

В. И. Романов

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГОЛЬЦОВ (р. SALVELINUS) ХАНТАЙСКОГО ОЗЕРА

Одной из наиболее сложных в таксономическом отношении групп среди лососевидных рыб, систематика которой до сих пор разработана слабо и является предметом оживленной научной дискуссии, являются представители рода *Salvelinus*. Обилие видов и форм, высокая степень их специализации к различным условиям обитания в водоемах Субарктики, значительная изменчивость фенотипа в постэмбриональный период развития — все это ставит гольцов в ряд проблемных для систематики групп среди лососевых рыб. В настоящей статье нами сделана попытка на основе сборов и исследований, проведенных на Хантайском озере (Путорана) в летне-осенние периоды (июль—сентябрь) 1977—1981 гг., дать экологическую характеристику гольцовой фауны этого озера. Поскольку настоящая статья является первой, необходимо остановиться на обсуждении именно экологии симпатрических гольцов Хантайского озера, тем более что этот важнейший аспект характеристики вида (формы) гольцовой фауны п-ова Таймыр остается менее разработанным, как, впрочем, и другие стороны биологии эндемичных гольцов этого региона.

Озеро Хантайское — крупнейший водоем в озерно-речной системе Путорана. И хотя оно принадлежит бассейну р. Енисея (р. Хантайка), связь с Норильскими озерами (бассейн р. Пясины) могла существовать в эпоху предпоследней трансгрессии. В настоящее время общепризнано тектоническое происхождение этих водоемов [Пармузин Ю. П., 1975, 1981]. По мнению К. А. Савваитовой и др. (1977 б), 20—10 тысяч лет назад на этом месте существовал огромный пресноводный водоем, остатками которого являются современные озера.

Проводя анализ экологической структуры популяций гольцов Хантайского озера, представляется важным дать более полную характеристику именно гидрологическим условиям обитания рыб в этом водоеме. Само озеро довольно четко распадается на два плеса — восточное и западное, разделенные перемычкой в районе полуострова Амбар [Малолетко А. М., Малолетко В. А., 1980], представляющей собой подводную гряду с максимальной глубиной всего 33 м. Восточное плесо глубокое (до 387 м), глубины западного значительно меньше (до 78 м). Восточное и западное плеса различаются термическим режимом, а также имеют отличия в качественном и количественном составе гидробионтов [Вершинин Н. В. и др., 1967] и ихтиофауны.

В оз. Хантайское впадает до 50 различных рек и ручьев. Деятельность большинства из них непосредственно связана с весенне-летним периодом — временем интенсивного таяния снега в горах. Крупные и некоторые средние притоки имеют круглогодичный сток. У этих притоков хорошо разработанное русло, изобилующее, как правило, пере-

катами и порогами (Кутарамакан, вытекающая из одноименного озера, Хаканча, Гогочонда или Эдынде, Хитакит, Наледная и др.). В нижнем течении характер их более спокойный. У большинства этих рек в приустьевой части имеется небольшая пойма. Меньшие по размерам притоки с круглогодичным стоком (Могады, Нераткар, Иркинда и др.) имеют более крутой продольный профиль. На них даже в нижнем течении имеются довольно большие водопады (рис. 1). С этими реками связан самый важный период жизни озерно-речных гольцов — период размножения.



Рис. 1. Большой водопад на р. Иркинде. Фото И. И. Жученко

## Краткий анализ современного состояния систематики гольцов рода *Salvelinus* водоемов Путорана

В водоемах Путорана описано три вида эндемичных гольцов: *Salvelinus tolmachoffi* Berg — есейская палия из оз. Есей, *S. boganidae* Berg — боганидская палия из Боганидского озера (оба озера из бассейна р. Хатанги), *S. drjagini* Logashev — голец Дрягина из оз. Мелкого—Норильские озера [Берг Л. С., 1926, 1948; Логашев М. В., 1940]. По мнению К. А. Савванитовой и др. (1980), в оз. Кета обитает таймырский голец: *S. taimyricus* Michin, ранее описанный В. С. Михиным (1955): в оз. Таймыр. Кроме того, в озерах Капчук и Лама обнаружен глубоководный голец (пучеглазка), по мнению авторов, лишь формально заслуживающий выделения в самостоятельный таксон [Васильева Е. Д., 1977, 1980; Савванитова К. А. и др., 1977 а, 1980]. Неясно и систематическое положение «черной палии», близкой к гольцу Дрягина, возможно его меланистической формы [Савванитова К. А. и др., 1977 б, 1980]. Кроме того, сложная структура гольцовой фауны озер Путорана неоднократно отмечалась рядом авторов [Вершинин Н. В. и др., 1963; Ольшанская О. Л., 1965; Сиделев Г. Н., 1975, 1976, 1981]. Ими выделялось без описания фенотипов и их экологии от двух до пяти форм (экотипов) гольцов в различных водоемах, преимущественно озерах Путоранской озерно-речной провинции.

На систематическое положение гольцов Таймыра в настоящее время существует две точки зрения. Первая признает видовое разнообразие в гольцовой фауне водоемов Таймыра, считая большинство описанных гольцов «хорошими» видами [Викторовский Р. М., 1978; Глубоковский М. К., 1976, 1977, 1980; Глубоковский М. К. и др., 1979; Лукьянчиков Ф. В., 1967 и др.]. Авторы второй предлагают рассматривать всех ранее описанных гольцов в рамках *S. alpinus* complex [Михайлова (Багирян) С. Ш., 1981; Савванитова К. А. и др., 1977 б, 1980] или относить *S. boganidae*, *S. drjagini* и *S. taimyricus* в пределах Путоранской озерно-речной провинции к одному виду (?) [Васильева Е. Д., 1980].

Анализируя современное состояние систематики эндемичных гольцов Путорана, важно напомнить, каким образом и по каким признакам были выделены в самостоятельные виды есейская, боганидская палии и голец Дрягина. В распоряжении Л. С. Берга (1926) находилось всего 3 экз. гольца из оз. Есей и 5 экз. гольца из оз. Боганидского, отловленных И. П. Толмачевым соответственно 14 сентября и 4 декабря 1905 г. На провизорность материала указывал сам автор, однако им были описаны два новых вида гольца (*S. tolmachoffi*, *S. boganidae*). Среди признаков, отличающих эти два вида, были указаны следующие: высота верхнечелюстной кости (у боганидской палии эта кость длиннее, но уже), наибольшая высота тела (у нее же она меньше), у боганидской палии длиннее грудные и брюшные плавники (измерено у двух особей каждого вида). Различия по другим признакам, как и по вышеперечисленным, с современных позиций представляются неубедительными (табл. 1). Следует также отметить, что сборы на озерах Есей и Боганидском проводились И. П. Толмачевым в разное время (см. выше). И если в оз. Есей были собраны, судя по размерам, неполовозрелые, либо готовящиеся к нересту гольцы, то в Боганидском озере основу сборов составили, видимо, уже отнерестовавшие особи (4 экз.). Один голец из этого озера имел длину по Смитту 252 мм и, вероятно, был неполовозрелым. Как показывают наши наблюдения, после нереста гольцы не только изменяют окраску, но и заметно худеют. Кроме того, на некоторые пластические признаки вполне могла повлиять их изменчивость в процессе роста гольцов, не учиты-

ваемая авторами при описании новых видов. Судя по рисункам [Берг Л. С., 1926, 1948], головы есейской и боганидской палий очень схожи, в том числе и верхнечелюстные кости.

Л. С. Берг (1926) не дает характеристики размерно-весового состава гольцовой фауны в исследованных водоемах, что не исключает вероятности присутствия в этих озерах и более крупных особей М. В. Логашев (1940), проводя исследования ихтиофауны оз. Мелкого, выделил обитающих в нем гольцов в новый вид *S. drjagini*. Он отметил большое сходство с боганидской палией и некоторые отличия: большие размеры, большее количество жаберных тычинок, более высокое тело, короткие грудные плавники, более длинную верхнечелюстную кость. Материал, послуживший автору для описания нового вида, содержал в основном очень крупных рыб (длина по Смитту 553—900 мм). Даже учитывая, что и в этом случае значительную роль сыграла размерно-возрастная изменчивость многих признаков гольцов, все-таки по ряду параметров голец Дрягина подходил и к есейской палии (см. табл. 1).

Н. А. Остроумов (1937) рассматривал гольцов из Норильских озер как подвид *S. alpinus boganidae*, а Ф. И. Белых (1940), изучая ихтиофауну оз. Лама, рассматривал местных гольцов как *S. boganidae* var., подчеркивая, что крайне ограниченное количество материала (3 экз.) не позволяет выделить этих гольцов в самостоятельную таксономическую единицу. Следует добавить, что озера Мелкое и Лама представляют собой практически единый водоем, но с различными гидрологическими условиями.

В настоящее время таксономическое положение *S. boganidae* и *S. drjagini* как самостоятельных видов представляется дискуссионным. Решить эту проблему позволят более углубленные исследования по экологии и морфологии этих гольцов в водоемах первоописания, в частности в озерах Есей и Боганидском. С нашей точки зрения, более правильно рассматривать этих гольцов как *S. tolmachoffi* и называть голец Толмачева, считая *S. boganidae* и *S. drjagini* синонимами. *S. tolmachoffi* предлагается в качестве «основного» вида, так как у Л. С. Берга (1926) этот голец описан первым. Не исключена возможность нахождения в озерах Есей и Боганидское таймырского озера гольца — *S. taimyricus*.

### Экологическая структура популяций гольцов Хантайского озера

Данные о гольцовой фауне оз. Хантайского весьма ограничены. Л. С. Берг (1948), ссылаясь на сообщение А. В. Подлесного и др., приводит некоторые морфологические признаки гольца (1 экз.) из этого водоема, рассматривая его как *S. drjagini*. Видимо, морфологические признаки этого же гольца приведены в работе А. В. Подлесного, А. А. Лобовиковой (1953). Позднее, в результате исследований, проведенных в 1962 г. на Хантайском озере сотрудниками Красноярского отделения СибНИИРХа с целью выяснения его рыбохозяйственного значения, в опубликованных работах приводятся скурые сведения о сроках размножения и питании озерного гольца (тыптушки). Сообщается, что это наиболее тугорослая форма из всех представителей рода [Михалев Ю. В., 1966; Вершинин Н. В. и др., 1967]. К. А. Савваитова и И. И. Смольянов (1967), описывая гольца (самца), из Хантайского озера, отмечают его яркую окраску в брачный период и признаки лошалости, особенно выраженные на голове. Это была крупная особь длиной по Смитту 750 мм и массой 6430 г. Авторы рассматри-

Пределы колебаний морфологических признаков есейской, боганидской палий  
и гольца Дрягина

Признаки	Salvelinus tolmachoffi Berg (3 экз.)	Salvelinus boganidae Berg (5 экз.)	Salvelinus drjagini Logashev (17 экз.)
Длина тела по Смитту (мм)	321—343	(252) 441—450	553—900
Тычинок на первой жаберной дуге	27—30	24—27	26—32
В % длины по Смитту			
Длина головы	20,3—22,7	21,2—24,9	21,4—23,7
Длина верхнечелюстной кости	7,6—8,7	8,3—11,7	9,1—11,6
Наибольшая высота тела	20,0—23,6	12,3—16,9	17,8—24,4
Наименьшая высота тела	6,7—7,3	5,9—7,1	5,9—7,4
Антевентральное расст.	50,4—52,3	50,4—54,8	50,0—53,7
Пектровентральное —" (PV)	30,5—31,2	27,1—30,7	27,3—30,5
Вентроанальное —" (VA)	21,8	18,6—22,2	18,1—20,1
Длина хвостового стебля	14,0	14,2	—
В % от длины головы			
Длина рыла	27,9—29,4	29,0—34,4	32,8—36,6
Диаметр глаза	15,7—17,6	12,4—17,7	10,1—15,5
Ширина лба	31,5—32,6	29,2—34,1	29,4—32,9
Длина верхнечелюстной кости	36,1—38,3	39,2—48,6	41,2—52,6
Высота верхнечелюстной кости (maxillare)	8,2—8,8	6,3—8,0	—
В % длины maxillare			
Высота maxillare	21,4—23,1	14,3—16,7	14,5—17,5
В % расстояния PV			
Длина P	47,7—48,8	55,0—63,8	43,2—56,6
В % расстояния VA			
Длина V	55,9—58,6	69,5—69,7	—

вали его как сильно изменившегося озерного гольца, населяющего Норильские озера, т. е. *S. drjagini*. В рамках этого же вида были приведены ранее и наши краткие сведения о гольцах Хантайского озера [Романов В. И., 1980]. Дальнейшие исследования позволяют дополнить и уточнить некоторые вопросы биологии симпатрических гольцов Хантайского озера.

По нашим наблюдениям, в оз. Хантайском обитает две группы гольцов: озерно-речные и озерные. Озерно-речные гольцы постоянно обитают в озере и заходят в его притоки или подходят к ним только для размножения. Жизненный цикл озерных гольцов проходит непосредственно в самом озере. Среди озерно-речных гольцов выделяются две формы, условно названные как длиннотычиночные и короткотычиночные. Высота и форма жаберных тычинок являются наиболее надежными отличительными признаками, хотя имеются отличия и по ряду других (по морфологическим, остеологическим признакам, окраске тела в нерестовый период, отличия в некоторых элементах паразитофауны, питания и т. д.). Различны также места и сроки размножения этих гольцов. Озерные гольцы представлены типичной озерной формой (тыптушкой) и глубоководным гольцом (пучеглазкой).

Озерно-речные длиннотычиночные гольцы наиболее широко представлены в ихтиофауне Хантайского озера. Они обитают по всей акватории, в основном придерживаясь прибрежной зоны, наиболее многочисленны в восточной части озера. У неполовозрелых и пропускающих нерестовой сезон рыб окраска тела темно-серого, стального цвета. По бокам имеются некрупные светлые пятна, чаще неправильной формы, диаметром, приблизительно равным размеру зрачка глаза. Мелкие пятна обычно расположены выше боковой линии, более крупные по бокам тела. Голова чаще коническая, ее длина, как и длина верхнечелюстной кости, среди других форм гольцов относительно меньше (рис. 2, 3).

Популяция длиннотычиночных гольцов в основном представлена мелкими особями (до 700 г), более крупные гольцы встречаются значи-

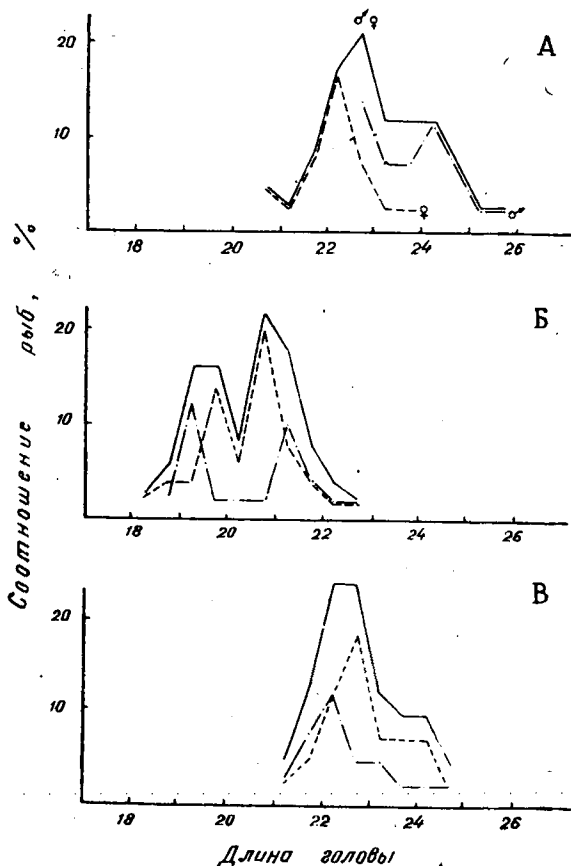


Рис. 2. Кривые распределения разных форм гольцов по длине головы. Значения признака даны в процентах от длины по Смитту: А — тыптушка; Б — длиннотычиночный; В — короткотычиночный

тельно реже. Самый большой голец имел длину по Смитту 810 мм и весил 7230 г. По свидетельству местных жителей, в озере встречаются гольцы еще крупнее. Все крупные гольцы хищники. У мелких летом в питании доминируют имаго насекомых, реже гаммарусы или другие водные беспозвоночные. В то же время мелкие гольцы охотно идут на блесну спиннинга, что свидетельствует о возможности хищнического способа питания при наличии доступной жертвы.

Анализ кривых распределения длины головы от длины тела выявил их двувёршинный характер как у самцов, так и у самок (рис. 2). Проведенное сравнение морфологических признаков двух выборок гольцов с различной длиной головы показало существенное различие ( $t \geq 3,00$ ) по 11 пластическим признакам, причем ряд из них не связан с длиной головы (табл. 2). В связи с этим можно предположить, что уже на ранних этапах развития происходит дифференциация длиннотычиночных гольцов на «активных» и «пассивных» хищников. У первых этот способ питания в процессе роста становится основным. И именно эти гольцы впоследствии превращаются в «гигантов» (по Г. Н. Сиделеву). У других гольцов, которых мы называем пассивными хищниками, рыба, мелкие птицы и млекопитающие в питании основной роли не

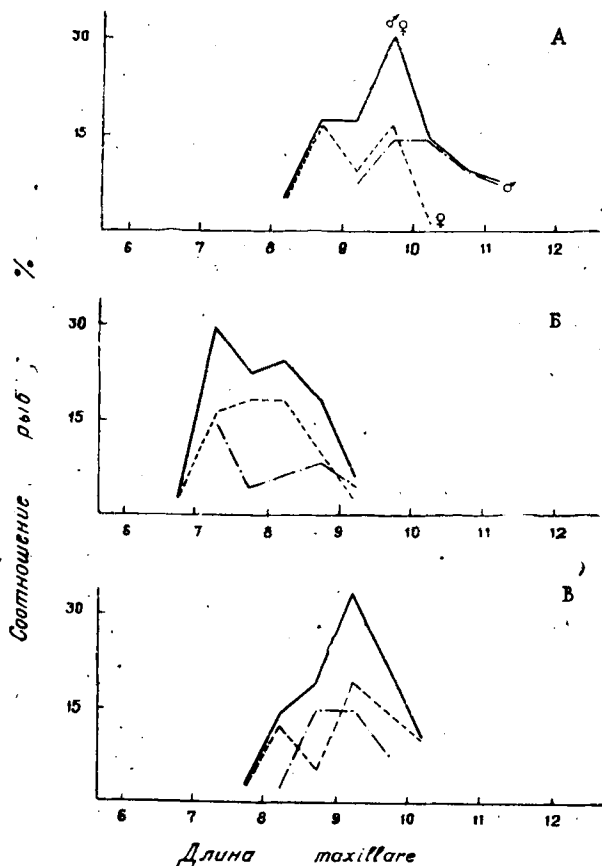


Рис. 3. Кривые распределения разных форм гольцов по длине верхнечелюстной кости. Значения признака даны в процентах от длины по Смитту. Обозначения форм, как на рис. 2

играют. Летом, в момент интенсивного вылета насекомых, они — преимущественно энтомофаги, в остальное время, особенно в подледный период, ведущее место в пищевом рационе этих гольцов принадлежит водным беспозвоночным. Подобная дифференциация по различным пищевым объектам позволяет длиннотычиночным гольцам сохранять довольно высокую численность в условиях ультраолиготрофного озера и полнее использовать его трофические возможности. Пассивные хищники — это основная масса мелких гольцов, которые придерживаются

Таблица 2

## Сравнительная характеристика морфологических признаков длинотычиночных гольцов с разной длиной головы

Признаки	С длиной головы 18,4—20,6% от длины по Смитту			t	С длиной головы 20,7—22,7% от длины по Смитту		
	$\bar{X}$	$\pm m$	$\pm \sigma$		$\bar{X}$	$\pm m$	$\pm \sigma$
1	2	3	4	5	6	7	8
Длина тела по Смитту	366,5	8,94	34,2	0,71	374,6	7,13	34,2
Меристические							
Число чешуй в боковой линии	129,0	0,46	2,05	0,44	128,7	0,50	2,38
Ветвистых лучей в D	9,70	0,15	0,66	0,40	9,78	0,13	0,60
Ветвистых лучей в P	13,20	0,14	0,62	1,57	12,91	0,12	0,60
Ветвистых лучей в V	8,15	0,08	0,37	0,50	8,09	0,09	0,42
Ветвистых лучей в A	8,85	0,11	0,49	0,13	8,87	0,11	0,55
Тычинки на первой жаберной дуге (Sp. br.)	33,10	0,45	2,00	1,02	32,36	0,57	2,66
Пластические							
В % от длины тела по Смитту							
Длина рыла (aO)	4,85	0,07	0,30	4,55	5,30	0,07	0,33
Диаметр глаза (O)	3,39	0,04	0,19	2,77	3,59	0,06	0,28
Длина головы (C)	19,59	0,14	0,64	9,60	21,30	0,11	0,54
Высота головы на уровне глаза (ch <sub>1</sub> )	8,27	0,08	0,36	3,82	8,73	0,09	0,42
Ширина лба (f)	5,69	0,07	0,32	2,42	5,93	0,07	0,34
Длина верхнечелюстной кости (lmx)	7,58	0,09	0,41	6,12	8,45	0,11	0,49
Длина тела (l)	94,00	0,14	0,62	2,06	93,48	0,21	1,01
Длина тушки (CC)	75,46	0,27	1,22	3,79	73,66	0,39	1,88
Наибольшая толщина тела (B)	9,38	0,13	0,56	0	9,38	0,15	0,73
Наибольшая высота тела (H)	17,06	0,31	1,37	0,43	17,23	0,24	1,14
Антдорзальное расстояние							
(aD)	43,15	0,23	1,04	2,63	43,99	0,22	1,06
Постдорзальное —" (pD)	41,29	0,25	1,11	4,49	39,32	0,36	1,73
Антепектральное —" (aP)	18,92	0,16	0,73	5,79	20,23	0,16	0,76
Антевентральное —" (aV)	48,64	0,25	1,11	2,37	49,46	0,24	1,16
Антеанальное —" (aA)	68,12	0,27	1,19	0,44	67,95	0,27	1,32
Длина хвостового стебля (pA)	17,58	0,19	0,87	2,04	16,97	0,23	1,10
Дорзо-каудальное расстояние							
(DC)	51,97	0,28	1,26	4,50	49,88	0,37	1,76
Вентро-каудальное —" (VC)	46,78	0,32	1,42	3,21	45,26	0,35	1,66
Анально-каудальное —" (AC)	26,92	0,25	1,12	1,24	26,48	0,25	1,21
Пектро-анальное —" (PA)	49,96	0,24	1,07	3,33	48,60	0,33	1,58
Пектро-вентральное —" (PV)	30,03	0,25	1,13	1,12	29,65	0,23	1,11
Вентро-анальное —" (VA)	20,42	0,24	1,09	3,42	19,33	0,21	1,00
Длина D (ID)	9,51	0,14	0,63	2,44	9,96	0,12	0,59
Высота D (hD)	10,72	0,18	0,81	2,18	11,23	0,15	0,73



1	2	3	4	5	6	7	8
Длина Р (IP)	15,24	0,30	1,32	2,25	16,09	0,23	1,11
Длина V (IV)	11,81	0,20	0,89	2,59	12,60	0,23	1,09
Длина А (IA)	7,87	0,09	0,38	0,37	7,82	0,10	0,46
Высота А (hA)	9,40	0,17	0,75	2,67	10,06	0,18	0,85
В % от длины головы							
Длина рыла (aO)	24,76	0,35	1,58	0,52	25,00	0,30	1,46
Диаметр глаза (O)	17,30	0,24	1,07	1,02	16,93	0,27	1,30
Заглазничное расстояние (pO)	54,78	0,44	1,96	2,70	53,46	0,21	1,00
Толщина головы (bC)	42,62	0,48	2,17	2,06	41,41	0,34	1,63
Высота головы на уровне глаза (ch <sub>1</sub> )	42,20	0,42	1,89	1,98	41,09	0,37	1,80
Высота головы у затылка (ch <sub>2</sub> )	56,26	0,70	3,12	0,33	56,50	0,52	2,47
Ширина лба (l)	29,00	0,27	1,22	1,97	28,26	0,26	1,26
Длина верхнечелюстной кости (lпх)	38,69	0,41	1,82	2,57	39,98	0,29	1,41
Высота верхнечелюстной кости (hпх)	7,86	0,15	0,64	1,10	7,61	0,17	0,79

приустьевых участков впадающих рек и в основном обитают в прибрежной зоне. Сходный спектр питания для гольцов оз. Аян отмечает и В. Н. Зиновьев (1981). Пилорические придатки у длиннотычиночных гольцов, как правило, тоньше и длиннее, чем у короткотычиночных.

Нерестилища длиннотычиночных гольцов расположены в самых крупных притоках озера, в реках Кутарамакан, Гогочонда, Наледная, Джейта и Хитаки (?). У этих гольцов отмечены два преднерестовых хода — весенний (конец июня — начало июля) и осенний (конец сентября — октябрь). Сроки хода гольцов зависят от климатических условий года. Во время весеннего хода часть нерестового стада этих гольцов заходит в реки, где продолжает кормиться до конца августа. В это время они в основном придерживаются участков со слабым течением или проток, где течение практически отсутствует. Мелкие и крупные гольцы держатся вместе; численность крупных составляет не более 2—5%. Яровая раса в притоки, вероятно, не поднимается; концентрируется для нереста на приустьевых участках названных выше рек. Вообще экология размножения яровых гольцов требует более детального изучения. Время нереста озимой и яровой рас одно и то же — октябрь. Более ранний весенний ход гольцов позволяет им осваивать нерестовые участки на протяжении всей реки.

Брачный наряд этих гольцов выражается в некотором потемнении жаберных крышек и низа головы. Ротовая полость: небо, язык, нижняя челюсть (изнутри) — чернеет. Бока становятся темно-зелеными, почти коричневыми, брюшко у самцов ярко-красным, у самок оранжевым или розовым. Пятна по бокам окрашиваются как и брюшко. У крупных гольцов краснота распространяется выше, почти на все тело. На голове хорошо заметны признаки лошальности, особенно у самцов, которые среди крупных особей доминируют. На нижней челюсти хорошо заметен небольшой крюк, а на верхней выемка. Видимо, эти признаки в большей степени зависят от размеров и возраста гольцов, так как у мелких половозрелых особей они выражены слабее. (рис. 4).

Анализ состояния половых продуктов у длиннотычиночных гольцов позволяет предположить, что пропуск нереста может составлять и два года, прежде всего у крупных производителей.

Интересно проследить жизненный цикл длиннотычиночных гольцов в течение одного года. Если руководствоваться морфологическими критериями, предложенными Л. С. Бергом (1926, 1948) и М. В. Логашевым (1940) для различия *S. tolmachoffi*, *S. boganidae* и *S. drjagini*, то в период подготовки к нересту длиннотычиночные гольцы — это типичные есейская палия (мелкие) и голец Дрягина (крупные); после нереста, включая следующее лето, этих гольцов можно принять за боганидскую палию.

Озерно-речные короткотычиночные гольцы обитают в основном только в восточной части озера. Численность их значительно ниже, чем длиннотычиночных и тыптушек. Внешне они похожи на длиннотычиночных, но имеют и ряд отличительных черт. Голова короткотычиночных гольцов заметно крупнее, чаще закругленная. Пятна по бокам тела мельче, иногда на спине образуют мраморовидный рисунок, характерный только для этих гольцов. Короткотычиночные гольцы — типичные хищники, так как уже у особей массой 400 г и более в составе пищи (август) в основном присутствуют молодь рыб



Рис. 4. Озерно-речные длиннотычиночные гольцы из оз. Хантайского (озимая раса, р. Кутарамакан). В центре крупный самец в брачном наряде.  
Фото А. В. Копытова

(мелкие гольцы, ряпушка и т. д.) и мелкие млекопитающие (мыши, лемминги), причем мелкие млекопитающие встречаются чаще. У более крупных короткотычиночных гольцов в пищевом комке встречались и перья птиц (полупереваренные остатки).

Основные нерестилища короткотычиночных гольцов расположены на второстепенных притоках озера, таких как реки Могады, Нерсткар и Ирkinда. Нерестовые участки расположены в водобойных ямах, выработанных водопадами (см. рис. 1). Наблюдения на подобных нерестовых участках проводились за озимой расой этих гольцов. Не исключено присутствие и яровой, так как в самом озере в августе еще встречались редко короткотычиночные гольцы в брачном наряде. Нерест

этих гольцов проходит в августе — начале сентября и, видимо, несколько растянут во времени, после чего производители скатываются в озеро сильно похудевшими. По телу заметны царапины, ссадины, так как скат гольцов приходится на маловодный период и в это время русло рек представляет собой труднопроходимые участки, изобилующие перекатами и порогами. Во время подготовки к нересту и особенно в период размножения короткотычиночные гольцы имеют темно-коричневый, бурый цвет тела с золотистым блеском боков и спины. Пятна не выделяются на общем фоне тела и имеют несколько более светлый тон. Часто они отсутствуют совсем. Покраснение на брюшке у самцов не всегда выражено, а если оно есть, то его площадь значительно меньше, чем у длиннотычиночных гольцов. Вероятно, эти или подобные им гольцы могли быть приняты К. А. Савваитовой и др. (1977 б, 1980) за «черную палию» в оз. Лама.

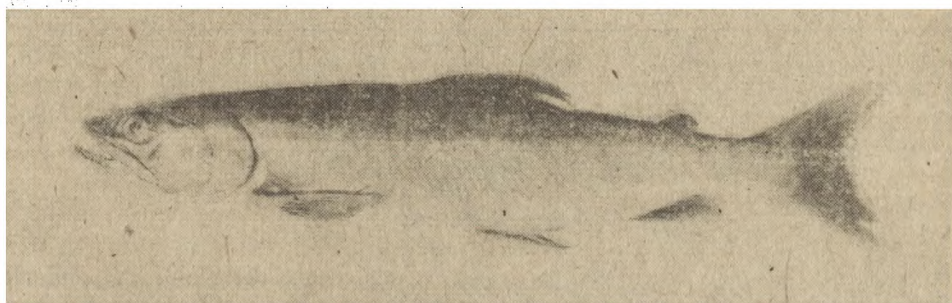


Рис. 5. Озерный голец (тыптушка) из оз. Хантайского. Самец в брачном наряде. Фото И. И. Жученко

Озерные гольцы, как отмечалось выше, в ихтиофауне Хантайского озера представлены двумя фермами. Самая многочисленная — тыптушка — обитает в районе от п-ва Амбар далее на восток, где в глубоководящихся в горы заливах (Штаны) эти гольцы достигают наибольшей численности (рис. 5). Ареал глубоководного гольца (пучеглазки) ограничен максимальными глубинами озера, то есть его западная граница проходит еще ближе к Штанам. Озерные гольцы придерживаются крутых свалов с выходами базальтовых пород. Дно озера на таких участках неровное и состоит из крупнообломочного материала — продуктов разрушения окружающих озеро гор, которые в этих местах близко подходят к озеру. Озерные гольцы обычно держатся глубже озерно-речных, на глубинах 20 м и более. Это сравнительно некрупные рыбы, массой до 800 г, обычно меньше. Голова у тыптушек коническая, большая. Окраска тела неполовозрелых и пропускающих нерест рыб оливково-серая. Пятен по бокам тела, как правило, нет. Если они есть, то мелкие, меньше диаметра зрачка глаза, и их мало. Жаберные тычинки тонкие и длинные, несколько длиннее, чем у длиннотычиночных гольцов. Плавники у одноразмерных с другими гольцами тыптушек длиннее, тоньше и имеют темно-серую, иногда даже черную окраску. В основном это бентофаги. Основу питания составляют мизиды и личинки хирономид. Пилорические придатки тонкие и длинные.

Нерест у озерных гольцов растянут и продолжается, например у тыптушек, с августа по сентябрь. Первыми начинают нерест гольцы в восточном конце озера, затем постепенно происходит смещение пика нерестовой активности на запад. Если в восточном конце озера в середине сентября эти гольцы уже отнерестились, то в районе п-ва Амбар их нерест только начинается, что, очевидно, связано с особенностями

термического режима озера. Наиболее низкие температуры воды отмечены именно для восточного конца Хантайского озера. На локальных участках нерест продолжается до 20 дней. Заметные преднерестовые миграции у озерных гольцов отсутствуют, нерест происходит в тех же местах, где они обитают. Брачный наряд тыптушек хорошо выражен. Самцы имеют буроватую, с золотистым блеском спинку, бронзового цвета бока, переходящие в оранжевое брюшко. По брюшку часто проходит ярко-красная полоса. Иногда спина окрашена почти в черный цвет с синеватым отливом. У самок брачная окраска такая же, но бледнее и ярко-красной полосы нет. У обоих полов голова заметно чернеет, особенно ее верхняя часть.

О глубоководных гольцах мы располагаем ограниченными сведениями. Прежде всего само название условно, так как они, видимо, близки к глубоководным гольцам из озер Капчук и Лама, описанным ранее К. А. Саввантовой и др. (1977 а, 1980). У этих гольцов более крупные глаза, голова обычно закругленная, на теле есть пятна, высота тела меньше, чем у тыптушек. Пилорические придатки часто сильно варьируют от толстых до тонких, даже у отдельных особей. Жаберные тычинки длинные, тонкие. Созревают эти гольцы при меньших размерах. Отловленные самки массой 250—400 г имели хорошо развитые половые продукты.

### Обсуждение

Гольцовая фауна оз. Хантайского разнообразна и широко представлена. Проведенное сравнение морфологических признаков длиннотычиночных (43 экз.), короткотычиночных (36 экз.) и тыптушек (43 экз.) выявило существенные различия по целому ряду признаков. Для анализа пластических признаков использовались близкие по размерам гольцы с длиной по Смитту от 270 до 440 мм, с целью исключения влияния размерно-возрастной изменчивости. Из 39 сравниваемых пластических признаков длиннотычиночные достоверно отличаются от короткотычиночных по 17 (43,6%); длиннотычиночные от тыптушек по 30 (76,9%); короткотычиночные от тыптушек по 20 (51,3%). В одном случае (высота головы на уровне глаза) у длиннотычиночных (меньше) и короткотычиночных гольцов различие по этому признаку достигает подвидового ( $t=12,99$ ;  $CD=1,44$ ). В приведенном графическом сравнении морфологических признаков симпатрических гольцов Хантайского озера (рис. 6) в качестве реперного были использованы морфологические признаки (окружность) длиннотычиночного гольца. Отклонение от фиксированной величины признака у других гольцов, выходящее за пределы окружности, означает, что величина этого признака больше, чем у реперного, и наоборот. Профили морфологических признаков показывают, что по ряду из них короткотычиночный и тыптушка близки. В определенной степени данные морфологического анализа являются отражением особенностей экологии исследуемых форм.

В восточной части озера имеются все описанные выше формы, но места (уровни) их наибольших концентраций (преимущественного обитания) несколько отличаются. На глубинах 10—15 м, особенно в прибрежной зоне, в основном встречаются только мелкие длиннотычиночные гольцы. Глубина более 20 м — это зона тыптушек, которые попадают в сети на глубинах до 70 м (чаще 20—40 м). На этих же глубинах встречаются и глубоководные гольцы, но значительно реже. Короткотычиночные и крупные длиннотычиночные гольцы ловились в сети на всех глубинах, на мелководье (10—20 м) крупные обычно попадали в сети только после штормов, когда прозрачность воды несколько

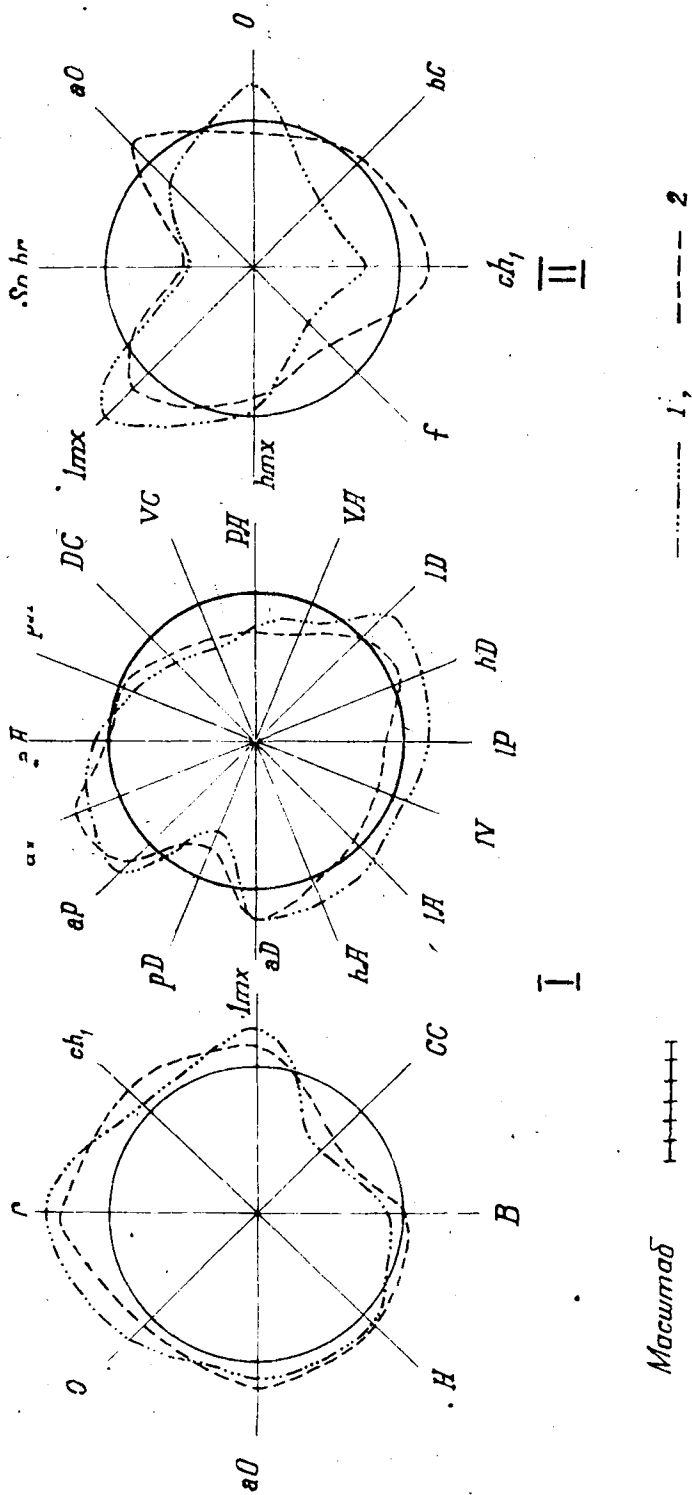


Рис. 6. Профили морфологических признаков реперного и симпатрических гольцов Хантайского озера: 1 — выпукшка; 2 — короткоязычный. Морфологические признаки разных форм гольцов вычислены: I — к длине по Смитту; II — к длине головы (число жаберных тычинок дано по средним значениям). Одно деление масштаба соответствует целому значению меристического (Sp. br.) или пластического (1%) признака. Обозначения признаков те же, что и в табл. 2

снижалась. Не исключено, что гольцы встречаются и глубже 70 м, так как отлов проводился только до этих глубин. Следует учесть, что основное питание бентофагов (тыптушка) происходит не в том традиционном понимании «на дне», а на склонах глубокой котловины Хантайского озера, круто спускающихся в восточной части.

Кроме анализа морфологических признаков было просчитано количество зубов на челюстных костях разных форм гольцов, что выявило существенные отличия по этим признакам тыптушки от длиннотычиночного и короткотычиночного гольцов (табл. 3). Поскольку смена зубов у гольцов, по крайней мере в летний период, проходит постоянно, нами просчитывались и зубные ямки как «выпавшие зубы» там, где зубы отсутствовали. Следует также отметить, что зубы у короткотычиночных гольцов крупнее, чем у длиннотычиночных. У тыптушек были самые мелкие зубы.

Таблица 3

Число зубов (включая выпавшие) на челюстных костях гольцов Хантайского озера

Кость	Тыптушка		Длиннотычиночный		Короткотычиночный	
	число зубов	n	число зубов	n	число зубов	n
Maxillare	26—40 31,4	34	19—26 23,3	18	19—28 23,7	33
Dentale	19—28 24,4	33	16—24 19,6	19	15—24 19,9	31
Praemaxillare	8—12 9,8	32	7—10 8,2	20	6—10 8,5	33

**Примечание.** В числителе пределы колебаний, в знаменателе — средняя величина; n — число экземпляров.

Судя по экологии и описаниям авторов, наиболее близки к *S. tolmachoffi* (*S. boganidae*, *S. drjagini*) длиннотычиночные гольцы, тыптушка — к озерному гольцу из оз. Таймыр (*S. taimyricus*), если руководствоваться описанием и рисунком В. С. Михина (1955). Таксономическое положение короткотычиночного и глубоководного гольцов неясно. Как было показано, короткотычиночные гольцы не являются меланистической формой длиннотычиночных, а имеют ряд существенных отличий, заключающихся в различии мест и сроков нереста (временная и пространственная изоляция), в отличиях брачной окраски и ряде морфологических признаков. У этих гольцов есть существенные отличия и в пищевых спектрах, особенно если рассматривать мелких длиннотычиночных и одноразмерных с ними короткотычиночных гольцов. Еще в большей степени отличается пищевой спектр тыптушки. Как отмечает Э. Пианка (1981, с. 215), «не раз было показано, что близкородственные виды животных характеризуются различными пищевыми потребностями».

Анализ литературных данных по гольцам Путорана и собственные наблюдения автора позволяют предположить, что в общих чертах структура гольцовой фауны водоемов Путорана, а возможно, и п-ва Таймыр, сходна с таковой Хантайского озера. Несомненно, что в некоторых водоемах описанные выше формы могут и отсутствовать, это связано прежде всего со спецификой конкретного водоема, с историей его развития, его гидрологическими условиями и т. д., что не исключает возможности присутствия в этих водоемах гольцов с другими особенностями экологии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Белых Ф. И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование.—Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и пром. х-ва. Л.—М., 1940, вып. 11, с. 73—100.
- Берг Л. С. Рыбы бассейна Хатанги.—В кн.: Материалы комиссии по изучению Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1926, вып. 2, с. 24.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1948.—466 с.
- Васильева Е. Д. Популяционный анализ остеологических признаков у гольцов рода *Salvelinus*: Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1977.—22 с.
- Васильева Е. Д. Краниологический анализ гольцов (*Salvelinus*, *Salmoniformes*, *Salmonidae*) полуострова Таймыр.—Зоолог. журн., 1980, т. 59, вып. 3, с. 402—412.
- Вершинин Н. В., Красикова В. А., Ольшанская О. Л., Подлесный А. В. Биологические основы рациональной постановки рыбного хозяйства в Норильской озерно-речной системе.—В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963, с. 134—137.
- Вершинин Н. В., Сычева А. В., Сырыгина Ф. Ф. К фауне беспозвоночных озера Хантайского.—Тр. Красноярск. отд. СибНИИРХ, 1967, т. 9, с. 214—230.
- Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера.—М.: Наука, 1978.—110 с.
- Глубоковский М. К. Сравнительная остеология и систематика гольцов рода *Salvelinus*.—В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: Изд-во Зоолог. ин-та АН СССР, 1976, с. 20—21.
- Глубоковский М. К. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. — В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоолог. ин-та АН СССР, 1977, с. 38—44.
- Глубоковский М. К. Внутривидовая изменчивость и межвидовые отличия особенностей строения черепа у гольцов (*Salvelinus*, *Salmoniformes*).—В кн.: Фауна пресных вод Дальнего Востока. Владивосток, 1980, с. 138—184.
- Глубоковский М. К., Черешнев И. А., Черненко Е. В., Викторовский Р. М. Распространение гольцов (*Salvelinus*, *Salmoniformes*) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана.—В кн.: Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979, с. 86—98.
- Зиновьев В. Н. Зообентос оз. Аян.—В кн.: Озера северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1981, с. 135—142.
- Логашев М. В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование. — Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и пром. х-ва. Л.—М., 1940, вып. 11, с. 7—71.
- Лукьянчиков Ф. В. Рыбы системы реки Хатанги.—Тр. Красноярск. отд. СибНИИРХ, 1967, т. 9, с. 11—93.
- Малолетко А. М., Малолетко В. А. Морфология и происхождение котловины Большого Хантайского озера.—В кн.: Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1980, с. 3—16.
- Михалев Ю. В. Хантайские озера как рыбохозяйственное угодье. — Тезисы докл. второго совещ. молодых научн. работников ГосНИОРХ. Л., 1966, с. 32—34.
- Михайлова (Багирян) С. Ш. Опыт применения многомерных методов анализа морфологических признаков в систематике лососевых рыб: Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1981.—22 с.
- Михин В. С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы.—Изв. ВНИОРХ, 1955, т. 35, с. 5—43.
- Ольшанская О. Л. Обзор ихтиофауны бассейна р. Пясинны.—Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, вып. 2 (35), с. 262—278.
- Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясинны: Тр. Полярной комиссии.—М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1937, вып. 30.—115 с.
- Пармузин Ю. П. Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин.—В кн.: Путранская озерная провинция. Новосибирск: Наука, 1975, с. 64—97.
- Пармузин Ю. П. Морфологические черты озер.—В кн.: Озера северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1981, с. 15—21.
- Пианка Э. Эволюционная экология.—М.: Мир, 1981.—400 с.
- Подлесный А. В., Лобовикова А. А. Палья (*Salvelinus*) Таймырского озера.—Тр. Иркутск. ун-та, 1953, т. 7, вып. 1—2, с. 98—115.
- Романов В. И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы и особенности ее формирования. — В кн.: Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1980, с. 76—97.
- Саввантова К. А., Максимов В. А., Нестеров В. Д. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. *Salmonidae*) водоемов полуострова Таймыр.—Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 2 (121), с. 195—210.
- Саввантова К. А., Медведева Е. Д., Максимов В. А. Глубоководный гольц (*Salvelinus*, *Salmonidae*, *Salmoniformes*) Норильских озер.—Вопр. ихтиологии, 1977а, т. 17, вып. 6 (107), с. 992—1008.

Савваитова К. А., Медников Б. М., Максимов В. А. Спорные вопросы систематики гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson.— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Изд-во Зоолог. ин-та АН СССР, 19776, с. 31—37.

Савваитова К. А., Смольянов И. И. Голец Хантайского озера.— Вopr. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 2 (43), с. 394—397.

Сиделев Г. Н. Дифференциация гольца-палии (*Salvelinus alpinus* L.) в оз. Аян.— Тезисы докл. второй всесоюзн. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М.: Наука, 1975, с. 78—79.

Сиделев Г. Н. Морфо-экологическая характеристика популяций гольца — палии озер плато Путорана.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: Изд-во Зоолог. ин-та АН СССР, 1976, с. 102.

Сиделев Г. Н. Ихтиофауна крупных озер.— В кн.: Озера северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1981, с. 151—171.

---