

На правах рукописи

Вокин Алексей Иннокентьевич

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

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ – 2008

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных и экологии и кафедре водных ресурсов ЮНЕСКО Иркутского государственного университета

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Самусёнок Виталий Петрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Пронина Светлана Васильевна
кандидат биологических наук,
Афанасьев Сергей Геннадьевич

Ведущая организация: Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
г. Улан-Удэ

Защита диссертации состоится «29» октября 2008 г. в 16.00 ч. на заседании диссертационного совета Д 212.022.03 по защите докторских диссертаций при Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а, конференц-зал.
Факс: (3012) 210588, e-mail: d21202203@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
Бурятского государственного университета
Автореферат разослан « 27 » сентября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биол. наук

Н.А. Шорноева

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

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

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

Пристальный интерес к изучению экологии хариусов названной области стимулировали и находки в бассейне Байкала в середине 90-х гг. прошлого века формы хариуса, населявшей, как считалось ранее, лишь смежный бассейн верховий Лены (Елаев и др., 1995; Матвеев, Книжин, 1996; Пронин, Кильдюшкин, Сокольников, 1999). Более того, появились основания говорить о существовании областей симпатрии черного байкальского и описанного в ходе последующих исследований байкалоленского (Матвеев и др., 2005) хариусов.

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

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

В соответствии с целью исследования были поставлены следующие задачи:

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

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

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

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

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

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

Апробация работы. Основные положения работы представлены на международном симпозиуме «Байкал. Современное состояние поверхностной и подземной гидросферы горных стран» (Иркутск, 2004), ежегодных научно-теоретических конференциях молодых ученых Иркутского госуниверситета (Иркутск, 2005, 2007, 2008), семинаре научно-образовательного центра "Байкал: интеграция научной и образовательной деятельности в рамках комплексного изучения геоэкологии" (НОЦ "Байкал") «Комплексные исследования горных водоемов Байкальской рифтовой зоны» (Иркутск, 2007), межрегиональных конференциях «Охрана наземных позвоночных в Байкальском регионе» (Иркутск, 2006), «Мониторинг природных комплексов ООПТ» (Джержинский государственный заповедник, Республика Бурятия, 2008), научных семинарах кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ и кафедры водных ресурсов ЮНЕСКО ИГУ.

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методика

Сбор материалов, послуживших основой диссертационной работы, проводился в 2001–2007 гг. Комплексному гидробиологическому обследованию были подвергнуты 17

озерных и 9 речных водоемов в пределах Байкальской рифтовой зоны (Рис.1). Объем собранного и использованного в настоящей работе материала приведен в таблице 1.

Определение размеров водоемов, географических координат и высоты над уровнем моря выполнено по картам и показаниям приборов спутниковой навигации системы GPS. Глубины водоемов определялись с помощью ультразвукового эхолота. Описывались особенности озерных котловин, ландшафты. Определялись прозрачность и температура воды (в озерах – в приповерхностном слое, на 5-метровом горизонте и на максимальной глубине).

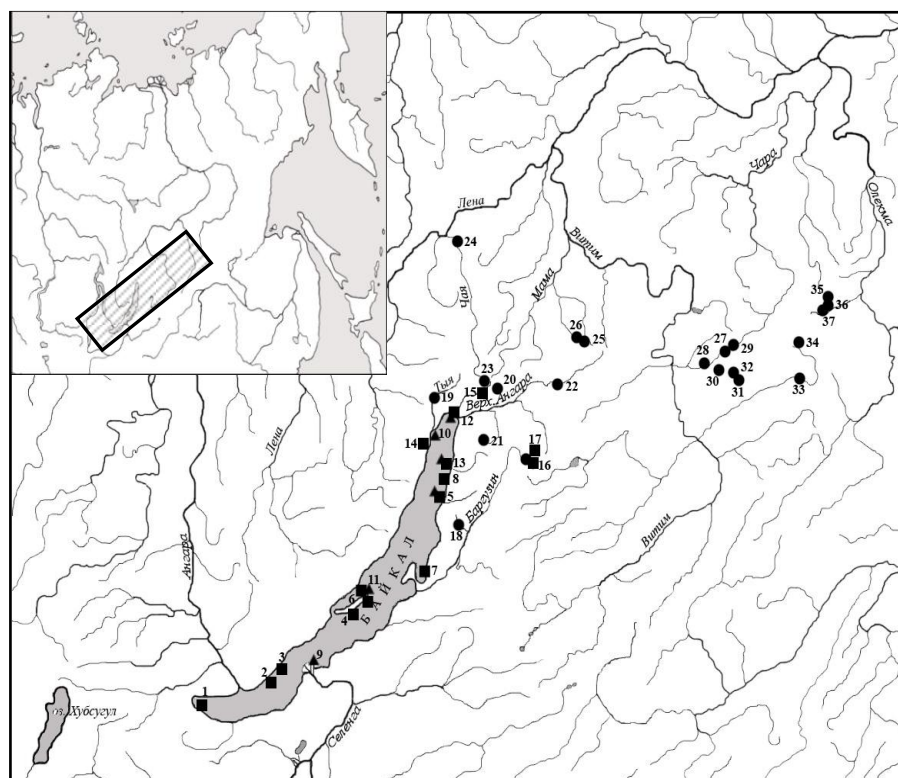


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Оз. Байкал: 1 – район г. Слюдянка, 2 – б. Бол. Коты, 3 – м. Голоустный, 4 – м. Ухан, 5 – б. Шегнанда; 6 – район Узур, 7 – Чивыркуйский залив, 8 – б. Томпа, 9 – Селенгинское мелководье; 10 – Слюдянская губа; 11 – м. Хобой, 12 – Дагарская губа; 13 – губа Ширильды; 14 – оз. Гитара; 15 – оз. Кулинда; 16 – оз. Балан-Тамур; 17 – оз. Амут; 18 – р. Алла; 19 – р. Тья; 20 – оз. Якчинское-1, 2; 21 – р. Илокалуй; 22 – р. Верх. Ангара; 23 – оз. Огиендо-2; 24 – р. Чая; 25 – оз. Амудиса (басс. рр. Конкудера-Мама); 26 – оз. Девчаин; 27, 28 – р. Куанда; 29 – оз. Даватчан; 30 – оз. Бол. Намаракит; 31 – оз. Джелю; 32 – р. Джелю; 33 – р. Калар; 34 – оз. Амудиса (басс. р. Калар); 35 – оз. Леша; 36 – оз. Нижнеолондинское; 37 – оз. Читканда.

Условные обозначения:

- – черный байкальский хариус;
- ▲ – белый байкальский хариус;
- – байкалоленский хариус.

Сбор и обработка проб зоопланктона и зообентоса осуществлялись по общепринятым в гидробиологии методикам (Киселев, 1956; Жадин, 1960; Кожова, Мельник, 1978; Руководство..., 1992; Винберг, 1971; Балушкина, Винберг, 1979.). Обработка проб зоопланктона проведена сотрудниками Лимнологического института СО РАН Г.И. Помазковой и Н.Г. Шевелевой. Определение организмов зообентоса проводилось сотрудниками ЛИН СО РАН Л.С. Кравцовой, Н.А. Рожковой, З.В. Слугиной, Т.Я. Ситниковой.

Отлов рыб проводили жаберными сетями с ячеей от 10 до 40 мм, которые выставлялись на 6–8 часов в ночное время в различных биотопах исследованных озер. Отловленные рыбы исследовались согласно традиционным ихтиологическим методикам (Чугунова, 1939; Правдин, 1966, Методические указания..., 1986).

Материалы по биологии и первичные сборы по питанию белого байкальского хариуса из Слюдянской губы (октябрь 2000 г.) и данные по плодовитости черного байкальского хариуса из р. Фролиха (1993–1996 гг.) (оз. Байкал), любезно переданы автору А.Н. Матвеевым, выборка байкалоленского хариуса из оз. Огиендо-2 (июнь 1999 г.) и первичные данные по линейно-весовым характеристикам черного байкальского хариуса из оз. Гитара (июль 1991 г.) предоставлены для обработки В.П. Самусенком. Биологическому анализу и оценкам возраста подвергнуты 2620 экземпляров хариусов разных форм.

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

Обработка питания рыб проводилась по количественно-весовой методике (Методическое пособие ..., 1974). Изучено питание 2461 экз. хариусов. Определение

Таблица 1.

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

	Количество рыб	
	Биоанализ	Анализ питания
Черный байкальский	844	797
Белый байкальский	242	242
Байкалоленский	1534	1422
Всего:	2620	2461

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

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

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

Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и равен единице при полном их совпадении. Значение индекса $>0,6$ расценивалось как биологически значимое перекрывание пищевых ниш (Wallace, 1981).

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

Глава 2. История изучения хариусовых рыб в водоемах Байкальской рифтовой зоны

В главе приведены сведения по истории исследований хариусовых рыб в водоемах Байкальской рифтовой зоны с момента первых упоминаний об их обитании в оз. Байкал, сделанных И.Г. Георги (1775) и П.С. Палласом (1776), до начала работ, непосредственное участие в которых принимал автор.

Глава 3. Водоемы Байкальской рифтовой зоны как среда обитания хариусовых рыб

В главе на основе литературных (Кожов, 1950, 1962, 1972; Вотинцев, 1961, 1978; Каплина, 1974; Мац, Уфимцев, Мандельбаум, 2001; Томилов, 1954; Флоренсов, 1968; Васильева, 1971; Иванов, 1977; Богданов, 1979; Левковская, 1981; Орел, 1984; Клишко, 1998, 2002 и др.) и собственных данных приводится краткая физико-географическая характеристика и описание основных элементов биоты исследованных горных водоемов.

Глава 4. Распространение и миграции хариусов

Глава посвящена описанию распространения на территории БРЗ изученных нами форм, а также на основе литературных данных - косокольского хариуса, обитающего в бассейне оз. Хубсугул в южной части зоны (Рыбы МНР, 1983; Экология..., 1985; Тугарина, 2002).

Черный байкальский хариус населяет каменистую и каменисто-песчаную литораль оз. Байкал от уреза воды до глубин 20–50 м. Отмечается либо отмечался ранее практически во всех горных притоках Байкала. В бассейнах ряда крупных и средних притоков в среднем и верхнем течении образует жилые речные популяции. В ряде горных водоемов бассейна он

образовал изолированные популяции. Популяции карликового черного байкальского хариуса описаны в оз. Таркулик в верховьях одноименной реки на северо-восточном склоне Баргузинского хребта (Тугарина, 1981) и в оз. Гитара в верховье р. Куркула на северо-западном склоне Байкальского хребта (Тугарина, Брянский, 1979; Самусенок, 1994). Другие изолированные популяции черного байкальского хариуса отмечены нами в озерах Кулинда и Верхнекичерское в верховьях р. Кичера, а также в оз. Балан-Тамур, Якондыкон и Амут в верховьях р. Баргузин (Рис. 1,2).

Миграции носят генеративный и нагульный характер. Весной в апреле – начале мая половозрелые готовые к размножению особи черного байкальского хариуса, а также частично неполовозрелые рыбы концентрируются в предустьевых участках рек и по мере освобождения их ото льда и подъема температуры воды до 6–8°C начинают двигаться вверх по течению. Для ряда локальных популяций оз. Байкал отмечен заход части особей подо льдом в еще не вскрывшиеся реки. Конец нерестового хода в реки Северного Байкала отмечается в первой декаде июня. После размножения подавляющая часть рыб скатывается для нагула в озеро.

Распределение черного байкальского хариуса в оз. Байкал в летний период характеризуется постепенным смещением основных концентраций с глубин 0,5–5 м. до 15–25 м. В оз. Кулинда летние скопления приурочены к узкой полосе побережья с глубинами от 0,3 до 10–15 м. При этом наибольшее число рыб отмечалось близ впадения в озеро и истока из него р. Кичеры и в устьях притоков озера. В верхней части бассейна р. Баргузин жилые локальные популяции обитают в относительно мелководных озерах Якондыкон, Чурикто, Балан-Тамур, в которых хариус отмечается повсеместно и на всех глубинах. В русле Баргузина он встречается на протяжении нескольких километров ниже оз. Балан-Тамур. На данном участке хариус не совершает значительных сезонных миграций, придерживаясь плесов с медленным течением. В оз. Амут обитание черного байкальского хариуса приурочено к мелководьям (до 10 метров), расположенным в основном в районе истока Амутской протоки и на моренных грядах.

Белый байкальский хариус обитает в юго-восточной и северо-восточной частях оз. Байкал: Селенгинском и Северобайкальском мелководьях, Баргузинском и Чивыркуйском заливах, заливе-соре Провал. В незначительном количестве отмечается вдоль северо-западного побережья озера в районе Слюдянской губы, бухт Мужинай, Молокон, Бол. Коса и в Малом Море. Единичные особи встречаются в районе южной оконечности озера (рис. 2). Вне оз. Байкал отмечается только в период размножения. Белый байкальский хариус обитает на глубинах до 20–50 м с песчаными и илисто-песчаными грунтами.

Нагульные миграции неполовозрелых и пропускающих нерест рыб носят характер постепенных перемещений вдоль восточного побережья с юга на север. На участке от Чивыркуйского залива до б. Фролиха мигрирующие особи отмечаются с конца мая до конца июня (Тугарина, 1981).

До настоящего времени достоверно известно лишь два притока, в которых происходит размножение этого вида – рр. Селенга (вплоть до границы МНР) и Баргузин (предположительно до п. Майский).

Байкалоленский хариус в бассейне р. Лены практически повсеместно населяет пригодные для его обитания водоемы и водотоки верхнего и среднего течения (Тугарина, Пронин, 1966; Калашников, 1978; Матвеев и др., 2005, 2006а, б; Книжин и др., 2006 и др.) (рис. 2). В бассейне оз. Байкал обитание приурочено к среднему и верхнему течению его северных притоков.

В бассейне р. Баргузин отмечается в среднем и верхнем течении рек Алла, Гарга, Аргада, Ина (Матвеев, Книжин, 1996; Раднаев, 2004, 2007). В верхнем течении р. Баргузин он отмечается непосредственно в русле реки и в озерах Балан-Тамур, Чурикто (Елаев и др., 1998). В озерах Амут и Якондыкон встречается единично (Матвеев и др., 2005, 2006а).

В результате исследований, проводившихся сотрудниками кафедры зоологии позвоночных и экологии ИГУ, установлено обитание байкалоленского хариуса в озерах,

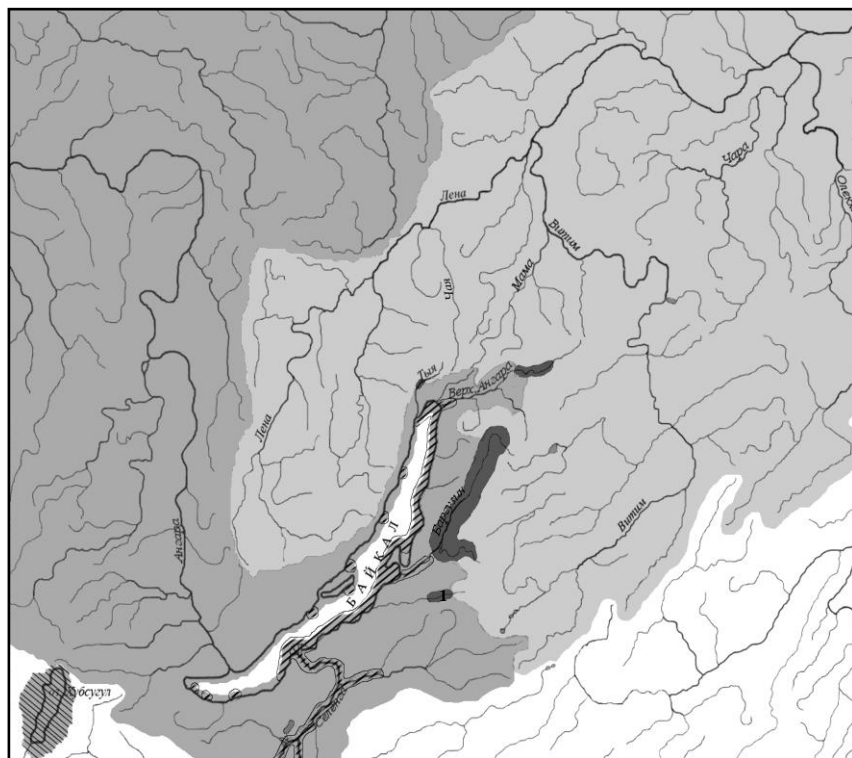


Рис. 2. Карта-схема распространения хариусовых рыб на территории Байкальской рифтовой зоны. 1- Предполагаемая зона симпатрического обитания черного байкальского и байкалоленского хариусов в верховьях р. Турка (по опросным данным).

- Условные обозначения:
- черный байкальский хариус
 - белый байкальский хариус
 - байкалоленский хариус
 - козогольский хариус
 - районы симпатрического обитания черного байкальского и байкалоленского хариусов

расположенных в среднем и верхнем течении ключа Якчий, в среднем и верхнем течении рек Верх. Ангара, Тья, Светлая и в притоке последней, р. Илокалуй, (Матвеев и др., 2005, 2006а, б; Книжин, Вайс, Сушник, 2006; Книжин и др., 2006). По опросным данным выяснено, что сходные внешние признаки имеют хариусы, отлавливаемые в верхнем течении р. Турка.

Весной, после распаления льда на реках и озерах, как половозрелые, так и неполовозрелые и пропускающие нерест особи поднимаются в верхние участки рек, где после размножения происходит нагул. Наиболее мелководные локации вверх по течению занимают рыбы младших возрастных групп, а нижние участки – крупные старшевозрастные особи. По мере снижения водности рек происходит постепенный скат рыб вниз по течению. Рыбы, обитающие в изолированных озерах (Якчинская группа) постоянно, для размножения перемещаются к местам впадения небольших притоков на участки с песчано-галечным дном.

В бассейнах крупных северных притоков Байкала, населенных черным байкальским и байкалоленским хариусами, прослеживается определенная закономерность в их распределении, обусловленная экологическими предпочтениями форм. Первый занимает нижние и средние участки рек с замедленным течением, тогда как второй осваивает преимущественно верховья с быстрым течением и крупнокаменистым руслом. В областях симпатрии черный байкальский хариус занимает преимущественно озера, озеровидные расширения русел и плесы, а байкалоленский – участки с высокими скоростями течения.

Глава 5. Биологические особенности хариусовых рыб БРЗ

Хариусовые рыбы характеризуются выдающейся экологической пластичностью и в связи с этим способны осваивать широкий диапазон олиготрофных озер и рек с различным сочетанием биотических и абиотических факторов. В этих водоемах они демонстрируют значительную изменчивость биологических показателей (линейные размеры и масса, возрастной и половой состав, сроки созревания и плодовитость), отражающих разнообразие условий существования.

5.1. Линейно-весовые характеристики, возраст и рост

Черный байкальский хариус образует в мелких высокогорных озерах в верховьях некоторых притоков Северного Байкала изолированные популяции, состоящие из карликовых особей. Так, хариусы, обитающие в оз. Таркулик (1500 м над у.м.), достигают в пятилетнем возрасте длины по Смитту 180-200 мм, что соответствует показателям двух – трехгодовалых особей из оз. Байкал (Тугарина, Брянский, 1979; Тугарина, 1981). Максимальный размер хариуса из оз. Гитара (1250 м над у.м.) – карового водоема со слабо развитой литоральной зоной, низкими температурами воды, крупноглыбовым грунтом и низкими показателями кормовой базы (биомасса зообентоса не превышает $0,5 \text{ г/м}^2$) – в возрасте 6+ составляет 168 мм при массе 49,9 г. Показатели исследованных нами хариусов из собственно байкальских популяций в соответствующих возрастных группах вдвое превышают соответствующие размерные у рыб из оз. Гитара и более чем в пять раз – массовые (Рис. 3).

Исследованные нами изолированные популяции черного байкальского хариуса в других горных озерах бассейна Байкала – Кулинда (верховья р. Кичеры) и Балан-Тамур (верховья р. Баргузин) характеризуются высоким темпом линейного и весового роста, превышающим таковой у рыб из локальных популяций, населяющих оз. Байкал. Такая ситуация объясняется прежде всего довольно высокими показателями кормовой базы (в первую очередь макрозообентоса). В обоих озерах значительна также численность мелких видов рыб, составляющих заметную долю в питании хариуса в возрасте старше четырех лет (в оз. Кулинда – песчаная широколобка, в оз. Балан-Тамур – речной голянь).

Сравнение линейно-весовых показателей хариусов из озер Амут и Балан-Тамур в верховьях р. Баргузин показало заметно более низкие значения первых (Рис. 4). Столь разительные отличия биологических характеристик хариусов из двух водоемов, расположенных неподалеку, связаны с влиянием комплекса абиотических и биотических

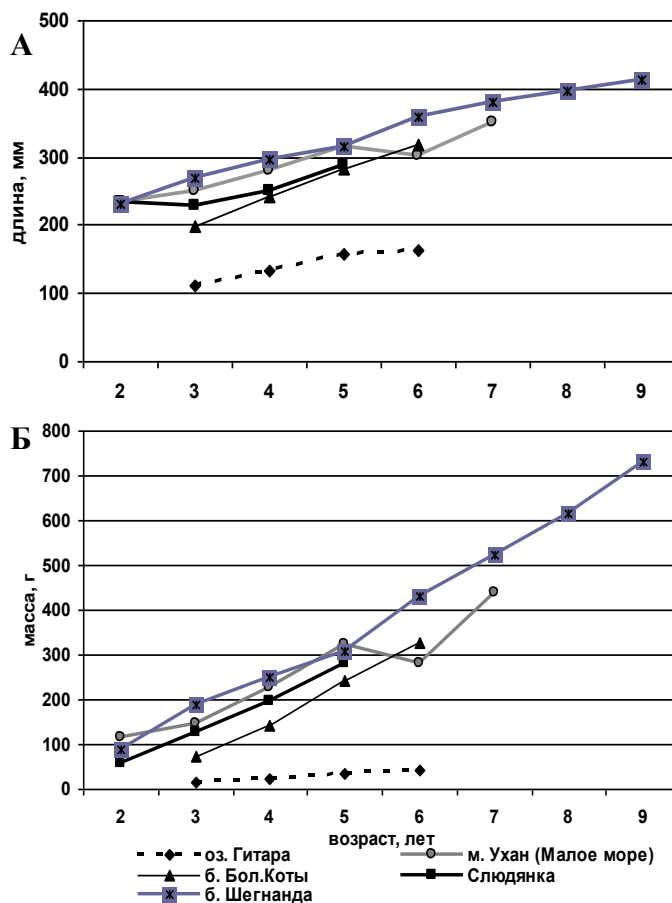


Рис. 3. Динамика линейного (А) и весового (Б) роста черного байкальского хариуса из ряда локальных популяций оз. Байкал и из оз. Гитара.

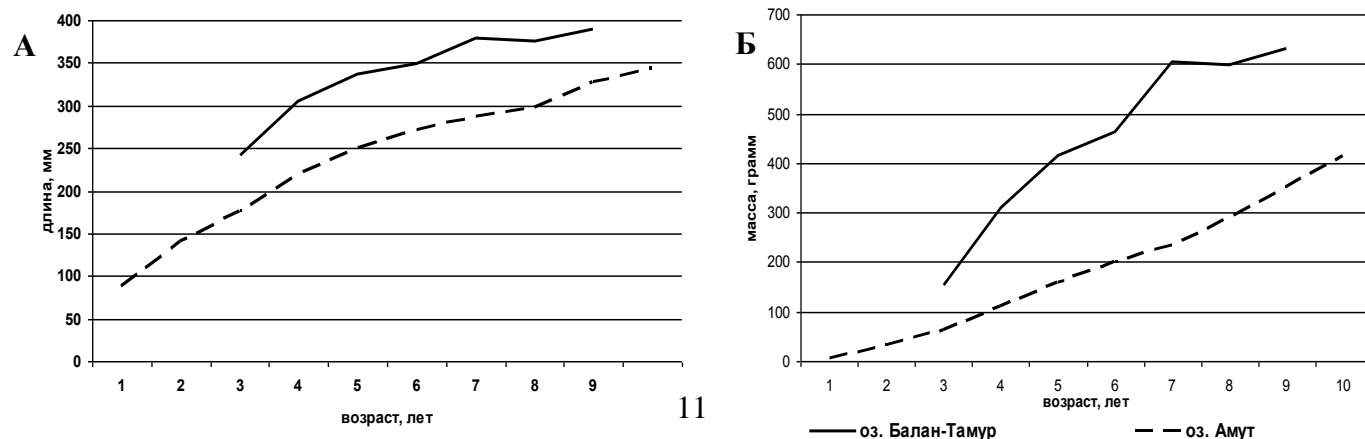


Рис. 4. Динамика линейного (А) и весового (Б) роста черного байкальского хариуса из озер Амут и Балан-Тамур.

факторов. Оз. Амут расположено на 200 метров выше, имеет плотинно-моренный характер озерной чаши с узкой литоральной зоной и преобладанием глубин свыше 30 м. Оз. Балан-Тамур является расширением р. Баргузин, разработанным термокарстовыми процессами, с основными глубинами 1–5 м и высокой степенью развития макрозообентоса, а также высокой численностью доступных рыбных жертв.

Линейно-весовые характеристики хариусов из локальных популяций северо-восточного побережья оз. Байкал, прилегающих к Баргузинскому заповеднику (б. Шегнанда и др.), являются наиболее высокими среди байкальских популяций и стабильными на протяжении длительного времени (Рис. 3). Показатели хариуса из популяций, обитающих в литорали Южного Байкала (район г. Слюдянки, б. Бол. Коты и др.), имеют наименьшие значения, что связано с длительным антропогенным воздействием, в первую очередь с браконьерским выловом и негативным влиянием берегоукрепительных работ на Транссибирской магистрали, на фауну беспозвоночных литорали. К моменту полового созревания в возрасте четырех лет рыбы из Южного Байкала достигают длины около 200–260 мм и массы 200–220 г, что несколько ниже, чем в популяциях Среднего Байкала (м. Ухан).

На возрастной состав и численность популяций черного байкальского хариуса в значительной мере воздействует интенсивный вылов. В популяциях Южного Байкала отмечается небольшое число возрастных групп (5–6) и преобладание в их структуре неполовозрелых рыб. Половозрелые особи встречаются единично (не более 10%) и представляют собой главным образом мигрантов из других менее облавливаемых участков озера. Наиболее широкий возрастной состав, включая рыб до 10–12-летнего возраста, сохраняется лишь вдоль северо-восточного побережья озера (Матвеев, 1993). Популяции черного байкальского хариуса из оз. Кулинда, Балан-Тамур и Амут насчитывают 8–10 возрастных групп с преобладанием 2–7-летних особей (Рис. 4). В состав карликовой популяции хариуса оз. Гитара входят шесть возрастных групп с преобладанием рыб трех – шестилетнего возраста.

Для всех исследованных популяций черного байкальского хариуса в различные сезоны года характерно соотношение полов, близкое к 1:1.

Белый байкальский хариус обладает одним из самых высоких показателей роста среди хариусовых рыб. Это обусловлено его обитанием на всех стадиях жизненного цикла в наиболее продуктивных участках оз. Байкал – предустье р. Селенги и Селенгинском мелководье, заливе-соре Провал, Баргузинском и Чивыркуйском заливах, Дагарской губе. Рыбы, отмечающиеся в несвойственных для данной формы местообитаниях, характеризуются более низкими показателями. Полученные нами и имеющиеся литературные данные (Тугарина, 1981) свидетельствуют, что наиболее высоки показатели линейного и весового роста хариуса, нагуливающегося на Селенгинском мелководье и в заливе Провал. Меньший темп роста имеет хариус, нагуливающийся на мелководьях северной оконечности озера (Слюдянская и Дагарская губы) (Рис. 5).

Возрастная структура белого байкальского хариуса в большинстве участков его обитания включает от восьми до десяти возрастных групп, среди которых преобладающими чаще всего являются пяти – восьмилетние рыбы. На

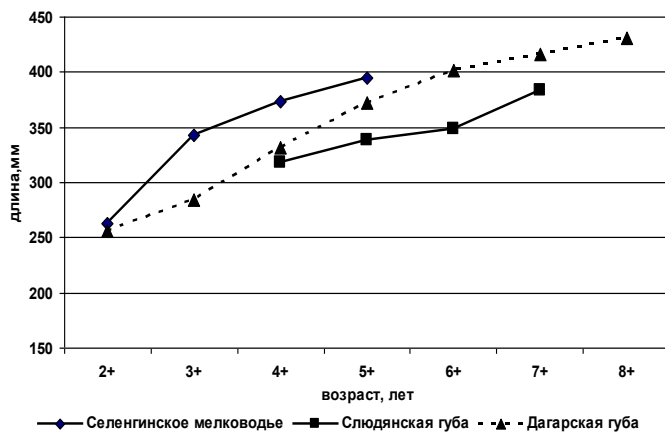


Рис. 5. Динамика линейного роста белого байкальского хариуса некоторых районов оз. Байкал.

Селенгинском мелководье отмечаются рыбы до шестилетнего возраста, а доминирующей группой в уловах являются пятилетние особи.

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

Байкалоленский хариус из карликовых популяций, населяющих мелкие высокогорные озера (например, оз. Якчинское-1 в бассейне Верх. Ангары – Байкала, расположенное на высоте около 1600 м. над у.м.), демонстрирует весьма низкие показатели длины и массы (Табл. 3).

Характеристики хариусов, обитающих в верховьях р. Илокалуй (басс. Верх. Ангары – Байкала), практически в два раза превышают таковые у карликов из оз. Якчинское-1, тем не менее, максимальные показатели длины по Смитту и массы пойманных здесь рыб не превышали в пятилетнем возрасте 200 мм и 100 г соответственно.

Таблица 3.

Наблюденные линейно-весовые показатели карликовых хариусов из водоемов в бассейне оз. Байкал и р. Витим

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

Высокими линейно-весовыми показателями, сравнимыми с таковыми в быстрорастущих популяциях байкалоленского хариуса из верхнего течения р. Лены (Тугарина, Пронин, 1966; Калашников, 1978; данные автора) и черного байкальского хариуса (Тугарина, 1981; данные автора), обладают рыбы из оз. Балан-Тамур и прилегающих участков р. Баргузин, а также из притока Баргузина р. Аллы, верховьев р. Верх. Ангара и р. Тья.

Популяции байкалоленского хариуса из водоемов верхнего течения р. Лены также характеризуются значительным диапазоном линейно-весовых характеристик. Низкие показатели, ненамного превышающие таковые у рыб из карликовых популяций, описанных ранее (Калашников, 1978; Тугарина, Брянский 1979; Тугарина, 1981; Самусенок, 1994), имеет хариус из озер мелких высокогорных озер Огиендо-2, Джелло, Девчаин и Леша. Лишь единичные особи достигают здесь длины по Смитту 200–240 мм и массы 130–150 г (Рис. 6).

Выше показатели длины и массы хариуса в озерах с заметно большей площадью водного зеркала, в которые впадают или из которых вытекают довольно крупные реки, что обеспечивает возможность нагула части популяции в речных условиях (озера Амудиса Мамское, Даватчан (басс. Чары – Олекмы), Амудиса Каларское, Нижнеолондинское, Читканда (басс. Хани – Олекмы) и ряд других) (Рис. 6).

Наиболее высоким темпом роста среди изученных нами популяций бассейна Лены характеризуется байкалоленский хариус из довольно крупного озера Бол. Намаракит,

расположенного на высоте менее тысячи метров над у.м. По линейно-весовым показателям он лишь незначительно уступает наиболее быстро растущим рыбам этой формы из бассейнов Баргузина и Витима (Матвеев и др., 2006б, в). Такая ситуация обусловлена, в первую очередь, относительно высокой для горных водоемов продуктивностью типичных пищевых объектов хариуса (так, биомасса макрозообентоса в литоральной зоне озера составляет 4,6 г/м²). Кроме того, старшевозрастные особи включают здесь в свой рацион молодь рыб.

Подобная закономерная зависимость показателей длины и массы рыб от высоты расположения отмечается и для хариусов, обитающих в реках бассейна верхнего течения Лены (в бассейне Байкала такая ситуация наблюдалась нами в системе рр. Илокалуй - Светлая) (Рис. 6). Самый низкий темп роста имеют рыбы, обитающие в верхнем течении рек, характеризующихся низкими температурами воды и низкой численностью кормовых организмов. Со снижением скорости течения и увеличением прогрева речных вод в среднем и нижнем течении растет уровень развития кормовой базы, влекущий увеличение интенсивности роста рыб. Наиболее высокий темп роста хариуса в бассейне верхнего течения Лены отмечен в р. Чара (Тугарина, Пронин, 1966). Несколько уступают в темпах роста рыбы из низовий р. Чай (Рис. 7).

Сравнение линейно-весовых характеристик черного байкальского и байкалоленского хариусов из района их симпатрического обитания в оз. Балан-Тамур и прилежащих участках русла р. Баргузин демонстрирует заметно более высокие показатели длины и массы первого, что обусловлено особенностями их пространственного распределения. Тогда как черный байкальский нагуливается в пределах самого озера, потребляя в летний период изобилующих здесь амфибиотических насекомых на различных стадиях развития, а в подледный период многочисленного речного гольяна, легко доступного для хариуса в частично промерзающем мелководном водоеме, более мелкий байкалоленский хариус придерживается основного русла реки несколько ниже озера, питаясь личинками ручейников и выносимыми из озера субимагинальными стадиями хирономид.

Возрастная структура исследованных популяций байкалоленского хариуса в обоих бассейнах характеризуется наличием 7–8 возрастных групп. Популяции с более сложной возрастной структурой наблюдаются довольно редко, в отдаленных труднодоступных

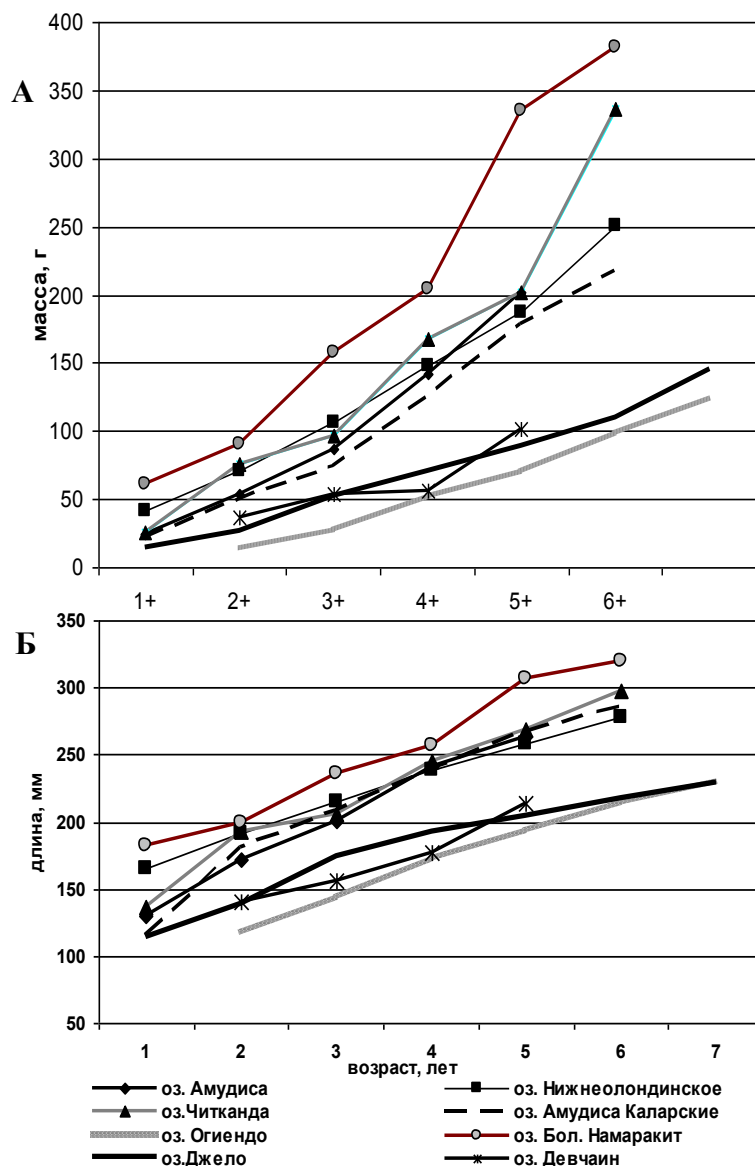


Рис. 6. Динамика весового (А) и линейного (Б) роста байкалоленского хариуса из некоторых озер бассейна Лены.

водоемах с относительно благоприятными условиями обитания (9 возрастных групп в популяции из оз. Озерный-4 (басс. Прав. Мама) (Вокин, Седых, Сатдарова, 2007)). В популяциях, из которых имеет место место интенсивное изъятие (оз. Читканда, Нижнеолондинское), а также в карликовых, отмечается значительное преобладание рыб младших возрастных групп (1+–3+), тогда как в менее облавливаемых водоемах (оз. Даватчан, Амудиса Каларские, Девчаин, Амудиса Мамское) заметно увеличение доли рыб старших возрастных групп (4+–6+).

В большинстве популяций байкалоленского хариуса, изученных нами, соотношение полов близко 1:1 с незначительным преобладанием самцов.

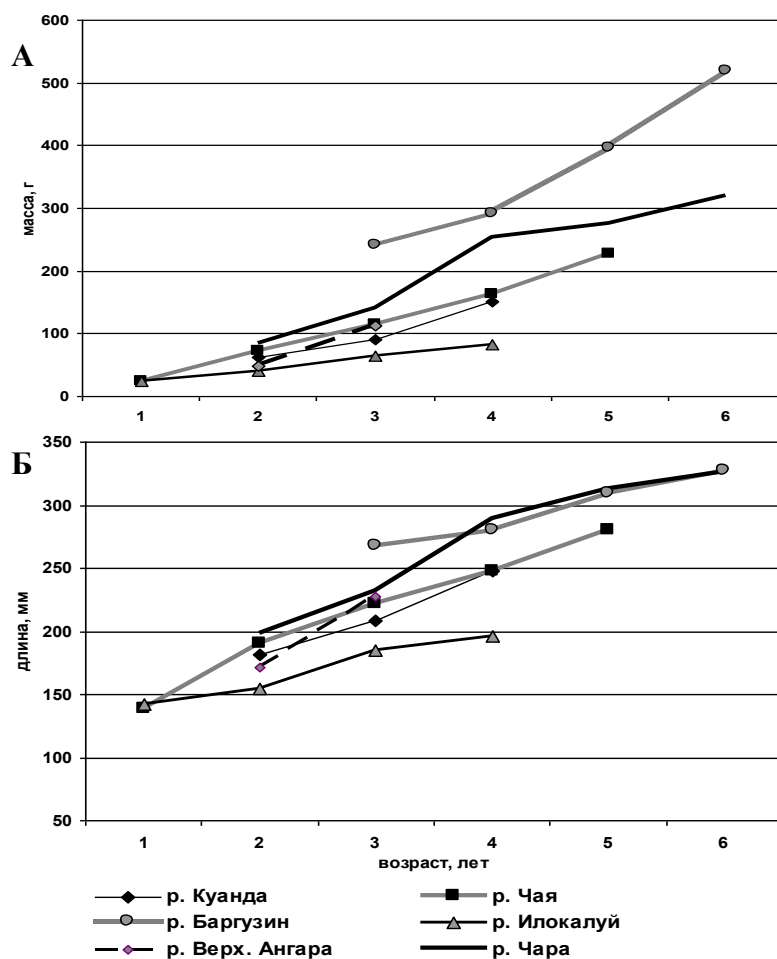


Рис. 7. Динамика весового (А) и линейного (Б) роста байкалоленского хариуса из ряда изученных водотоков.

5.2. Созревание и плодовитость. Особенности размножения

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

Черный байкальский хариус. В большинстве локальных популяций оз. Байкал массовое созревание черного байкальского хариуса отмечается в пятигодовалом возрасте. В популяциях, размножающихся в притоках Южного Байкала, массовое созревание наступает на год раньше. Плодовитость впервые созревающих хариусов обычно колеблется в пределах 1–3 тыс. икринок. У наиболее крупных рыб в возрасте 8–10 лет плодовитость достигает 7,7–8,3 тыс. икринок. Средняя для всех возрастов плодовитость обычно не превышает 4 тыс. икринок. В популяции из р. Фролиха значение абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП) варьирует от 2230 до 8430 икринок, что превосходит показатели рыб из популяций Южного Байкала. Плодовитость в горных водоемах бассейна оз. Байкал значительно ниже. Так, в оз. Амут показатели АИП практически втрое ниже таковых у рыб, нерестящихся в р. Фролиха (Табл. 4).

Соотношение нерестующих самок и самцов в нерестовых стадах в оз. Балан-Тамур составляет 1:1, в оз. Амут – 1:1,7. В верховьях р. Баргузин имеется ряд участков, которым

отдает предпочтение хариус. Значительных нерестовых миграций хариус в пределах данного района не совершает, однако на нерест в основном русле реки остается незначительная часть популяции. Основная масса нерестится непосредственно в пределах озер: в оз. Амут нерестилищами являются восточный участок озера и моренные гряды с галечными и песчано-галечными грунтами. В оз. Балан-Тамур нерестилища располагаются в районе впадения протоки, соединяющей его с оз. Чурикто и р. Баргузин, на мелководных участках озера, а также непосредственно в русле реки несколько ниже озера на глубинах 0,3-1,5 м. Нерест хариуса также отмечен в районе слияния протоков из оз. Амут и Якондыкон.

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

Таблица 4

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

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

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

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

П.Я. Тугарина (1954, 1956, 1958, 1981) отмечает два срока захода белого байкальского

хариуса для размножения в р. Селенгу: осенний и весенний. Осенний ход начинается в конце августа и продолжается до декабря. Рыбы осеннего хода зимуют в реке и весной используют наиболее высоко расположенные нерестилища, в Селенге и в ее притоках Хилке, Джиде и Чикое. Весенний ход начинается в конце марта и продолжается до середины апреля. Рыбы весеннего хода используют для нереста нижние участки р. Селенги.

Байкалоленский хариус. В популяциях карликового и тугорастущего байкалоленского хариуса из бассейна р. Верх. Ангара (оз. Якчинские, р. Илокалуй) единичные особи созревают в трехгодовалом, массовое созревание отмечается в четырехгодовалом возрасте. У хариусов из этих популяций имеет место пропуск нерестового сезона, лишь небольшая часть рыб нерестится ежегодно. В бассейне верхнего течения р. Лены созревание части особей (от 8 до 45%) байкалоленского хариуса также отмечается в трехгодовалом возрасте, остальная часть созревает на год позже.

Плодовитость байкалоленского хариуса в бассейне Витима (Калашников, 1978) и ряде других притоков р. Лены (Тугарина, Пронин, 1966; Кириллов, 1972, Матвеев и др., 2006а) невысока и изменяется от 1500 икринок в возрасте четырех лет до 8800 икринок в 9-годовалом возрасте. Данные по плодовитости байкалоленского хариуса из водоемов бассейна Лены представлены в табл. 5. Средний диаметр икринок с возрастом увеличивается от 2,7 мм у трехлетних самок до 2,9 мм у шестилетних.

К концу периода открытой воды гонады хариуса достигают III–IV стадии половозрелости. Гонадо-соматический индекс к этому моменту в среднем составляет у самок – 4,75, у самцов – 1,33.

Таблица 5

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

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

* - относительная индивидуальная плодовитость не подсчитывалась.

В 2006 и 2007 гг. в верхнем течении р. Баргузин близ оз. Балан-Тамур нерест хариуса закончился к середине III декады июня. Размножение байкалоленского хариуса в горных

озерах Огиендо-2 и Якчинские, в верховьях р. Илокалуй и ряде горных озер в бассейне верхнего течения р. Лены происходит с III декады июня до конца I декады июля (их вскрытие ото льда начинается во II–III декадах июня, в годы с поздней весной – в I декаде июля). Для системы р. Чары указываются сроки нереста с 20 по 25 мая (Тугарина, Пронин, 1966), в те же сроки нерестуют и хариусы в р. Чая.

В речных условиях нерестилища байкалоленского хариуса располагаются на участках с галечными и песчано-галечными грунтами на глубинах от 0,3–0,5 м и более. Большая часть рыб для нереста поднимается из крупных рек в их притоки. В озерных условиях нерестилища приурочены обычно к местам впадения ручьев и ключей, а также к истоковым участкам вытекающих из них рек. В озерных популяциях с высокой плотностью нерест может происходить и на удалении от притоков. Озерный нерест байкалоленского хариуса имеет место в озерах бассейна Лены, не имеющих крупных притоков (Огиендо, Леша и др.). В ряде озер (Даватчан, Читканда и др.) часть популяции нерестится в речных условиях, а другая – в озерных.

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

Глава 6. Питание и пищевые отношения хариусовых рыб БРЗ.

6.1. Сезонные, локальные и возрастные особенности питания

Высокая экологическая пластичность хариусовых рыб проявляется, прежде всего, в способности одинаково успешно существовать в условиях как лентических, так и лотических. Результаты исследований показали, что по типу питания хариусы в озерах и реках БРЗ, как и в других бореальных водоемах (Armstrong, 1986; Northcote, 1995; Jones, Tonn, Scrimgeour, 2003), являются неспециализированными эврифагами. Их пищевой спектр весьма широк и включает практически все группы макроскопических водных беспозвоночных; воздушноназемных насекомых, падающих на водное зеркало или летающих в непосредственной близости от поверхности воды; наземных беспозвоночных, попадающих в воду; рыб, обитающих в водоемах совместно с хариусами. Число таксонов до рода, входящих в перечень кормовых объектов хариусов в исследованных водоемах, превышает 70.

В питании хариусов очень четко отражаются основные сезонные изменения в видовом составе и численности организмов, входящих в число их пищевых объектов.

С момента распаления льда начинается период массового выплода амфибиотических насекомых, выступающих одним из основных источников энергии, потребной для соматического роста, в особенности для формирования половых продуктов. В это время наблюдается наивысшая интенсивность питания хариусовых рыб в большинстве горных водоемов. Массовая доля этих организмов в питании байкалоленского хариуса составляет в оз. Огиендо в июле 89,5%, в Якчинских озерах в июле – 63,2–84,5%, в оз. Лёша в июне – 66,7%, в июле – 33%, в оз. Девчаин в августе – 41,6%, в р. Джело в августе – 48,8%, в р. Илокалуй в августе – 36,4% (Рис. 8); в питании черного байкальского хариуса в оз. Гитара в июле – 68,5%, в оз. Балан-Тамур в июне – 68,5%, в оз. Амут в июне – 57,6%, а в литорали оз. Байкал в июне может достигать 100%. Величина их потребления зависит от погодных условий, определяющих сроки и интенсивность выплода в разные годы.

Примерно в 50% исследованных водоемов летнее и раннеосеннее питание хариусов в значительной мере базируется на использовании воздушноназемных членистоногих, преимущественно насекомых, величина и продолжительность потребления которых зависят от конкретных факторов (видовой состав и биомасса, погодные условия). К таким водоемам относятся озера Амудиса в басс. Прав. Мамаы (55,6% массы пищевого комка), Бол. Намаракит (78,5%), Даватчан (37,8%), Читканда (40%) и р. Джело (40,4%) (байкалоленский хариус); Гитара (52,2%), Кулинда (31,7%) (черный байкальский хариус)

(Рис. 8). В желудках хариусов из других популяций организмы группы встречаются с меньшими массовыми значениями. Преимущественно это представители отрядов перепончатокрылых (Hymenoptera), жесткокрылых (Coleoptera), двукрылых (Diptera)

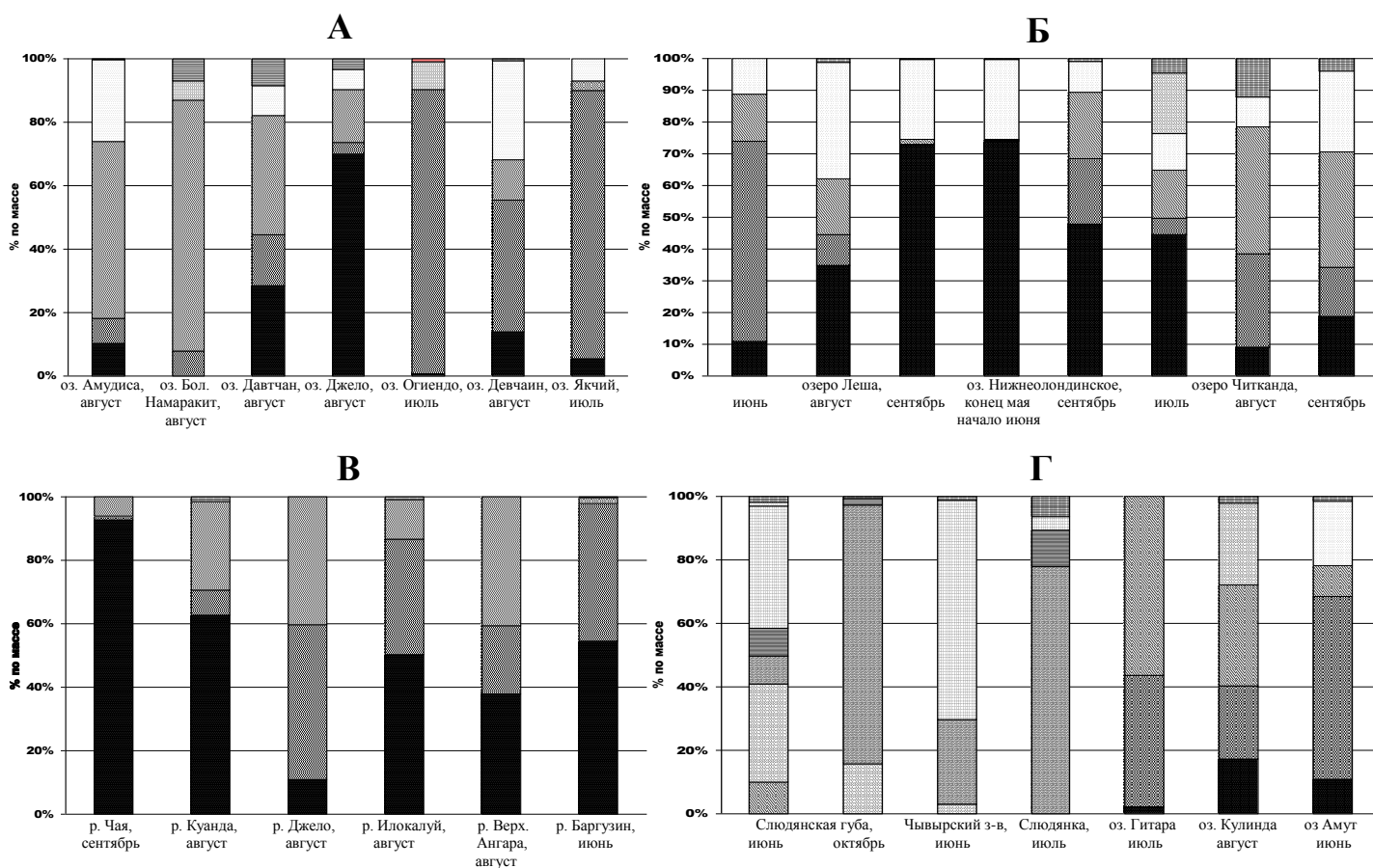


Рис. 8. Массовое соотношение основных компонентов питания байкалоленского хариуса (А, Б, В) и черного байкальского хариуса (Г) из ряда изученных водоемов.

Условные обозначения к рисункам 8 - 9:

- - бентос; ▨ - амфиподы; ▩ - икра рыб; ▫ - планктон; ▬ - моллюски; ▭ - имаго ручейников;
- ▮ - рыба ▧ - имаго и субимаго амфибиотических насекомых; ▯ - воздушноназемные насекомые; ▨ - личинки ручейников; ▩ - прочие.

и полужесткокрылых (клопов) (Heteroptera). В пищевом комке встречаются также равнокрылые, прямокрылые, чешуекрылые и пр. В рационе хариусов из исследованных водоемов обнаружены воздушно-наземные насекомые 24 семейств (жесткокрылые – 12 семейств, перепончатокрылые – 6 семейств, двукрылые – 6 семейств) и паукообразные. Потребление компонентов данной группы зависит от высоты расположения водоемов, характера растительных сообществ на их берегах, размеров водного зеркала и погодных условий (температура воздуха и ветровой режим), определяющих активность насекомых и их перенос на водную поверхность.

Бентосные организмы наряду с вышеупомянутыми группами составляют в период открытой воды основу питания хариусов во многих популяциях. Так, в оз. Балан-Тамур в июне в желудках байкалоленского и черного байкальского хариуса содержались соответственно 54,4 и 22,8% бентосных организмов; в желудках байкалоленского хариуса из р. Илокалуй в августе их значение достигало 50,4%; из оз. Читканда в июле – 44,49%; из оз. Лёша в августе – 34,9%, в сентябре – 72,87%; из оз. Джело в августе – 70,1% (Рис. 8); из оз. Амудиса в басс. Калара в августе – 63,04%. В питании белого байкальского и черного байкальского хариусов из локальных популяций оз. Байкал бентосные организмы имеют первоочередное значение и представлены преимущественно эндемичными

амфиподами (45–92% массы пищевого комка в разные месяцы) и личинками ручейников (до 16%).

В питании хариусовых рыб в подледный период эта группа практически неизменно играет решающую роль.

В рационе белого (оз. Байкал) и черного байкальских (оз. Байкал, Кулинда, Балан-Тамур), байкалоленского (оз. Бол. Намаракит, Читканда, Огиендо-2) хариусов содержится рыба. Питание рыбой свойственно особям старших возрастных групп (начиная с трех – пяти лет) из водоемов с достаточной плотностью потенциальных жертв. Это виды, обитающие в одних биотопах с хариусом: молодь речного окуня (оз. Бол. Намаракит), озерный гольян (оз. Читканда), речной гольян (оз. Огиендо-2, оз. Балан-Тамур), коттоидные рыбы (оз. Кулинда, оз. Байкал). Наряду с упомянутыми видами хариус может потреблять и молодь лососевидных: в оз. Балан-Тамур в составе пищи зафиксированы собственная молодь и молодь ленка.

В ряде озер (Лёша, Читканда, Девчаин) в августе – сентябре в пищевом комке байкалоленского хариуса регистрируется заметная (25–34% массы пищи) доля планктонных организмов, максимум развития которых отмечается в это время в горных водоемах. Зоопланктон наряду с бентосными организмами играет определенную роль в питании хариусов также в подледный период и во время распаления льда (до 25% массы пищи байкалоленского в оз. Нижнеолондинское в мае и 20% массы пищи черного байкальского в оз. Амут в июне) (Рис. 8).

Питание байкальских хариусов характеризуется особой специфичностью. При наличии в их пищевом комке всех выделенных нами групп пищевых компонентов значение организмов некоторых эндемичных таксонов, характеризующихся особым видовым разнообразием и высокой численностью, оказывается определяющим. В первую очередь (в порядке убывания значимости в питании хариусов) это объекты бентосного происхождения: байкальские амфиподы, личинки ручейников и моллюски, а также ряд видов населяющих литораль придонных и бентопелагических коттоидных рыб (песчаная и каменная широколобки, желтокрылка).

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

Типичные для хариусов большинства водоемов БРЗ сезонные и локальные особенности питания рассмотрены на примере байкалоленского хариуса из озер Лёша, Нижнеолондинское и Читканда в бассейне рр. Хани – Олекмы.

В оз. Лёша в июне предпочтение в питании отдавалось имаго и преимагинальным стадиям амфибиотических насекомых, а также воздушно-наземным насекомым (62,9% и 15% массы пищи соответственно). В августе, в связи с завершением выплода, значение организмов первой группы снизилось до 7,6%. В отсутствие этих многочисленных и доступных объектов хариус переключился на потребление увеличивших численность планктонных ракообразных (36,8%), а также бентосных организмов (34,9%). Потребление по-прежнему активных воздушно-наземных насекомых практически не изменилось (17,5%). В сентябре, из-за снижения численности зоопланктона, значение бентосных организмов в питании хариуса возрастает до 72,9% массы пищевого комка. Доля менее многочисленных и сильно снизивших активность воздушно-наземных и амфибиотических насекомых упала до 1,6% и 0,1% соответственно (Рис. 8 Б).

В оз. Читканда, расположенном на 211 м ниже в поясе горной тайги, при сохранении основных тенденций в питании доля воздушно-наземных насекомых в августе

значительно выше и достигает 40% массы пищевого комка, а имаго и субимагинальных стадий амфибиотических насекомых – до 29,4%. При сравнении питания рыб из этих озер в сентябре отчетливо проявляется более ранний переход хариуса в оз. Леша к преимущественному потреблению организмов зообентоса и зоопланктона (в сумме 97,9%), тогда как значение этих компонентов в питании рыб из оз. Читканда составляло 44,2%, зато доли воздушно-наземных насекомых и имаго амфибиотических насекомых оставались значительными (36,1% и 15,6% соответственно) (Рис. 8Б).

Особенностью питания черного байкальского хариуса из изолированной популяции оз. Балан-Тамур при прочих характерных сезонных тенденциях является интенсивное потребление в подледный период рыбных объектов (97,2% массы пищевого комка). Это обусловлено сильным сокращением площадей обитания рыб из-за промерзания преимущественно мелководного озера. Среднее значение индекса наполнения желудков ($82,6^{0/000}$) при этом лишь немного уступает летним ($120^{0/000}$).

Основными отличиями в питании хариусов, населяющих водотоки БРЗ, от обитающих в озерах являются: 1) превалирование в группе бентосных пищевых объектов характерных представителей литореофильных биоценозов – ручейников, поденок и веснянок, которые составляют основу питания рыб в верховьях рек, характеризующихся быстрым течением и низкими температурами воды; 2) гораздо более широкое разнообразие воздушно-наземных и наземных насекомых в средних и нижних участках течения рек, протекающих, как правило, в лесной зоне. Так, в верхнем течении р. Илокалуй в августе массовая доля вышеупомянутых групп зообентоса в питании байкалоленского хариуса составляла 48%, их преимагинальных стадий и имаго – 35,7%, а значение воздушно-наземных насекомых – 10,6%. В среднем течении р. Верх. Ангара в августе роль этих групп пищевых компонентов составляла 37,9 и 21,4%, тогда как значение воздушно-наземных насекомых достигало 41% (Рис. 8В).

Сезонные тенденции питания хариусов в речных условиях в общем сходны с таковыми в озерных. В начале сезона открытой воды основу питания байкалоленского хариуса в верховьях р. Баргузин составляли имаго и преимагинальные стадии амфибиотических насекомых (44,7%), воздушно-наземные насекомые (32,5%), а доля зообентоса не превышала 20%. В октябре и феврале в питании доминировали организмы зообентоса (93,5% и 96,7% соответственно).

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

С увеличением с возрастом линейных размеров рыб в исследованных водоемах наблюдается изменение состава потребляемых объектов (Рис. 9), сопровождаемое укрупнением их размеров. В озере Байкал основу питания младшевозрастных групп составляют преимущественно личинки хирономид, мелкие и средние представители амфипод, воздушно-наземные насекомые. С увеличением размеров рыб доминирующие в питании амфиподы сменяются на крупные вооруженные формы (р. *Acanthogammarus*, *Eulimnogammarus*), в питании появляются моллюски и рыба.

В высокогорных водоемах основную массу пищевого комка младшевозрастных особей хариусовых рыб составляют планктонные организмы, личинки, куколки и имаго хирономид. С увеличением размеров рыб в питании появляются крупные представители энтомофауны, личинки ручейников, моллюски и рыба.

Полученные результаты позволяют утверждать, что хариусовые рыбы способны наиболее полно и эффективно использовать кормовую базу олиготрофных и ультраолиготрофных горных водоемов и успешно реагировать на её изменения, что

позволяет им благоприятно существовать и в большинстве случаев доминировать в сообществах рыб.

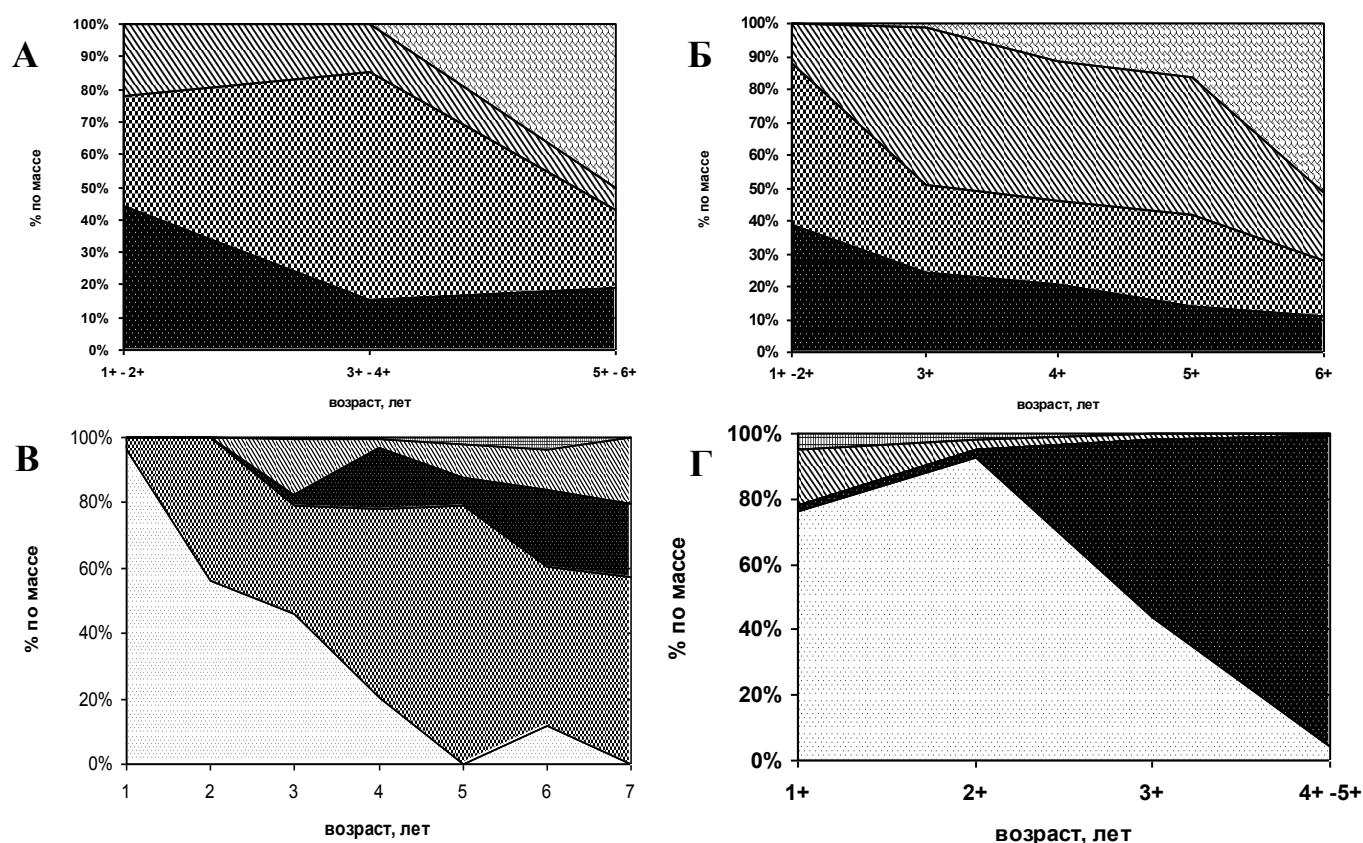


Рис. 9. Возрастные изменения спектра питания хариуса оз. Амут, июнь (А); оз. Кулинда, август (Б), оз. Байкал (Слюдянка), июнь (В); оз. Леша, начало сентября (Г).

6.2. Пищевые взаимоотношения

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

В литоральной зоне разнотипных озер хариусы сосуществуют с рядом других видов: арктический голец, ленок, таймень, окунь, речной и озерный голянь, сибирский голец, пестроногий подкаменщик (в различных сочетаниях), чаще всего при этом численно доминируя. В оз. Байкал это ленок, таймень, озерный и озерно-речной сиг, омуль, осетр, елец, окунь и прибрежные коттоидные рыбы. В речных сообществах, изученных нами, хариус вступает во взаимоотношения с большинством наиболее распространенных видов: ленок, таймень, валец, сиг, елец, налим, сибирский голец, голяны, подкаменщики.

Ряд видов – сожителей хариусов по типу питания являются хищниками-эврифагами или неспециализированными эврифагами (все внутривидовые формы арктического гольца, ленок, окунь) и вполне могут рассматриваться как их потенциальные конкуренты.

Анализ пищевых отношений хариусов с другими видами показывает, что в большинстве исследованных нами водоемов уровень напряженности пищевых отношений весьма низок. Рассчитанный нами индекс перекрывания пищевых ниш по Хорну $s\lambda$ оказывается значительно ниже биологически значимых величин: так, в оз. Леша это значение для байкалоленского хариуса и его единственного сожителя арктического гольца составляет 0,07, в оз. Бол. Намаракит для хариуса и окуня $s\lambda = 0,09$, в оз. Амут для хариуса

и ленка, хариуса и налима показатель sl составляет 0,012 и 0,003 соответственно). В литорали Байкала, реках Куанда и Чая наблюдается явное расхождение пищевых предпочтений хариуса с другими видами рыб.

ВЫВОДЫ

1. Хариусовые рыбы населяют большинство олиготрофных водоемов Байкальской рифтовой зоны, и благодаря высокой степени экологической пластичности являются доминантными или субдоминантными в рыбной части сообществ.

2. Распределение хариусов в изученных нами водоемах и водотоках определяется гидрологическими особенностями последних, характеристиками кормовой базы, воздействием конкурентных отношений с другими видами рыб. В реках обитание хариусов приурочено к предгорным и горным участкам, в озерных условиях – к зоне литорали.

3. Особенности линейно-весаго роста и возрастной состав популяций хариусовых рыб, сроки их полового созревания и плодовитость находятся в зависимости от высоты расположения водоема, которая, в свою очередь, определяет комплекс абиотических и биотических условий обитания. Популяции карликовых черного байкальского (оз. Гитара) и байкалоленского (оз. Якчинские) хариусов, обитающие в пессимальных условиях, характеризуются коротким жизненным циклом (5–6 лет), ранним половым созреванием (в 3 года) и низкой абсолютной плодовитостью. Рыбы из популяций всех исследованных форм в благоприятных условиях демонстрируют высокий темп линейно-весаго роста, сложную возрастную структуру (до 10–12 возрастных групп), более позднее созревание (в 4–7-годовалом возрасте) и высокие генеративные показатели.

4. Разные формы хариусовых рыб, населяющие горные озера и реки БРЗ, не проявляют четко выраженной специфичности в питании. В исследованных водоемах они являются неспециализированными эврифагами, гибко и эффективно использующими, как правило, ограниченные кормовые ресурсы местообитаний. Преобладание тех или иных групп пищевых объектов и их соотношение в питании хариусов зависят от характеристик и сезонной динамики внутри- и вневодоемных кормовых ресурсов и особенностей расположения водоемов.

5. Основу питания хариусовых рыб в речных условиях составляют наиболее многочисленные и доступные личинки и субимагинальные стадии реофильных амфибиотических насекомых. В оз. Байкал в питании черного и белого байкальских хариусов доминируют эндемичные амфиподы, а также личинки и имаго байкальских ручейников. В других озерных водоемах питание всех форм хариусов основывается на потреблении наиболее многочисленных и доступных групп кормовых объектов.

6. Пищедобывание хариусов характеризуется наибольшей активностью в период открытой воды в связи с наиболее высоким уровнем развития компонентов кормовой базы. Максимальная интенсивность питания и наименьшее число непитающихся особей регистрируются во время массового выплода амфибиотических и высокой численности воздушно-наземных насекомых.

7. Хариусовые в сообществах горных водоемов БРЗ успешно снижают возможность возникновения напряженности в пищевых взаимоотношениях с другими видами рыб за счет гибкой пищевой стратегии и различий в биотопическом распределении.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Вокин А.И. К экологии восточно-сибирского хариуса *Thymallus arcticus pallasii* высокогорных озер хребта Удокан / **А.И. Вокин**, В.В. Пуляров, В.П. Самусёнок // Вест. ИГУ. – Иркутск, 2005. – С. 19-21.
2. Матвеев А.Н. Новый подвид сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенко ... **А.И. Вокин** и др. // Вест. БГУ. – Серия «Биология». – Вып. 7. – Улан-Удэ: изд-во БГУ. – 2005. – С. 69-82.
3. Матвеев А.Н. Биология нового подвида сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. Nova (Salmoniformes, Thymallidae) в бассейне озера Байкал / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенко ... **А.И. Вокин** и др. // Вест. БГУ. – Серия «Биология». – Вып. 8. – Улан-Удэ: изд-во БГУ. – 2006. – С. 222-234.
4. Матвеев А.Н. Биологическая характеристика байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* ssp. nova (Salmoniformes, Thymallidae) в бассейне среднего течения Олекмы / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенко, **А.И. Вокин**, А.Л. Юрьев // Вест. БГУ. Серия Химия, География, Биология. – Улан-Удэ: изд-во БГУ, 2006. – Спецвыпуск. – С. 162-173.
5. Вокин А.И. Особенности биологии байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* (Salmoniformes, Thymallidae) из горных водоемов верхнего течения р. Мамы (бассейн Витима – Лены) / **А.И. Вокин**, Т.Н. Седых, Л.Р. Сатдарова // Бюлл. ВСНЦ СО РАМН. – №2. – Иркутск, 2007. – С. 20-25.
6. Матвеев А.Н. Питание байкалоленского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* (Thymallidae) в водоемах верхнего течения р. Баргузин / А.Н. Матвеев, В.П. Самусенко, **А.И. Вокин** и др. // Бюлл. ВСНЦ СО РАМН. – №2. – Иркутск, 2007. – С. 86-88.
7. Самусенко В.П. Высокогорные озера / В.П. Самусенко, А.Н. Матвеев, **А.И. Вокин**, А.Л. Юрьев // Рыбы озера Байкал и его бассейна / Н.М. Пронин, А.Н. Матвеев, В.П. Самусенко и др. – Улан-Удэ: изд-во Бурятского научного центра СО РАН, 2007. – С. 173-184.
8. Сатдарова Л.Р. Экология нового подвида сибирского хариуса *Thymallus arcticus baicalolenensis* горных водоемов бассейна р. Мамы / Л.Р. Сатдарова, **А.И. Вокин** // Вест. ИГУ Мат-лы ежегод. науч.-теор. конф. мол. уч. Иркутск, 2007. – С. 22-23.
9. Сатдарова Л.Р. К биологии сибирского хариуса реки Иркут / Л.Р. Сатдарова, **А.И. Вокин** // Вест. Иркутского университета. Спец. выпуск: мат-лы ежегод. науч.-теор. конф. мол. уч. – Иркутск: Иркут. ун-т, 2008. – С. 7-8.
10. Сатдарова Л.Р. Экология черного байкальского хариуса (*Thymallus baicalensis*) из изолированных популяций водоемов верховий р. Баргузин (Северное Забайкалье) / Л.Р. Сатдарова, **А.И. Вокин**, В.П. Самусенко // Вест. Иркутского университета. Мат-лы ежегод. науч.-теор. конф. мол. уч. – Иркутск: Иркут. ун-т, 2008 (в печати).

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам кафедр зоологии позвоночных и экологии, зоологии беспозвоночных и гидробиологии ИГУ И.В. Арову, И.Б. Книжину, В.В.Тахтееву, В.Г. Шиленкову за ценную помощь и консультации; студентам и аспирантам биолого-почвенного факультета ИГУ, участвовавшим в полевых работах; специалистам лаборатории экологии гидробионтов ЛИН СО РАН Н.А. Бондаренко, Л.С. Кравцовой, Г.И. Помазковой, Н.А. Рожковой, З.В. Слугиной, Т.Я. Ситниковой, Н.Г. Шевелевой; директору государственного природного заповедника «Джержинский» Цыр. З. Доржиеву, заместителю директора по научной работе К.А. Просекину и коллективу заповедника; директору Витимского государственного природного заповедника Л.Г. Четкиной и сотрудникам заповедника. Особую признательность выражаю коллегам - бессменным участникам экспедиционных работ С.С. Алексееву, А.Н. Матвееву, В.П. Самусенку, А.Л. Юрьеву, Ф.Н. Шкилю, Д.В. Щепоткину.