном *D. longiremis*. В сентябре, в период нереста, несмотря на довольно высокую численность и биомассу зоопланктона, основу пищевого комка составляла икра собственного вида. Из зоопланктона, занимавшего в рационе второе место, в основном выбирался наиболее крупный вид — *H. appendiculata*. Многочисленные в это время *D. longiremis* и *C. scutifer wigrensis* потреблялись менее интенсивно. В октябре гольцы вновь переходили на питание преимущественно планктоном. Потребление *H. appendiculata* резко снижалось, что предположительно связано со снижением численности этого вида, а *D. longiremis*, *H. gibberum* и *B. obtusirostris* увеличивалось. По-видимому, по сравнению с другими озерами в оз. Гольцовом эти формы остаются в планктоне наиболее долго. Бентосные организмы в основном были представлены в питании личинками амфибиотических насекомых, вместе с которыми захватывались растительные остатки.

Карликовая форма гольца из озера Леприндо в июле—сентябре питалась почти исключительно планктоном, составлявшим 99—100% массы пищевого комка (рис. 9, б). В июле доминирующими кормовыми объектами были *C. scutifer wigrensis*, сос-

тавлявший основу биомассы планктона, и *B. longispina*. В августе возросло потребление *B. longispina* и *D. longiremis* и резко снизилось потребление *C. scutifer wigrensis*, несмотря на его преобладание в составе зоопланктона. В сентябре основными видами корма были *B. obtusirostris*, *Heteroscope* sp. и *A. tibetanus*. Судя по всему, остывание прибрежных вод приводит к перемещению этих теплолюбивых форм в более глубокие участки озера. В желудке единственного экземпляра мелкой формы, пойманного в это же время, были обнаружены остатки пестроногого подкаменщика. Видимо, превращение этой особи из карликовой формы в мелкую связано с переходом к хищничеству.

В оз. Леприндокан в июле—сентябре основу питания мелкой формы гольца также составлял зоопланктон. Изменения отмечались лишь в смене доминирующего вида (рис. 9, в). В июле это была *B. longispina*, в августе — *H. borealis*, а в сентябре — *A. tibetanus*.

Основу рациона карликовой формы гольца из оз. Даватчан (рис. 9, г) в июне составляли планктонные организмы. В питании преобладали виды, доминирующие в зоопланктоне открытой части озера, — *A. tibetanus* и *C. scutifer wigrensis*. Бентосные организмы были представлены в питании личинками и куколками хирономид, моллюсками и олигохетами, при потреблении которых, по-видимому, заглатывалось и большое количество детрита. В июле соотношение планктона и бентоса в питании этой формы гольца почти не изменилось, но из зоопланктона потреблялся практически только *C. scutifer wigrensis*, а среди бентосных организмов возросло потребление личинок хирономид.

В оз. Даватчан (рис. 9, г) карликовые гольцы в сентябре и, видимо, в течение всей зимы питаются в основном бентосом. В сентябре главным

Пищевой объект	Озеро																			
	Бол. Леприндо			Гольцовое				Леприндокан			Даватчан									
	карликовая форма	IX 1996	VII 1998	карликовая форма	VIII 1999	VII 1999	карликовая форма	VIII 1999	IX 1996	карликовая форма	VI 1997	VII 1999	IX 1996	карликовая форма	VI 1997	VII 1999	IX 1996			
<i>Chironomidae</i> (куколки)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Heleidae</i> (личинки)	—	0,2	—	85,6	0,2	<0,1	—	—	0,2	0,4	—	5,8	—	—	5,2	3,4	—	1,9	<0,1	0,1
<i>Salvelinus alpinus</i>	—	21,4	—	83,7	15,8	5,9	<0,1	—	14,3	19,4	—	35,7	—	—	60,0	17,1	—	50,0	25,0	8,3
<i>Rhoxinus rhoxinus</i>	—	—	—	1,7	0,2	—	<0,1	<0,1	—	—	—	—	—	0,2	—	—	—	—	—	—
<i>Cottus roesilopus</i>	—	—	—	55,3	15,8	—	2,9	3,7	—	—	—	—	—	2,3	—	—	—	—	—	8,4
Икра <i>S. alpinus</i>	—	—	—	—	14,7	5,9	—	—	—	14,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,3
Растительные остатки	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45,2
Детрит	0,2	—	—	<0,1	—	—	<0,1	4,1	—	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41,7
Прочие***	25,0	2,1	—	2,1	—	—	8,8	18,5	—	3,2	—	16,3	—	—	—	—	—	0,1	2,0	46,2
Основные компоненты пищи:	—	—	—	0,4	—	—	0,7	7,4	—	6,5	—	7,1	—	—	—	—	—	0,1	25,0	58,3
Планктон	98,7	99,8	100	—	4,8	94,5	41,0	83,0	99,2	83,1	99,4	68,2	67,2	10,5	93,7	85,8	72,1	—	<0,1	—
Бентос (включая детрит)	0,7	—	—	7,25	28,3	3,0	0,2	13,0	<0,1	2,0	0,1	26,0	32,9	88,3	1,0	1,7	0,2	—	—	—
Рыба	62,5	—	—	91,5	47,4	29,4	18,2	63,0	14,3	11,3	7,14	50,0	72,7	88,6	53,3	41,5	7,8	—	—	—
Число исследованных желудков, шт.	15	15	20	50	29	29	44	28	7	63	15	18	22	46	15	43	56	4	4	14
Индекс наполнения желудков, % [lim(M)]	<1—	<1—	7—129	<1—	<1—	<1—	<1—	<1—	<1—	<1—	<1—	4—105	<1—	5—211	2—218	<1—	2—120	39—578	14—317	1—152
Доля пустых желудков, %	80	45	(60,0)	274	159	75	683	—	105	73	—	(37,1)	70	(58,2)	(70,0)	108	(23,1)	(215,2)	(119,4)	(58,1)
	(16, 1)	(11,8)		(51,3)	(20,4)	(11,4)	(118,6)		(43,6)	(9,8)			(15,3)			(39,3)				
	46,7	6,7	10,0	6	34,5	41,4	22,7	3,6	0	1,6	6,7	22,2	0	4,3	0	4,7	8,9	0	0	14,3

Примечание. Над чертой — доля пищевого объекта по массе (%), под чертой — частота встречаемости (%).

* Формы, потребляемые с водной поверхности. В выборке № 4 — *Chironomidae*, subim.; № 5 — *Trichoptera*, subim.; № 6 — *Trichoptera*, im.; *Chironomidae*, im.; № 18 — *Trichoptera*, subim.; № 19 — *Trichoptera*, im.

** Формы, потребляемые с водной поверхности. В выборке № 4 — *Coleoptera*, *Ichneumonidae*, *Diptera*, *Hemiptera*, *Aranei*; № 5 — *Coleoptera*, *Formicidae*, *Tetigonidae*; № 15 — *Coleoptera*; № 16—19 — *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Ichneumonidae*, *Formicidae*, *Muscidae*, *Muscidae*, *Hemiptera*, *Aranei*; № 19 — *Muscidae*.

*** В выборке № 1 — песок; № 4 — *Gammaridae*; № 7 — *Ostracoda*; № 8 — *Corbicidae*; № 11 — *Nostoc*; № 13 — *Ostracoda* и неидентифицированная переваренная пища; № 17 — *Harpacticidae*; № 18 — неидентифицированная переваренная рыба.

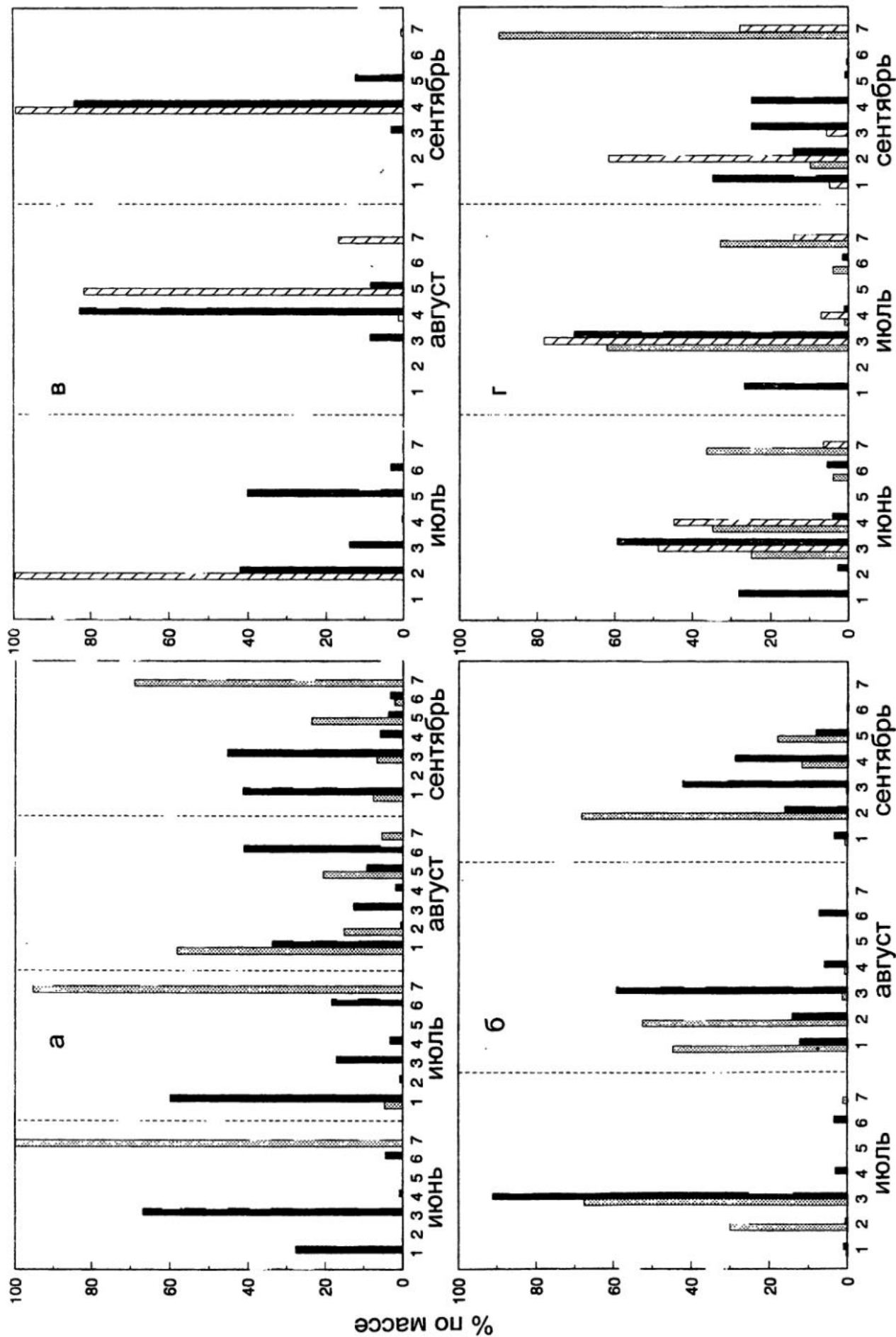


Рис. 9. Относительная биомасса различных планктонных ракообразных в четырех озерах Куандо-Чарского водораздела и их доля в питании гольцов в разные сезоны:

а — оз. Гольцовое; б — оз. Бол. Леприндо; в — оз. Леприндокан; г — оз. Давучан.

1 — *Daphnia longiremis*; 2 — *Cyclops scutiger wigglesii*; 3 — *Cyclops scutiger wigglesii*; 4 — прочие планктонные ракообразные; 5 — прочие планктонные ракообразные; 6 — прочие планктонные ракообразные; 7 — другие пищевые объекты. Черные столбцы — процент от биомассы планктона в планктонных пробах; столбцы с косой штриховкой — процент от массы пищевого комка мелкой формы; столбцы, заполненные точками, — процент от массы пищевого комка карликовой формы гольца

образом потреблялись личинки хирономид и моллюски, составлявшие суммарно до 88% массы пищевого комка. Организмы зоопланктона в питании в сентябре были представлены преимущественно *B. obtusirostris* и *A. viridis*.

Состав пищи мелкой формы гольца из оз. Даватчан в июне был во многом сходен с таковым карликовой формы, однако доля планктонных организмов была значительно выше. В питании, как и у карликовой формы, доминировали *C. scutifer wigrensis* и *A. tibetanus* с некоторым преобладанием первого вида. Помимо этого, в толще воды потреблялись куколки хирономид, всплывающие к поверхности. Планктонный тип питания был характерен для этой формы и в июле, несмотря на некоторое снижение в рационе доли планктона за счет увеличения потребления с поверхности воды преимагинальных и имагинальных стадий амфибиотических и наземных насекомых. Доминировал в питании, как и в июне, но с гораздо большим преобладанием *C. scutifer wigrensis*. В сентябре со сменой доминирующих форм в планктоне происходила их смена и в составе пищи мелкой формы: преимущественно потреблялась *B. longispina*. Значительную роль в питании осенью играл речной гольян (*Phoxinus phoxinus*), стаи которого мигрировали из прибрежья в более глубокие участки озера. Основу питания крупной формы гольца в оз. Даватчан во все периоды года составляла рыба: в июне — в основном пестроногий подкаменщик, в июле — речной гольян, в сентябре — оба этих вида, а также карлики и молодь гольцов.

Таким образом, определяющую роль в питании гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела играет зоопланктон. Он составлял основу питания мелких гольцов из всех озер и карликовых из оз. Леприндо в течение всего периода наблюдений, а карликовых гольцов из озер Даватчан и Гольцового — в определенные сезоны. Крупные гольцы из всех озер являются хищниками, но в первые годы жизни также питаются планктоном. Переход на питание энергетически более ценной рыбой при длине более 30 см позволяет им получать достаточно энергии и для созревания гонад, и для дальнейшего роста.

Карликовые гольцы из оз. Гольцового переходят в начале лета на питание наиболее многочисленной, более крупной и доступной пищей — личинками, куколками и имаго амфибиотических насекомых, а к августу на питание зоопланктоном. Карлики из оз. Даватчан, питающиеся осенью и, видимо, зимой преимущественно бентосом, в июне или ранее переходят на потребление зоопланктона. При этом наблюдается широкое перекрывание пищевых ниш между мелкой и карликовой формами гольца в оз. Даватчан. Индекс перекрывания пищевых спектров по Хорну в этот период достигает 0,89, в то время как в осенний период он

не превышает 0,1. Карликов из оз. Даватчан нельзя рассматривать как облигатных бентофагов, тем не менее это единственная форма гольцов Куандо-Чарских озер, в питании которой бентос играет существенную роль. Интересно отметить, что глубоководные карликовые гольцы из оз. Атерзе, с которыми карлики из оз. Даватчан обнаруживают ряд параллелизмов (Алексеев, Пичугин, 1998), также питаются летом преимущественно планктоном, а зимой бентосом (Brenner, 1978).

Заключение

В озерах Куандо-Чарского водораздела обитают карликовая, мелкая и крупная формы гольца. Симпатрические формы, а также гольцы одной и той же формы из разных озер различаются по темпу роста, продолжительности жизни, времени полового созревания, плодовитости, местам и срокам нереста, питанию. Карликовые гольцы ко времени созревания уже отстают в росте от мелких и созревают в 4—5 лет, мелкие в 5—7, крупные — в 7—12 лет. Рост карликовых гольцов резко замедляется после 5—6, мелких — после 7 лет, в дальнейшем может почти прекращаться, крупные продолжают интенсивно расти и после созревания; наиболее высокий темп роста был у крупных гольцов из оз. Леприндо. Наибольшую продолжительность жизни (17 лет) имеют крупные гольцы из оз. Даватчан, наименьшую (10 лет) — мелкие из оз. Леприндокан. В питании гольцов Куандо-Чарского водораздела определяющую роль играет планктон. Крупные гольцы — хищники, но в первые годы жизни питаются планктоном, карликовые и мелкие — в основном планктофаги. Карлики из оз. Даватчан, значительно отличающиеся от других изученных гольцов по морфологии, также наиболее уклоняются по экологии. Это глубоководная форма, не связанная, как другие гольцы, с береговым склоном; весь ее жизненный цикл проходит в открытой части озера у дна. В отличие от остальных гольцов, осенью она переходит на питание бентосом, нерестится летом, в то время как у всех остальных гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела нерест осенний. В популяции этой формы резко преобладают самки, имеющие большую продолжительность жизни, чем самцы. Выделяются две группировки гольцов, различающиеся по диаметру икры и относительной индивидуальной плодовитости, включающие разные формы. Эти различия, видимо, связаны с различиями в экологии нереста.

За годы после строительства БАМ в популяциях гольцов из озер Куандо-Чарского водораздела произошли серьезные изменения, вызванные в первую очередь браконьерским ловом. В наиболее доступных озерах Бол. и Мал. Леприндо и Гольцовом уничтожена крупная, а в последнем — так-

Павлов Д.А., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 6. С. 753–762.

Петрович П.Г. Биомасса и продукция зоопланктона разнотипных озер Нарочь, Мястро и Баторино по многолетним наблюдениям // Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. С. 173–184.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. 376 с.

Пронин Н.М. Паразиты рыб водоемов Чарской котловины (Забайкальский север) // Вопросы географии и биологии (уч. зап. кафедр естеств.-геогр. ф-та). Чита, 1966. С. 120–159.

Пронин Н.М. О биологии даватчана и восточно-сибирского сига Куандо-Чарского водораздела // Уч. зап. Иркутского пед. ин-та, сер. биол. 1967. Вып. 24. Ч. 1. С. 59–68.

Рожкова Н.А., Матвеев А.Н., Кравцова Л.С., Ситникова Т.Я., Слугина З.В., Евстигнеева Т.Д., Русинек О.Т., Книжнин И.Б., Самусенок В.П. Разнообразие фауны озер Куандо-Чарской системы // Материалы конф. "Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе" (Чита, 1999). Улан-Удэ, 1999. С. 121–125.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб., 1992. 319 с.

Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М., 1989. 223 с.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Кобылянский С.Г. Ихтиофауна озер Куандо-Чарского водораздела (Северное Забайкалье) // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М., 1981а. С. 103–118.

Савваитова К.А., Максимов В.А., Мережин В.К. Гольцы рода *Salvelinus* (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) Куандо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М., 1981б. С. 119–166.

Томилов А.А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олёкмо-Витимской горной страны // Тр. Иркутского ун-та. Сер. биол. 1954. Т. 11. С. 5–85.

Шульга Е.Л. О зоопланктоне Муйско-Чарских озер // Тр. Иркутского ун-та. 1953. Т. 7, вып. 1–2. Сер. биол. С. 129–134.

Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л., 1978. 212 с.

Alekseyev S.S., Pichugin M.Yu., Samusenok V.P. Studies of charrs *Salvelinus alpinus* complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Int. Soc. Arctic Charr Fan. Info. Ser. 1999. N 7. P. 71–86.

Brenner T. Zur biologie des Seesiblings (*Salvelinus alpinus* (L.)) im Attersee: Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades, Univ. Wien, 1978. 112 S.

Horn H.S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419–424.

Nordeng H. Solution of the "char problem" based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40. N 9. P. 1372–1387.

Ин-т биологии развития РАН, Москва
Биолого-почвенный ф-т Иркутского ун-та
Биологический ф-т МГУ
Лимнологический ин-т СО РАН, Иркутск

Поступила в редакцию
10.02.2000

**BIOLOGY OF CHARRS *SALVELINUS ALPINUS* COMPLEX (*SALMONIDAE*)
FROM LAKES AT THE WATERSHED OF RIVERS KUANDA
AND CHARA (NORTHERN TRANSBAIKALIA) AND CHANGES
IN THE STRUCTURE OF THEIR POPULATIONS CAUSED
BY HUMAN ACTIVITIES (1977–1999)**

S.S. Alekseyev, A.N. Matveev, M.Yu. Pichugin,
V.P. Samusenok, N.G. Sheveleva

Summary

Populations of Arctic charr *Salvelinus alpinus* complex listed in the Red Data Book of Russian Federation as *S. a. erythrinus*, from five mountain lakes of Northern Transbaikalia were studied from 1977 to 1999. The lakes are situated at the watershed of rivers Kuanda (Vitim–Lena basin) and Chara (Olekma–Lena basin) in the vicinity of the Baikal-Amur railway constructed in this region in early 1980-ies. In each of them two or three sympatric charr forms (dwarf, small, large) differing in size at maturity were found. Data on age, growth, reproduction, feeding of these forms as well as on the food resources of the lakes are presented; changes in charr populations over the study period due to anthropogenic factor were monitored. The large form of charr in Lakes Bol'shoe Leprindo, Maloe Leprindo and Gol'tsovoe and the small form in the latter were exterminated by illegal fishing which considerably increased after the construction of the railway; in Lake Leprindokan the abundance of the large form sharply decreased.