

**О ФОРМАХ ГОЛЬЦА ТАРАНЦА *SALVELINUS TARANETZI*
(SALMONIDAE) В ОЗЕРАХ ЧУКОТКИ**

П.К. Гудков

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО), ул. Комсомольская, 196, Южно-Сахалинск, 693023, Россия. E-mail: gudkov@sakhniro.ru

Изучены особенности обитания гольца Таранца из двух типичных для данного региона ледниковых озер. В каждом из них голец представлен одной формой. Кроме обычных производителей, у него впервые обнаружены карликовые самцы. Предполагается, что их существование в одном из озер обусловлено экстремально суровыми условиями обитания, а в другом – отсутствием межвидовой конкуренции. При этом в последнем случае присутствие проходного экотипа может служить стабилизирующим фактором, препятствующим дальнейшему формообразовательному процессу.

**ABOUT FORMS OF TARANETZI CHAR *SALVELINUS TARANETZI*
(SALMONIDAE) IN LAKES OF CHUKOTKA**

P.K. Gudkov

Sakhalin Scientific Research Institute of Fisheries & Oceanography (SakhNIRO), Komsomolskaya St., 196, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia. E-mail: gudkov@sakhniro.ru

Peculiarities of life history and ecology of Taranetzi char from two typical for Chukotka glacier lakes are investigated. Each of them inhabits only one form of char. Except the ripe chars of normal form, dwarf males were found as well. The latter were not known for this species before. It is supposed, that existence of them in the one lake is caused by extremely severe conditions, and in the another one – by absence of interspecific competition. Thus, in the latter lake the presence of anadromous ecotype can be caused as stabilizing factor and interfering of further divergence process.

Известно, что для гольцов, обитающих в экстремально суровых условиях, характерно существование совместно обитающих в различной степени обособленных друг от друга форм (Савваитова, 1989; Johnson, 1980; и др.). У гольцов арктической группы, близких к гольцу Таранца (*Salvelinus taranetzi*), из горных озер Чукотки, не заселенных другими видами рыб, также отмечено совместное обитание по крайней мере двух форм, одна из которых – карликовая (Савваитова, Максимов, 1992; Гудков, 1993). В некоторых озерах, расположенных на приморских террасах и относительно богатых кормом, обитают гольцы лишь одной формы (Гудков, 1994). Дальнейшее изучение данного региона показало, что здесь часто встречаются также ледниковые озера, где совместно с гольцами обитают сиги, в основном ряпушка. Оказалось, что в этих озерах голец Таранца также представлен одной формой, однако в его популяциях впервые было обнаружено присутствие карликовых самцов. Как известно, последние характерны для рода *Salvelinus* и обеспечивают стабильность популяции при неблагоприятных условиях обитания (Ни-

кольский, 1974; Савваитова, 1989; Armstrong, Morrow, 1980). Подобная ювенилизация озерных гольцов рассматривается как один из возможных путей симпатрического формо- и видообразования (Balon, 1980). Настоящая работа посвящена анализу такой ситуации на примере небольшой озерной экосистемы. Основное внимание при этом уделено изучению пищевых взаимоотношений гольца Таранца с другими совместно обитающими с ним видами рыб.

Материал и методика

Полевые работы проводили с начала августа до середины сентября 1997 г. Рыб отлавливали ставными сетями ячеей 10-50 мм. Параметры лова – количество сетей, а также характер их постановки (от берега до края шельфовой зоны включительно) в обоих озерах были примерно одинаковыми. Возраст рыб определен по отолитам, анализ питания произведен с учетом соответствующих рекомендаций (Руководство по изучению питания рыб..., 1961). Морфологическому анализу подвергнуто 20 экз. гольцов, в остальных случаях число проанализированных рыб указано в подписях к рисункам.

С целью оценки кормовых ресурсов озер в обоих из них собраны количественные пробы зоопланктона. Использована коническая ловушка с диаметром входного отверстия 40 см, дистанция траления для обоих озер была одинаковой и составила 50 м.

Результаты

Изучена система двух небольших ледниковых озер, расположенных в юго-восточной части Чукотского полуострова (рис. 1). Озера однотипны, лежат в единой котловине и разделены узкой перемычкой. Оз. Верхнее практически не имеет поверхностного стока в оз. Нижнее, а связь между ними возникает только в моменты максимального подъема уровня воды, по-видимому, лишь весной. Максимальная глубина первого озера 13,5 м, второго – 6 м. Озера олиготрофные, в обоих из них прозрачность воды высокая, до дна. Климатические условия в районе озер суровые, поэтому продолжительность периода открытой воды в них составляет всего около трех месяцев – со второй декады июля до конца сентября, а максимальный прогрев воды до 13-15°C наблюдался в начале августа. Вся центральная часть озер имеет илистое дно, участки прибрежных мелководий сложены галечником, иногда с примесью песка. Несмотря на явное геоморфологическое сходство озер, степень развития зоопланктона в них была значительно различной. В пробах из оз. Верхнее планктонные ракообразные почти отсутствовали, их биомасса была менее 0,05г. В оз. Нижнее при тех же параметрах отбора биомасса зоопланктона в пробах составила около 4 г.

Состав ихтиофауны, численность. В каждом из изученных озер обитает самостоятельная популяция гольца Таранца (*S. taranetzi*). В оз. Верхнее голец исключительно жилой, а в оз. Нижнее, судя по ширине годовых колец на отолитах, небольшая часть особей популяции (27%) выходит летом на нагул в море. В озерах кроме гольца Таранца обитают следующие виды рыб: ряпушка (*Coregonus sardinella*), обыкновенный валец (*Prosopium cylindraceum*), слизистый подкаменщик (*Cottus cognatus*), даллия (*Dallia pectoralis*), девятиглая колюшка (*Pungitius pungitius*) и сибирский хариус (*Thymallus arcticus*). О численном соотношении некоторых видов рыб в озерах дают представление результаты сет-

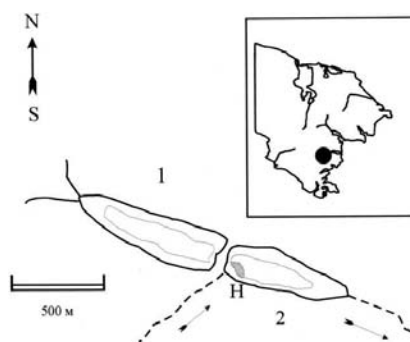


Рис. 1. Схема района работ. Общим планом изображен Чукотский полуостров. 1 – оз. Верхнее, 2 – оз. Нижнее. Н – перестылище гольца. Тонкой линией обозначена граница котловиты, изобата 2 м

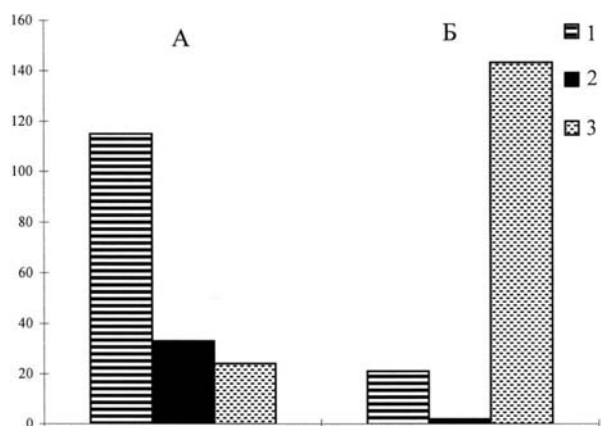


Рис. 2. Численное соотношение различных видов рыб в уловах (длина тела более 150 мм). По вертикали – число, экз. А – оз. Верхнее, Б – оз. Нижнее. 1 – ряпушка, 2 – валек, 3 – голец

ных уловов (рис. 2). По сравнению с оз. Нижнее, в оз. Верхнее гораздо выше численность ряпушки и валька, но меньше гольца Таранца. В обоих озерах на прибрежных мелководьях обычна колюшка, другие виды – подкаменщик и даллия – встречаются гораздо реже, хариус попадает единично. Низкая численность ряпушки и валька в оз. Нижнее обусловлена тем, что в нем эти виды не размножаются, а попадают сюда лишь изредка из оз. Верхнее. При максимальных уровнях возможен также заход в озера хариуса из р. Выквынайваам.

В обоих озерах у гольца Таранца кроме обычных производителей обнаружены также карликовые самцы. В оз. Верхнее в уловах среди обычной молодежи они по численности составляли 9,4% (выборка 32 экз.). Карликовые самцы имеют возраст 3-6 лет, длину тела 137-190 мм и весят до 39 г. В оз. Нижнее они встречались чуть реже (6,3% в выборке из 127 экз.), имели меньший возраст (2-3 года) и длину тела (138-158 мм).

Внешний облик голец. Гонец Таранца в обоих озерах имеет сходный облик и характеризуется следующими признаками: D II-III, 9-10; A III-IV, 7-9; p.c 44,8 (37-51); sp.br. на верхней дуге 10,2 (9-11), на нижней – 13,5 (10-16), жаберные тычинки короткие толстые; II – 141 (133-155), g.g. 11 (9-12). У крупных незрелых особей окраска тела серебристая, бока иногда слабо окрашены в коричневый цвет, что, скорее всего, является остатками брачного наряда от нереста предыдущего года, пятна на теле обычно незначительно крупнее зрачка глаза, пасть белая или розоватая, хвостовой плавник слабо выемчатый. В брачном наряде общий фон тела ярко оранжевый или оранжево-желтый, на нижней челюсти хорошо развит крюк. Карликовые самцы внешне ни чем не отличаются от молодежи. У них не выражен брачный наряд, окраска их тела слабо серебристая с отчетливо проступающими мальковыми вертикальными полосами, крюк на нижней челюсти отсутствует.

В о з р а с т , р о с т , р а з м н о ж е н и е . Жилой голец Таранца в оз. Нижнее растет заметно быстрее, чем в оз. Верхнее, а проходной голец из этого озера обладает наиболее быстрым ростом (рис. 3). В обоих озерах впервые и, возможно, второй год подряд созревающие карликовые самцы в возрасте 2+ – 3+ (5 экз.) не отличались по размерам от молодежи соответствующего возраста. Единственный "карлик" в возрасте 6+, пойманный в оз. Верхнее, имел гораздо более мелкие размеры по сравнению с обычными гольцами того же возраста. Он имел длину 165 мм, весил 39 г и, судя по узким годовым кольцам на отолитах, созрел четвертый год подряд.

В оз. Верхнее численность самцов и самок примерно одинаковая, тогда как в оз. Нижнее самцов оказалось больше (63,6%), чем самок. Созревают гольцы в возрасте 5-6 лет. В оз. Нижнее самое раннее половое созревание у самцов отмечено на год раньше, чем у самок, – в возрасте 4 года. Процент зрелых самок оказался здесь значительно меньше (19,2%), чем самцов (33,3%). Абсолютная плодовитость самок (5 экз.) составила 1027-3244 (среднее 2265) икр. Созревают они, как правило, не каждый год. Остаточная икра от нереста прошлого года обнаружена в основном у незрелых – пропускаящих нерест особей (4 экз. или 15%), и лишь у единственной зрелой самки длиной тела 457 мм и в возрасте 15 лет, что свидетельствует о ее созревании второй год подряд.

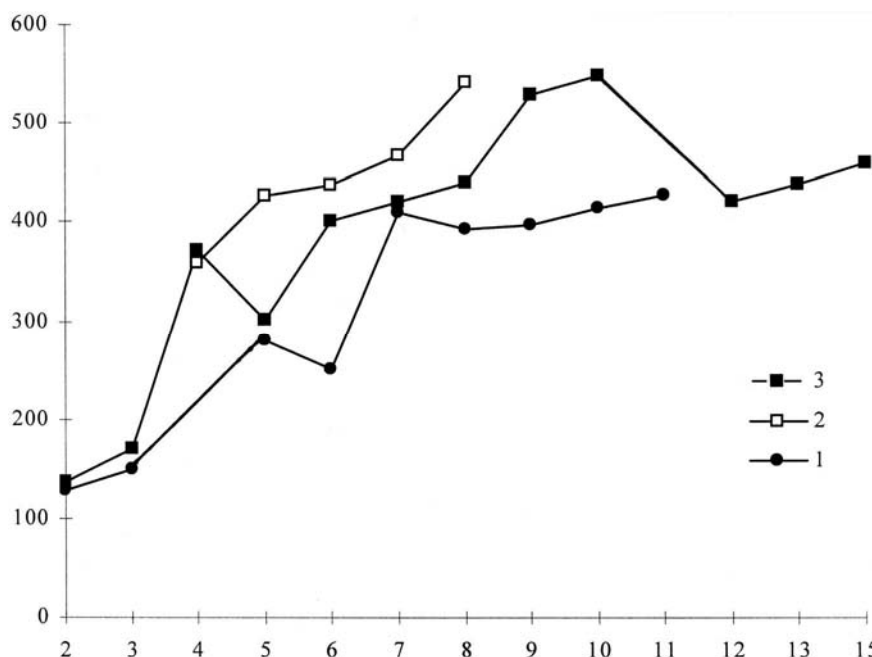


Рис. 3. Рост гольца Таранца в озерах. 1 – оз. Верхнее, 45 экз., 2 – оз. Нижнее, проходные, 120 экз., 3 – оз. Нижнее, жилые, 15 экз. По вертикали – длина, мм; по горизонтали – возраст, лет

Голец Таранца приступает к размножению, по-видимому, в середине сентября. Нерестилище его обнаружено только в оз. Нижнее. Оно расположено вблизи берега на глубине 3-4 м в районе впадения в него ручья (см. рис. 1). В оз. Верхнее места размножения голеццов обнаружить не удалось из-за низкой численности производителей, однако, судя по распределению сеголетков, их нерестилища могут занимать здесь обширные участки по краю шельфовой зоны вдоль всего северного берега озера.

П и т а н и е. В оз. Верхнее голец питался крайне слабо. Среди молоди пища обнаружена в желудках лишь у 19% особей, взрослые рыбы питались менее активно (33%). Напротив, в оз. Нижнее большинство голеццов (78%) различных возрастных групп имело наполненные пищей желудки. В оз. Верхнее у голеццов с возрастом происходит резкое изменение в характере питания (рис. 4). Сеголетки используют в пищу преимущественно имаго насекомых и личинок хирономид, подросшая молодь в возрасте от 2 до 4 лет поедает в основном личинок ручейников (около 95% составляет вид *Grensia praeterita*), а взрослые голеццы питаются исключительно рыбой. Чаще всего в их желудках встречается колюшка, реже бычки, даллии и собственная молодь. У голецца из оз. Нижнее не происходит столь резкого изменения характера питания в онтогенезе. В течение жизни у особей сохраняется довольно широкий пищевой спектр. Молодь голецца питается в основном организмами бентоса, а с возрастом в его рационе постепенно увеличивается доля рыбной пищи. Карликовые самцы, по-видимому, не отличаются от молоди по характеру питания. В оз. Верхнее все проанализированные особи (5 экз.) не питались, а в оз. Нижнее из семи голеццов пища обнаружена у четырех. Во всех желудках в значительном количестве присутствовали личинки амфибиотических насекомых и единично – имаго насекомых и зоопланктон.

П р о ч и е в и д ы р ы б . Ряпушка является доминирующим видом по численности и биомассе в оз. Верхнее. В оз. Нижнее она встречается единично. В разных озерах условия обитания ряпушки значительно различаются. В оз. Верхнее она питается разнообразным доступным кормом, в том числе для нее не характерным – бентосными беспозвоночными и насекомыми с поверхности (двукрылые, перепончатокрылые и жесткокрылые) (рис. 5). Она имеет здесь крайне низкий коэффициент упитанности по Фульто-

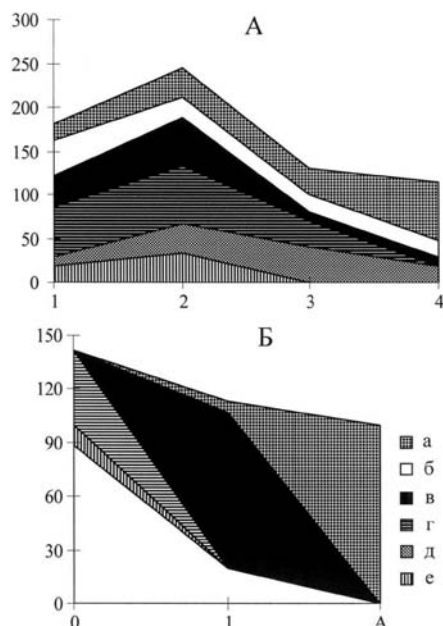


Рис. 4. Изменяя состава пищи гольцов в онтогенезе. А – голец из оз. Нижнее, Б – из оз. Верхнее. По вертикали – частота встречаемости, %; по горизонтали – следующие размерные группы: 0 – длина тела менее 65 мм, сеголетки (17 экз.), 1 – 65-140 мм (15 экз. – оз.Верхнее, 27 экз. – оз. Нижнее), 2 – 150-240 мм (9 экз.), 3 – 250-340 мм (10 экз.), 4 – 350 мм и более (21 экз.). А – длина тела более 150 мм (8 экз.). Компоненты питания: а – рыба, б – имаго насекомых, в – личинки ручейников, г – личинки и куколки хирономид, д – гаммариды, е – зоопланктон

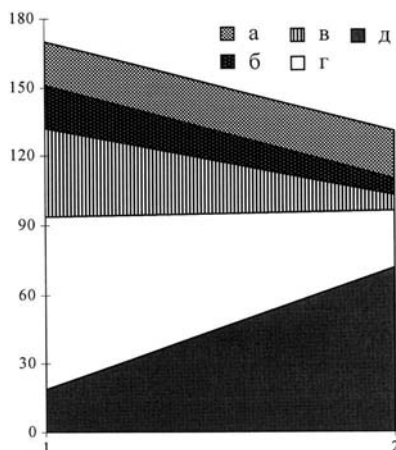


Рис. 5. Спектр питания ряпушки различного размера из оз. Верхнее. По вертикали – частота встречаемости, %. По горизонтали – следующие размерные группы: 1 – длина тела 120-150 мм (16 экз.), 2 – 160-300 мм (29 экз.). Компоненты питания: а – личинки амфиботических насекомых, б – ракушковые раки, в – ветвистоусые и веслоногие раки, г – имаго насекомых, д – гаммариды

ну – 0,74 (0,62-0,88) и низкий темп роста (рис. 6). В оз. Нижнее ряпушка питается исключительно планктонными ракообразными (Cladocera), она здесь гораздо более упитана (1,47-1,54) и растет значительно быстрее.

Валек в оз. Верхнее питается исключительно бентосом – моллюсками и личинками ручейников. Индекс пищевого сходства по Шорьгину между ним и ряпушкой составляет всего 5,5%. В обоих озерах колюшка питалась личинками и куколками хирономид, изредка моллюсками и ракушковыми раками. В желудках бычков с одинаковой частотой встречались личинки и куколки хирономид и гаммариды (единственный в озерах вид *Gammarus lacustris*).

Обсуждение результатов

Возможность симпатричного формообразования у гольцов, которое может завершаться образованием таксонов различного уровня, признается в настоящее время многими исследователями (Савваитова, 1989; Balon, 1980; Klemetsen, Dahl-Hansen, 1995; Behnke, 1989; и др.). Считается, что в озерах основными причинами их возникновения служат внутривидовая конкуренция при ограниченных кормовых ресурсах водоема и наличие в нем свободных экологических ниш. Этому также способствуют определенные черты раннего онтогенеза гольцов (Balon, 1980). Стабильность экосистемы в данном случае достигается возникновением "карликов" и дальнейшим их развитием в самостоятельную форму.

Исследования показали, что условия обитания гольца Таранца в озерах существенно различаются. В оз. Верхнее в результате пищевой конкуренции с вальком и ряпушкой взрослый голец занял нишу хищника. Молодь его испытывает некоторую конкуренцию с ряпушкой (оба вида питаются личинками ручейников и хирономид, частота их встречаемости 87% у гольца и 20% у ряпушки) и, видимо, в меньшей степени с колюшкой (личинки хирономид). Особи среднего размера конкурируют с ряпушкой, активно питаются гаммарусами. В результате голец здесь имеет относительно низкую численность, слабо питается и медленно растет. Известно, что в озерах Скандинавии ряпушка аналогичным образом оказывает негативное воздействие на совмест-

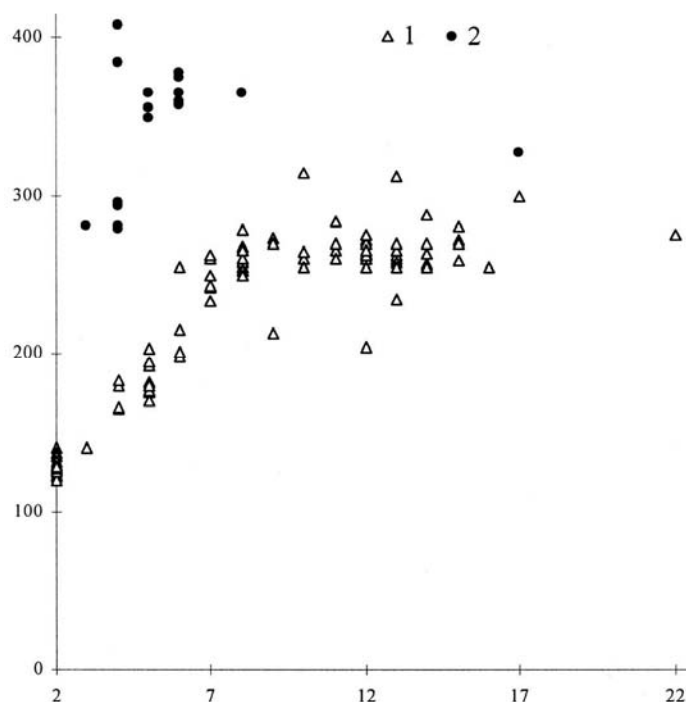


Рис. 6. Рост ряпушки в озерах. По вертикали – длина тела, мм; по горизонтали – возраст, лет. 1 – озеро Верхнее, 2 – озеро Нижнее

но обитающих с ней голецов (Hesthagen, Sandlund, 1995; Langeland, 1995). Существование "карликов" в данном случае объяснить непросто. Если принять во внимание высокую степень межвидовой конкуренции рыб и явную ограниченность их пищевых ресурсов, во всяком случае зоопланктона, в оз. Верхнее, то, согласно теории Балона (Balon, 1980), данная экосистема находится в состоянии стабильности, при которой возникновение "карликов" экологически нецелесообразно. Однако, согласно тому же автору, существование рано созревающих мелких особей с небольшими энергетическими издержками в популяциях "нормального" гольца иногда может быть обусловлено крайне суровыми абиотическими условиями. Вероятно именно этой причиной вызвано существование карликовых самцов в оз. Верхнее. Действительно, озеро олиготрофное и покрыто льдом 9 мес в году. Голец здесь находится явно в угнетенном состоянии – крайне слабо питается, даже летом, медленно растет и имеет низкую численность популяции.

В оз. Нижнее голец не может испытывать заметной конкуренции со стороны валька и ряпушки, поскольку эти виды лишь единично попадают сюда из оз. Верхнее. Здесь голец гораздо более многочисленен, он лучше питается и обладает более быстрым ростом. Кроме голецов, живущих оседло, около трети особей, по-видимому, ведет проходной образ жизни. Последние нагуливаются в море, а озеро используют в основном для размножения, зимовки и нагула молоди. В результате высокая численность гольца в оз. Нижнее поддерживается не только за счет собственных кормовых ресурсов водоема, но также за счет питания в море. "Карлики" здесь могут обеспечивать лучшее воспроизводство и, следовательно, большую стабильность популяции. Существование свободных экологических ниш в данном случае не привело к формированию различных форм у голецов. Причина этого, скорее всего, заключается в том, что определенная стабильность экосистемы здесь достигается за счет проходного экотипа. По-видимому, не случайно, что популяция проходного гольца Таранца из р. Ионивеем, расположенной в том же районе, оказалась состоящей только из особей "нормальной" формы (Гудков, 1995). Поэтому вполне вероятно, что в случае возникновения по каким-либо причинам изоля-

ции оз. Нижнее, в нем со временем могут сформироваться 2 или 3 формы гольцов, специализирующихся на питании бентосом, планктоном и, возможно, рыбой.

Таким образом, по-видимому, в обоих изученных озерах процесс симпатричного формообразования у гольцов по различным причинам оказался заблокированным на самом раннем этапе – стадии формирования карликовых самцов.

Благодарности

Исследования проведены при финансовой поддержке программы Мира и Международного Сотрудничества Фонда Джона Д. и Кэтрин Т. Макартугов, а также Национального Географического Общества США. Автор искренне благодарен также коллективу Провиденской Гидробоазы за техническое обеспечение полевых работ, А.П. Гудкову и Н.А. Купреенко за помощь в сборе материала. И.А. Засыпкиной и К.В. Регель за определение беспозвоночных – компонентов питания рыб.

Литература

- Гудков П.К. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* из некоторых озёр Чукотского полуострова // Вопр. ихтиол. 1993. Т. 33, № 5. С. 618–625.
- Гудков П.К. О некоторых особенностях биологии гольца Таранца *Salvelinus taranetzi* Kaganowsky (Salmonidae) из оз. Аччен // Вопр. ихтиол. 1994. Т. 34, № 1. С. 58–63.
- Гудков П.К. Сравнительная биологическая характеристика проходных гольцов из рек Чукотского полуострова // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35, № 4. С. 445–463.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
- Реликтовая популяция обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum* из района Восточной Чукотки // Вопр. ихтиол. Т. 39, № 3. С. 340–346.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Ред. Боруцкий Е.В. Изд-во АН СССР, 1961. 263 с.
- Савваитова К.А. Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А. О симпатричных формах гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) из Пегтымельских озер Чукотки // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. С. 37–56.
- Armstrong R.H., Morrow J.E. The dolly varden charr, *Salvelinus malma* // Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* / Ed. E.K. Balon. The Hague: Dr.W. Junk Publishers, 1980. P. 99–141.
- Balon E.K. Early ontogeny of the European landlocked arctic charr // Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* / Ed. E.K. Balon. The Hague: Dr.W. Junk Publishers, 1980. P. 607–630.
- Behnke R.J. Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. Spec. 1989. V. 1. P. 35–48.
- Hesthagen T., Sandlund O. T. Current Status and Distribution of Arctic Char *Salvelinus alpinus* (L.) in Norway: The effects of Acidification and Introductions // Nordic J. Freshw. Res. Norway. 1995. V. 71. P. 275–295.
- Johnson L. The arctic charr, *Salvelinus alpinus* // Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus* / Ed. E.K. Balon. The Hague: Dr.W. Junk Publishers, 1980. P. 15–98.
- Klemetsen A., Dahl-Hansen G. A.P. Disruption of the Ontogenetic Habitat Shift Pattern in a Population of Arctic Charr *Salvelinus alpinus* as a Result of Intensive Fishing // Nordic J. Freshw. Res. Norway. 1995. V. 71. P. 324–332.
- Langeland A. Management of Charr Lakes // Nordic J. Freshw. Res. Norway. 1995. V. 71. P. 68–80.
- Life Histories of Arctic Charrs: An Epigenetic Explanation of Their Invading Ability and Evolution // Biology of Arctic Charr: Proc. Int. Symp / Ed. L.Johnson, B. Burns. 1984. P. 109–141.