

РГБ ОД

13 MAR 2000

На правах рукописи

САМУСЕНКО
Виталий Петрович

ЭКОЛОГИЯ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА
SALVELINUS ALPINUS (L.)
ВЫСОКОГОРНЫХ ВОДОЕМОВ СЕВЕРНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ.

03. 00. 16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск - 2000 г.

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных
Иркутского государственного университета.

Научный руководитель - кандидат биологических наук, доцент
Матвеев А.Н.

Научный консультант - кандидат биологических наук,
профессор Тугарина П.Я.

Официальные оппоненты - доктор биологических наук, с. н. с.
Смирнов В.В.
кандидат биологических наук, с. н. с.
Топорков И.Г.

Ведущее учреждение: Бурятский институт биологии СО РАН

Защита диссертации состоится "29" марта 2000 г. ^{14⁰⁰}
на заседании диссертационного совета Д 063.32.06
при Иркутском государственном университете по адресу:
г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, биолого-почвенный факультет ИГУ, Бай-
кальский музей им. проф. М.М. Кожова

Почтовый адрес: 664011, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5,
биолого - почвенный факультет ИГУ

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке
Иркутского государственного университета

Автореферат разослан "29" февраля 2000 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,

Е.С. Купчинская

Купчинская Е.С.

E 693.324.661.3, 0
= 082.5 (2p54, 7), 0

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

Актуальность проблемы. Являясь одной из наиболее полиморфных групп лососевых рыб, арктические гольцы рода *Salvelinus* представляют собой весьма интересный объект для изучения процессов формообразования и в последнее время активно изучаются специалистами с применением разнообразных методов (Саввантова, Волобуев, 1978; Викторовский, 1978; Саввантова, 1989, 1991; Глубоковский и др., 1993; Черешнев, Скопец, 1993; Ferguson, 1981; Hindar, Jonsson, 1982; Hindar et al., 1986; Behnke, 1984, 1989; Svedang, 1990; Klements et al., 1992; Reist et al., 1995). Группировка популяций арктического гольца *S. alpinus* в водоемах Северного Забайкалья, географически изолированная от остальной части ареала, может рассматриваться как один из центров разнообразия и активного формообразования гольцов, связанного с независимой эволюцией в системе изолятов - горных озер. В этих водоемах гольцы играют важную роль в структуре ихтиоценозов, будучи представлены разными экологическими формами.

Основные работы по изучению арктических гольцов в Забайкалье были направлены на изучение их морфологии, фенотипической изменчивости и некоторых аспектов биологии (Саввантова, 1989; Саввантова и др., 1977; Павлов и др., 1990, 1993; Алексеев и др., 1997; Алексеев, Пичугин, 1998). Выявленное в их ходе многообразие популяций и форм гольцов заставило обратить пристальное внимание на роль экологических факторов в их микроэволюции.

Резко возросшее отрицательное антропогенное влияние в связи со строительством и освоением зоны БАМ, прошедшей через центр ограниченного ареала, поставило большинство известных популяций на грань исчезновения и послужило причиной занесения гольцов Забайкалья в Красную книгу РСФСР (1983). В связи с этим возникла необходимость детального исследования экологии арктического гольца, особенно питания и трофических связей этого вида, обусловленных особенностями кормовой базы водоемов, а также его роли в экосистемах высокогорных озер Забайкалья для выработки мер охраны и восстановления численности.

Цель и задачи исследования. Целью работы явилось изучение особенностей экологии арктического гольца *Salvelinus alpinus* в реликтовых популяциях высокогорных водоемов Северного Забайкалья. В соответствии с целью были сформулированы основные задачи исследования:

1. Охарактеризовать структуру основных компонентов биоты горных озер Северного Забайкалья, населенных арктическим гольцом.

2. Установить границы распространения арктического гольца в водоемах исследуемого региона.

3. Определить структуру ихтиоценозов этих водоемов и выяснить роль в них арктического гольца.

4. Выявить качественные и количественные показатели питания разных экологических форм гольца, оценить роль трофических факторов в процессах формообразования у гольцов и выявить влияние этих факторов на особенности биологии вида в горных озерах Северного Забайкалья.

5. Охарактеризовать современное состояние популяций арктического гольца в Северном Забайкалье, выявить причины продолжающегося снижения его численности и предложить меры по его сохранению.

Научная новизна. Получены первые данные по биоразнообразию гидробионтов и структуре биот 12 ранее не изучавшихся озер Байкальской рифтовой зоны (БРЗ), населенных арктическим гольцом: видовому составу и сезонной динамике качественных и количественных показателей фито- и зоопланктона, зообентоса и рыб. Дополнены аналогичные данные для 9 ранее исследованных водоемов. Определено место гольцов в ихтиоценозах горных озер. Впервые детально изучены закономерности питания разных симметрических форм гольца в связи с особенностями их экологии, прослежена зависимость питания от состояния кормовой базы водоемов, проанализирован характер и напряженность пищевых связей между формами, а также пищевые взаимоотношения с другими видами в рыбном сообществе. Полученные данные по линейно-весовому росту, особенностям размножения и плодовитости интерпретируются с точки зрения влияния на эти характеристики экологических факторов. Проведен анализ изменений, произошедших в структуре ихтиоценозов горных озер под воздействием интензивного освоения зоны БАМ.

Практическое значение. Диссертационная работа является составной частью исследований, проводимых на кафедре зоологии позвоночных ИГУ в рамках программы РФФИ № 98-04-49428 "Исследование разнообразия и экологических механизмов формирования комплексов форм эндемичных и малоизученных рыб Байкала и водоемов Байкальского горного пояса", № 99-04-63057 "Организация и проведение экспедиционных сборов ихтиофауны и зообентоса в локальных очагах эндемизма в пределах северной части Байкальской рифтовой зоны" и ФЦП "Интеграция" № КО378 "Исследование биоразнообразия гидробионтов высокогорных водоемов Байкальской рифтовой зоны", № КО788 "Изучение филогенетики и внутривидовой дифференциации рыб водоемов Байкальской рифтовой зоны". В работе дана оценка современного состояния ценозов высокогорных озер, подвергшихся антропогенному воздействию в ходе строительства и освоения зоны влияния БАМ. Результаты исследований предоставлены в распоряжение региональных природоохранительных органов и могут использоваться при разработке мер охраны реликтовых популяций арктического гольца. Данные по структуре сообществ гидробионтов исследованных водоемов могут быть использованы при их рыбохозяйственной оценке. Результаты исследований используются при чтении курсов лекций "Частная ихтиология", "Общая ихтиология", "Региональная зоогеография" на биолого-почвенном факультете ИГУ.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на Всероссийском научно-практическом симпозиуме "Экология Байкала и Прибайкалья" (Иркутск, 1999); региональной конференции "Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе" (Чита, 1999); научных семинарах кафедры зоологии позвоночных.

Положение, выносимое на защиту. Арктический гольц, обитающий в условиях изоляции в горных озерах Северного Забайкалья с начала голоцена, и образовавший в них ряд экологических форм, является видом, способным наиболее полно осваивать различные биотопы этих водоемов и использовать их кормовую базу.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 4 работы, 3 находятся в печати.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 186 страницах текста, состоит из введения, 8 глав, выводов и приложений, содержит 13 рисунков, 14 таблиц. Список литературы содержит 25 названий, из них 48 иностранных. В приложениях содержится 6 таблиц, 8 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методика.

В ходе исследований экологии арктического гольца в 1995 - 1999 гг. были обследованы 34 озерных водоема, расположенных в северной части Байкальского горного пояса. Обитание этого вида было впервые установлено или подтверждено в 20 из них.

Сбор ихтиологического материала проводили в различных биотопах исследованных озер с применением разнообразнейших жаберных сетей. Всего по общепринятым в ихтиологии методикам (Чугуцова, 1939; Правдин, 1966; Рикер, 1983; Методические указания..., 1986) исследовано 2799 особей гольцов и около 3 тыс. экз. 14 видов рыб, обитающих совместно с ними. Материалы по биологии, а также первичные сборы по питанию гольцов из озер Б. Намаракит (сентябрь 1995 г.), Гольцовое (октябрь 1995 г.), Ирбо и Падоринское (июнь 1996 г.), Кирылга-4, Леша, Токко (июль 1997 г.) были любезно переданы нам С.С. Алексеевым.

Возраст определяли по отолитам и частично по срезам последних неветвистых лучей спинки э плавника. Приготовление срезов лучей проведено Э. М. Смирновой, шлифовка отолитов и определение возраста гольцов С.С. Алексеевым. Обработка питания рыб проводилась по количественно-весовой методике (Методическое пособие..., 1974). Изучено питание 1947 экз. гольцов и 1450 экз. других видов рыб. Для определения степени перекрытия пищевых ниш рассчитывался индекс Хорна (Horn, 1966):

$$CI = \frac{2 \sum x_i y_i}{\sum x_i^2 + \sum y_i^2}$$

где x_i - доля i -корма у вида x , y_i - доля i -корма у вида y .

В целях всестороннего изучения среды обитания гольцов проводилось описание ландшафтных, гидрографических и гидрологических особенностей водоемов, а также отбор проб фитопланктона, зоопланктона и зообентоса в различных участках озер. Всего собраны 61 пробы фитопланктона, 118 проб зоопланктона, 62 пробы бентоса, обработанные по общепринятым гидробиологическим методикам (Киселев, 1956; Жадин, 1960; Макарова, Пичкины, 1970; Винберг, 1971; Балушкина, Винберг, 1979; Кожова, Мельник, 1978; Руководство..., 1992).

Статистическая обработка и построение графических изображений выполнены с использованием программы Excel 98 для Windows.

Глава 2. История изучения арктического гольца в Северном Забайкалье.

В главе приведены сведения по истории исследований арктического гольца в водоемах Северного Забайкалья с момента его первоописания в оз. Фролиха (Georgi, 1775) до начала работ, непосредственное участие в которых принимал автор.

Глава 3. История происхождения и формирования современных озерных водоемов северной части Байкальской рифтовой зоны.

В главе изложены современные представления о происхождении и истории формирования озерных водоемов на территории ИРЗ. Возникновение рассматриваемых горных озер в четвертичном периоде связано с ледниковым моделированием рельефа и таянием ледников. Вероятнее всего, условия для заселения озер гольцами

создавались именно в течение последнего этапа оледенения, когда в крупнейших межгорных впадинах, остававшихся свободными ото льда, существовали обширные озерные водоемы или целые озерные районы, связанные речными водотоками. Окончательное формирование современной гидросети и постепенное устойчивое сокращение площади озер происходило в начале голоцена (12 - 1⁰ тыс. лет назад) в условиях потепления и снижения влажности климата.

Глава 4. Распространение арктического гольца.

Группа забайкальских популяций арктического гольца в широтном отношении сильно удалена к югу от остальных местообитаний. К середине 90-х годов было известно о существовании популяций гольца в 9 горных водосмах Байкальской рифтовой зоны: оз. Фролиха (бассейн Байкала); Орон, озеро в верховьях Даватчанды, Б. Намаракит и Лепридокан (бассейн Витима); М. и Б. Лепридо, Гольцовое, Даватчан (бассейн Чары). В 1996 г. было установлено его обитание в озерах Ирбо и Падоринское (бассейн Витима) (Алексеев, Пичугин, 1997). В 1996 - 1999 гг. специалистами ИБР РАН и ИГУ были обследованы более 30 высокогорных водоемов в пределах Байкало-Станового нагорья. Обитание гольца установлено в озерах Номама, Огнесто-1, 3, Кудушикт (бассейн р. Чап); Соли (бассейн Л. Мамы); Крестаки-1 (бассейн Орона-Витима); Кирылта-3, 4 и Токко (бассейн Чары-Олекмы); Леша (бассейн Хани-Олекмы).

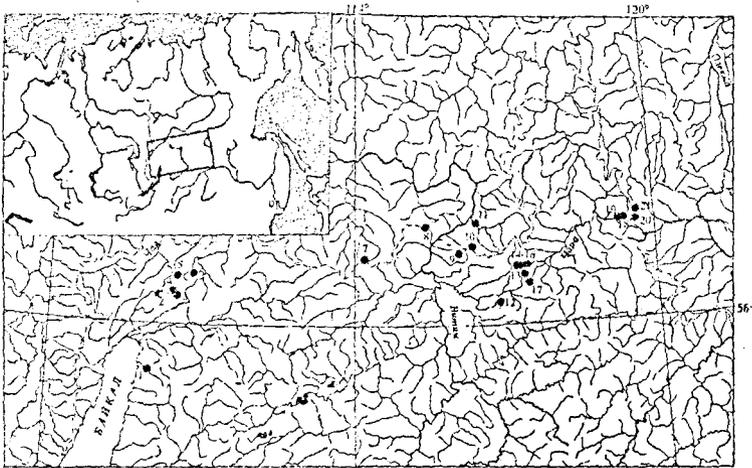


Рис. 1. Карта - схема области распространения арктического гольца *Salvelinus alpinus* в Северном Забайкалье. Цифрами обозначены следующие озера: 1 - Фролиха, 2 - Номама, 3 - Огнесто-1, 4 - Огнесто-3, 5 - Кудушикт, 6 - Соли, 7 - Ирбо, 8 - Падоринское, 9 - Даватчанда, 10 - Крестаки-1, 11 - Орон, 12 - Б. Намаракит, 13 - Лепридокан, 14 - М. Лепридо, 15 - Б. Лепридо, 16 - Гольцовое, 17 - Даватчан, 18 - Кирылта-3, 19 - Кирылта-4, 20 - Леша, 21 - Токко.

На конец 1999 г. достоверно установлено обитание гольца в 21 горном озере Забайкалья. На основании собранных опросных данных можно утверждать об обитании арктического гольца в ряде других озер севера и северо-востока БРЗ. За исключением оз. Фролиха, относящегося к бассейну Байкала, все остальные исследованные озера, населенные гольцом, принадлежат к бассейну Лены. Достоверно установленные границы области распространения забайкальских гольцов в дельтовом направлении находятся между 110° (оз. Фролиха) и 115°41' в. д. (оз. Токко), а в широтном - между 55°31' (оз. Фролиха) и 57°1' с. ш. (оз. Токко). Площадь ареала составляет около 75 тыс. км², располагаясь на административных территориях Иркутской и Читинской областей и Республик Бурятия и Саха-Якутия (Рис. 1).

Согласно гипотезе Е.А. Дорофеевой (1999), предковые формы гольцов стали расселяться из Берингии на запад в плиоцене - плейстоцене, тяготея в своем движении к арктическому побережью, а затем распространялись вглубь континента. Вполне вероятно, что в плейстоцене предковые речные или проходные формы гольцов могли весьма широко распространиться в реках и приледниковых водоемах Восточной Сибири, однако пережить изменения среды обитания, связанные с планетарными колебаниями климата вплоть до голоценового потепления, они смогли лишь в холодных горных озерах БРЗ.

Очевидно, условия изоляции стали формировать и в позднеледниковое и послеледниковое время в начале голоцена, когда в условиях существования сформировавшейся гидросети, близкой к современной, и продолжающегося вреза рек (что затрудняло или закрывало доступ к озерам в их верховьях) началось масштабное понижение уровней плейстоценовых озер. Таким образом, время существования забайкальских популяций арктического гольца в изолированном состоянии можно определить в пределах от 10 тыс. лет или менее.

Пути распространения гольцов, имевших своими предками проходные формы, связаны с историей развития речной гидросети. В свете новых данных по распространению и морфологии забайкальских гольцов наиболее вероятной выглядит гипотеза проникновения через бассейн Лены.

Глава 5. Горные озера северной части Байкальской рифтовой зоны как среда обитания арктического гольца.

5.1. Физико - географическая характеристика. В разделе изложены сведения об особенностях климата региона, географическом положении исследованных озер, их лимнических характеристиках, особенностях их гидрологического режима.

5.2. Характеристика основных компонентов биоты горных озер.

5.2.1. Фитопланктон. В исследованных озерах отмечено свыше 70 таксонов планктонных водорослей рангом ниже рода. Основу разнообразия альгоценозов составляют виды - космополиты. Пик биомассы отмечается в раннелетний период сразу же после распада льда. В наиболее продуктивных озерах биомасса достигает 244 - 281 мг/м³, а в более высоко расположенных озерах не превышает 100 - 130 мг/м³. Максимум летнего развития приходится на конец августа - сентябрь, и в наиболее поздние сроки отмечается в самых высоко расположенных озерах.

5.2.2. Зоопланктон. Видовой состав зоопланктона исследованных озер насчитывает 54 вида, в числе которых Rotifera - 22, Calanoida - 6, Cyclopoida - 8, Cladocera - 18 видов. Видовое разнообразие наиболее велико в низкорасположенных озерах с выраженной литоралью (24-28 видов) и снижается до 7 - 8 видов в высоко располо-

женных озерах. Для всех озер характерен общий состав доминирующих форм с преобладанием одного - трех видов (*Cyclops scutifer wiggensis*, *Acanthodiatomus tibetanus*, *Bosmina longispina*). Сезонная смена видов выражена слабо. Количественные показатели зоопланктона в озерах, расположенных ниже 1000 м н.у.м., достигают максимума в конце июля. В выше расположенных озерах пик численности и биомассы сдвинут на конец августа - начало сентября, что согласуется с сезонной динамикой их фитопланктона. Наибольшая биомасса отмечается в оз. Фролиха (550 мг/м^3) и Ленриндокан (385 мг/м^3). В других озерах биомасса не превышает $150 - 180 \text{ мг/м}^3$.

5.2.3. Зообентос. В составе зообентоса выявлено свыше 100 таксонов рангом ниже рода. Наибольшее видовое разнообразие характерно для амфибиотических насекомых, среди которых преобладают хирономиды (43 вида) и ручейники (24 вида). Количественные показатели зообентоса невысоки и не превышают в среднем $2,5 - 5,0 \text{ г/м}^2$. Наибольшей биомассой характеризуется литоральная зона (до 10 г/м^2). Глубоководная зона озер характеризуется доминированием в составе зообентоса олигохет, хирономид и моллюсков и низкими показателями биомассы ($0,1 - 0,5 \text{ г/м}^2$).

5.2.4. Ихтиофауна. В состав рыбной части озерных сообществ входят 5 видов сем. Salmonidae, 1 вид сем. Esocidae, 5 видов сем. Cyprinidae, 1 вид сем. Balitoridae, 1 вид сем. Cobitidae, 1 вид сем. Gadidae, 1 вид сем. Percidae, 3 вида сем. Cottidae. Наиболее сложная структура ихтиоценозов (12-18 видов) характерна для крупных озер (Б. Ленриндо, Фролиха), где представлены все характерные для бореальных водоемов фаунистические комплексы. Многочисленная группа озер средних размеров населена 4-8 видами рыб при доминировании видов бореально-предгорного комплекса. Для средних и мелких каровых и моренных озер характерны маловидовые рыбные сообщества (2-4 вида), иногда они населены исключительно арктическим голцом (оз. Кудшкит, Крестаки-1, Гольцовое). В двухвидовых сообществах сопутствующими арктическому голцу видами являются хариус *Thymallus arcticus*, либо обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus*; в трехвидовых к ним присоединяются пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus* и сибирский голец *Barbatula toni*, в четырехвидовых - налима *Lota lota*; в пятивидовых ихтиоценозах появляется ленок *Brachymystax lenok*. Различные формы гольца освоили основные биотопы большинства озер и занимают доминирующее положение в структуре ихтиоценозов, которое утрачивается в водоемах, подверженных интенсивному антропогенному воздействию.

Глава 6. Основные черты биологии арктического гольца.

6.1. О симпатрических формах арктического гольца из озер Северного Забайкалья. В большинстве исследованных забайкальских популяций установлено существование двух или трех симпатрических форм (Саввантова и др., 1981; Алексеев и др., 1997; Алексеев, Пичугин, 1997, 1998; Alekseyev et al., 1999; Алексеев и др., в печати): крупной, мелкой и карликовой.

Формы разделяли на основании распределения зрелых особей по длине тела. К карликовой форме отнесены рыбы с модальной длиной (по Смитту) менее 20 см, к мелкой - с модальной длиной 20-33 см, граница между ними в тех озерах, где они существуют, проведена по длине 21-24 см. Граница между мелкой и крупной формами проведена по длине 30-37 см. Принятые размерные границы между формами несколько варьируют между озерами в связи с различиями в размерах одноименных форм из разных озер. Эти различия и перекрывание размеров трех форм при рассмот-

решии всех озер делают такое деление в определенной степени условным, однако в целом оно отражает размерную структуру популяции гольца Забайкалья.

Крупная форма населяет или населяла до истребления абсолютное большинство (18) исследованных озер, в части из них встречается единично. Гольцов этой формы мы не обнаружили в оз. Лена, Гольцовое, Лепридо и Б. Намаразит. Столь же широко распространенная мелкая форма обнаружена в 15 озерах. Не найдены мелкие гольцы в оз. Фролика, Огнеило-3 и Кирылта-3; в оз. Кирылта-4 гольца, формально относимые нами к мелким, близки по размерам к карликам из оз. Кирылта-3. Арктические гольцы карликовой формы обитают в воельных озерах: Кудушикт, Крестакки-1, Б. Намаразит, Лепридо, Гольцовое, Даватчал, Кирылта-3, Токко. Во всех популяциях карлики обитают или обитали совместно с другими формами, при этом в шести озерах - с крупной и мелкой одновременно.

Результаты многомерного анализа меристических признаков у забайкальских гольцов (Alekseyev et al., 1999; Алексеев и др., в печати) показывают, что таксономическая дистанция между симпатрическими формами меньше, чем между одноименными формами из разных озер, при этом симпатрические крупная и мелкая формы во всех случаях оказываются наиболее близкими, карликовая уклоняется от них сильнее, однако объединения аллопатрических группировок карликовой формы не наблюдается. Это позволяет сделать вывод о независимом происхождении форм в каждом из озер в результате симпатрического формообразования. Выявленное морфологическое разнообразие гольцов дает основания рассматривать Забайкалье как область активного формообразования и один из основных центров разнообразия гольцов.

В озерах, населенных тремя формами гольцов, вид обитает все стации водоема. Крупная и мелкая формы во всех случаях обитают совместно, чаще всего встречаясь в литорали и прилегающей к ней части глубинной зоны, где и нагуливаются. Карликовые гольцы в большинстве водоемов занимают глубоководные стации, где, вероятно, проводят большую часть года, перемещаясь к мелководьям лишь в период нереста, хотя в некоторых озерах эти миграции, видимо, имеют и ницеевой характер.

6.2. Возраст и рост. В ультраолиготрофных горных водоемах Забайкалья, характеризующихся слабой биотонической дифференциацией и бедной кормовой базой, создается предпосылка не только для возникновения внутривидовых симпатрических форм, различающихся по темпу роста и возрасту созревания, но и для формирования различий в особенностях роста между аллопатрическими популяциями.

Для гольцов крупной формы характерен наиболее высокий темп линейного и весового роста, обусловленный тем, что эти рыбы питаются наиболее энергетически ценной рыбной пищей. Среди исследованных гольцов крупной формы в забайкальских популяциях наиболее высокий темп роста отмечается у рыб из больших и глубоких озер, характеризующихся присутствием в ихтиоценозах вида с высокой численностью: восточно-сибирского сига. Именно этот высококалорийный вид являлся основной жертвой крупного гольца в оз. Б. и М. Лепридо и Орон. Максимальные линейные размеры и масса гольца в первом из них достигали 690 – 710 мм и 4200 г. в возрасте 15 лет (Пронин, 1967), а во втором - 560 мм и 1830 г в возрасте 11 лет (Калашников, 1978). Крупные гольцы забайкальских озер из наших выборок имеют возраст 8 - 18 лет, наиболее часто встречаются 11 - 14-летние особи. Максимальный и близкий к нему возраст отмечен у рыб из наиболее благополучных популяций озера Кудушикт и Крестакки. В подавляющем большинстве озер, популяции которых были подвержены или подвергаются в настоящее время интенсивному вылову, наибольший

возраст ограничен 11 - 13 годами. Самый крупный экземпляр пойман в оз. Крестаки (длина по Смиггу 577 мм, масса 1910 г). Темп роста в исследованных озерах в основном сходен: к 10 годам линейные размеры рыб составляют в среднем 340 - 360 мм, масса - 460 - 480 г; а к 15 годам - 470 - 510 мм и 940 - 1260 г. Результаты сравнения характеристик роста крупных гольцов из Забайкалья и других частей ареала дают основания полагать, что основным лимитирующим фактором роста рыб этой формы выступает, вероятно, наличие, доступность и энергетическая ценность рыбной пищи.

Максимальная длина и масса зрелых мелких гольцов изменяется от 370 мм и 430 г в оз. Крестаки-1 до 240 мм и 120 г в оз. Кирялта-4. Высокий темп роста у этой формы гольца отмечается до наступления половой зрелости, затем рост замедляется или практически останавливается, но в части популяций продолжается в течение всей жизни. Ежегодные приросты длины составляют в среднем от 10 до 28 мм (в среднем для всех выборки 16,6 мм), а массы - от 16 до 41,4 г. (в среднем для всех выборки 25,4 г). Максимальные приросты длины и массы отмечены для рыб из оз. Кудушкит, Номама и Даватчай, а минимальные - для гольцов оз. Кирялта-4 и Леша. Максимальный возраст, отмеченный у рыб этой формы, составляет 16 лет. Поскольку наиболее старые особи (13 - 16 лет) отмечены в тех водоемах, где численность мелкой формы сразу значительно высока, можно выдвинуть предположение о том, что здесь, как и в ситуации с крупными гольцами, основным фактором, определяющим темпы роста, является трофический: высокая конкуренция за пищу определяет существование определенного числа медленно растущих старшевозрастных особей. В другой части озер максимальный возраст достигает 9 - 11 лет. Численно во всех исследованных озерах преобладают особи 7 - 8-летнего возраста.

Карликовая форма, как правило, занимает в водоемах Забайкалья биотопы, характеризующиеся наименьшими продукционными возможностями, что обуславливает низкую обеспеченность рыб пищей и минимальные темпы роста. Максимальная длина и масса изменяются от 183 мм и 52 г в оз. Леприндо до 238 мм и 130 г в оз. Б. Намаракит. Выраженный рост характерен для первых лет жизни. Так в оз. Гольцовое с 2 до 5 лет прирост длины составляет 12 - 21 мм, а массы - 7 - 17 г (Алексеев и др., в печати). Приросты длины составляют в разных озерах в среднем от 4 до 9 мм (в среднем для всех выборки 6,7 мм), а массы - от 3,3 до 6 г. (в среднем для всех выборки 4,9 г). В озерах Кудушкит, Крестаки, Б. Намаракит и Токко рост рыб прекращается после наступления половой зрелости (6 - 8 лет). В озерах Б. Леприндо, Гольцовое и Даватчай рост продолжается более низкими темпами до 10 - 11-летнего возраста, что, вероятно, связано с более высокими показателями кормовой базы. В трех последних водоемах, а также оз. Токко карликовые гольцы достигают наибольшего возраста (13 - 14 лет) среди исследованных нами выборок. Исключением для карликов из забайкальских популяций являются гольцы из оз. Б. Намаракит, достигающие возраста 23 года (Алексеев и др., 1997). Во всех водоемах в уловах преобладали рыбы в возрасте 6 - 9 лет, а особи старших возрастных групп встречались единично.

6.3. Размножение. Созревание, сроки нереста и его длительность довольно заметно варьируют у забайкальских гольцов разных форм. Стратегия размножения, характерная для озерно - речной формы, свойственна рыбам из оз. Фролиха (Саввангова и др., 1977), и, возможно, из оз. Орон (Томилев, 1954). Созревание крупных гольцов в оз. Фролиха наступает в 6 - 7 лет, нерест происходит в течение сентября в притоках озера (Саввангова и др., 1977).

В прочих исследованных популяциях гольцы всех форм размножаются непосредственно в озерах. Гольцы крупной формы нерестятся в осенний и раннезимний период на каменистых, часто заиленных, грунтах с различным размером частиц на относительно небольших глубинах (до 10 м) (Павлов и др., 1993; Алексеев и др., в печати; наши наблюдения). Для них характерен ежегодный нерест, яркий брачный наряд и позднее время наступления половой зрелости (8 - 13 лет). Особенности размножения наиболее многочисленной мелкой формы гольца во многом сходны с таковыми у крупной формы. Возраст созревания мелких гольцов колеблется от 5 до 10 лет. В большей части забайкальских популяций крупные и мелкие гольцы нерестятся осенью и в первой половине зимы.

Наибольшим разнообразием особенностей размножения отличается карликовая форма. Для карликов характерен нерест на больших глубинах на свале литорали: в оз. Б. Леприндо - 15-20 м, в оз. Даватчан - 15-25 м (Алексеев, Пичугин, 1998; наши данные). Глубоководные карлики оз. Б. Намаракит, вероятно, нерестятся на нескольких меньших глубинах (Алексеев и др., 1997). В то же время в оз. Кудушкин и Токко готовые к нересту карлики концентрировались на глубинах до 3-5 м., где, видимо, и происходил их нерест. Созревают карликовые гольцы в возрасте 4 - 6 лет. Сроки нереста гольцов карликовой формы приходятся на летние и осенние месяцы. Летненерестующие карлики из оз. Даватчан и Токко характеризуются растянутыми сроками нереста (июнь - август). У карликовых гольцов оз. Б. Леприндо, Гольдовое, Б. Намаракит и, вероятно, оз. Кудушкин нерест протекает осенью в сжатые сроки.

Насколько позволяют судить собранные данные, гольцы всех форм не строят гнезд, разбрасывая икру по субстрату. Наибольшую индивидуальную абсолютную плодовитость (ИАП) среди гольцов Забайкалья имеют рыбы крупной формы (в среднем 536-2935 икринок), диаметр икринок составляет 4,4-5,2 мм (Пронин, 1967; Саввантова и др. 1977). Средняя абсолютная индивидуальная плодовитость мелких гольцов из разных озер колеблется от 373 до 588 икринок, а диаметр икры от 3,0 до 5,5 мм. Самая низкая плодовитость отмечается у карликовых гольцов (в среднем 95 - 148 икринок), диаметр их икры также несколько меньше, чем у других форм (2,7 - 5,0 мм). Для карликов отмечается четко выраженная обратная зависимость между значением ИАП и диаметром икры. Вероятно, диаметр икринок лимитируется ограниченным объемом брюшной полости карликовых самок.

Таким образом, для арктического гольца, обитающего в исследованных горных озерах Забайкалья, характерно образование двух или трех форм (крупной, мелкой и карликовой), занимающих различные экологические ниши и различающихся по размеру - весовым показателям, особенностям роста, срокам полового созревания, плодовитости и стратегии размножения.

Глава 7. Питание и пищевые взаимоотношения арктического гольца в горных водоемах Северного Забайкалья.

По типу питания арктический гольец является эврифагом, пищевой спектр его весьма широк и включает практически все группы подных беспозвоночных, рыб, а также членистоногих, попадающих на водную поверхность. Число таксонов до рода, входящих в перечень кормовых объектов арктического гольца, достигает 70.

7.1. Питание арктического гольца крупной формы. Изучено питание крупных гольцов из 15 популяций. По характеру пищевой специализации гольцы крупной формы являются хищниками - эврифагами. Видовой состав их жертв отражает струк-

туру ихтиоценозов конкретных водоемов. Предпочитаемыми жертвами становятся самые многочисленныи и доступные виды рыб, в "одновидовых" сообществах и озерах с малой численностью видов - жертв имеет место потребление особей своего вида. Линейные размеры жертв составляют от 6,6 до 57,5% длины тела хищника.

В оз. Кудушкит и Крестаки-1, ихтиоценозы которых представлены исключительно гольцами трех форм, жертвами крупных гольцов являются особи карликовой и мелкой формы. Здесь зарегистрированы наибольшие абсолютные (120-310 мм) и относительные (25,7-57,5% длины тела хищника) размеры жертв. Доля рыбы в питании достигает 84 - 96% веса пищевого комка. В оз. Токко, где второй сочлен ихтиоценоза - обыкновенный гольцан - весьма малочислен, крупные гольцы также охотятся преимущественно за карликовыми или мезодонд мелкими (максимальная длина 95 мм, средний относительный размер жертв 24,6% длины тела хищника). Летом рыба составляла 89 - 99% веса пищевого комка.

В многовидовых ихтиоценозах питание крупной формы основывается на потреблении наиболее многочисленных и доступных в каждой конкретной ситуации видов рыб: в оз. Огнендо-3 и Кирылта-4 это обыкновенный гольцан (значение по массе 96 - 100%); в оз. Даватчанда - пестроногий подкаменщик (90,5%); в оз. Кирылта-3 - карликовая форма гольца (55%) и пестроногий подкаменщик (45%); в оз. Даватчан - пестроногий подкаменщик и обыкновенный гольцан; в оз. Фролика - песчаная широколобка (92%); в оз. Падоринское - харуц (64%) и мелкая форма гольца (36%). Количество и размеры жертв, потребляемых гольцом крупной формы, представлены в таблице 1.

Таблица 1.

Размерная характеристика рыб - жертв арктического гольца крупной формы.

Вид жертвы	Число жертв в одном желудке	Линейные размеры жертв, мм	Размеры относительно длины тела хищника, %
<i>S. alpinus</i>	1 - 4 (2)	70 - 310 (122,69)	24,6 - 57,5 (32,4)
<i>Th. arcticus</i>	1-2	80 - 120 (101)	23,4 - 35,1 (29,2)
<i>Ph. phoxinus</i>	1 - 16 (3,6)	58 - 81 (61,43)	16,5 - 25,7 (16,1)
<i>B. toni</i>	1	120	43,63
<i>C. poecilopus</i>	1 - 4 (2,7)	58 - 99 (77,63)	16,7 - 26,5 (20,3)
<i>P. kessleri</i>	1 - 6 (2,7)	25 - 90 (62,5)	6 - 23,8 (15,9)

При появлении многочисленных и гораздо более доступных, чем рыба, сезонных кормовых объектов (куколки и имаго хирономид, субимаго и имаго ручейников и имаго веснянок), крупные гольцы могут включать их в свой рацион. В оз. Ирбо крупные гольцы в июне практически полностью переходят на потребление имаго крупных ручейников (97% массы пищи). В оз. Фролика и Огнендо-3 в питании крупной формы обнаружен планктон (2,5 - 3% массы пищевого комка).

Таким образом, при выраженном хищном типе питания в рационе арктических гольцов крупной формы в зависимости от местных и сезонных особенностей пищевой базы могут присутствовать практически все группы кормовых организмов.

7.2. Питание арктического гольца мелкой формы. Нами изучено питание мелких гольцов из 14 озер Северного Забайкалья. По характеру пищевой специализации гольцы мелкой формы являются эврифагами, при этом в ряде популяций (оз. Ленриндокан, Даватчан, Б. Намаракит) доминирующей группой компонентов питания является зоопланктон. При преобладании летом в оз. Огнендо-1, Соли, Ирбо, Кирылта-4 в желудках рыб имаго и преимагинальных стадий амфиботических насекомых, боль-

шая частота встречаемости организмов зоопланктона дает основания утверждать, что они также являются основой осенне - зимнего питания в этих водоемах. В оз. Номама во все сезоны доминирующей группой кормовых организмов, вероятно, является бентос. В питании мелких гольцов из оз. Падоринское, Крестаки, Леша, Токко при преобладании в илоне-шеле имаго и преимагинальных стадий амфибиотических насекомых наблюдается достаточно высокая степень значимости бентоса (15-60% по массе), с преобладанием личинок хирономид. Во второй половине лета в оз. Леша и Токко общее значение бентоса в питании заметно падает, поскольку биомасса основных бентосных кормовых объектов - личинок двукрылых и жуков - к этому времени резко снижается. Возрастает доля постоянных бентосных кормовых объектов - моллюсков. Увеличивается также значение зоопланктона, поскольку его численность и биомасса в это время растет. Вероятно, подобная ситуация сохраняется в зимние месяцы.

В большинстве исследованных озер летнее питание мелких гольцов в значительной мере базируется на потреблении имаго и преимагинальных стадий амфибиотических насекомых. Куколки хирономид, основная часть которых потребляется в толще воды, встречаются в пище гольцов из 90% выборок. Длительное их присутствие в пищевом спектре объясняется, очевидно, различием в сроках выплода разных видов (Jorgensen, Klements, 1995), сменяющих друг друга. В отдельные периоды куколки хирономид составляют от 35 до 85% веса пищевого комка при средней встречаемости около 75%. Следует признать особую роль преимагинальных стадий и имаго амфибиотических насекомых в пищевых цепях горных водоемов из-за их массовости, довольно крупных размеров и доступности для потребления. Эта группа выступает одним из основных источников энергии, потребной для соматического роста и для формирования половых продуктов. В отдельных водоемах (оз. Огнедо-1, Соли, Крестаки-1) заметную долю в питании данной формы составляют и воздушноназемные насекомые, принадлежащие к 34 семействам. Максимальная их роль в питании гольца наблюдается в период наибольшей активности насекомых в июле.

Рыба обнаруживается в питании мелких гольцов из всех исследованных озер. Видовой состав жертв практически идентичен таковому у крупных гольцов. Наиболее часто в желудках встречаются три вида: обыкновенный гольян, пестроногий подкаменщик, а также экземпляры собственного вида. Встречаемость рыбы в питании мелких гольцов летом и в начале осени составляет 1,61 - 35,71%, а значение по массе - 0,56 - 53,74%. Таким образом, ихтиофагия гораздо менее характерна для рыб этой формы по сравнению с крупными гольцами (частота встречаемости рыбы в питании последних 32,56 - 100%, доля по массе 0,41 - 100%). Чаще всего рыбные компоненты встречаются в желудках наиболее крупных особей, относящихся к старшим возрастным группам. Весьма характерна подобная тенденция для популяций, в которых присутствует крупная форма: верхний предел оценок возраста рыб - хищников мелкой формы обычно хорошо совпадает с нижней возрастной границей крупных гольцов (оз. Номама, Кудушкит, Ирбо, Падоринское, Даватчанда, Токко).

Таким образом, поскольку эврифагия наиболее ярко выражена именно у мелких гольцов, характер их питания в наибольшей мере зависит от характеристик и сезонной динамики кормовой базы конкретных водоемов, а также численности воздушноназемных насекомых. Навысшая интенсивность питания наблюдается в летние месяцы, при этом потребляется самый широкий спектр кормов.

2.3. Питание арктического гольца карликовой формы. Изучено питание карликовых гольцов из восьми популяций, среди которых выделяются популяции с пре-

имущественно планктонным, либо бентосным типом питания. В большинстве озер в весенне-летний период, при наиболее высокой обеспеченности пищей, отмечается изменение трофического статуса карликовых гольцов. Рыбы, обитающие в средних и мелких водоемах (Кудушкит, Крестаки-1, Гольцовое, Кирылята-3, Токко) переходят летом на питание наиболее многочисленными, крупными и доступными объектами — куколками, субимаго и имаго амфибиотических насекомых. Потребление воздушно-наземных насекомых для особей этой формы нехарактерно (исключение составляют лишь рыбы из популяции небольшого оз. Гольцовое, имеющей высокую плотность). В этот период наблюдается наибольшая интенсивность питания и наименьший процент пустых желудков. В оз. Даватчан карлики в течение всего лета потребляют планктон.

В осенние месяцы восстанавливается доминирующее значение зоопланктона в пище карликов оз. Гольцовое, а также, вероятнее всего, Кудушкит и Кирылята-3, в то время как рыбы в оз. Даватчан и, очевидно, Крестаки-1 и Токко возвращаются к преимущественному потреблению бентосных организмов. В большинстве водоемов причинами обратного осеннего сдвига в питании является исчезновение летних сезонных компонентов из состава кормовой базы и снижение биомассы зоопланктона. Упомянутые сезонные изменения не выражены в питании карликов оз. Б. Лепридо и, вероятнее всего, оз. Б. Намаракит. Очевидно, во все сезоны года оно основывается на потреблении зоопланктона. В наименее кормных или перенаселенных водоемах карликовые гольцы используют любые доступные по размеру пищевые объекты, о чем свидетельствует наличие в желудках отдельных особей рыбной ивфиты, нехарактерной для питания этой формы.

Как и у гольцов мелкой формы, в питании карликовых гольцов отражаются основные сезонные изменения в видовом составе и численности гидробионтов, которые являются наиболее важными и массовыми пищевыми компонентами.

7.4. Пищевые взаимоотношения. Пищевые взаимоотношения гольца и других видов рыб в разных озерах неоднозначны и зависят от лимнических характеристик и особенностей развития планктона, бентоса и структуры ихтиоценозов. Большинство видов рыб, обитающих совместно с арктическими гольцами, по типу питания также являются хищниками — эврифагами, потребляющими бентосные организмы и рыбу, или бентофагами (сезонная планктофагия отмечена лишь у сига оз. Б. Лепридо).

Считается, что наиболее напряженные пищевые отношения возникают между рыбами из разных фаунистических комплексов, занимающих одну нишу (Школьниковский, 1980, 1986). Однако полученные нами данные свидетельствуют о том, что в сообществах рыб горных олиготрофных водоемов Забайкалья данная закономерность действует не всегда. При определенной общности стадий обитания и схожести пищевых ниш у арктического гольца и видов из состава бореальных фаунистических комплексов, обитающих в литорали, конкурентные отношения избегаются или их острота сглаживается за счет эвриотности гольца и расширения его пищевой ниши за счет потребления планктона, практически не используемого другими видами в большинстве озер. При этом полученная нами картина трофической структуры ихтиоценозов свидетельствует, что эврифагия в условиях изменчивой кормовой базы позволяет переходить с одного вида корма на другой и регулировать пищевые взаимоотношения.

Наибольшая степень сходства состава пищи наблюдается между гольцом и окунем в оз. Фролиха (коэффициент sL равен 0,98), поскольку питание обоих видов базируется на потреблении песчаной широколобки (84 - 92% массы пищевого комка),

охотятся за которой они преимущественно в одной и той же стадии - приустьевых пространствах притоков. Конкурентные отношения здесь сглаживаются вследствие того, что гольцы обитают и питаются на сравнительно больших глубинах, чем окунь.

Очень небольшое пищевое сходство ($s\lambda = 0,02 - 0,04$) также возникает между гольцом и ленком при потреблении рыбной пищи в озерах Соли. Номама, Леприндокан и Фролиха, при этом в двух первых оно связано с потреблением обоими видами обыкновенного гольяна, в оз. Леприндокан - пестроногого подкаменщика, а в оз. Фролиха видовой принадлежность жертв различна. В оз. Номама в июне оба вида интенсивно потребляют многочисленных личинок жуков - плавунцов - в этот месяц значение индекса $s\lambda$ достигает 0,74.

Небольшая степень пищевого сходства с бентосоядным пестроногим подкаменщиком по массовым сезонным компонентам наблюдалась в водоемах, где бентос занимает определенное место в питании мелких гольцов (оз. Номама, Даватчанда); незначительное сходство обнаруживается между мелкой формой гольца и амурским гольяном в оз. Леприндокан за счет того, что оба в незначительном количестве потребляют пестроногого подкаменщика, хотя в целом хищничество для них нехарактерно.

Степень напряженности пищевых отношений между гольцом и другими видами арктического пресноводного комплекса еще меньше: в отношениях между гольцом и налимом в части рыбных и бентосных компонентов пищи она снижается за счет определенного расхождения видов по биотопам. Между карликовым гольцом и восточно-сибирским сигом оз. Б. Леприндо сходство пищевых ниш в части потребления планктонных организмов возникает лишь в осенние месяцы ($s\lambda = 0,48$).

Особый интерес вызывает структура пищевых отношений в озерах с минимумом сочленов в сообществе, населенных тремя формами гольца, в биоэнергетическом аспекте равноценными здесь разным видам (Решетников, 1980). В оз. Крестки в июле некоторое сходство в питании разных форм обнаруживается лишь по сезонным компонентам: куколкам хирономид, субимаго и имаго ручейников и поденок (между крупной и мелкой формами $s\lambda = 0,12$; между мелкой и карликовой формами $s\lambda = 0,18$). В оз. Кудушкит индекс перекрытия пищевых ниш крупных и мелких гольцов составляет 0,30; пищевое сходство возникает при потреблении рыбы - малохарактерного компонента в питании последних. Значение $s\lambda$ при сравнении пищевых ниш мелких и карликовых гольцов равно 0,30, здесь сходство возникает за счет потребления куколок хирономид и некоторых бентосных организмов, второстепенных в рационе преимущественно планктоноядных карликов. В оз. Токко в июне индекс перекрытия пищевых ниш крупной и мелкой форм составлял 0,21 (сходство по наземным насекомым, куколкам хирономид и имаго ручейников); для мелкой и карликовой форм - 0,55 (сходство по куколкам хирономид и субимаго ручейников). В июле индекс $s\lambda$ для крупной и мелкой форм был равен 0,36 (сходство по рыбным компонентам пищи (*S. alpinus*); для мелкой и карликовой форм - 0,80 (сходство по куколкам хирономид). В августе, когда из рациона карликовой формы исчезли ставшие немногочисленными имаго и преимагинальные стадии хирономид и ручейников, индекс перекрытия пищевых ниш с мелкими гольцами упал до 0,02. В оз. Б. Намаракит, где питание и мелкой и карликовой форм основано на потреблении планктона, индекс перекрытия пищевых ниш (0,27) невелик из-за расхождения по биотопам и предпочитаемым видам (*D. longiremis* и *Leptodora kindii* у мелких и *B. longispina* и *C. scu-*

тифер у карликовых гольцов). По-иному складывается ситуация в оз. Даватчан, где в течение летних месяцев обе формы также потребляют планктон, при этом весьма значительное пищевое сходство наблюдается по двум предпочитаемым обеими формами видам: *S. scutifer* и *A. tibetanus*. Напряженность здесь избегается за счет выраженных различий в стациях обитания.

Анализ пищевых взаимосвязей показывает, что баланс в ихтиоценозах высокогорных водоемов обеспечивается такими основными механизмами, как различия в предпочитаемых биотопах, использование различных групп пищевых организмов или разных видов из одной группы. Арктический гольц, являясь эврифагом и населяя все стации в водоемах, наиболее полно использует довольно ограниченные кормовые ресурсы горных озер.

7.5. Трофическая специализация и образование экологических форм. Среди причин, обуславливающих образование внутривидовых симпатрических группировок у лососевых рыб, обычно выделяются необходимость оптимального использования ограниченных нерестовых площадей и скудных пищевых ресурсов (Решетников, 1980; Саввантова, 1989; Дорофеева, 1999). Результаты исследования особенностей экологии арктических гольцов из горных озер Забайкалья приводят нас к выводу, что именно трофические аспекты являются определяющими в процессах формообразования у гольцов в этих водоемах.

Арктический гольц является видом, для которого характерна значительная степень экологической пластичности, выражающейся в использовании практически всех ниш в озерах. Обитание в замкнутых водоемах в условиях изоляции в течение нескольких тысяч лет привело к возникновению в большинстве популяций группировок, отличающихся по характеру питания и занимаемым в водоемах стациям.

Учитывая значительную степень сходства крупной и мелкой форм, весьма вероятным представляется предположение об энигенетическом характере их происхождения (Alekseyev et al., 1999; Алексеев и др., в печати). Это подразумевает возможность перехода в процессе оптогенеза из мелкой формы в крупную при наличии необходимых условий. Важнейшим фактором здесь служит трофический, а именно наличие рыбного питания, что доказывает и факт совпадения максимальных размерных характеристик хищных особей мелкой формы с наименьшими показателями крупных гольцов из одной популяции. Очевидно, по мере роста первые переходят в размерную категорию, соответствующую крупной форме, а их число зависит от обеспеченности необходимым для этого рыбным кормом, а также плотности популяции, т. е. от конкретных характеристик ихтиоценоза, а в более широком смысле и той части всего сообщества гидробионтов, которая входит в состав кормовой базы гольца.

Значимость конкретных характеристик нерыбной части кормовой базы в описываемых процессах может быть проиллюстрирована ситуацией в оз. Номама. Малое число особей крупной формы в нем может объясняться значительной биомассой мюлюсков. Этот довольно выгодный энергетически корм, вполне достаточный для обеспечения многочисленной популяции (по этой причине подавляющее большинство особей не расширяет свою пищевую нишу в сторону ихтиофагии), не обеспечивает, однако, энергетических потребностей, характерных для рыб крупной формы. Лишь очень ограниченное число особей, отдающих индивидуальное предпочтение рыбной пище, могут расти дальше и становиться крупными.

Можно предположить, что процесс возникновения и эволюции внутривидовых форм в горных озерах с весьма ограниченной кормовой базой определяется следую-

ним обобщенным сценарием. Обособление карликовой формы, вероятно, обусловлено вытеснением части особей в плотнонаселенной популяции в более гл. Бокке части водоемов в связи с недостатком пищи и в соответствии с принципом конкурентного исключения. Рыбы, основвшие в связи с этим глубоководные биотопы со скудной кормовой базой, которая тем не менее обеспечивает их энергетические потребности и к тому же не служит предметом конкуренции, сохраняют пedomорфные черты строения и биологии. В другой части популяции, состоящей из особей мелкой формы, заселивших литораль и пелагиаль, и питающихся чаще всего зоопланктоном, выделяются более крупные особи, которые при определенных условиях переходят на хищничество – стратегию питания, обеспечивающую наивысшие темпы соматического роста.

Очевидно, образование трех экологических форм гольца, наблюдаемое во всех моновидовых озерах, обуславливает существование энергетически эффективной системы, обеспечивающей оптимальное состояние популяции в таких водоемах.

В ряду адаптивных изменений, происходивших в процессе трофической дифференциации, рассмотрена связь между числом жаберных тычинок и характером питания, отмечавшаяся у гольцов. Среднее число жаберных тычинок у гольцов мелкой формы колеблется от 29,3 до 41,9. Питание рыб из оз. Леприндокан (среднее число жаберных тычинок 38,8), Даватчан (39,8), Б. Намаракит (38,1), Кирылта-4 (41,9), Ирбо (36,4) основано на потреблении планктона. В тоже время гольцы из оз. Номана (32,8), Леша (32), Надоринское (29,8), Кудушкит (32,0), а также вероятнее всего, Даватчанда (33,6), Крестаки-1 (29,8) и Токко (33,5), питаются преимущественно бентосными организмами.

У карликовых гольцов среднее число жаберных тычинок составляет 27,9 – 40,6. Питание карликов из оз. Леприндо (40,6), Б. Намаракит (36,6), Гольцовое (38,9), Кудушкит (31,3) базируется на потреблении планктона. Малотычинковые карлики из оз. Крестаки (29,3) питаются преимущественно бентосом.

Одновременно среди гольцов из забайкальских популяций обнаруживается ряд сезонных несоответствий рассматриваемой схеме, связанных с поглщением в водоеме других более многочисленных и доступных кормовых объектов. Например, в питании малотычинковых гольцов из оз. Соли (32,2) доля планктона существенно превалирует над бентосной. Самые малотычинковые гольцы Забайкалья - карлики из оз. Даватчан (27,9), специализирующиеся в сентябре (и вероятнее всего, в течение всех осенних и зимних месяцев) на потреблении бентосных компонентов, в летние месяцы потребляют преимущественно зоопланктон.

Приведенные факты заставляют полагать, что связь числа жаберных тычинок и характера питания, вероятно, имеет адаптивный характер, а наблюдаемые отклонения обусловлены действием ряда экологических факторов, важнейшими из которых является сезонная нестабильность кормовой базы и ее низкие продукционные возможности.

Глава 8. Современное состояние популяций и проблемы охраны.

В последние десятилетия ареал арктического гольца в Забайкалье оказался в зоне активной геологоразведки и влияния трассы БАМ. Прямому техногенному воздействию подверглись оз. М. и Б. Леприндо, в прочих водоемах влияние деятельности человека на популяции гольца выразилось в нерегулируемом рыболовстве. Предпринятые за прошедшие со времени вынесения гольца-даватчана в Красную Книгу РСФСР

15 лет меры охраны не достигли цели и состояние его популяций продолжает ухудшаться, хотя и несколько замедлившимся в последние годы темпам!

Влиянию несанкционированного вылова в разной степени оказались подвержены все обследованные популяции. Даже на берегах наиболее удаленных и труднодоступных озер Кудушкит и Крестаки-1 обнаруживаются признаки приустьевия рыболовов. В наиболее интенсивно облавливавшихся водоемах (озера системы Огненью и Куандо-Чарского водораздела) произошли серьезные депрессивные сдвиги в структуре популяций гольца и значительные successионные изменения в составе ихтиоценозов в целом. Падение численности гольца и других лососевых привело к их вытеснению малоценными короткоцикловыми видами, снизилось видовое разнообразие ихтиофауны за счет исчезновения наиболее ценных видов и форм.

Наиболее благополучными являются лишь популяции из оз. Фролиха и Крестаки-1, находящихся на охраняемых территориях. Поскольку в большей части описываемых водосмов не произошло каких-либо значительных изменений условий обитания, главным направлением охраны является предотвращение несанкционированного лова. Приоритетные мероприятия по охране должны осуществляться в отношении гольцов наиболее уязвимой крупной формы, что ни в коей мере не означает, что две другие формы должны быть выведены из-под действия протективных мер, так как лишь возможно полное сохранение всех экологических форм обеспечит целостность естественного объема генетической информации и темпов внутривидовой изменчивости. Поскольку успех в деле охраны редких видов невозможен без сохранения сообществ и экосистем в целом (Павлов, 1992), природоохранным органам можно рекомендовать создание региональных программ по сохранению биотопов и экосистем высокогорных водоемов, включающих проведение кадастровых работ, определение степени антропогенной нагрузки, мониторинг и составление прогнозных оценок состояния сообществ, выделение охраняемых территорий регионального и местного значения. Подобные шаги важно предпринимать безотлагательно, поскольку ситуация ослабления антропогенного влияния на сообщества горных озер.

ВЫВОДЫ.

1. Условия изоляции популяций арктического гольца в горных озерах севера Байкальской горной страны сложились в начале голоцена. Современный ареал арктического гольца в Забайкалье занимает площадь около 75 тыс. км² и включает не менее нескольких десятков (на настоящий момент описаны 20) изолированных популяций.
2. В подавляющем большинстве популяций арктический голец образует две или три симпатрических экологических формы, различающихся по размерам, типу питания, особенностям воспроизводства и стациональному распределению.
3. Различные формы гольца освоили основные биотопы большинства озер и занимают доминирующее положение в структуре ихтиоценозов, которое утрачивается в водоемах, подверженных интенсивному антропогенному воздействию.
4. Гольцы разных форм имеют различные биологические особенности: крупная форма обитает преимущественно в литорали озер и отличается высокими темпами линейно-весового роста, поздними сроками созревания и наибольшей плодовитостью; для мелкой формы характерны наиболее равномерный рост, сходные с крупной формой биотопы обитания и особенности размножения; карликовая форма населяет глубоководные участки водоемов, имеет наименьший темп роста, низкую плодовитость и часто растянутые сроки нереста.

5. Выявленные сезонные и локальные изменения в питании гольцов всех форм обусловлены особенностями циклов развития кормовых организмов, их биотопическим распределением и параметрами кормовой базы конкретных водоемов.
6. Прениматические стадии и имаго амфибиотических насекомых, а также воздушноплавающие насекомые имеют важное значение в летнем питании всех форм и являются для гольцов мелкой, а в ряде популяций и карликовой форм одним из основных источников энергии, потребной для соматического роста и формирования половых продуктов.
7. При определенной общности стадий обитания и схожести пищевых ниш у арктического гольца и прочих видов рыб конкурентные отношения избегаются или их острота сглаживается за счет эвритопии гольца и расширения его пищевой ниши за счет потребления зоопланктона, практически не используемого другими видами в большинстве озер.
8. Баланс в иктноценозах высокогорных водоемов обеспечивается такими основными механизмами, как разность биотопов обитания, использование различных групп пищевых организмов или разных видов из одной группы. Арктический голец, являясь эврифагом и населяя все стадии в водоемах, наиболее полно использует довольно ограниченные кормовые ресурсы горных озер.
9. Изменчивость кормовой базы горных озер и ее низкие продукционные возможности входят в число важнейших экологических факторов формообразования у арктического гольца северного Забайкалья.
10. Большая часть озер находится вне зон активной хозяйственной деятельности и в них не произошло значительных изменений условий обитания. Основным фактором антропогенного влияния на абсолютное большинство популяций арктического гольца является перепламентированный вылов, воздействию которого в первую очередь подвергаются гольцы крупной формы. Необходима неотложная разработка и воплощение конкретных мер, направленных на реализацию присвоенного арктическому гольцу статуса охраняемого вида.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Самусенок В.П., Исаев А.В. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) оз. Номама (Северо-Байкальский р-н Республики Бурятия).// Всерос. науч.-практич. симпозиум "Экология Байкала и Прибайкалья". Тез. докл.- Иркутск, 1999.- Ч.1.- С. 59 - 60.
2. Алексеев С.С., Булдыгеров В.В., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) в Забайкалье.// Вопр. иктнологии, 1999.- Т. 39.- №1.- С. 48 - 55.
3. 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)// ISACF Information Series, Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 1999.- №7 (Proceedings of the eighth and ninth ISACF workshops on Arctic char, 1996 and 1998).- P. 71 - 86.
4. Рожкова Н.А., Матвеев А.Н., Кравцова Л.С., Ситникова Т.Л., Слугина З.В., Евстигнеева Т.Д., Русинек О.Т., Книжин И.Б., Самусенок В.П. Биоразнообразие озер Куандо – Чарской системы.// Материалы конф. "Устойчивое развитие: проблемы охраняемых территорий и традиционное природопользование в Байкальском регионе" (Чита, 1999).- Улан - Удэ: Изд. БНЦ СО РАН, 1999.- С. 121 - 125.

Подписано в печать 16.02.2000. Формат 60 x 90 1/16.
Печать офсетная. Объем 1,0 п.л. Тираж 100 экз. Заказ 70
Иркутский государственный университет
Подразделение оперативной полиграфии
664003, г. Иркутск, б. Гагарина, 36.