

10. Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 12.
11. Drude O. Oekologie der Pflanzen. Braunschweg, 1913. Bd. 50.
12. Келлер Б.А. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях // Сов. бот. 1933. № 2.
13. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien, 1951.
14. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск, 2002.
15. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции цветковых растений // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5.
16. Поплавская Г.И. Краткий курс экологии растений. Л., 1937.
17. Поплавская Г.И. Экология растений. М., 1948.
18. Шенников А.П. Экология растений. М., 1950.
19. Двораковский М.С. Экология растений. М., 1983.
20. Биоморфология растений (Иллюстрированный словарь) / Жмылёв П.Ю. и др. М., 2002.
21. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985.
22. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа, 1998.
23. Волков И.В. К пространственному подходу в изучении жизненных форм растений // Сиб. бот. журн. Krylovia. 2001. Т. 3. № 2.
24. Зозулин Г.М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976.
25. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986.
26. Борисова И.В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10.
27. Быков Б.А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 2. Алма-Ата, 1962.
28. Лавренко Е.М. Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1964. № 1.
29. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Общ. биол. 1965. Т. 26. № 3.
30. Barkman J.J. New systems of plant growth forms and phenological plant types // Plant form and vegetation structure. The Hague, 1988.
31. Körner Ch. Alpine Plant Life. Berlin, 1999.
32. Halle F., Oldeman R.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. P., 1970.
33. Волков И.В. Морфологическое строение подушковидных растений Юго-Восточного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8.
34. Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. М., 1981.

УДК 597.553.2

В.И. Романов

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МАССОВЫХ ФОРМ ГОЛЬЦОВ (РОД *SALVELINUS*) ОЗЕРА ХАНТАЙСКОГО

Томский государственный университет

Гольцы (род *Salvelinus*) характерные элементы ихтиофауны водоемов арктической области. Они распространены циркумполярно и обычны в пресных озерах Феноскандии, Карелии, Чукотки, Якутии, Забайкалья и Таймырского полуострова. Первые сведения о гольцах из водоемов бассейна р. Хантайки весьма скудны и ограничивались информацией об единичных особях, обычно довольно крупных, отловленных в оз. Хантайском [1, 2]. Эти исследователи рассматривали этих гольцов как *S. drjagini* Logashev – голец Дрягина. Изучение фауны гольцов в водоемах Норило-Пясинской системы и других озерах плато Путорана выявило весьма высокий уровень полиморфизма этой группы [3–7]. По мнению этих специалистов, несмотря на довольно разнообразную и часто неоднородную фауну в пределах водоема, гольцы из озера Таймыра представляют собой не более как сложнокомплексный вид самого высокого иерархического уровня – *S. alpinus* complex. А описанные здесь эндемичные виды: есей-

ская паляя – *S. tolmachoffi* Berg, боганидская паляя – *S. boganidae* Berg, голец Дрягина – *S. drjagini* Logashev и таймырский голец – *S. taimyricus* Michin [8–10] вряд ли заслуживают видового статуса. Такие сомнения кажутся вполне обоснованными, поскольку их описание, по крайней мере первых трех, производилось по явно нерепрезентативному материалу. Как нам кажется, решить эту проблему позволят более углубленные исследования в области экологии и морфологии этих гольцов именно в водоемах первоописания [11] и более полная информация о составе гольцовой фауны из всех крупных озер Таймырского полуострова.

Полученные нами данные позволяют считать, что гольцы из бассейна оз. Хантайского представляют собой разнообразный и сложный комплекс экологических форм, ряд из которых можно рассматривать как самостоятельные виды. Здесь нами были отмечены речные, озерно-речные и озерные формы, достаточно сильно различающиеся между собой по ос-

теологическим, паразитологическим, некоторым морфологическим и экологическим показателям [11–14]. Как оказалось, озерно-речные и некоторые озерные гольцы также неоднородны по своей структуре. Углубленного морфологического анализа среди этих гольцов пока не проводилось.

Среди массовых гольцов Хантайского озера выделяются одна озерная и две озерно-речные формы. Озерно-речные гольцы обитают в озере и заходят в его притоки только для размножения. Жизненный цикл озерных гольцов проходит в озере. Они представлены формой, условно названной *тыттушка*, поскольку именно это название имеет хождение в среде рыбаков и жителей поселка Хантайское озеро. Среди озерно-речных гольцов выделяется две формы, названные также условно как *длиннотычиночные* и *короткотычиночные*. Внешний облик, предельные размеры рыб, высота, форма и число жаберных тычинок являются во многом определяющими отличительными признаками для дифференциации основных форм гольцов [13].

Целью настоящей работы является изучение основных морфологических признаков массовых форм гольцов оз. Хантайского и оценка степени их дивергенции.

Материал и методика

Сборы материала проводились в различных участках акватории оз. Хантайского, притоках и его приточных водоемах (оз. Кутарамакан, Хаканча). Площадь озера составляет 822 км², с максимальными глубинами, достигающими 387 м, особенно глубоководна восточная часть этого уникального водоема. В данной статье обсуждаются материалы по гольцам, полученные в результате сборов в одном месте озера – в районе приустьевой зоны р. Кутарамакан. Река представляет собой основное нерестилище одной из форм гольцов (длиннотычиночные). Материал был собран в разные годы в период с 1977 по 2002 г. Частично используются наблюдения автора по структуре гольцовой фауны, проведенные на озерах Таймырском, Лама, Кета, Аян, Хаканча, Кутарамакан и др. Рыб отлавливали в летний период сетями и активными орудиями лова. Для нейтрализации размерно-возрастной изменчивости, все пластические признаки брались у относительно одноразмерных рыб. Исследования рыб проводились в полевых условиях на свежем материале по схеме, предложенной для лососевидных рыб И.Ф. Правдиным [15].

В работе использованы пластические признаки, которым были присвоены следующие обозначения: Sm – длина от начала рыла до конца средних лучей хвостового плавника, СС – длина тушки, Н – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, pA – постанальное расстояние, aA – антеанальное расстояние, aV – антевентральное расстояние, aD –

антедорсальное расстояние, DC – дорсокаудальное расстояние, VC – вентрокаудальное расстояние, PA – пектроанальное расстояние, VA – вентроанальное расстояние, PV – пектровентральное расстояние, hD – постдорсальное расстояние, ID – длина основания спинного плавника, hD – высота спинного плавника, IA – длина анального плавника, hA – высота анального плавника, IP – длина грудного плавника, IV – длина брюшного плавника, aO – длина рыла, O – диаметр глаза, pO – заглазничное расстояние, C – длина головы, bC – ширина головы, Ch 1 – высота головы на уровне глаза, Ch 2 – высота головы у затылка, io – ширина лба, hmx – высота верхнечелюстной кости. Для анализа меристических признаков использовались следующие: L.l. – число чешуй в боковой линии, число неветвистых и ветвистых лучей в дорзальном, анальном, пектральном и вентральном плавниках (соответственно D, A, P, V).

При вычислении показателей распределения и других математических операций использовались специальные пособия по математическим методам в биологии [16]. При реализации тех или иных статистических методов, включая многомерный статистический анализ, использовались пакеты прикладных программ (*BMDP, Statistica*). Достоверность разности выборочных совокупностей (коэффициент реальности различия) оценивалась через нормированное отклонение (t) по формуле Стьюдента и коэффициент различия (CD) по Э. Майру [17].

Результаты и обсуждение

Как уже отмечалось, в оз. Хантайском обитают две экологические группы гольцов: озерно-речные и озерные. Жизненный цикл озерных гольцов проходит в озере. Озерно-речные гольцы обитают в озере и заходят в его притоки только для нереста. Эти группы также неоднородны по своему составу. Среди озерно-речных гольцов выделяется две формы, названные условно как «длиннотычиночные» и «короткотычиночные». Высота и форма, как и число жаберных тычинок, являются определяющими отличительными признаками для дифференциации этих гольцов. Различны также места и сроки нереста длиннотычиночной и короткотычиночной форм гольцов. Озерные гольцы представлены формой – условно названной «*тыттушкой*», поскольку именно это название имеет хождение в среде рыбаков и жителей поселка Хантайское озеро.

На первый взгляд, наиболее широко в ихтиофауне Хантайского озера представлены озерно-речные *длиннотычиночные* гольцы. Они обитают по всей акватории озера, наиболее многочисленны и активны в восточной части, придерживаются в основном прибрежной зоны. У неполовозрелых и пропускающих нерест особей окраска тела темно-серого, стального цвета. По бокам располагаются некрупные

(диаметром приблизительно равным диаметру зрачка глаза) неправильной формы светлые пятна. Голова некрупная, чаще коническая, верхнечелюстная кость короче и прямее, чем у тыптушек. Популяция длиннотычиночных гольцов в основном состоит из мелких (преимущественно до 700 г) особей. Значительно реже встречаются более крупные гольцы, но некоторые из них достигают веса более 10 кг. Все крупные гольцы – хищники, у мелких летом в питании доминируют имаго насекомых, гаммарусы или другие водные беспозвоночные. При наличии доступной жертвы к хищническому типу питания прибегают и мелкие гольцы. По-видимому, уже на ранних этапах развития у длиннотычиночных гольцов происходит дифференциация на «активных» и «пассивных» хищников. Пассивные хищники в основном в летний период энтомофаги, в остальное время они питаются водными беспозвоночными.

Дифференциация по пищевым объектам позволяет гольцам сохранять высокую численность в условиях ультраолиготрофного водоема. Пассивными хищниками является основная масса мелких гольцов, которые в массе обитают в прибрежных и особенно приустьевых участках. Нерестилища длиннотычиночных гольцов расположены в крупнейших притоках озера – реках Кутарамакан, Наледная, Дэптэ, Нериткар. У этих гольцов отмечены два вида преднерестового хода – менее выраженный весенний (конец июня – начало июля) и осенний (конец сентября – октябрь). Ранний заход позволяет осваивать все нерестовые площади, например, в р. Кутарамакан. Во время весеннего хода часть нерестового стада заходит в реки, где продолжает кормиться до конца августа. Мелкие и крупные гольцы держатся вместе. Брачный наряд длиннотычиночных выражается в потемнении жаберных крышек и низа головы. Ротовая полость чернеет, бока становятся темно-зелеными, почти коричневыми, брюхо у самцов – ярко-красным, у самок – оранжевым или розовым. Пятна на боках становятся того же цвета, что и брюхо. На голове хорошо видны признаки лошалости, особенно у крупных самцов. На нижней челюсти образуется крюк, на верхней – выемка, у мелких половозрелых особей эти признаки выражены слабее, нежели у крупных. Анализ состояния половых продуктов у длиннотычиночных гольцов позволяет предположить, что пропуск нереста может составлять и 2 года, прежде всего у крупных производителей.

Внешне уступающая предыдущей форме в численности, но не менее многочисленная форма – *тыптушка* обитает преимущественно в районе от п-ова Амбар и далее на восток, где в узких заливах (Штаны) эта форма гольцов достигает наибольшей численности. Эти озерные гольцы придерживаются крупных свалов с выходами базальтовых пород. Озерные гольцы держатся на глубинах от 20 м и глубже и поэтому не столь заметны в промысле. Можно предположить,

что именно тыптушки являются наиболее массовым видом в гольцовой фауне оз. Хантайского. Это некрупные рыбы массой не более 800 г, обычно значительно меньше. Окраска тела неполовозрелых и пропускающих нерест рыб – оливково-серая. Пятен по бокам тела нет, а если и встречаются, то их немного и они значительно меньше диаметра зрачка глаза и вообще малозаметны. Голова крупная, конической формы. Жаберные тычинки – длинные и тонкие. Этим они очень напоминают жаберные дуги длиннотычиночных гольцов. В основном тыптушки бентофаги, основу их питания составляют мизиды и личинки хирономид. Нерест у тыптушек сильно растянут и продолжается с июля по декабрь. Первыми нерестятся гольцы в восточной части озера, затем нерест смещается на запад. Преднерестовые миграции отсутствуют, нерест происходит в местах обитания. Брачный период тыптушек хорошо выражен. Самцы имеют буроватую с золотистым блеском спину, бронзовые бока, переходящие в оранжевое брюхо. У самок брачная окраска та же, но бледнее и нет ярко-красной полосы. У обоих полов голова заметно чернеет, особенно ее верхняя часть.

Озерно-речные *короткотычиночные* гольцы не столь многочисленны, как предыдущие формы, распространены преимущественно в восточной части озера. Наиболее надежным отличительным признаком для первоначальной оценки может быть форма и число жаберных тычинок. Но внешне они отличаются от длиннотычиночных гольцов и тем более от тыптушек. Голова этих гольцов заметно больше, чем у длиннотычиночных. При этом форма головы может быть и конической и закругленной. Морфологическое сравнение подобных фенотипов существенных различий между ними не выявило. Пятна по бокам тела есть всегда, кроме брачной и посленерестовой окраски. Пятна чаще мелкие и в большем количестве, чем у длиннотычиночного гольца. Характерной чертой часто является то, что мелкие пятнышки на спине, как правило, переходят в мраморовидный рисунок, отсутствующий у других гольцов. В Хантайском озере короткотычиночные – самые крупные гольцы, некоторые из них, по сообщениям, достигают 20 кг. Они – типичные хищники, в рацион которых отмечены и рыба, и мелкие млекопитающие. Отмечен случай нахождения в желудке этого гольца полупереваренных остатков птицы. Однако возможна некоторая дифференциация и по пищевым спектрам этих гольцов, особенно глубоководных форм.

Собранные материалы позволяют предположить, что структура именно короткотычиночных гольцов особенно сложна и разнообразна, в отличие от более высокочисленных, на первый взгляд, но относительно мономорфных длиннотычиночных гольцов и тыптушек. Они смогли занять сходные экологические ниши и даже проникнуть в те сферы, которые для

других гольцов оказались недоступными. Были отмечены явно морфологически обособленные глубоководные формы короткотычиночных гольцов. Они встречались в глубоководной части озера на глубинах более 30–50 м, и обычно это были некрупные особи (до 500 г). При этом процессы адаптации сопровождались появлением здесь некоторых приспособительных реакций, особенно при освоении нижних горизонтов, сближающих в морфологическом плане их даже с также относительно глубоководными тыптушками (крупные глаза, относительно длинные плавники и т.п.). Основные нерестилища короткотычиночных гольцов расположены на основных и второстепенных притоках оз. Хантайского, таких реках, как Могады, Иркинда, Наледная, Нероткар (Нериткар) и др. Сроки нереста довольно разнообразны. Отмечены отнерестившиеся особи в притоках (Нероткар, Могады) в июле и августе. Половозрелые производители встречались и вместе с длиннотычиночными гольцами на одних нерестовых участках и приблизительно на сходных стадиях развития половых продуктов (Нероткар, Наледная, сентябрь). При этом брачный наряд производителей, как

самцов, так и самок, отличался от наряда длиннотычиночных, находящихся на этих же нерестовых участках. В брачном наряде короткотычиночных гольцов преобладают коричневые и даже бурые тона, пятна с боков практически исчезают или остаются малозаметными.

Проведенное сравнение меристических и пластических признаков основных форм гольцовой фауны оз. Хантайского дало достаточно убедительное подтверждение об отличии обсуждаемых форм. Наибольшие отличия в меристических признаках отмечены в числе жаберных тычинок на первой жаберной дуге, пилорических придатков и чешуй в боковой линии. Различия по этим признакам между гольцами достоверны на самом высоком уровне значимости (табл. 1). Следует отметить, что несколько менее выражены, но так же достоверны отличия и по некоторым другим признакам. Характерно, что и наименьшее число придатков и жаберных тычинок имеет тыптушка.

Обращают на себя внимание значительные отличия по числу жаберных тычинок, при этом надо учитывать, что и форма их у короткотычиночных голь-

Таблица 1

Меристические признаки массовых гольцов Хантайского озера (р-н устья Кутарамакана)

Признак	Длиннотычиночные (1)			Короткотычиночные (2)			Тыптушка (3)			Различие (t_{α}) между выборками		
	Пределы	$\bar{x} \pm m$	n	Пределы	$\bar{x} \pm m$	n	Пределы	$\bar{x} \pm m$	n	1–2	1–3	2–3
Неветвистых в D	3–6	4.75 ± 0.07	80	4–5	4.44 ± 0.07	52	4–6	4.91 ± 0.09	45	3.03	–	4.12
Ветвистых в D	9–12	9.81 ± 0.08	80	8–11	9.37 ± 0.10	52	8–10	9.47 ± 0.09	45	3.53	2.91	–
Ветвистых в P	12–14	12.92 ± 0.07	73	11–14	12.42 ± 0.09	52	11–14	12.84 ± 0.10	45	4.31	–	3.12
Ветвистых в V	7–9	8.12 ± 0.06	74	7–9	8.00 ± 0.03	52	7–9	8.02 ± 0.05	45	–	–	–
Неветвистых в А	3–5	4.15 ± 0.04	80	4–6	4.46 ± 0.08	52	4–5	4.22 ± 0.06	45	3.40	–	2.40
Ветвистых в А	7–10	8.81 ± 0.07	80	7–10	8.37 ± 0.08	52	7–9	8.56 ± 0.08	45	4.25	2.42	–
Прободенных чешуй в L.I.	121–138	129.60 ± 0.31	80	112–135	123.50 ± 0.53	52	122–136	127.40 ± 0.43	45	9.78	4.06	5.66
Тычинок на первой жаберной дуге	30–38	33.09 ± 0.18	80	26–34	30.05 ± 0.16	100	26–31(34)	29.04 ± 0.25	45	12.58	13.12	3.40
Пилорических придатков	40–61	49.25 ± 0.54	75	43–58	48.33 ± 1.32	12	34–55	42.30 ± 0.71	49	–	7.85	4.06
Число позвонков	61–65	62.91 ± 0.14	34	–	–	–	62–65	63.30 ± 0.17	21	–	–	–

Примечание. Здесь и далее в графе «Различие» представлены данные, определяемые уровнями значимости: $P \leq 0,05$; $P \leq 0,001$; $P \leq 0,001$.

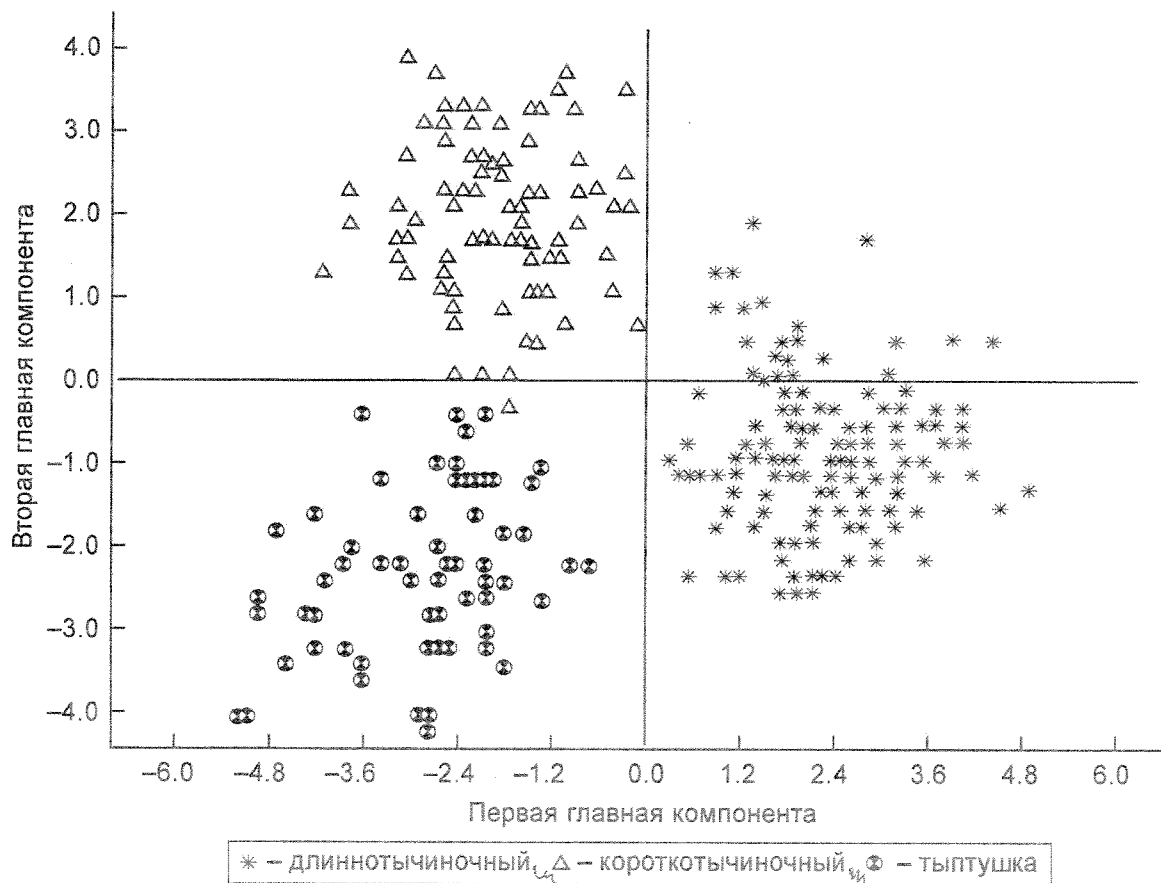


График первых двух главных компонент массовых гольцов оз. Хантайского в пространстве 25 пластических признаков

цов значительно отличается от формы у остальных гольцов [13]. Как показывают наши наблюдения, характер подобной дифференциации сохраняется и на всем протяжении акватории озера. Длина наибольшей тычинки относительно длины жаберной дуги у короткотычиночных гольцов составила 7.34 %, что в два раза меньше, чем у длиннотычиночных и тыптушек (табл. 2). По этому признаку явно выражен hiatus, а различия достигают подвидового уровня.

Из 37 сравниваемых признаков тела и головы длиннотычиночные отличаются от короткотычиночных по 30 (81.1 %); на самом высоком уровне значимости по 26 (70.3 %). От тыптушек длиннотычиночные отличаются по 28 (75.7 %); на самом высоком уровне значимости по 23 (62.2 %). По длине головы и диаметру глаза относительно длины по Смитту различия превышают подвидовой уровень ($CD \geq 1.28$).

Между тыптушками и короткотычиночными гольцами достоверные отличия были обнаружены по 26 (70.3 %) признакам, почти половина из них (48.7 %) были на самом высоком уровне значимости ($P \geq 0.001$). Здесь диаметр глаза тыптушек относительно длины по Смитту и головы достоверно выше уровня подвидового различия. Как видим, различия столь высоки, что в отдельных признаках достигают подвидового уровня, а результаты дискриминантно-

го анализа дают более чем убедительное представление о безусловной дивергенции рассматриваемых форм. В пространстве главных компонент гольцы образуют три практически не перекрываемых облака (рисунок).

Характерная особенность сравнения подобных выборок при анализе симпатричных гольцов, что нами наблюдалось и в других водоемах Таймыра, — это очень большой процент достоверно отличающихся признаков (обычно более 70–80 %), хотя уровня подвидового различия обычно достигают лишь некоторые из них.

Проведенные исследования дают основание считать, что обитающие в оз. Хантайском гольцы представляют собой изолированные самостоятельно функционирующие популяционные системы. Они отличаются по остеологическим признакам, причем отличия тыптушек здесь наиболее выражены [13]. Анализ доминирующих видов паразитов также дал убедительную дифференциацию и по этим признакам [14]. Они отличаются по большому числу морфологических признаков, некоторые из них превышают уровень подвидового различия. Непосредственно массовые формы гольцов Хантайского озера сами неоднородны [11]. Относительно проста структура тыптушек. Короткотычиночные (особенно) и длиннотычиночные гольцы здесь представлены тем, что,

Таблица 2

Пластические признаки массовых гольцов Хантайского озера (р-н устья Кутарамакана)

Признак	Длиннотычиночные 80 экз.		Короткотычиночные 52 экз.		Тыпгушка 45 экз.		Различие					
	1		2		3		1-2		1-3		2-3	
	\bar{x}	$\pm m$	\bar{x}	$\pm m$	\bar{x}	$\pm m$	<i>t</i>	<i>CD</i>	<i>t</i>	<i>CD</i>	<i>t</i>	<i>CD</i>
<i>Sm, mm</i>	389.50	3.87	386.30	5.67	334.70	5.41	—		8.23		6.58	
<i>В % от длины по Смитту</i>												
<i>aO</i>	5.33	0.06	6.11	0.07	5.47	0.05	8.32	0.75	—	—	7.44	0.76
<i>O</i>	3.33	0.02	3.39	0.03	4.29	0.07	—	—	13.00	1.48	11.80	1.32
<i>pO</i>	11.15	0.06	12.59	0.09	12.43	0.08	13.40	1.23	12.90	1.17	—	—
<i>bC</i>	8.45	0.06	8.92	0.07	9.30	0.07	5.25	—	9.51	0.89	3.84	—
<i>Ch₁</i>	8.63	0.05	9.52	0.08	9.35	0.07	9.41	0.89	8.35	0.77	—	—
<i>Ch₂</i>	11.41	0.07	12.66	0.09	12.78	0.09	11.30	1.01	12.40	1.15	—	—
<i>C</i>	20.46	0.11	22.28	0.10	23.06	0.15	12.50	1.08	14.20	1.33	4.33	—
<i>CC</i>	74.78	0.14	72.46	0.19	72.08	0.19	9.79	0.87	11.40	1.05	—	—
<i>H</i>	17.29	0.16	18.96	0.21	17.80	0.23	6.36	0.58	—	—	3.72	—
<i>h</i>	6.62	0.04	6.36	0.05	6.56	0.06	3.90	—	—	—	2.56	—
<i>B</i>	9.38	0.08	9.75	0.08	9.05	0.13	3.19	—	2.13	—	4.59	—
<i>pA</i>	17.39	0.10	17.12	0.11	16.23	0.14	—	—	6.83	0.64	5.00	0.52
<i>aA</i>	68.55	0.15	69.40	0.17	68.62	0.18	3.72	—	—	—	3.15	—
<i>aV</i>	49.44	0.16	51.58	0.20	50.84	0.17	8.40	0.75	6.04	0.54	2.82	—
<i>aD</i>	43.63	0.11	45.23	0.16	45.23	0.15	8.21	0.74	8.56	0.79	—	—
<i>aP</i>	20.11	0.14	22.08	0.12	21.56	0.15	10.80	0.93	7.15	0.64	2.71	—
<i>DC</i>	50.89	0.16	49.18	0.19	49.13	0.19	6.92	0.61	7.13	0.66	—	—
<i>VC</i>	45.94	0.16	43.93	0.16	43.97	0.17	8.81	0.77	8.38	0.77	—	—
<i>AC</i>	26.37	0.13	25.63	0.14	25.68	0.18	3.87	—	3.11	—	—	—
<i>PA</i>	49.59	0.15	48.76	0.18	48.09	0.28	3.50	—	4.69	—	2.01	—
<i>PV</i>	30.05	0.13	30.58	0.18	29.58	0.22	2.38	—	—	—	3.52	—
<i>VA</i>	20.22	0.12	18.71	0.12	18.82	0.15	8.93	0.80	7.30	0.67	—	—
<i>pD</i>	40.40	0.15	38.93	0.14	37.99	0.19	7.21	0.63	10.00	0.93	3.98	—
<i>ID</i>	9.92	0.06	9.92	0.09	10.37	0.09	—	—	4.11	—	3.54	—
<i>hD</i>	11.52	0.13	11.60	0.08	12.24	0.17	—	—	3.39	—	3.41	—
<i>IA</i>	7.97	0.06	7.99	0.07	8.21	0.09	—	—	2.23	—	—	—
<i>hA</i>	10.19	0.11	9.99	0.09	10.44	0.13	—	—	—	—	2.85	—
<i>IP</i>	15.72	0.14	14.22	0.12	16.86	0.21	8.00	0.70	4.49	—	10.90	1.17
<i>IV</i>	12.37	0.12	11.07	0.09	12.95	0.17	8.73	0.76	2.78	—	9.77	1.06
<i>В % от длины головы</i>												
<i>aO</i>	26.02	0.26	27.27	0.28	23.71	0.18	3.31	—	7.38	0.67	10.70	1.12
<i>O</i>	16.29	0.14	15.23	0.14	18.60	0.22	5.38	—	8.90	0.87	12.90	1.38
<i>pO</i>	54.34	0.22	56.54	0.25	53.80	0.18	6.62	0.58	—	—	8.89	0.90
<i>bC</i>	41.19	0.28	39.99	0.31	40.25	0.40	2.84	—	—	—	—	—
<i>Ch₁</i>	42.14	0.22	42.77	0.32	40.39	0.25	—	—	5.30	—	5.86	0.60
<i>Ch₂</i>	55.67	0.30	56.83	0.37	55.30	0.34	2.42	—	—	—	3.04	—
<i>io</i>	28.66	0.15	26.78	0.20	25.23	0.24	7.55	0.67	12.20	1.18	4.96	0.51
<i>htx</i>	7.76	0.09	7.04	0.11	7.38	0.12	5.12	—	2.57	—	2.09	—
<i>В % от длины первой жаберной дуги</i>												
<i>Дл. тыч.</i>	14.80	0.19	7.34	0.32	14.57	0.21	20.10	2.86	—	—	18.80	2.77
(lim; n)	12.2–17.6	42	5.1–9.8	19	12.0–16.7	33						

по нашему мнению, и можно считать экотипами (по [5]). Число их довольно большое, они встречаются и в акватории озера, и в отдельных его притоках, где представлены субизолятами с несколько изменившимися морфологическими характеристиками. Кроме того, в некоторых притоках были найдены речные гольцы особенно резко отличных, в том числе и от массовых хантайских гольцов. Как показали наши наблюдения, структура гольцовой фауны таких крупных придаточных озер гидросистемы, как Кутарамакан и Хаканча не адекватны таковой Хантайского озера. Однако эти вопросы требуют специального обсуждения.

Как нам представляется, сложившаяся фауна гольцов оз. Хантайского есть результат, по крайней мере, трехкратной инвазии в этом водоеме. Тыптушка имеет много сходных черт с глубоководными гольцами оз. Лама и таймырским гольцом – *S. taimyricus* из Таймырского озера. Подобные же гольцы обитают в оз. Собачьем.

По нашим данным, экологическая структура гольцов из оз. Хантайского имеет много сходных черт с

таковой озер Лама и Кета (Норильские озера), но фауна хантайских гольцов несомненно богаче и содержит совершенно уникальные элементы, характерные только для этого водоема. Поэтому в качестве первоочередного возникает вопрос о ее особой охране, а возможно, и заповедовании с созданием ихтиологического заказника. Предварительные результаты позволяют уже сейчас считать гольцов оз. Хантайского, учитывая многообразие их форм, хорошими модельными объектами для изучения уровней и путей экологической дивергенции среди представителей этого сложного в таксономическом отношении рода рыб, да и вообще лососевидных рыб в целом в водоемах Субарктики. Этот вопрос требует специального более углубленного анализа. Именно гольцовая фауна в первую очередь делает уникальным состав рыбной части сообщества Хантайского озера. Из известных случаев симпатричного обитания гольцов, как в России, так и в других регионах Субарктики, хантайские представляют собой самую уникальную по своему разнообразию форм и видов группировку, не имеющую аналогов.

Литература

1. Подлесный А.В., Лобовикова А.А. Палья (*Salvelinus*) Таймырского озера // Тр. Иркут. ун-та. 1953. Т. 7. Вып. 1–2.
2. Савваитова К.А., Смольянов И.И. Гольц Хантайского озера // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 2.
3. Савваитова К.А. и др. Глубоководный гольц (*Salvelinus*, *Salmonidae*, *Salmoniformes*) Норильских озер // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 6.
4. Савваитова К.А. и др. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (сем. *Salmonidae*) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 2.
5. Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М., 1989.
6. Павлов С.Д. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. Вып. 4.
7. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Груздева М.А. и др. Разнообразие рыб Таймыра. М., 1999.
8. Берг Л.С. Рыбы бассейна р. Хатанги // Мат-лы Комис. АН СССР по изуч. Якут. АССР. М.; Л., 1926. Вып. 2.
9. Логашев М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та полярн. землед., жив-ва и промысл. хоз-ва. Сер.: Промысл. хоз-во. 1940. Вып. 11.
10. Михин В.С. Таймырский озерный гольц // Памяти академика Л.С. Берга: Сб. работ по географии и биологии. М.; Л., 1955.
11. Романов В.И. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера // Вопр. географии Сибири. Томск, 1983. Вып. 14.
12. Романов В.И. Ихтиофауна // Природа Хантайской гидросистемы. Томск, 1988.
13. Романов В.И. Сравнительный анализ краниологических признаков симпатричных гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского // Эволюция жизни на Земле: Мат-лы II Междунар. симп. Томск, 12–15 нояб. 2001 г. Томск, 2001.
14. Лукьянцев В.В., Романов В.И., Еременко Н.А., Панкин В.В. Паразитофауна массовых форм гольцов (род *Salvelinus*) Хантайского озера // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999.
15. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966.
16. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990.
17. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.